

Les peuplements de copépodes épiplanctoniques du Pacifique Sud-Ouest. Composition, variabilité

Zooplankton
Copépodes
Peuplements
Écologie
Pacifique tropical
Zooplankton
Copepods
Populations
Ecology
Tropical Pacific

Alain DESSIER

Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM), Centre ORSTOM de Brest, IFREMER, BP n° 70, 29263 Plouzané, France.

Reçu le 12/11/87, révisé le 9/2/88, accepté le 10/2/88.

RÉSUMÉ

Entre 1977 et 1982, un échantillonnage du zooplancton superficiel à l'aide du « Small Plankton Indicator » a été effectué dans le Pacifique Sud-Ouest (entre 0° et 35°S), par des navires non spécialisés. Afin d'obtenir une valeur moyenne des divers paramètres envisagés (effectifs de copépodes, coordonnées sur les axes factoriels, paramètres d'environnement, etc.) pour chaque élément d'une grille spatiale, ou spatio-temporelle, il a été fait appel à une technique d'interpolation fondée sur le krigeage. Une analyse des peuplements de copépodes a été réalisée en combinant une méthode d'ordination (analyse factorielle des correspondances) et une méthode de classification (classification ascendante hiérarchique).

La variabilité des peuplements est principalement gouvernée par la structure méridienne de l'environnement, elle-même soumise à une évolution saisonnière.

Deux principaux gradients méridiens d'abondance croissante sont observés. L'un, au sud de la Nouvelle-Calédonie, correspond à la formation, pendant l'hiver austral, d'une couche homogène très épaisse permettant la diffusion vers la surface d'éléments nutritifs; des peuplements comprenant des espèces herbivores et omnivores, de taille moyenne à grande, se développent alors. L'autre, au nord de la zone, dépend de l'upwelling équatorial. L'augmentation de l'effectif total des copépodes est, dans ce cas, surtout le fait d'espèces herbivores (et omnivores) de petite taille, à cycle biologique rapide et donc capables d'exploiter au mieux des périodes d'enrichissement de courte durée.

Au nord de la Nouvelle-Zélande, la forte dominance de l'espèce *Temora turbinata* peut être rapprochée de l'existence de zones frontales liées à la convergence tropicale.

Dans le voisinage des archipels (Nouvelle-Calédonie, Vanuatu et Fidji) se développent, principalement durant la saison humide (été austral), des peuplements à affinité néritique.

La composante océanique des peuplements est représentée par les deux espèces du genre *Farranula*. Elles présentent un maximum estival quand l'extension méridionale des eaux équatoriales, chaudes et peu salées, est la plus grande.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 3, 249-258.

ABSTRACT

Composition and variability of epipelagic populations in the South-West Pacific

Between 1977 and 1982, a zooplankton sampling survey using a "Small Plankton Indicator" was carried out in the South-West Pacific (0-35°S) by ships of opportunity. In order to obtain a mean value of the considered parameters (copepod numbers, coordinates along the factorial axis, environmental parameters, etc.), for each mesh of a space or space-time grid, an interpolation technique, based on kriging, was used. An analysis of the copepod populations was made by a combination of a method of ordination (correspondence analysis) and a method of clustering.

The variability of the populations is mainly determined by the meridional structure of the environment, which itself has seasonal variations.

Two main meridional gradients of increasing numbers are observed. One, south of New Caledonia, corresponds to the formation, during the austral winter, of a very thick homogeneous layer allowing the diffusion of nutrients to the surface; populations, including medium- and large-sized herbivorous and omnivorous species, are growing at that time. The other gradient, north of the studied area, depends on the equatorial upwelling. The increase in the total copepod number is mainly due, in this case, to herbivorous (and omnivorous) species of small size, which have a rapid biological cycle and are consequently able to use small periods of enrichment to best advantage. North of New Zealand, the great dominance of the *Temora turbinata* species may be related to the presence of frontal zones associated with the tropical convergence.

In the vicinity of the archipelagos (such as New Caledonia, Vanuatu, Fiji), populations with partly neritic characteristics develop mainly during the wet season (austral summer).

The oceanic component of the populations is represented by two species of *Farranula*, which exhibit a summer maximum when the meridional extension of equatorial water (warm and relatively desalted) is the strongest.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 3, 249-258.

INTRODUCTION

Depuis une dizaine d'années, il est demandé à certains navires du réseau d'observation mis en place par l'ORSTOM dans le Pacifique tropical (Meyers, Donguy, 1980) de récolter des échantillons de zooplancton. Initialement, deux techniques d'échantillonnage ont été utilisées: filtration de l'eau de remplissage de la piscine du bord sur une gaze de 330 μm (Dessier, 1981) et traits de «Small Plankton Indicator» (SPI). Ce sont les prélèvements faisant appel à cette dernière technique qui seront étudiés ici. Cependant, elle n'a été employée que dans le Pacifique Sud-Ouest (fig. 1) et a été abandonnée en 1982, faute de navires remplissant les conditions nécessaires à ce type d'échantillonnage: vitesse n'excédant pas 10 nœuds et rotations régulières sur les diverses lignes de navigation de la région.

Dans une étude antérieure faisant appel aux «prélèvements piscine» (Dessier, 1983), nous avons reconnu, à l'échelle du Pacifique tropical Sud et équatorial Est, l'unité faunistique du Pacifique Sud-Ouest. Nous nous proposons dans cet article, à partir des 698 prélèvements obtenus avec le SPI entre 1977 et 1982, d'affiner la description de la variabilité, essentiellement spatiale, des peuplements de copépodes épiplanctoniques de cette région du Pacifique. Il faut remarquer que les peuplements échantillonnés diffèrent sensiblement selon les deux techniques utilisées: avec le SPI l'eau est filtrée sur une gaze de 200 μm et le trait est effectué très près de la surface (1 à 2 m, contre 5 à 10 m dans le cas des «récoltes piscine»), aussi accède-t-on par cette technique à des populations plus superficielles composées d'individus de plus petite taille. Enfin, l'extension méridienne de la zone géographique que nous envisageons ici est nettement plus importante que celle concernée par les «récoltes piscine» et permet donc de couvrir un éventail de conditions d'environnement plus variées du Pacifique Sud-Ouest.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

On trouvera une description du SPI dans Glover (1953). L'appareil est constitué par un tube stabilisé par un empennage et par un aileron avant; l'eau entre par un orifice de 1,3 cm et le plancton est recueilli sur un disque de gaze, de 3,2 cm de diamètre et 200 μm de vide de maille, situé à l'arrière de l'appareil. Selon Barnes (1951), le rapport entre la surface de l'orifice d'entrée d'eau et celle du disque de gaze, égal à 1/6,

