



HAL
open science

Importance des paramètres hydrologiques dans la distribution des œufs et des larves des petits pélagiques du sud de l'Atlantique marocain

Amina Berraho, Omar Ettahiri, Yves Letourneur, Abdelatif Orbi, Ahmed Yahyaoui

► To cite this version:

Amina Berraho, Omar Ettahiri, Yves Letourneur, Abdelatif Orbi, Ahmed Yahyaoui. Importance des paramètres hydrologiques dans la distribution des œufs et des larves des petits pélagiques du sud de l'Atlantique marocain. *Cybium: Revue Internationale d'Ichtyologie*, 2005, 29, pp.21-31. 10.26028/cybium/2005-291-003 . hal-00094534

HAL Id: hal-00094534

<https://hal.science/hal-00094534>

Submitted on 25 Jan 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Importance des paramètres hydrologiques dans la distribution des œufs et des larves des petits pélagiques du sud de l'Atlantique marocain

Amina BERRAHO (1), Omar ETTAHIRI (1), Yves LETOURNEUR (2),
Abdelatif ORBI (1) & Ahmed YAHYAOU (3)

RÉSUMÉ. - Les petits pélagiques constituent une ressource qui dépasse 80% de la pêche marocaine dans le sud de l'Atlantique marocain, entre le cap Blanc et le cap Boujdor (21°-26°30'N). Deux campagnes océanographiques ont été effectuées dans cette zone en mars (hiver) et en juillet (été) 1998, au cours desquelles ont été mesurés des paramètres hydrologiques et prélevés des échantillons ichtyoplanctoniques. L'analyse des paramètres hydrologiques a montré une séparation entre les stations côtières et les stations du large, dont la limite est l'isobathe 80 m, et a localisé des zones d'upwelling. L'analyse de la distribution spatiale des densités (individu/10 m²) des œufs et des larves de la sardine, des sardinelles, de l'anchois, du maquereau et des chinchards a montré une aire de concentration localisée entre le cap Blanc et le cap Barbas, et dans la région de Dakhla (24°N). L'analyse simultanée des données hydrologiques et biologiques a montré que ces aires sont influencées par les faibles températures et la grande richesse en sels nutritifs qui résultent des courants ascendants (upwelling), quasi-permanents dans cette zone.

ABSTRACT. - Importance of hydrological parameters in egg and larva distribution of small pelagic fishes in the southern Moroccan Atlantic.

The small pelagic fishes constitute a resource that overgoes 80% of the Moroccan fisheries in the southern Moroccan Atlantic region between Cape Blanc and Cape Boujdor (21°-26°30'N). Two surveys were carried out in this area in March (winter) and July (summer) 1998. During cruises, the following environmental parameters were measured at 5 m depth: temperature, salinity, dissolved oxygen and phosphates. At each survey, 30 samples per season of ichthyoplankton were made using a small size Bongo net, 20 cm mouth diameter and 417 µm mesh size, and equipped with a flowmeter to measure the volume of filtered water. The sampling was carried out with oblique hauls from surface to bottom, and no more than 100 m in depth for the stations that exceeded 100 m depth. The species studied were sardina, sardinellas, horse mackerels, chad mackerel and anchovy. The statistical analysis consisted of a one way anova to test significant spatial and temporal differences among the hydrological and biological parameters, a normalised principal analysis (PCA) for the hydrological parameters justified by the heterogeneous data, and a canonical correspondence analysis (CCA). The CCA analysis permitted to explain the structure of the biological data by mixing the two tables, biologic and hydrologic. The significance of CCA was tested by the Monte-Carlo test. A grouping of stations with the same hydrological characteristics was carried out and the main result in the two cruises was the separation between coastal and offshore stations at the isobath 80 m limit. In the coastal stations, the variation of temperature and phosphates was important and permitted the localisation of the upwelling areas in the cruise periods. These areas were characterised by a low temperature and a high content of phosphates observed principally in the north, between 24°30'N and 26°30'N in July. In the south, between 21°N and 22°30'N, the upwelling was influenced by the ECSA current, which was rich in nutrients and relatively hot, and was more marked in March. In March, the spatial distribution of egg and larva densities (individual/10 m²) showed two separate high concentration areas in the north and in the south, essentially of sardina, sardinellas and anchovy. In July, the main characteristic was the occurrence of the eggs and larvae of almost all species in the area located between North Dakhla (24°30'N) and Cape Barbas (22°30'N). The choice of spawning areas was done to limit the loss by advection. This was possible in the areas where the continental shelf is wide and constitutes a retention zone, as it was the case in the region of Dakhla. In the two seasons, the samples showed a large variability of egg and larva occurrence between species and stations proved by the density of standard deviations, which was superior to the average density in all cases. This was in relation with the spawning periods of each species. Thus, at the small pelagic species, characterised by batch fecundity, the spawning was displayed throughout the year with periods of peak spawning, which coincides with favourable environmental conditions. The projection of stations concerning egg and larva densities of CCA analysis showed approximately the same groups that the one established by normalised PCA. The projection in the factorial plan of the results of CCA analysis showed a link between the distribution of eggs and larvae of sardinellas and the temperature and phosphate factors. The eggs and larvae of the other species were more dispersed. The study of the variation of egg distributions, in relation to the sea surface temperature, showed a large thermal margin of eggs occurrence of different species, which permitted a large distribution of species and an overlapping of spawning areas.

Key words. - Clupeidae - Engraulidae - ANE - Morocco - Pelagic fishes - Ichthyoplankton - Hydrological parameters.

(1) Institut National de Recherche Halieutique, 2 rue de Tiznit, Casablanca, MAROC. [Berrahoamina@hotmail.com]

(2) Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille CEDEX 09, FRANCE.

(3) Département de Biologie, Université Mohammed V, Rabat, MAROC.

La côte Atlantique marocaine est caractérisée par la présence de remontées d'eaux froides profondes, communément appelées upwellings. La zone sud, entre le cap Blanc et le cap Boujdor (21-26°30'N), est considérée comme la plus productive du fait qu'elle est soumise à un upwelling permanent (Minas *et al.*, 1982 ; Binet, 1991 ; Makaoui *et al.*, 2000). De plus, la limite sud de cette zone est constituée d'un mélange de deux masses d'eaux d'origine différente, les eaux centrales nord Atlantique (ECNA) et les eaux centrales sud Atlantique (ECSA) (Roy, 1991). Le déplacement des ECSA vers le nord s'observe jusqu'à la latitude critique de 23°N (Hagen, 2001), ce qui confère à la zone comprise entre 21° et 23°N une richesse planctonique particulière (Binet, 1991).

La pêcherie pélagique entre le cap Boujdor et le cap Blanc est très importante avec une forte dominance de la sardine (*Sardina pilchardus*) (FAO, 2001 ; INRH, 2002). Cependant, cette pêcherie a connu au cours de la dernière décennie une baisse considérable des captures (de 60 à 80%) partiellement compensée par le maquereau (*Scomber japonicus*), les chinchards (*Trachurus* spp.) et les sardinelles (*Sardinella* spp.). L'étude de l'ichtyoplancton (œufs et larves des poissons) est un indice pour la localisation spatio-temporelle des zones de ponte et des nourriceries des espèces étudiées ainsi que pour leurs déplacements en période de reproduction.

Ce travail fait partie d'une étude pluridisciplinaire sur les petits pélagiques qui a couvert la partie de la côte ouest africaine comprise entre le Maroc et la Mauritanie. Les changements climatiques peuvent avoir influé sur la distribution des différents stocks de la pêcherie pélagique dans ces pays. Ainsi, une étude de l'influence des paramètres hydrologiques sur la phase planctonique des principales espèces des pêcheries pélagiques s'avère d'une grande importance. L'objectif de ce travail est d'analyser la variation spatiale de la distribution des œufs et des larves des principales espèces pélagiques durant deux périodes de l'année (mars et juillet) et de connaître le rôle que jouent certains paramètres hydrologiques comme la température, la salinité, l'oxygène dissous et les phosphates dans cette distribution et vis-à-vis de chaque espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Zone et périodes d'étude

Deux campagnes en mer ont été réalisées à bord du N/O russe "AtlantNiro", dans la zone comprise entre le cap Boujdor (26°30'N) et le cap Blanc (21°N), en mars et en juillet 1998. Les stations ont été faites sur des radiales positionnées sur des parallèles espacées de 30 milles nautiques (Fig. 1). Du fait de l'orientation générale de la côte, ces radiales sont plus ou moins perpendiculaires à la côte. Trente stations ont été échantillonnées aussi bien en mars qu'en juillet.