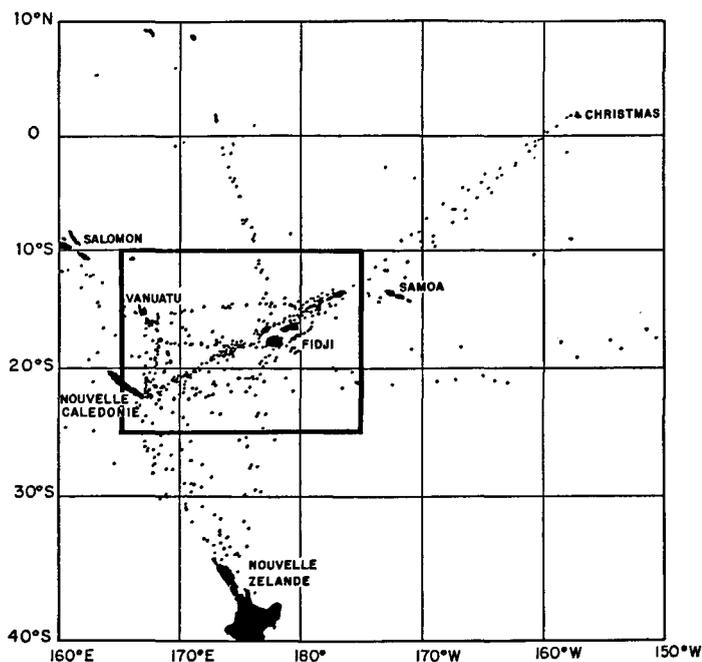


Figure 1

Localisation géographique des 698 récoltes au «Small Plankton Indicator». Le secteur géographique délimité par un trait épais a fait l'objet d'une étude plus détaillée (cf. texte).

Geographical location of the 698 samples obtained with the «Small Plankton Indicator». The zone delimited by a thick line was the subject of closer study (see text).

permettrait une filtration complète de l'eau pénétrant dans l'appareil; toujours selon Barnes, le coefficient de variation des captures serait du même ordre de grandeur que celui obtenu avec un filet classique utilisé horizontalement.

L'appareil était remorqué pendant environ 30 minutes, à une vitesse de l'ordre de 10 nœuds, et on peut estimer le volume d'eau filtré à environ 1,2 m³. Le disque de gaze était ensuite conservé dans un mélange eau de mer-formol. Les traits ont, dans la mesure du possible, été effectués quotidiennement entre 20 et 21 h, soit 2 à 3 heures après le coucher du soleil (donc à une heure locale voisine de celle des «récoltes piscine»). L'heure

Tableau 1

Liste des 58 espèces de copépodes utilisées dans les analyses multivariées avec leur proportion et leur nombre d'occurrences dans l'ensemble des 698 récoltes.

List of the 58 copepod species used in the multivariate analyses, showing proportion and frequency in the 698 samples collected.

<i>Farranula concinna</i>	9,57%	551
<i>Temora turbinata</i>	8,23	42
<i>Clausocalanus</i> spp.	8,13	609
<i>Oncaea venusta</i>	7,37	609
<i>Farranula gibbula</i>	6,68	513
<i>Acartia negligens</i>	5,70	611
<i>Canthocalanus pauper</i>	4,26	347
<i>Paracalanus</i> spp.	3,97	276
<i>Undinula darwinii</i>	3,39	285
<i>Acrocalanus gracilis</i>	3,10	403
<i>Lucicutia flavicornis</i>	2,90	471
<i>Pleuromamma piseki</i>	2,85	372
<i>Calanus minor</i>	2,30	436
<i>Macrosetella gracilis</i>	2,21	291
<i>Microsetella</i> spp.	2,16	238
<i>Calanopia</i> spp.	1,93	248
<i>Oithona</i> spp.	1,80	306
<i>Onychocorycaeus agilis</i>	1,72	332
<i>Oncaea curta</i>	1,43	102
<i>Corycaeus speciosus</i>	1,30	390
<i>Temora discaudata</i>	1,23	284
<i>Acrocalanus longicornis</i>	1,07	276
<i>Acartia danae</i>	0,93	51
<i>Calocalanus pavo</i>	0,91	267
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	0,88	232
<i>Ischnocalanus plumulosus</i>	0,62	224
<i>Undinula vulgaris</i>	0,62	160
<i>Euchaeta indica</i>	0,61	64
<i>Eucalanus subcrassus</i>	0,61	84
<i>Mecynocera clausi</i>	0,55	84
<i>Centropages orsinii</i>	0,53	89
<i>Ditrichocorycaeus asiaticus</i>	0,53	132
<i>Agetus typicus</i>	0,51	166
<i>Euchaeta rimana</i>	0,47	111
<i>Pleuromamma gracilis</i>	0,44	144
<i>Scolecithrix danae</i>	0,39	142
<i>Corycaeus crassiusculus</i>	0,36	190
<i>Oncaea mediterranea</i>	0,36	129
<i>Acrocalanus monachus</i>	0,35	183
<i>Oncaea conifera</i>	0,33	97
<i>Pontellina plumata</i>	0,31	162
<i>Candacia catula</i>	0,29	120
<i>Candacia ethiopica</i>	0,27	101
<i>Neocalanus gracilis</i>	0,25	134
<i>Labidocera acutifrons</i>	0,25	99
<i>Eucalanus attenuatus</i>	0,24	114
<i>Pleuromamma borealis</i>	0,20	63
<i>Centropages elongatus</i>	0,19	79
<i>Eucalanus pileatus</i>	0,17	29
<i>Euchaeta marinella</i>	0,14	37
<i>Copilia mirabilis</i>	0,14	83
<i>Agetus staccus</i>	0,10	46
<i>Centropages furcatus</i>	0,10	29
<i>Eucalanus mucronatus</i>	0,09	28
<i>Labidocera detruncata</i>	0,09	40
<i>Lubbockia</i> sp.	0,09	54
<i>Urocorycaeus lautus</i>	0,08	50
<i>Paracandacia truncata</i>	0,07	42

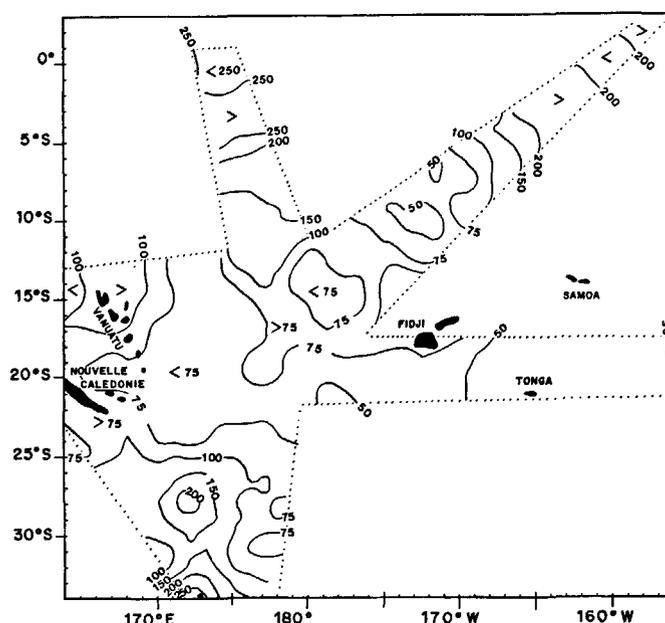


Figure 2

Répartition géographique de l'effectif moyen du total copépodes par trait de «Small Plankton Indicator».

Geographical distribution of copepod population averages related to the scales of the "Small Plankton Indicator".

choisie était destinée à minimiser les conséquences des migrations nyctémérales. On peut toutefois se demander si un échantillonnage très superficiel est suffisamment représentatif des peuplements épiplanctoniques. La comparaison de la série de récoltes au SPI, effectuées entre 10 et 25°S, avec les «prélèvements piscine» obtenus dans la même zone, mais à une profondeur sensiblement supérieure, montre l'existence de différences, essentiellement quantitatives, dans la composition des échantillons. Ainsi, des espèces considérées comme sub-superficielles, telles *Lucicutia flavicornis* ou *Pleuromamma piseki*, sont mieux représentées dans l'ensemble des «prélèvements piscine» où, par leur abondance, elles se classent respectivement en 1^{re} et 2^e positions, contre 6^e et 8^e dans les récoltes au SPI. Il semble, cependant, que l'on puisse considérer que, globalement, les deux techniques d'échantillonnage fournissent une information concordante. Un certain nombre d'espèces, bien que fréquentes dans la couche des 100 premiers mètres, n'apparaissent jamais, ou que très rarement, dans ces deux ensembles de récoltes; c'est par exemple le cas de *Haloptilus* spp. ou *Euaetideus* spp., identifiées dans plus de 50% des 241 pêches planctoniques effectuées entre 70-100 m et la surface au cours de 5 campagnes réalisées en 1978-1979 dans le Pacifique Sud-Ouest (Conand *et al.*, 1980; Dessier, non publié). Il s'agit généralement d'espèces peu abondantes, entrant pour nettement moins de 1% dans le total des individus d'une récolte (Dessier, 1979).

Les copépodes ont été identifiés et dénombrés jusqu'au niveau spécifique. Le matériel récolté était généralement peu abondant, puisque l'effectif moyen par échantillon n'a été que d'environ 110 individus, avec une très forte variabilité selon les zones géographiques (fig. 2). Le tableau 1 donne la liste complète des genres et espèces identifiés, classés par abondance décroissante dans l'ensemble des récoltes.

La densité de l'échantillonnage est maximale dans une zone géographique s'étendant zonalement de la Nouvelle-Calédonie aux îles Wallis et Futuna, et englobant les archipels du Vanuatu et des Fidji; la répartition des récoltes dans le temps y est relativement régulière. La série chronologique 1977-1982 présente beaucoup trop d'interruptions pour espérer pourvoir appréhender autre chose que la variabilité saisonnière moyenne; nous verrons plus loin qu'elle est difficilement dissociable de la variabilité spatiale. D'autres lignes de navigation échantillonnées plus irrégulièrement (Nouvelle-Calédonie-Nouvelle-Zélande) ou même seulement à 2 ou 3 occasions (Fidji-Japon et Fidji-Amérique du Nord), ont permis d'étendre la zone d'investigation vers le nord, jusqu'à l'équateur et jusqu'à 35° vers le Sud.

Afin de nous aider à dégager les traits saillants de la variabilité des peuplements, nous avons fait appel à l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). Cette méthode fournit des ordinations très semblables à celles que donne l'Analyse en Composantes Principales, mais elle serait toutefois préférable à cette dernière dans le cas de gradients très prononcés (Legendre, Legendre, 1984), ce qui, nous le verrons, est le cas entre la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Zélande. Dans un premier temps, l'analyse a été pratiquée sur le tableau complet des $I=698$ récoltes et $J=58$ espèces du tableau 1. Ensuite, nous avons considéré la zone géographique 25-10°S et 165E-175°W (fig. 1) où, avec $I=499$ récoltes, la densité des observations est la plus forte. Nous y avons retenu comme descripteurs 57 espèces, après élimination de *Temora turbinata* dont l'occurrence et l'abondance dans cette zone sont très faibles.

Afin d'obtenir des regroupements de récoltes représentant au mieux les peuplements de la zone étudiée, sans faire intervenir un mélange d'intuition (connaissance *a priori* des facteurs du milieu) et d'arbitraire de la part de l'expérimentateur, nous avons fait appel à une technique de classification (Classification Ascendante Hiérarchique, CAH de Jambu, 1981). La CAH a été pratiquée sur la matrice de distance euclidienne des observations dans l'espace des cinq premiers facteurs obtenus par l'AFC. Dans le cas du tableau complet des 698 récoltes, ils représentent plus de 40% de la variance totale. Le fait de pratiquer cette CAH dans un espace de dimension réduite accélère les calculs et fournit des partitions plus nettes que celles prenant en compte une information plus abondante et souvent redondante (Laurec, 1979).

Le recours à des navires non spécialisés dans la collecte d'observations, s'il permet d'assurer une certaine continuité dans le temps, présente l'inconvénient de limiter presque exclusivement l'échantillonnage aux routes maritimes, comme cela apparaît sur la carte de la figure 1. Par exemple, dans la zone 25-10°S et 165°E-175°W, nous ne disposons d'au moins une récolte que dans 44% des carrés de $1 \times 1^\circ$, et ce avec des densités d'observations très variables (17% avec une récolte et 4% avec 10 récoltes ou plus). La présentation d'un paramètre, quel qu'il soit, sous une forme cartographique, peut conduire à une interprétation subjective des données. D'autre part, les techniques de cartographie automatique nécessitent la création d'une grille dont chaque

élément, la maille (ici degré carré), comprend une valeur moyenne du paramètre. La théorie des variables régionalisées due à Matheron (1965) apporte à la résolution de ces problèmes d'interpolation une base théorique solide; la méthode d'estimation proposée est connue sous le nom de «krigeage» (cf. Delhomme, 1978, pour une présentation générale). Nous avons déjà eu recours à ces techniques (Dessier, Donguy, 1987) et nous y avons dans ce travail fait largement appel. Une des étapes du krigage consiste à analyser la structure spatiale (ou spatio-temporelle) du phénomène en calculant une fonction de structure, le variogramme (ou, plus précisément, le demi-variogramme). L'information apportée par la comparaison des variogrammes calculés dans différentes directions nous informera sur l'anisotropie du phénomène. On peut aussi tenter d'interpréter chacune des fluctuations du graphe, en terme de périodicité d'un phénomène ou bien comme étant la conséquence de la superposition de variations à des échelles géographiques différentes. En fait, la plupart du temps, ces variations sont la conséquence du bruit existant dans l'estimation des différentes valeurs du variogramme à partir d'un nombre de couples parfois réduit (en particulier lorsque les variogrammes sont calculés selon des directions privilégiées); pour le krigage nous avons calculé des variogrammes moyens dans toutes les directions du plan.