Échantillonnage

À chaque station, des paramètres physico-chimiques ont été relevés à 5 m de profondeur : la température et la salinité ont été mesurées à l'aide d'une sonde Neil Brown, les teneurs en phosphates et l'oxygène dissous ont été analysés par méthodes chimiques sur des échantillons d'eau prélevés par des bouteilles en rosette (la méthode Winkler pour l'oxygène dissous et l'analyse spectrophotométrie pour les phosphates). L'ichtyoplancton a été échantillonné en réalisant des traits obliques entre la surface et le fond, à une profondeur maximale de 100 m aux stations du large. Le filet utilisé était un Bongo de 20 cm de diamètre d'ouverture et 417 µm de vide de maille, muni d'un débit-mètre. Les prélèvements ont été conservés dans du formol à 5%.

Les principales espèces étudiées ont été : la sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) ; l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) ; le maquereau, *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1780) ; les chinchards, *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758) et *T. tracae* (Cadenat, 1949) ; et les sardinelles, *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) et *S. maderensis* (Lowe, 1828).

En raison de leur grande ressemblance, les œufs et les larves des espèces de chinchards et de sardinelles n'ont été identifiés qu'au niveau du genre.

Traitement des données

Le traitement statistique concernant les paramètres hydrologiques consiste en une analyse en composantes principales (ACP) normée, justifiée par la nature différente des variables considérées et de leur unité de mesure. C'est une

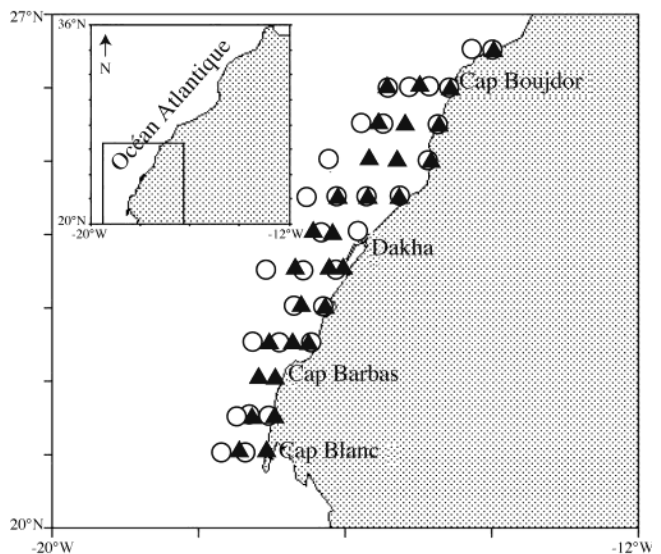


Figure 1. - Carte du réseau d'échantillonnage de la zone sud de l'Atlantique marocain. (○) : Stations échantillonnées en mars ; (▲) : Stations échantillonnées en juillet. [Map of the southern Moroccan Atlantic showing sampling stations. (○): Stations sampled in March; (▲): Stations sampled in July.]

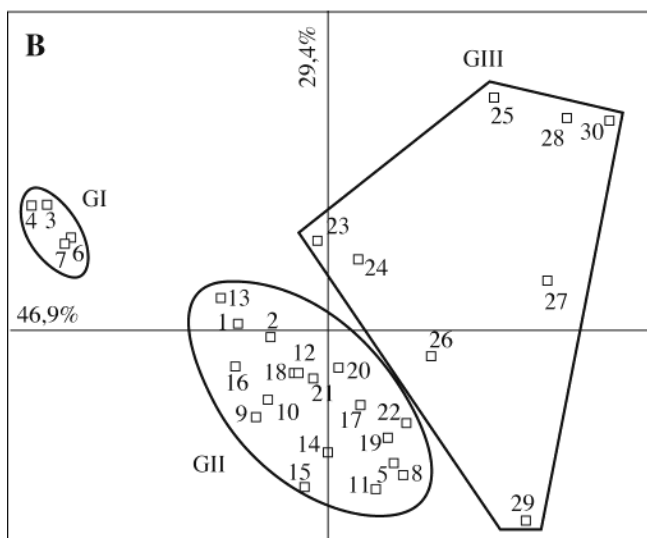
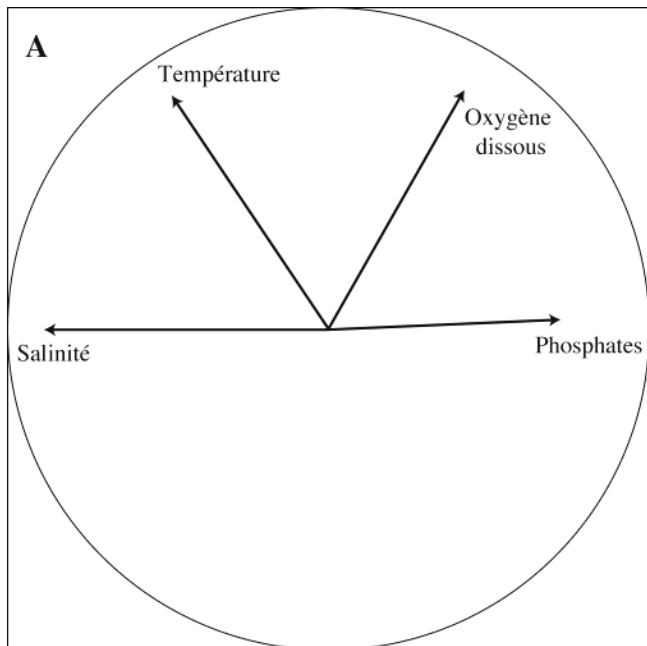


Figure 2. - ACP normé des paramètres hydrologiques prélevés en mars. **A** : Cercle de corrélations des variables ; **B** : Projection des stations sur le plan factoriel F1/F2. (Numéros des stations : du nord vers le sud et de la côte vers le large). [Normalised PCA of hydrological parameters sampled in March. **A**: Correlation circle of variables; **B**: Projection of stations in the factorial plan F1/F2. (Station numbers: from north to south and from coast to offshore).]

méthode factorielle basée sur la diagonalisation de la matrice des corrélations dont l'objectif est de décrire le mieux possible les différentes tendances et associations d'une structure de données et de les visualiser sur les cartes factorielles (Pronier, 2000). Par la suite, une analyse de variance (ANOVA) (Zar, 1984) a été effectuée pour tester si des différences significatives des abondances peuvent être observées entre différents groupes de stations dont la répartition et le nombre de stations diffèrent d'une saison à l'autre.

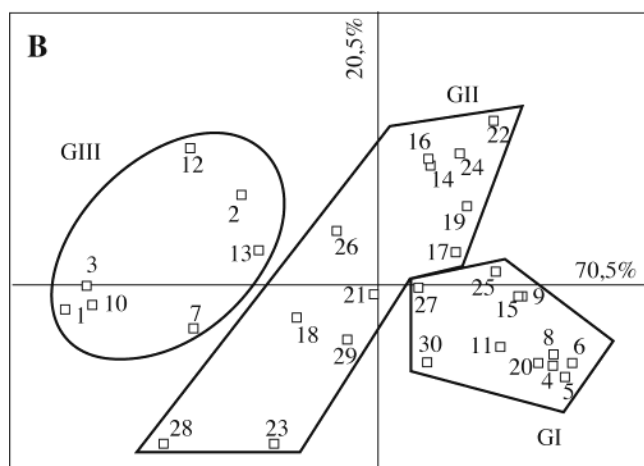
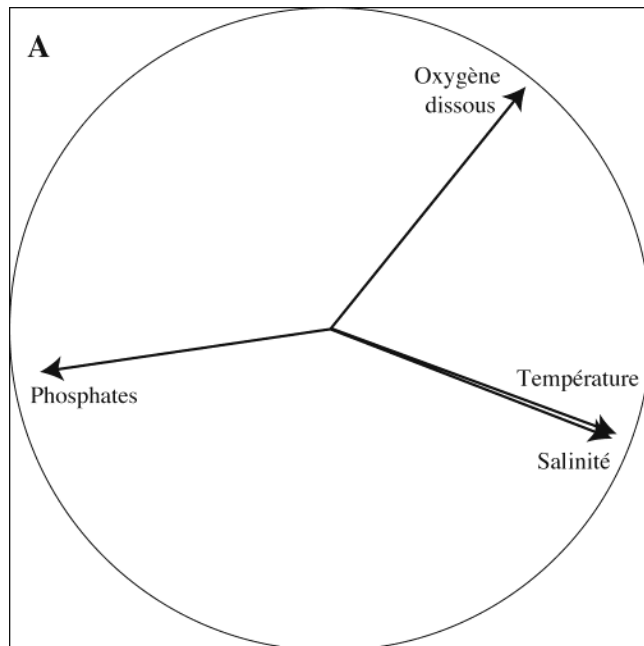


Figure 3. - ACP normé des paramètres hydrologiques prélevés en juillet. **A** : Cercle de corrélations des variables ; **B** : Projection des stations sur le plan factoriel F1/F2. (Numéros des stations : du nord vers le sud et de la côte vers le large). [Normalised PCA of hydrological parameters sampled in July. **A**: Correlation circle of variables; **B**: Projection of stations in the factorial plan F1/F2. (Station numbers: from north to south and from coast to offshore).]

La densité de l'ichtyoplancton est exprimée par unité de surface, suivant la formule : $D = (N/V_f) * H$, avec N, le nombre d'œufs ou de larves recensés ; V_f , le volume filtré en m^3 et H la profondeur en mètre, atteinte par le filet. L'existence d'une variation spatiale et temporelle des densités a été testée également par l'analyse de variance. La relation entre les caractéristiques du milieu et la présence des œufs et des larves des différentes espèces a été étudiée à l'aide d'une analyse canonique des correspondances (ACC) ou analyse des correspondances sur variables instrumentales (AFCVI) (Ter Braak, 1986 ; Lebreton *et al.*, 1988), dont l'objectif est

de traiter simultanément deux tableaux de données (variables environnementales et variables faunistiques) portant sur les mêmes relevés. La signification de l'ACC est testée par le test de Monte-Carlo qui permet d'évaluer la signification et la stabilité de décomposition de l'inertie totale du tableau croisé avec permutation seulement des lignes du tableau des paramètres du milieu (Kazi-Aoual *et al.*, 1995). Ce test a montré une significativité de l'inertie projetée au seuil de 5% pour 1000 permutations.

RÉSULTATS

Variation des paramètres hydrologiques

Trois groupes de stations sont mis en évidence par l'ACP au cours des deux saisons. En mars, un premier groupe (GI) est composé de stations dont la profondeur est supérieure à 80 m, soit à une distance minimale de 55 km de la côte, localisées au nord entre 25°30' et 26°N (Fig. 2), alors qu'en juillet, il est composé de stations d'une profondeur supérieure à 90 m (entre 46 et 148 km de la côte selon la latitude) réparties tout le long de la zone d'étude (Fig. 3). Ce groupe est caractérisé, à chaque saison, par une température moyenne forte, une teneur moyenne en phosphates faible et une salinité élevée (Tab. I). Un second groupe (GII) est composé de stations côtières réparties entre 23°N et 26°30'N en mars (Fig. 2), et entre 21°N et 24°30'N en juillet (Fig. 3). Ce groupe est caractérisé par une variabilité des paramètres

hydrologiques, justifiée par des moyennes qui sont presque identiques à celles de toute la zone d'étude (Tab. I). Pour ces deux groupes (GI et GII), la variation temporelle des facteurs du milieu est non significative à l'exception de la salinité dont la variation est hautement significative entre les deux saisons (Tab. II). Le troisième groupe (GIII) est composé, en mars, de stations côtières de la zone sud comprise entre 21°N et 22°30'N (Fig. 2), à l'inverse de juillet où ce groupe est localisé au nord entre 24°30' et 26°30'N (Fig. 3). Le trait commun de ce groupe entre les deux saisons est la forte teneur moyenne en phosphates et la faible salinité moyenne. En revanche, la température moyenne montre une variation hautement significative entre le nord (juillet) et le sud (mars) ce qui indique respectivement une zone d'upwelling et de front (Tabs I, II). De même, la teneur moyenne en oxygène dissous indique une variation très significative entre les deux saisons.

Il y a donc toujours une séparation hydrologique entre les stations du large (de plus de 80 m de profondeur) qui présentent les mêmes caractéristiques hydrologiques en mars et en juillet, et les stations côtières où les paramètres hydrologiques présentent, en revanche, des variations spatiales et temporelles plus marquées dont se dégagent les stations caractérisées par un upwelling ou un front.

Distribution spatio-temporelle de l'ichtyoplancton

En mars, les œufs de la sardine sont distribués au nord de 23°N et ceux des sardinelles au sud de cette limite (Fig. 4).

Tableau I. - Valeurs moyennes et écart-types des paramètres hydrologiques de sub-surface. **A** : En mars ; **B** : En juillet. [Averages and standard deviation of sea subsurface hydrological parameters. **A**: In March; **B**: In July.]

A									
Groupes de stations	Nombre de stations/G	Température (°C)		Phosphates (µgat/l)		Salinité (psu)		Oxygène dissous (ml/l)	
		Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type
Zone d'étude	30	19,18	0,65	0,29	0,19	36,62	0,18	5,33	0,56
GI	4	20,42	0,22	0,08	0,05	36,91	0,02	5,11	0,04
GII	17	18,83	0,39	0,25	0,11	36,64	0,07	5,13	0,22
GIII	9	19,34	0,39	0,47	0,20	36,44	0,17	5,84	0,82
B									
Zone d'étude	30	18,95	1,14	0,29	0,70	36,37	0,15	5,17	0,39
GI	11	20,15	0,67	0,09	0,07	36,53	0,08	5,21	0,12
GII	12	19,10	0,46	0,29	0,21	36,33	0,07	5,26	0,52
GIII	7	16,81	0,70	0,62	0,26	36,18	0,05	4,93	0,35

Tableau II. - Anova 1 des paramètres hydrologiques par groupes de stations et par saison. F : Test statistique ; P : Valeurs de probabilité avec: n.s. (P ≥ 0,05) ; * (P < 0,05) ; ** (P < 0,01) ; *** (P < 0,001). [One way anova of hydrological parameters by station groups and seasons. F: Statistical test; P: Probability values with: n.s. (P ≥ 0.05); * (P < 0.05); ** (P < 0.01); *** (P < 0.001).]

Paramètres	Groupes				Saisons					
	Mars		Juillet		GI		GII		GIII	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Température (°C)	29,91	***	65,79	***	0,610	n.s.	2,84	n.s.	83,76	***
Phosphates (µgat/l)	13,08	***	17,65	***	0,073	n.s.	0,45	n.s.	1,61	n.s.
Salinité (psu)	27,36	***	60,93	***	79,380	***	150,00	***	15,19	**
Oxygène dissous (ml/l)	7,34	**	1,86	n.s.	2,470	n.s.	0,95	n.s.	7,52	*

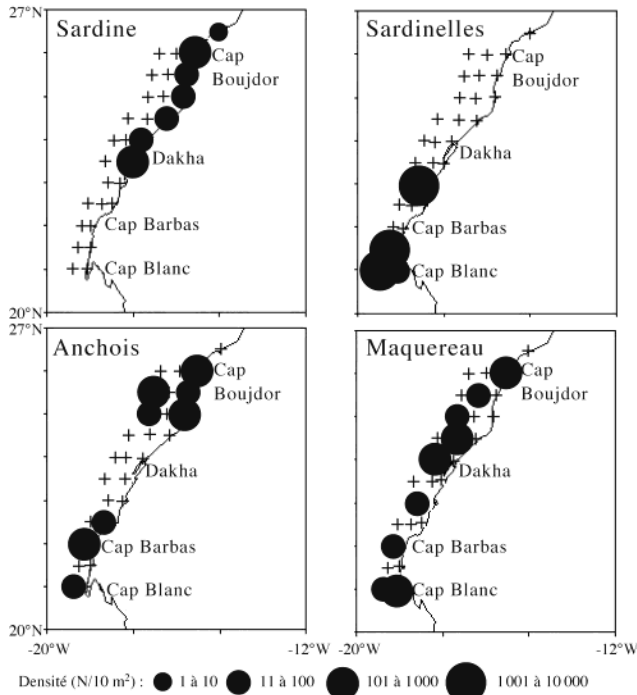


Figure 4. - Distribution des densités ($N/10\text{ m}^2$) des œufs des espèces étudiées le long de la zone sud de l'Atlantique marocain en mars. [Distribution of egg densities ($N/10\text{ m}^2$) of species studied along the southern Moroccan Atlantic in March.]