La vocation initiale du réseau d'observations par navires non spécialisés est la collecte d'informations concernant l'environnement marin. Nous disposons donc aussi pour la période considérée, de mesures de la température et de la salinité de surface et de profils thermiques entre 0 et 3-400 m, obtenus à l'aide d'XBT. Des mesures de la concentration en chlorophylle de la couche de surface ont aussi été effectuées en utilisant une technique mise au point par Dandonneau (1982).

RÉSULTATS

Abondance totale des copépodes

La figure 2 représente la répartition spatiale du nombre total de copépodes par récolte. L'interpolation par krigage a été effectuée après transformation \log^2 des effectifs, et les valeurs arithmétiques figurant sur la carte résultent d'une transformation inverse. Les abondances s'accroissent selon deux directions principales, au sud de la Nouvelle-Calédonie, vers la Nouvelle-Zélande, et au nord de 10°S, en se rapprochant de l'équateur. Un enrichissement moins prononcé peut être aussi noté dans l'ouest de la zone (Nouvelle-Calédonie et Vanuatu). Enfin, un gradient zonal d'appauvrissement, en direction du Pacifique central, est perceptible au niveau de 20°S. Les structures méridiennes dominent cependant très largement, ainsi qu'en témoigne la comparaison des graphes des variogrammes calculés selon les directions Nord-Sud et Est-Ouest. Les fluctuations saisonnières d'abondance sont à peine perceptibles; dans la partie centrale, on note une légère différence entre l'été austral (moyenne d'une centaine d'individus) et l'hiver (environ 75 individus par échantillon).

Les grandes lignes de la variabilité spatiale des peuplements (AFC sur l'ensemble des récoltes)

Le premier facteur obtenu par l'AFC extrait 16% de la variance totale. Il individualise très fortement un ensemble de récoltes provenant du sud de la Nouvelle-Calédonie, et dans lesquelles domine très largement l'espèce *Temora turbinata* (elle intervient pour 89% dans la définition de ce facteur). La proportion de *T. turbinata* dépasse 50% entre 32 et 34°S, et diminue ensuite très rapidement vers le nord, où l'espèce disparaît pratiquement au-delà de 20-22°S. La CAH regroupe ces récoltes en un ensemble de 19 éléments contribuant pour 93% à la définition du 1^{er} axe.

Le second axe fait apparaître l'influence du gradient méridien, en même temps qu'il opère une coupure entre les mois de décembre à mai, d'une part, et ceux de juin à novembre de l'autre, c'est-à-dire grossièrement entre la saison humide et la saison sèche. Les 8 classes, retenues dans la CAH, reflètent les effets combinés d'une discrimination spatiale et temporelle. En fait, si on examine la contribution globale des récoltes d'une classe donnée à la définition de l'axe 2, on constate qu'elle est maximale (32%) pour une classe ne contenant que 31 récoltes, obtenues aussi entre la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Zélande (mais où *T. turbinata* est absent ou faiblement représenté). Dans le plan factoriel des axes 2-3, cette classe est localisée vers le « pôle hivernal » de l'axe 2. A l'opposé, on trouve une classe de 19 observations provenant toutes d'une zone comprise entre 12-13°S et l'équateur, où l'on peut supposer que les conditions estivales sont les plus marquées et les plus persistantes. Entre ces deux extrêmes se distribuent d'autres classes beaucoup plus importantes numériquement: trois d'entre elles totalisent 583 récoltes, provenant presque toutes de la partie centrale de la zone. On retrouve dans cette ordination, mais de façon beaucoup moins prononcée, la combinaison d'un facteur spatial (gradient méridien) et saisonnier.

L'interprétation du troisième facteur est plus complexe; il semble opposer le début (janvier) et la fin (mai) de l'été austral. Là encore se superpose une composante spatiale avec, correspondant au début de la période estivale, des récoltes provenant du nord de la zone, et, en ce qui concerne la fin, une classe regroupant 104 récoltes obtenues au voisinage des deux ensembles insulaires, Nouvelle-Calédonie-Loyautés-Vanuatu d'une part, et Fidji de l'autre. On peut interpréter cette dernière classe comme la marque d'un maximum de l'influence insulaire à la fin de l'été, saison où la pluviosité est la plus forte dans la région.

Cette première analyse montre la relative homogénéité de la partie centrale, à l'échelle géographique envisagée. L'essentiel de la variance expliquée par les facteurs 1 à 3 provient en premier lieu des récoltes du sud de la Nouvelle-Calédonie et, dans une moindre mesure, de la région sub-équatoriale (nord des Fidji et des Samoa).

Étude de la zone centrale (25-10°S et 165°E-175°W)

Après avoir effectué une AFC sur les 499 récoltes réparties dans cette zone, nous avons calculé, par kri-

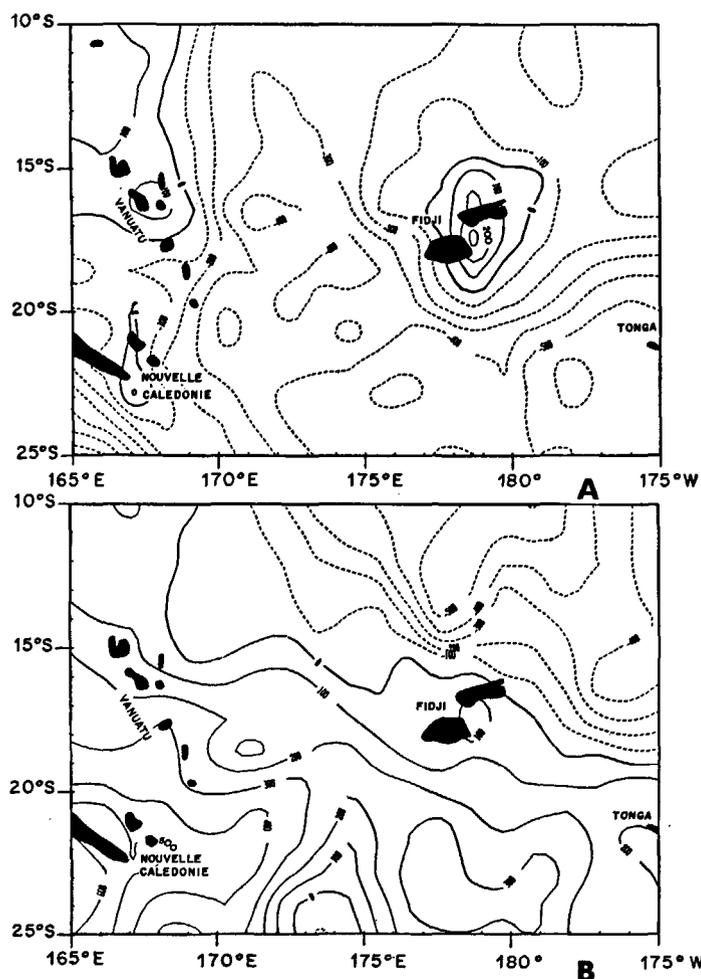


Figure 3
Cartographie des coordonnées-observations ($\times 1000$) sur les axes 1 (A) et 2 (B) obtenues par une Analyse Factorielle des Correspondances appliquées aux 499 récoltes du secteur géographique défini sur la figure 1.