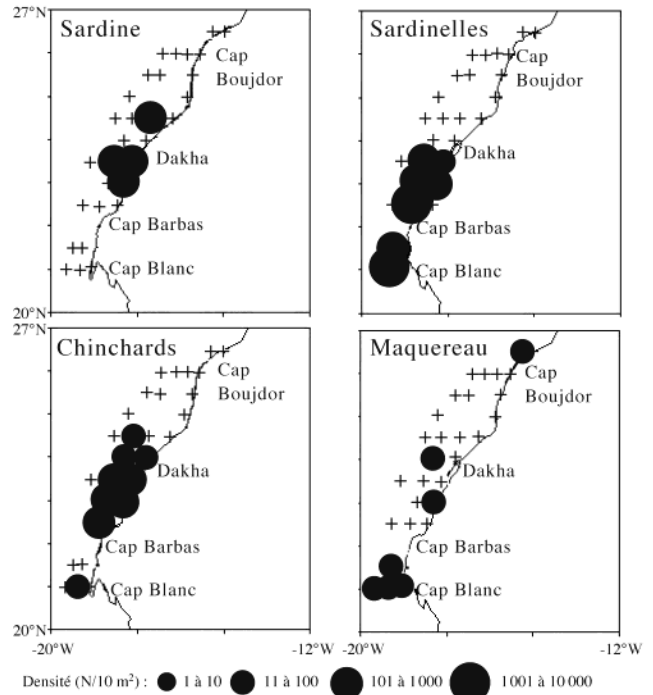


Figure 6. - Distribution des densités ($N/10\text{ m}^2$) des œufs des espèces étudiées le long de la zone sud de l'Atlantique marocain en juillet. [Distribution of egg densities ($N/10\text{ m}^2$) of species studied along the southern Moroccan Atlantic in July.]

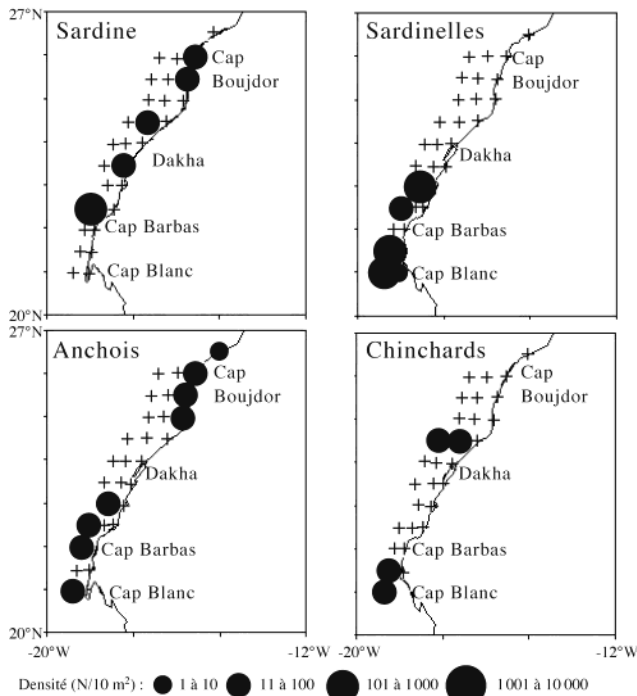


Figure 5. - Distribution des densités ($N/10\text{ m}^2$) des larves des espèces étudiées le long de la zone sud de l'Atlantique marocain en mars. [Distribution of larva densities ($N/10\text{ m}^2$) of species studied along the southern Moroccan Atlantic in March.]

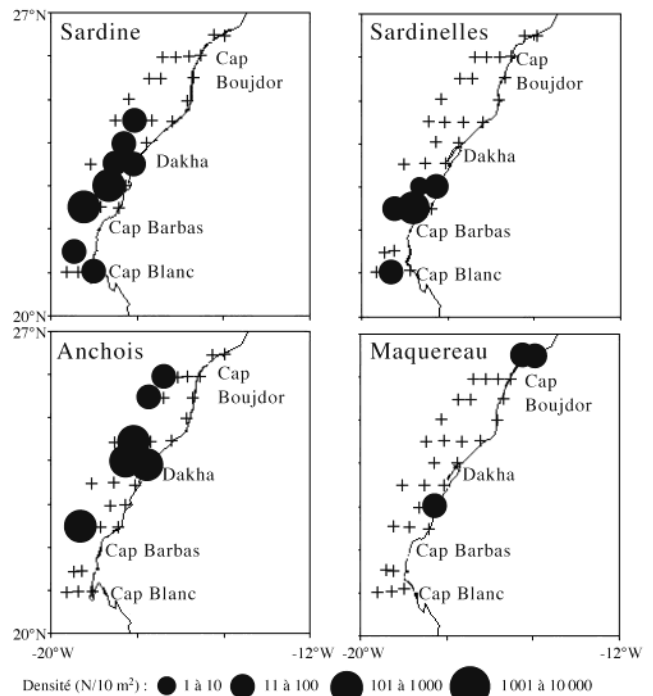


Figure 7. - Distribution des densités ($N/10\text{ m}^2$) des larves des espèces étudiées le long de la zone sud de l'Atlantique marocain en juillet. [Distribution of larva densities ($N/10\text{ m}^2$) of species studied along the southern Moroccan Atlantic in July.]

Espèces	Mars				Juillet			
	Œufs		Larves		Œufs		Larves	
	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type
Sardine	24,1	79,8	9,7	31,1	48,6	179,4	21,2	55,2
Anchois	42,3	116,2	7,4	15,0	0,0	0,0	56,4	162,4
Chinchards	4,4	16,9	6,4	20,2	303,4	868,3	0,2	4,4
Maquereau	27,6	56,1	0,5	3,0	7,6	17,2	2,7	9,9
Sardinelles	1885,8	8306,9	24,9	74,5	3183,3	9397,3	40,6	194,3

Tableau III. - Valeurs moyennes et écart-types des densités (N/10 m²) des œufs et des larves des différentes espèces étudiées en mars et en juillet (N = 30 échantillons par saison). [Average and standard deviation of egg and larva densities (N/10 m²) of studied species in March and July (N = 30 samples per season).]

Tableau IV. - Anova 1 des densités des œufs et des larves par station (N = 20, stations communes entre les deux saisons) et par saison (N = 30). F : Test statistique ; P : Valeurs de probabilité avec : n.s. (P ≥ 0,05) ; * (P < 0,05) ; ** (P < 0,01) ; *** (P < 0,001). [One way anova of egg and larva densities by sampling stations and season. F: Statistical test; P: Probability values with: n.s. (P ≥ 0.05); * (P < 0.05); ** (P < 0.01); *** (P < 0.001).]

Espèces	Station				Saison			
	Œufs		Larves		Œufs		Larves	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Sardine	0,91	n.s.	0,84	n.s.	0,47	n.s.	1,00	n.s.
Anchois	0,91	n.s.	0,90	n.s.	3,98	n.s.	2,71	n.s.
Chinchards	0,87	n.s.	0,87	n.s.	3,57	n.s.	2,23	n.s.
Maquereau	0,85	n.s.	0,97	n.s.	3,50	n.s.	1,26	n.s.
Sardinelles	0,96	n.s.	0,97	n.s.	0,32	n.s.	0,17	n.s.

Pour l'anchois, les plus fortes densités (> 100 œufs/10 m²) sont observées au nord, mais ils sont aussi abondants au sud, tandis que les œufs de maquereau sont répartis tout le long de la zone d'étude. Les œufs de chinchards sont faiblement représentés (2 stations avec 58 et 74 œufs/10 m²). Les larves des trois premières espèces présentent, à peu près, le même schéma de répartition. Les larves de maquereau sont presque absentes en cette période d'échantillonnage (une station avec 16 larves/10 m²). Les larves de chinchards, malgré leur faible présence, se présentent en deux zones, au nord de Dakhla et entre le cap Barbas et le cap Blanc (Fig. 5).

En juillet, la principale caractéristique, outre l'absence des œufs d'anchois et la faible présence des larves de chinchards (une station avec 24 larves/10 m²), est le groupement des œufs et des larves de la plupart des espèces dans la région située entre nord Dakhla (24°30'N) et le cap Barbas (22°30'N), bien que les larves d'anchois s'étendent jusqu'au 26°N, et que celles du maquereau, peu abondantes, ont eu une distribution discontinue (Figs 6, 7).

Pour l'ensemble des prélèvements ichtyoplanctoniques, les échantillons ont présenté une grande variabilité de densités d'une espèce à l'autre et, pour la même espèce, d'une station à l'autre, mise en évidence par les forts écart-types des densités qui ont dépassé, dans tous les cas, la moyenne des densités (Tab. III). Les œufs de sardinelles ont été, de loin, les mieux représentés malgré leur présence en quelques stations seulement (maximum d'œufs > 40000/10 m²). Les larves ont été beaucoup moins nombreuses que les œufs (< 1000 larves/10 m²) et ont enregistré une densité plus

importante en juillet qu'en mars. Les œufs et les larves de sardine ont été relativement peu abondantes (< 1000/10 m²), bien que presque deux fois plus fortes en juillet qu'en mars. Les chinchards ont présenté une ponte importante en juillet, mise en évidence par une densité moyenne élevée des œufs (maximum de 3376 œufs/10 m²). À l'inverse, le maquereau a présenté une ponte relativement importante en mars (maximum des œufs : 151/10 m²). Cependant, l'analyse de variance n'a pas montré de variation significative de la répartition des œufs et des larves entre stations et entre mars et juillet pour l'ensemble des espèces étudiées (Tab. IV).

Liens entre œufs et larves de poissons et conditions hydrologiques

La relation entre l'occurrence des œufs des différentes espèces et le facteur température montre qu'en mars, la présence des œufs de sardine et de sardinelles a été enregistrée dans une gamme de température qui diffère légèrement entre les deux (18-19,2°C et 18,9-19,6°C, respectivement) (Fig. 8). Pour l'anchois et le maquereau, les marges thermiques de présence des œufs ont été plus larges et presque les mêmes (respectivement de 18,3-20,2°C et 18,6-20,3°C). Les œufs de chinchards ont été faiblement représentés.

En juillet, la marge thermique de présence des œufs de la sardine est plus large (17,6-19,8°C). Les œufs de sardinelles et de chinchards ont été bien représentés car la saison d'été correspond à la ponte principale de ces espèces. La marge thermique de leur ponte est la même et elle a été comprise entre 18,2-19,8°C (Fig. 8). Pour le maquereau, les œufs ont été présents dans la même gamme de température qu'en mars, ceux d'anchois ont été absents.

La projection des stations sur l'ACC, relative aux densités des œufs et des larves, a montré en mars l'opposition entre un groupe (GIII) de stations de la zone sud (21-22°30'N) caractérisé par des températures et des teneurs en phosphates élevées et l'ensemble des stations comprises entre 23°N et 26°30'N (GI et II) (Fig. 9). Les œufs et les larves de sardinelles ont été plus liés au groupe GIII, à l'opposé des œufs et des larves des autres espèces qui ont montré une dispersion.

En juillet, la répartition des stations en trois groupes a été

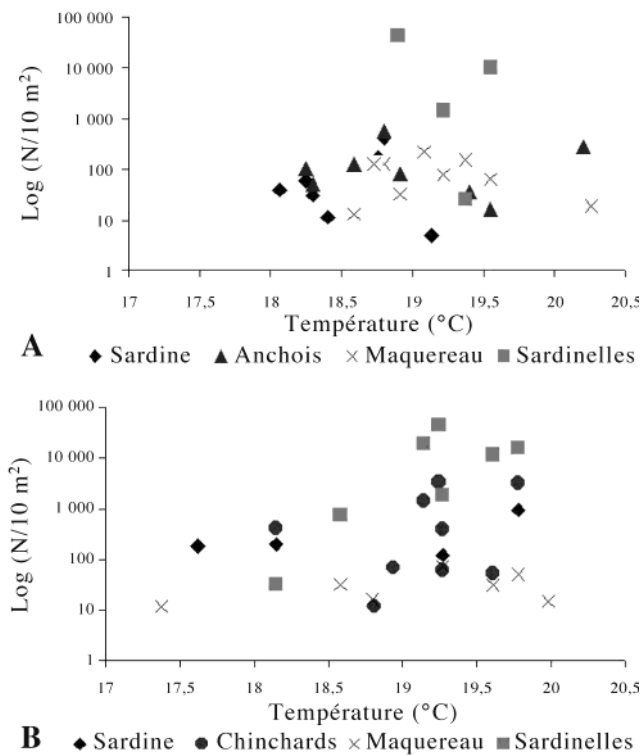


Figure 8. - Distribution des densités des œufs des espèces étudiées en fonction de la température. **A** : En mars ; **B** : En juillet. [Egg density distribution of species studied vs temperature. **A**: In March; **B**: In July.]

observée sur l'ACC relative aux densités des œufs et des larves (Fig. 10). Les œufs de sardinelles, anchois et chinchards ont été plus liés au groupe de stations caractérisé par une variation des paramètres du milieu. Les larves ont présenté, également en cette saison, une dispersion avec une tendance plus vers les stations caractérisées par une forte température et des faibles teneurs en phosphates, à l'exception des larves du maquereau et celles de la sardine.

La décomposition de l'inertie totale de l'ACC par composante faunistique (Tab. V) a montré qu'en mars, les espèces dont les densités des œufs et des larves ont été les mieux expliquées par les paramètres du milieu sont les sardinelles (68% pour les œufs et 56% pour les larves). En juillet, les densités des œufs de sardine, de chinchards et de maque-

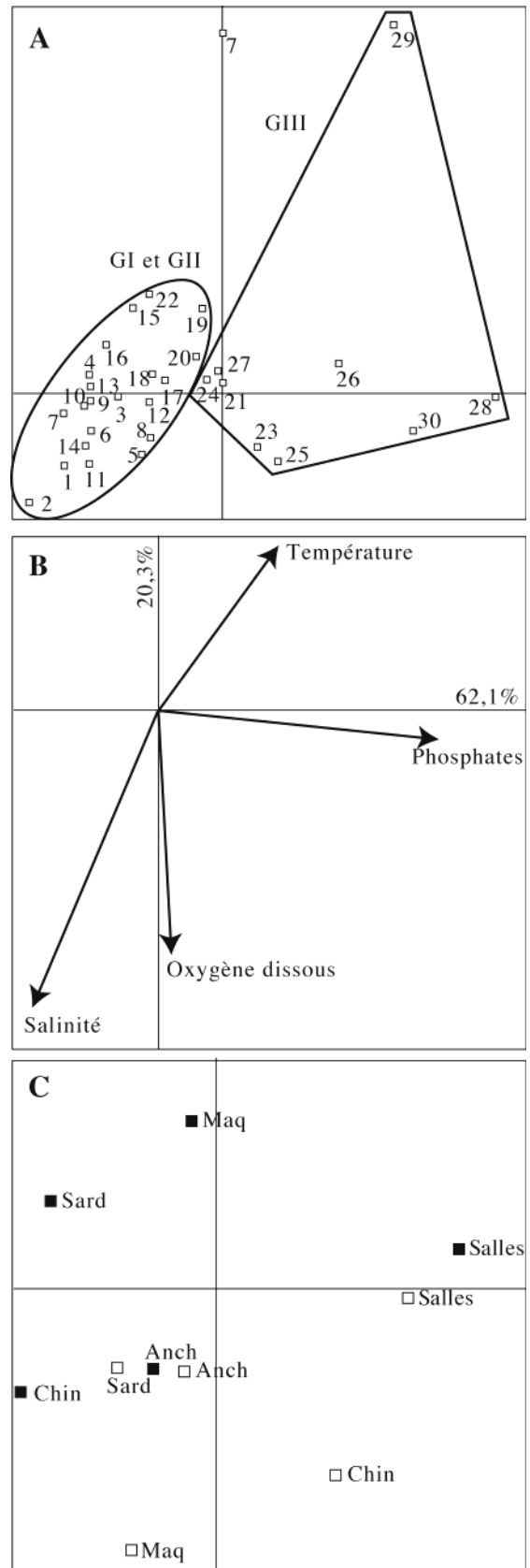


Figure 9. - Plan factoriel de l'ACC réalisée par combinaison des paramètres hydrologiques et biologiques en mars et représentant **A** : L'ordination spatiale des stations ; **B** : La corrélations des paramètres hydrologiques ; **C** : La contribution des œufs et larves à cette distribution. (■) Œufs ; (□) Larves ; Sard : Sardine ; Anch : Anchois ; Chin : Chinchards ; Maq : Maquereau ; Salles : Sardinelles. [Factorial plan of CCA analysis carried out by mixing the hydrological and biological parameters in March and representing **A**: The spatial ordination of sampled stations; **B**: The correlations of hydrological parameters; **C**: The contribution of eggs and larvae to this distribution. (■) Eggs; (□) Larvae; Sard : Sardina; Anch : Anchovy; Chin : Horse Mackerels; Maq : Chad Mackerel; Salles : Sardinellas.]