Coordinates ($\times 1000$) along the axes 1 (A) and 2 (B) obtained by factorial correspondence analysis applied to 499 samples from the geographical area defined in Figure 1.

geage, une coordonnée moyenne par degré carré, sur chacun des 5 premiers axes factoriels. Nous avons représenté sur la figure 3 les cartes relatives aux deux premiers facteurs. Le premier axe oppose l'environnement insulaire (Nouvelle-Calédonie, Vanuatu et Fidji) à l'environnement hauturier, et le second représente approximativement le gradient méridien. Ces deux facteurs comportent une composante saisonnière agissant selon des modalités différentes, que nous examinerons plus loin. Les variogrammes relatifs aux 3 autres facteurs mettent aussi en évidence l'existence de structures spatiales autorisant le krigeage. Leur cartographie fait apparaître, plus ou moins nettement, la spécificité de diverses régions océaniques que nous allons tenter d'identifier plus précisément. Nous disposons donc d'une grille de 15×20 éléments caractérisés chacun par 5 variables (estimation par krigeage, des coordonnées sur les 5 premiers axes), que nous avons soumis à une CAH. Nous avons ainsi identifié 4 ensembles principaux, ou classes, correspondant au découpage géographique représenté figure 4. La structure méridienne des peuplements apparaît au niveau des ensembles 1, 4 et 2, grossièrement étagés du Sud au Nord.

A l'ouest, la classe 3, la mieux individualisée (fig. 4), englobe en grande partie l'archipel du Vanuatu; les

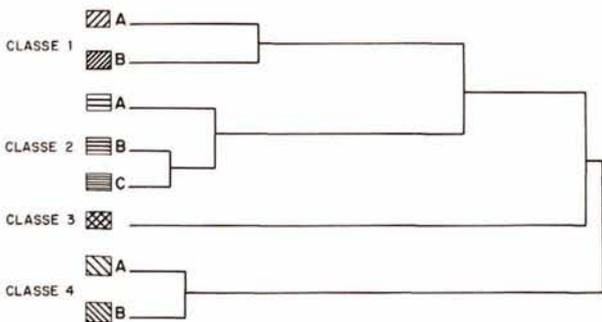
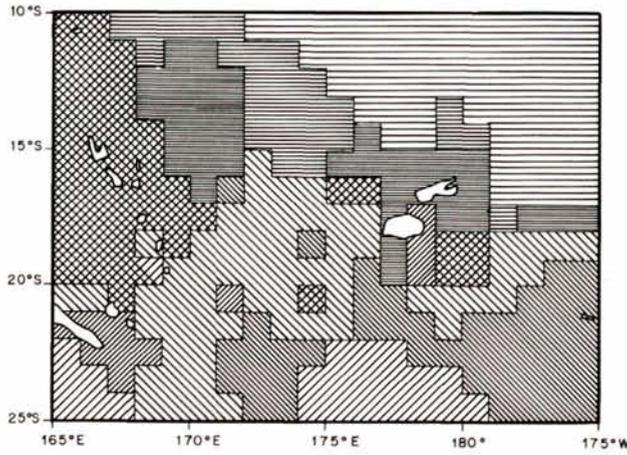


Figure 4
 Classification Ascendante Hiérarchique des secteurs 1° × 1° pratiquée dans l'espace des 5 premiers facteurs obtenus par une Analyse Factorielle des Correspondances. Une estimation de ces coordonnées, par carré degré, a été obtenue par krigeage.
 Clustering in 1° × 1° grids in the space of the five highest factors obtained by correspondence analysis. Estimation of coordinates by degree-square obtained through kriging.

peuplements y sont caractérisés par le genre *Calanopia* (cf. tab. 2).

Diverses sous-classes peuvent aussi être distinguées, mais à des seuils de similitude généralement élevés. Les mieux séparées sont les deux subdivisions de la classe 1. L'une (1 B), correspond au voisinage de la Nouvelle-Calédonie-Loyautés d'une part, et au sud des Fidji d'autre part; les espèces les mieux représentées dans l'ensemble des récoltes obtenues dans ces deux secteurs géographiques appartiennent au genre *Paracalanus* (dénombré globalement) et à *Canthocalanus pauper*, attestant le caractère néritique de ces peuplements. Dans l'autre sous-classe (1 A), la composante néritique subsiste, mais l'importance prise par une espèce herbivore plus océanique, (*Undinula darwinii*) ou omnivore et migratrice (*Pleuromamma piseki*), indique l'existence d'autres mécanismes d'enrichissement que ceux liés aux «effets d'îles»; nous les examinerons plus loin. *Macrosetella gracilis* est une autre espèce caractéristique de cette sous-classe (ainsi d'ailleurs, mais dans une moindre mesure, que de la sous-classe correspondant à la partie la plus méridionale de la classe 4). Elle est aussi herbivore, mais aurait un régime très spécifique composé essentiellement de *Trichodesmium* (Turner, 1984), algue bleue susceptible de proliférer superficiellement, dans certaines conditions d'environnement (périodes de

calme prolongé, particulièrement pendant l'été austral; Dandonneau, Gohin, 1984).

La classe 2 peut être subdivisée en 3 sous-classes se différenciant principalement par l'importance relative du genre *Farranula* (*F. concinna* et *F. gibbula*); celle-ci diminue de la sous-classe 2 A à 2 C. Parmi les autres espèces les mieux représentées dans ces peuplements, on retrouve aussi, tout comme dans la sous-classe 1 B, *Canthocalanus pauper*.