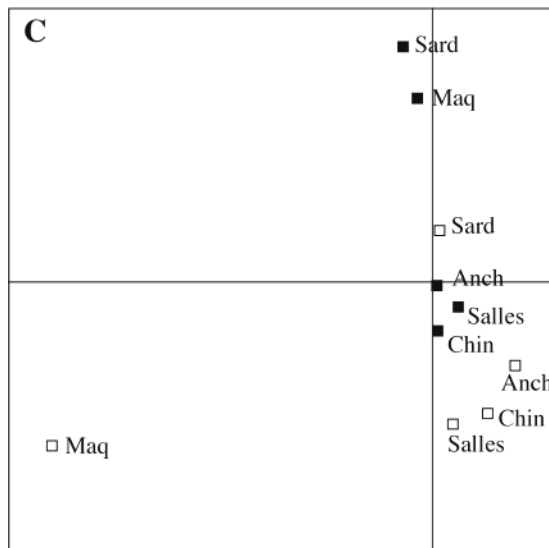
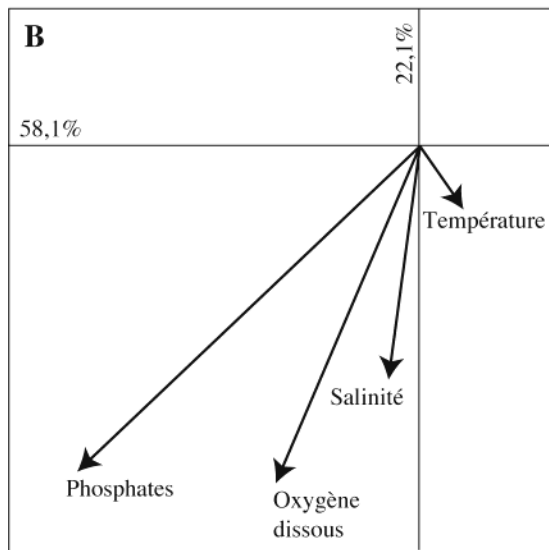
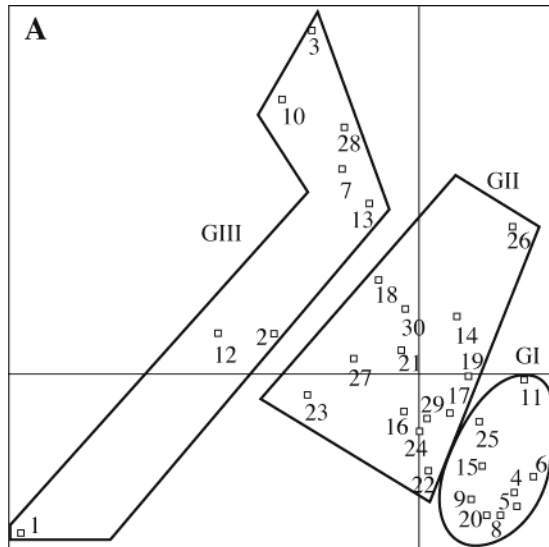


Tableau V. - Pourcentage expliqué de la décomposition de l'inertie en ACC par espèces en mars et en juillet. [Explain percentage of CCA inertia decomposition by species in March and July].

Espèces	Mars		Juillet	
	Œufs	Larves	Œufs	Larves
Sardine	21,0	17,0	23,7	5,4
Anchois	10,4	18,8	-	26,2
Chinchards	7,8	20,4	28,2	15,1
Maquereau	26,7	18,8	27,0	70,2
Sardinelles	67,9	55,5	14,8	32,8
Total	23,2		33,2	

reau ont présenté un pourcentage de l'inertie totale quasi-identique (Tab. V), tandis que pour les larves, ce sont les densités des larves de maquereau qui ont été les mieux expliquées.

DISCUSSION

La côte Atlantique marocaine sud, située entre le cap Boujdor et le cap Blanc, est sous l'influence de remontées d'eaux froides de façon quasi permanente (Roy, 1991), avec cependant un maximum d'intensité au cours de l'été (Hughes et Barton, 1974 ; Parrish *et al.*, 1983). Ces remontées s'opèrent au niveau de deux zones bien individualisées : l'une entre le cap Boujdor et Dakhla (INRH, 2002) et l'autre entre les caps Barbas et Blanc (Van Camp *et al.*, 1991 ; Mittelstaedt, 1991 ; Nykjaer et Van Camp, 1994 ; Hagen, 2001 ; INRH, 2002). De plus, les stations situées entre 25° et 26°30'N sont caractérisées par une température moyenne faible (16,8°C) et des teneurs moyennes en phosphates très élevées (0,62 µgat/l). Ces stations sont bien individualisées surtout au mois de juillet (GIII). La partie sud située entre 22°30' et 21°N est sous l'influence de deux phénomènes simultanés, les upwellings et la présence des ECSA moins salées et très riches en sels nutritifs, dirigées en sens inverse des ECNA (Binet, 1991). Une alternance de ces deux masses d'eau s'opère essentiellement au niveau de la limite sud de la zone d'étude (cap Blanc) qui constitue une zone frontière (Barton, 1985 ; Llinas *et al.*, 1985 ; Binet, 1988). D'après Tomczak (1978), les masses d'eau d'origine ECSA se mani-

Figure 10. - Plan factoriel de l'ACC réalisée par combinaison des paramètres hydrologiques et biologiques en juillet et représentant **A** : L'ordination spatiale des stations ; **B** : La corrélations des paramètres hydrologiques ; **C** : La contribution des œufs et larves à cette distribution. (■) Œufs ; (□) Larves ; Sard : Sardine ; Anch : Anchois ; Chin : Chinchards ; Maq : Maquereau, Salles : Sardinelles. [Factorial plan of CCA analysis carried out by mixing the hydrological and biological parameters in July and representing **A**: The spatial ordination of sampled stations; **B**: The correlations of hydrological parameters; **C**: The contribution of eggs and larvae to this distribution. (■) Eggs; (□) Larvae; Sard: Sardina; Anch: Anchovy; Chin: Horse Mackerels; Maq: Chad Mackerel; Salles: Sardinellas.]

festent en surface uniquement en hiver et la zone de mélange des deux masses d'eau, ECNA et ECSA, présente toute l'année à la limite du cap Blanc (21°N) n'atteint la latitude 22°30'N qu'en décembre. Cette zone de mélange est caractérisée par des températures inférieures à 18°C et des salinités de l'ordre de 36 psu. Nous avons individualisé en mars, un groupe de stations de la zone sud (GIII) compris entre le cap Blanc et le cap Barbas, de température et de salinité moyennes respectivement de 19,3°C et 36,44 psu et d'une teneur moyenne en phosphates la plus élevée de toute la zone d'étude (0,47 µgat/l). Au niveau de cet upwelling, l'effet de l'ECSA est moins marqué en cette période de l'année. Une corrélation étroite entre l'intensité de l'upwelling, les apports en sels nutritifs et la production du milieu a été mentionnée par plusieurs auteurs (Fréon, 1984 ; Cury et Roy, 1987 ; Mendelssohn et Cury, 1987). D'une manière générale, il a été démontré que le régime hydrodynamique dans une région influence et contrôle la distribution spatiale aussi bien de la productivité planctonique (phytoplancton et zooplankton) que de celle de l'ichtyoplancton (Rubin *et al.*, 1994 ; Rodriguez *et al.*, 1994 ; Rodriguez *et al.*, 1999, 2000, 2001 ; Garcia *et al.*, 2002). Binet (1988) estime que les conséquences sont d'autant plus rapides que les espèces se situent dans les premiers maillons de la chaîne trophique.