La composante temporelle dans la variabilité des peuplements de cette zone apparaît lorsqu'on projette les barycentres des mois sur le plan factoriel 1-2. La discrimination entre les deux semestres, décembre à mai et juin à novembre, est opérée par une combinaison des deux axes. Le premier semestre (estival) contribue pour plus des 2/3 à la définition de chacun des deux axes. Il n'entre pas dans notre propos d'analyser ici en détail la composante temporelle de la variabilité des peuplements. Une AFC, pratiquée sur une série de 7 ans (1980-1986) de «récoltes piscine», montre que le signal saisonnier, représenté par le premier facteur, se manifeste approximativement jusque vers 170-175°W et disparaît totalement plus à l'est, dans le Pacifique central Sud (Dessier, non publié).

Tableau 2

Liste des espèces « caractéristiques » des classes et sous-classes issues de la CAH. Sont considérées comme caractéristiques les espèces dont la proportion dans les récoltes de la zone géographique correspondant à une classe ou sous-classe, excède d'au moins 50 % la proportion dans l'ensemble des récoltes, mentionnée dans le tableau 1.

List of "characteristic" species of the CAH classes and subclasses. Species considered as characteristic are those which account for at least 50% of the total samples in geographical zones corresponding to classes and subclasses referred to in Table 1.

Classe 1 A		Classe 2 C	
<i>Farranula concinna</i>	16,3%	<i>Farranula gibbula</i>	9,5%
<i>Undinula darwinii</i>	15,7	<i>Calanopia</i> spp.	4,2
<i>Macrosetella gracilis</i>	14,0	Classe 3	
<i>Pleuromamma piseki</i>	5,8	<i>Calanopia</i> spp.	8,4%
<i>Calanus minor</i>	4,9	<i>Acrocalanus gracilis</i>	6,4
Classe 1 B		<i>Temora discaudata</i>	4,6
<i>Paracalanus</i> spp.	11,9%	Classe 4 A	
<i>Canthocalanus pauper</i>	8,8	<i>Acartia negligens</i>	10,9%
<i>Centropages orsinii</i>	2,9	<i>Pleuromamma piseki</i>	6,7
<i>Temora discaudata</i>	2,7	<i>Calanus minor</i>	5,8
<i>Eucalanus pileatus</i>	1,4	<i>Lucicutia flavicornis</i>	4,7
Classe 2 A		<i>Macrosetella gracilis</i>	3,4
<i>Farranula concinna</i>	21,9%	Classe 4 B	
<i>Farranula gibbula</i>	11,9	<i>Acartia negligens</i>	12,1%
<i>Acartia negligens</i>	7,7	<i>Calanus minor</i>	5,8
<i>Canthocalanus pauper</i>	6,5	<i>Pleuromamma piseki</i>	4,4
<i>Lucicutia flavicornis</i>	4,7	<i>Macrosetella gracilis</i>	4,2
<i>Onychocorycaeus agilis</i>	4,1	<i>Euchaeta rimana</i>	1,7
Classe 2 B			
<i>Farranula concinna</i>	15,7%		
<i>Farranula gibbula</i>	14,5		
<i>Acartia negligens</i>	8,7		
<i>Lucicutia flavicornis</i>	4,8		

DISCUSSION

La très forte spécificité des peuplements rencontrés au nord de la Nouvelle-Zélande (large dominance de *Temora turbinata*) peut être rapprochée de l'existence, entre la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Zélande, de la Convergence Tropicale. Celle-ci serait générée par la rotation des alizés de Sud-Est qui passent au Sud-Ouest

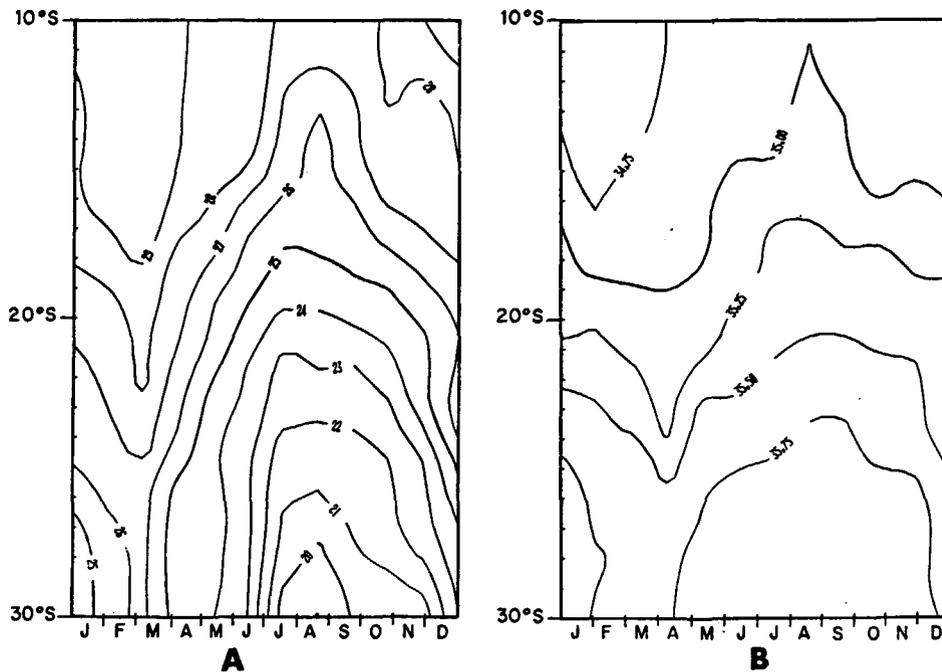


Figure 5

Diagramme spatio-temporel du cycle annuel moyen de la température (A) et de la salinité (B) de surface, calculé pour la période 1979-1981, entre 173° et 177°E.

Space-time diagram of the average annual cycle of temperature (A) and salinity (B) at the surface, calculated for the period 1979-1981 between 173° and 177°E.

au niveau de leur limite Sud (Rotschi, Lemasson, 1967). Elle serait associée à un front thermique, dont la position est centrée approximativement sur l'isotherme 22°C. En fait, si l'existence d'une zone frontale est admise dans cette région, celle-ci apparaît très labile et se manifeste par des resserrements d'isothermes plus ou moins localisés (Jarrige *et al.*, 1979). De même, un déplacement méridien saisonnier n'apparaît pas clairement, à l'encontre des isothermes de surface pour lesquels existe une telle migration cyclique; la figure 5 représentant une situation moyenne 1979-1981, les gradients horizontaux importants sont donc estompés. Les 86 récoltes obtenues entre 23 et 35°S ne permettent malheureusement pas un tracé satisfaisant de diagrammes spatio-temporels (latitude-temps) des abondances de *T. turbinata* ou d'autres espèces caractéristiques de la région. La tentative effectuée sur *T. turbinata* montre que les plus fortes concentrations sont observées dans les eaux froides, mais aucune tendance saisonnière n'apparaît dans les fluctuations d'abondance. Il semblerait que les populations superficielles de *T. turbinata* s'étendent davantage vers le Nord durant l'hiver austral, tandis qu'elles se concentrent au sud de 30°S en été. L'existence d'abondantes populations de cette espèce, du côté froid d'un front thermique, a été notée dans l'Atlantique, au sud du cap Lopez (Gabon), région où se forme un tel front durant l'hiver austral (Dessier, 1979). *T. turbinata* est une espèce généralement considérée comme côtière, susceptible d'atteindre localement des concentrations très élevées et donc probablement très sur-dispersée. A la station côtière de Pointe-Noire (Congo) nous avons observé des effectifs dépassant 10 000 individus par m³ (Dessier, 1979) et, au nord de la Nouvelle-Zélande, nous en avons dénombré jusqu'à 620 dans un trait de SPI (soit plus 96% du total de l'échantillon).

Acartia danae est une autre espèce caractéristique du sud de la Nouvelle-Calédonie, fortement individualisée par l'AFC, cette fois par l'axe 2. Tout comme dans le Pacifique équatorial Est (Dessier, Donguy, 1987), elle possède un maximum hivernal très net.

C'est principalement dans l'évolution des structures thermiques verticales qu'il faut rechercher l'origine des mécanismes responsables des enrichissements trophiques au sud de 15°S. En 1982, l'épaisseur de la couche homogène, estimée par l'immersion de l'isotherme « température de surface moins un degré », varie de 40-50 m en été austral à plus de 130 m (jusqu'à 170 m vers 34°S) pendant l'hiver (fig. 6 B). Dandonneau et Gohin (1984), analysant les variations méridiennes et saisonnières de la concentration en chlorophylle dans la couche de surface, observent un enrichissement hivernal (légèrement mieux marqué entre 26-28°S qu'entre 30-32°S). Ils l'expliquent par un renforcement des vents durant l'hiver austral, provoquant un brassage vertical qui épaissit la couche de mélange et introduit dans celle-ci des sels nutritifs par érosion de la nutricline et diffusion turbulente. Une concentration en chlorophylle de l'ordre de 0,35 mg/m³, observée par Dandonneau et Gohin (1984) dans la couche de surface en hiver austral, est probablement assez représentative de la teneur de la couche euphotique dans son ensemble, puisque nous avons trouvé dans cette région, à la même période, un maximum de 0,50 mg/m³ localisé à une cinquantaine de mètres (Dessier, non publié). Nous avons noté le maximum hivernal de *Acartia danae*, réponse probable à ce signal saisonnier; on trouve aussi un pic hivernal chez d'autres espèces herbivores de plus grande taille et moins bien représentées dans nos échantillons: *Eucalanus elongatus*, *Neocalanus gracilis*, *Undinula darwinii* (la plus abondante) et *Eucalanus attenuatus*. La classe 1 A, avec *Undinula darwinii* représentant 15,7% du total

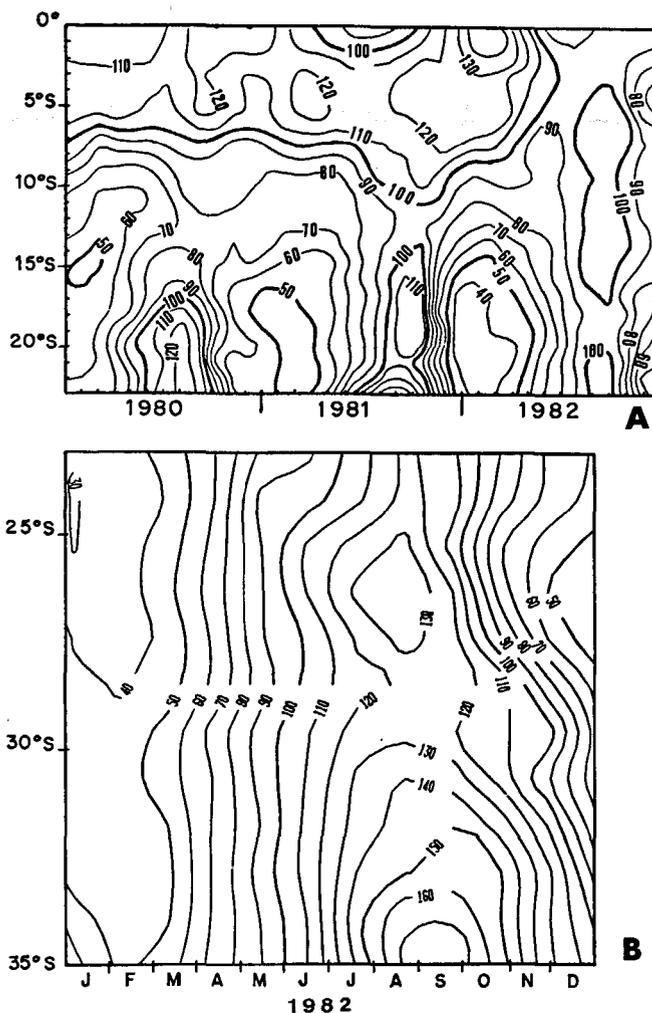


Figure 6
Diagramme spatio-temporel de l'épaisseur de la couche homogène (immersion de l'isotherme «température de surface moins un degré»): A) sur la ligne Nouvelle-Calédonie-Japon (160°-165°E); B) sur la ligne Nouvelle-Calédonie-Nouvelle-Zélande.

Space-time diagram of the thickness of the homogeneous layer (immersion of the isotherm "surface temperature minus one degree"): A) New Caledonia-Japan (160°-165°E); B) New Caledonia-New Zealand.

des individus capturés dans la zone correspondante, constitue l'extrémité nord de ces peuplements bénéficiant des enrichissements saisonniers.

Dandonneau et Gohin ont aussi noté, à une latitude voisine de la Nouvelle-Calédonie, un pic estival de chlorophylle qu'ils attribueraient, comme nous l'avons vu, à des proliférations de *Trichodesmium*. On peut noter qu'entre 28 et 22°S (et dans la classe 1 A), *Macrosetella gracilis*, copépode considéré comme un consommateur de cette algue bleue, est une des espèces dominantes des peuplements; il semble présenter un faible pic d'abondance en janvier-février, mais l'amplitude des variations reste faible.