Les résultats de la distribution des œufs et des larves des principales espèces pélagiques de la côte Atlantique marocaine sud montrent une localisation des zones de ponte et des nurseries, en juillet, dans la région comprise entre 22°30'N et 24°30'N. À proximité, une petite zone de fortes concentrations d'œufs, surtout des sardinelles et du maquereau, est également bien individualisée au niveau de cap Blanc. En mars, les œufs et les larves sont plus dispersés. Parrish *et al.* (1983) concluent, d'après une synthèse des résultats sur les zones de ponte des clupéidés et des engraulidés dans les principaux systèmes d'upwelling mondiaux, que la plupart des populations évitent de se reproduire dans les régions de maximum d'upwelling. Rodriguez *et al.* (1999) considèrent que les œufs et les larves des poissons néritiques sont un bon traceur du mouvement en offshore des eaux upwellées. Une analyse des transects de la température et des phosphates des radiales de la zone comprise entre 22°30'N et 24°30'N, montre la présence en saison chaude d'une zone de rétention au niveau du plateau continental avec de fortes teneurs en phosphates (Makaoui *et al.*, 2000). Barton (1977) note que sous certaines conditions du vent, le cœur de l'upwelling se déplace à l'aplomb du talus continental. Sachant que le plateau continental au niveau de cette région est large (200 km environ à 24°30'N), il contribue à une double structure de circulation, l'une à l'aplomb du talus continental et l'autre sur le plateau continental (Walsh, 1977 ; Jacques et Tréguer, 1986) ce qui permet de limiter les échanges entre les zones côtières et le large et constitue, ainsi, des mécanismes de rétention favorables à la survie des

œufs et larves (Roy, 1996). Cependant, ceci n'exclut pas la possibilité de reproduction dans des zones où le plateau continental est étroit et l'upwelling permanent (cas de la région du cap Blanc). Pourtant, Roy (1989) conclut que la région située entre le cap Barbas et le cap Blanc n'est pas une zone de reproduction. Ceci peut être expliqué par le fait que les sardinelles, les chinchards et le maquereau sont, dans cette région de l'Atlantique, des espèces qui appartiennent à des stocks partagés entre le Maroc et la Mauritanie, et qui effectuent des migrations latitudinales importantes (Garcia, 1982). De plus, chez la plupart des petits pélagiques dont la ponte est fractionnée, la reproduction est étalée sur toute l'année avec des périodes de ponte plus intense. Ainsi, en période principale de ponte, l'espèce cherche les conditions environnementales les plus favorables pour limiter les pertes, alors que lors des pontes secondaires ou de faibles intensités, celles-ci sont plus dispersées dans l'espace. Par ailleurs, la région du cap Blanc est la limite entre deux systèmes hydrologiques différents qui engendrent deux comportements de reproduction opposés : un comportement où les périodes d'intense reproduction sont en dehors du maximum d'upwelling, observé au nord de cette limite, et un autre comportement qui fait coïncider ces périodes avec les saisons d'upwelling (Roy, 1989). Au Ghana, la ponte principale de *S. aurita* est synchronisée avec la période d'intense upwelling (juillet-octobre) (Mensah, 1995 ; Quatey et Maravelias, 1999).

Durant nos périodes d'étude, les œufs et les larves de sardinelles ont été les mieux représentés, ce qui correspond à une ponte principale de ces poissons qui commence probablement en mars (faible présence des larves) et se poursuit jusqu'en été. Selon Chavance *et al.* (1991), en Mauritanie, les périodes de ponte principale s'étendent de mai à juillet-août pour *S. aurita* et de mai à septembre pour *S. maderensis* avec une légère reprise de la reproduction en décembre-janvier pour les deux espèces.

Pour la sardine et l'anchois marocains de la zone centrale (28°N-30°15'N), les pontes principales se déroulent en hiver et en été et la ponte secondaire a lieu au printemps (Ettahiri, 1996), alors qu'au niveau de la zone sud (26°N-21°N), la ponte de la sardine se déroule aussi bien en hiver qu'en été (Ettahiri *et al.*, 2003). La présence de deux foyers de ponte de l'anchois en mars, peut être expliquée par le déplacement, à cette période, de l'anchois du stock mauritanien vers le nord (Chavance *et al.*, 1991). Ce stock présente un maximum de reproduction d'avril à décembre, avec une frayère principale située entre le cap Blanc et le cap Timiris en Mauritanie.

En ce qui concerne les chinchards, la quasi-absence d'œufs en mars, alors qu'ils sont abondants en juillet, correspond probablement à un début de ponte de ces espèces à cette période. La présence de deux espèces à affinités différentes, l'une tempérée (*T. trachurus*) et l'autre tropicale (*T.*

trecae), explique la grande variabilité de présence des œufs et des larves entre mars et juillet. Dans la zone comprise entre 20° et 26°N, Chavance *et al.* (1991) ont observé une ponte de *T. trachurus* de décembre à avril ; alors que *T. trecae* a une longue période de reproduction avec deux pics (mars-juin et août-octobre).

Peu d'études ont été faites sur le maquereau de la côte Atlantique marocaine. Selon Garcia (1982) et Barkova et Krivospitchenko (1990), cette espèce présente une période de reproduction de décembre à juin avec un maximum en mars dans la zone comprise entre 23° et 26°N. Ainsi, l'intensité de la ponte est variable d'une espèce à l'autre, au cours de la même période, ce qui permet à différentes espèces de cohabiter dans la même zone. C'est la notion de partage, à la fois dans l'espace et dans le temps, entre espèces (Marchal, 1991). De l'ensemble de ces résultats, il apparaît que la caractéristique principale de la ponte des petits pélagiques est la saisonnalité mise en évidence par la présence d'un ou plusieurs pics de ponte à des périodes et zones bien déterminées, mais hors desquelles l'activité de reproduction de l'espèce est toujours maintenue. Ceci nous amène à dire qu'un facteur de l'environnement à lui seul ne constitue pas un facteur déterminant de la ponte, comme le montrent les résultats de l'ACC. C'est le cas par exemple de la température malgré sa forte contribution dans le déclenchement du processus de reproduction des petits pélagiques. Ceci peut être montré par la grande marge de tolérance de chaque espèce pour ce facteur. En effet, la gamme thermique de reproduction pour chacune des espèces de sardinelles est respectivement de 18-21°C et 20-23°C (Marchal, 1991) ; celle de la sardine et de l'anchois du stock central marocain sont respectivement entre 16-19,5°C et 16-22°C (Ettahiri, 1996). Au niveau de la côte Atlantique marocaine, la marge thermique favorisant la ponte des chinchards est comprise entre 14,7 et 21,5°C ; celle relative au maquereau est de 15 à 21,4°C (Berraho et Ettahiri, 1999). Lors de cette étude, les marges de température de surface relatives à la présence des œufs sont différentes d'une espèce à l'autre avec, cependant, des zones de chevauchement. Ainsi, ces espèces présentent des affinités hydrologiques proches, ce qui permet un chevauchement de leurs aires de répartition.

Remerciements. - Les auteurs remercient l'ensemble de l'équipe scientifique maroco-russe qui a participé aux campagnes en mer à bord du N/O russe "AtlantNiro" dans le cadre de la coopération en matière de la recherche scientifique entre l'Institut ATLANTNiro de la Fédération de Russie et l'Institut National de Recherche Halieutique (INRH) du Maroc.

RÉFÉRENCES

- BARKOVA N. & S. KRIVOSPITCHENKO, 1990. - Population saharo-mauritanienne de maquereau, *Scomber japonicus*. COPACE/PACE séries 90/50, pp. 324-330. Rome: FAO.
- BARTON E.D., 1977. - Temporel variation observed in the hydrographic regime near Cabo Corveiro in the northwest African upwelling region, February to April 1974. *Deep-Sea Res.*, 24: 7-23.
- BARTON E.D., 1985. - Structure and variability of the central water mass front off Cabo Blanco, October 1981-April 1982. *In: Simp. Int. Sobre las Areas de Afloramiento mas Importantes del Oeste Africano* (Bas C., Margalef R. & P. Rubies, eds), Inst. Invest. Pesq., Barcelona, 1: 49-61.
- BERRAHO A. & O. ETTAHIRI, 1999. - Étude ichthyoplanctonologique du maquereau, chinchards et sardinelles de la côte Atlantique marocaine (1994-1997). *Trav. Doc. INRH*, 107: 58-83.
- BINET D., 1988. - Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest africaine. *Aquat. Living Res.*, 1: 115-132.
- BINET D., 1991. - Dynamique du plancton dans les eaux côtières ouest-africaines: écosystèmes équilibrés et déséquilibrés. *In: Pêcheries ouest-africaines, Variabilité, Instabilité et Changement* (Cury P. & C. Roy, eds), pp. 117-136. Paris: ORSTOM.
- CHAVANCE P., BA I. & S. KRIVOSPITCHENKO, 1991. - Les ressources pélagiques. *In: L'Environnement, les Ressources et les Pêcheries de la ZEE mauritanienne* (Chavance P. & M. Girardin, eds), *Bull. Cent. Nat. Rech. Océanogr. Pêches, Nouadhibou*, 23: 28-187.
- CURY P. & C. ROY, 1987. - Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire : une approche globale. *Oceanol. Acta.*, 10: 347-357.
- ETTAHIRI O., 1996. - Étude de la phase planctonique de la sardine, *Sardina pilchardus* et de l'anchois *Engraulis encrasicolus* des côtes atlantiques marocaines. Thèse Doctorat, 262 p. Brest: Univ. Bretagne Occidentale.
- ETTAHIRI O., BERRAHO A., VIDY G., RAMDANI M. & T. DO CHI, 2003. - Observation on the spawning of *Sardina* and *Sardinella* off the south Moroccan Atlantic coast (21-26°N). *Fish. Res.*, 60: 207-222.
- FAO, 2001. - Rapport du groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique Nord-Occidentale. *FAO*, 657: 133.
- FREON P., 1984. - Des modèles de production appliqués à des fractions de stock dépendants des vents upwelling (pêche sardinière au Sénégal). *Océanogr. Trop.*, 19: 67-94.
- GARCIA S., 1982. - Distribution, migration and spawning of the main fish resources in the northern CECAF area. CECAF/ECAF séries 82/25, 9 p. + cartes. Rome: FAO.
- GARCIA C.M., PRIETO L., VARGAS M., ECHEVARRIA F., GARCIA-LAFUENTE J., RUIZ J. & J.P. RUBIN, 2002. - Hydrodynamics and the spatial distribution of plankton and TEP in the Gulf of Gadiz (SW Iberian Peninsula). *J. Plankton Res.*, 24(8): 817-833.
- HAGEN E., 2001. - Northwest African upwelling scenario. *Oceanol. Acta*, 24: S113-S128.
- JACQUES G. & P. TREGUER, 1986. - Écosystèmes pélagiques marins. *In: Collection d'Écologie*, 19, p. 243. Paris: Masson.
- HUGUES P. & E.D. BARTON, 1974. - Physical investigations in the upwelling region of North West Africa on RRS Discovery cruise 48. *Téthys*, 6: 43-52.
- INRH, 2002. - Les Ressources halieutiques marocaines: Situation et Niveaux d'Exploitation. 167 p. Doc. Tech. INRH.
- KAZI-AOUAL F., HITIER S., SABATIER R. & J.D. LEBRETON, 1995. - Refined approximations to permutation tests for multivariate inference. *Comput. Stat. Data Anal.*, 20: 643-656.

- LEBRETON J.D., CHESSEL D., PRODON R. & N. YOCCOZ, 1988. - L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. Variables de milieu quantitatives. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 9: 53-67.
- LLINAS O., FRAGA F. & E.D. BARTON, 1985. - Nutrient distributions in the central water mass front near Cabo Blanco, October 1981. *In: Simp. Int. Sobre las Areas de Afloramiento mas Importantes del Oeste Africano (Bas C., Margalef R. & P. Rubies, eds), Inst. Invest. Pesq., Barcelona, 1: 37-48.*
- MAKAOUÏ A., ORBI A., LARISSI J., ZIZAH S. & K. HILMI, 2000. - Principales caractéristiques océanographiques de la côte Atlantique marocaine de 1994 à 1998. *Trav. Doc. INRH, 109: 2-52.*
- MARCHAL E., 1991. - Les campagnes acoustiques d'étude des stocks de la région Maroc-Mauritanie-Sénégal. Rapport du groupe de réflexion : analyse des résultats et perspectives de recherches. 170 p. Coll. Colloques et Séminaires, ORSTOM.
- MENDELSSOHN R. & P. CURY, 1987. - Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivorian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 408-421.
- MENSAH M.A., 1995. - Availability of *Sardinella aurita* eggs and larvae off Tema during the period 1969-1992. *In: Dynamics and Use of Sardinella Resources from Upwelling off Ghana and Ivory Coast (Bard F.X. & K.A. Koranteg, eds), pp. 290-304. Coll. Colloques et Séminaires, ORSTOM.*
- MINAS H.J., CODISPOTI L.A. & R.C. DUGDALE, 1982. - Nutrient and primary production in the upwelling region of Northwest Africa. *Rap. Cons. Int. Explor. Mer*, 180: 148-183.
- MITTELSTAEDT E., 1991. - The ocean boundary along the northwest African coast circulation and oceanographic properties at the sea surface. *Prog. Oceanogr.*, 26: 307-355.
- NYKJAER L. & L. VAN CAMP, 1994. - Seasonal and interannual variability of coastal upwelling along northwest Africa and Portugal from 1981 to 1991. *J. Geophys. Res.*, 99: 14197-14207.
- PARRISH R.H., BAKUM A., HUSBY D.M. & C.S. NELSON, 1983. - Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. *In: Proc. Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources (Sharp G.D. & J. Csirke, eds), FAO Fish. Rep.*, 291: 731-778.
- PRONIER O., 2000. - Analyse des peuplements ichtyologiques des plans d'eau français et perspectives de gestion piscicole. Thèse Doctorat, 200 p. Toulouse: INPT.
- QUAATEY S.N.K. & C.D. MARAVELIAS, 1999. - Maturity and spawning pattern of *Sardinella aurita* in relation to water temperature and zooplankton abundance off Ghana, West Africa. *J. Appl. Ichthyol.*, 15: 63-69.
- RODRIGUEZ V., BLANCO J.M., ECHEVARRIA F., RODRIGUEZ J., JIMENEZ-GOMEZ F. & B. BAUTISTA, 1994. - Nutrientes, fitoplancton, bacterias y material particulado del mar de Alboran, en julio de 1992. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr.*, 146: 53-77.
- RODRIGUEZ J.M., HERNANDEZ-LEON S. & E.D. BARTON, 1999. - Mesoscale distribution of fish larvae in relation to an upwelling filament off Northwest Africa. *Deep-Sea Res.*, 46: 1969-1984.
- RODRIGUEZ J.M., BRAUN J.G. & A. GARCIA, 2000. - Spatial variability of the mesozooplankton biomass and ichthyoplankton in the Canary region, in autumn 1991. *J. Plankton Res.*, 22(7): 1377-1391.
- RODRIGUEZ J.M., BARTON E.D., EVE L. & S. HERNANDEZ-LEON, 2001. - Mesozooplankton and ichthyoplankton distribution around Gran Canaria, an oceanic island in the NE Atlantic. *Deep-Sea Res.*, 48: 2161-2183.
- RUBIN J.P., GIL J., RODRIGUEZ V., BLANCO J.M., ECHEVARRIA F., RODRIGUEZ J., JIMENEZ-GOMEZ F. & B. BAUTISTA, 1994. - Relaciones entre distribución ictioplanctónica, hidrológica, biomasa y pigmentos fitoplanctonococ, oxígeno disuelto y nutrientes en el mar de Alboran (julio, 1992). *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr.*, 146: 79-87.
- ROY C., 1989. - Les stratégies de reproduction des clupéidés dans les zones d'upwelling. *Aquat. Living Res.*, 2: 21-29.
- ROY C., 1991. - Les upwellings : le cadre physique des pêcheries côtières ouest-africaines. *In: Pêcheries ouest-africaines, Variabilité, Instabilité et Changement (Curry P. & C. Roy, eds), pp. 38-66. Paris: ORSTOM.*
- ROY C., 1996. - Upwellings et zones de rétention. Atelier sur les ressources pélagiques côtières de l'upwelling du nord-ouest africain : Suivi et Prédiction. *ISPM, Projet FAO TCP/MOR/4556: 1-9.*
- TER BRAAK C.J.F., 1986. - Canonical correspondence analysis: New eigenvector techniques for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 69: 69-77.
- TOMCZAK M., 1978. - De l'origine et la distribution de l'eau remontée à la surface au large de la côte nord-ouest africaine. *Ann. Hydrogr.*, 5^e série, (6)748: 5-14.
- VAN CAMP L., NYKJAER L., MITTELSTAEDT E. & P. SCHLITTENHARDT, 1991. - Upwelling and boundary circulation off northwest Africa as depicted by infrared and visible satellite observations. *Prog. Oceanogr.*, 26: 357-402.
- WALSH J.J., 1977. - A biological sketchbook for an eastern boundary current. *In: The Sea (Goldberg E.D., McCave I.N., O'Brien J.J. & J.H. Steele, eds), 6: 923-968. New York: John Wiley & Sons.*
- ZAR J.H., 1984. - Biostatistical Analysis. 2nd edit. 718 p. New Jersey: Prentice-Hall, Inc.