Un autre gradient méridien d'abondance croissante du total copépodes, est observé en direction de l'équateur, à partir d'environ 10°S (fig. 2). A cette latitude, les fluctuations saisonnières affectant l'épaisseur de la couche homogène s'atténuent et disparaissent même pratiquement au-delà de 5°S. Par contre, la variabilité interannuelle devient perceptible à la faveur d'événements tels l'El Niño de 1982-83; la figure 6 A montre qu'au cours du second semestre 1982, l'épaisseur de

la couche homogène a commencé à diminuer entre l'équateur et 5°S, à une époque où l'échantillonnage au SPI avait cessé. Dans le Pacifique Ouest, l'upwelling équatorial ne se manifeste habituellement pas en surface par une langue d'eau froide comme c'est le cas dans l'est. Dans l'Ouest, la remontée de la thermocline, associée à la divergence équatoriale, est contrariée en période de pré-El Niño, quand soufflent les alizés de Sud-Est, par la montée du niveau marin à laquelle correspond un enfoncement des isothermes par effet de balance barocline (Donguy *et al.*, 1982). En période d'El Niño, la remontée des isothermes est le résultat d'une relaxation des alizés (en 1982 sur la figure 6 A). A cette évolution à long terme, se superposent des fluctuations à plus court terme, responsables de divergences locales, se traduisant par des anomalies dans les relations entre tension de vent et profondeur des isothermes. Il existe une différence de phase entre les deux phénomènes, la réponse du type «upwelling» étant plus rapide que l'ajustement barocline. A la faveur de ces renforcements momentanés de l'upwelling équatorial, on a pu observer de fortes augmentations des phosphates dans la couche de surface (Rotschi, Jarrige, 1968). L'accroissement de l'effectif moyen par récolte au nord de 10°S, en même temps que la teneur en chlorophylle, est vraisemblablement lié à ces phénomènes complexes d'enrichissement plus ou moins intermittents. Dans les peuplements sub-équatoriaux dominant des espèces herbivores mais, à l'encontre de ceux correspondant à la classe 1 A, où dominait, entre autres, *Undinula darwinii*, il s'agit d'espèces de petite taille (*Canthocalanus pauper*, *Clausocalanus* spp., *Acrocalanus gracilis*), possédant un cycle biologique plus court et donc susceptibles de mieux exploiter de brèves périodes trophiquement favorables.

Dans la partie centrale, le premier facteur, obtenu par AFC, opère une discrimination entre peuplements néritiques et peuplements hauturiers (fig. 3 A). La CAH fait apparaître une distinction entre les peuplements néritiques des archipels néo-calédoniens et fidjiens (classe 1 B) d'une part, et ceux de l'archipel du Vanuatu (classe 3) d'autre part. La différence porte sur l'importance relative des principaux genres et espèces à affinité néritique. On peut constater que ceux-ci sont moins bien représentés dans la classe 3, attestant ainsi des caractéristiques néritiques moins accusées. *Calanopia* spp. (où domine très largement *Calanopia minor*) y apparaît comme l'espèce la plus représentative de cette tendance. Les deux espèces de *Farranula* attestent au contraire d'une influence océanique dans la composition de ces peuplements. Dans la classe 1 B la composante néritique est renforcée comme en témoigne l'importance prise par *Canthocalanus pauper*, *Paracalanus* spp., *Clausocalanus* spp.; *Calanopia* spp. n'apparaît plus qu'en 6° position. Les deux espèces de *Calanopia* (dont *C. minor*) signalées dans le lagon néo-calédonien, sont classées par Binet (1984) parmi «les espèces lagonaires, de baie peu profonde, automnales». Nous observons aussi un maximum d'abondance de *Calanopia* spp. en mars-avril. Les îles de l'archipel du Vanuatu sont dépourvues de lagon, à l'inverse de la Nouvelle-Calédonie et des Fidji. On peut supposer que l'absence de

barrière récifale autorise une plus grande extension géographique, mais aussi une plus grande dilution au sein de communautés océaniques, de communautés néritiques générées pendant l'été austral à proximité des masses insulaires. On trouve aussi des traces des peuplements de la classe 3 autour des Fidji, à une plus grande distance que ceux de la classe 1A. Un autre phénomène peut contribuer à la formation des peuplements de la classe 3; il s'agirait d'apports faunistiques depuis la Nouvelle-Guinée, les Salomons, *etc.*, conséquence d'un renforcement des flux vers l'Est en été austral (contre-courant équatorial Sud, CCES, et contre-courant tropical Sud, CCTS). Les espèces de la classe 1B présentent aussi un maximum estival, mais généralement moins net que chez *Calanopia* spp. Seul *Clausocalanus* spp. a son maximum d'abondance pendant l'hiver austral mais, dans ce cas, il s'agit probablement d'espèces plus hauturières dont le cycle est gouverné par celui des structures thermiques verticales et les mécanismes d'enrichissement associés.

Le genre *Farranula* (*F. concinna* et, dans une moindre proportion, *F. gibbula*) qui domine dans les peuplements de la classe 2, a aussi son maximum d'abondance pendant l'été austral. La limite méridionale de la classe 2, localisée entre 10 et 15°S, correspond approximativement à celle des eaux équatoriales (salinité <35 et température >26°C); ces eaux atteignent leur extension méridionale maximum en été austral (fig. 5), quand les flux vers l'Est du CCES et du CCTS sont maximum (Donguy *et al.*, 1970). Avec 17,5%, les *Farranula* restent l'élément prédominant de la classe 3 et l'influence des eaux équatoriales y reste forte.

Avec la classe 4, les fluctuations saisonnières de la structure thermique verticale, déjà perceptibles dans la zone géographique correspondant à la classe 2, jouent un rôle prépondérant dans la genèse du cycle d'espèces herbivores à maximum hivernal, telles *Calanus minor* ou *Clausocalanus* spp. *Undinula darwinii*, avec seulement 1% du total, est encore peu représentée dans cette classe. Dans la zone géographique couverte par la classe 4, les salinités superficielles dépassent généralement 35 pour des températures comprises entre 22 et 27-28°C (fig. 5). Nous sommes ici dans une zone de mélange entre les eaux équatoriales chaudes et dessalées du Nord et les eaux à salinité proche de 36 de la mer de Tasman, au sud de la Nouvelle-Calédonie. Il est aussi probable que le renforcement hivernal du flux Ouest contribue à l'augmentation des salinités, le courant sud équatorial véhiculant alors des eaux à salinité élevée

originaires du Pacifique central (Donguy, Hénin, 1977). Les possibles apports faunistiques de l'Est ne sont pas aisés à mettre en évidence; les peuplements épiplanctoniques du Pacifique central Sud sont, en effet, très pauvres, qualitativement et quantitativement (fig. 2). L'espèce probablement la plus caractéristique en est *Euchaeta marinella* (Dessier, 1983). Sa présence dans nos échantillons est relativement rare (5% des récoltes avec un effectif moyen de 3 individus). Cependant, son occurrence est trois fois plus forte au cours du second semestre, en particulier pendant le dernier trimestre, donc à une période de l'année où les alizés, ainsi que le courant sud équatorial qui leur est associé, sont à leur maximum d'intensité.

CONCLUSION

Le SPI avait initialement été conçu pour étudier les relations entre phytoplancton et harengs dans les pêcheries britanniques de la Mer du Nord. Son utilisation comme échantillonneur de zooplancton, dans une zone océanique généralement considérée comme pauvre, pouvait paraître hasardeuse. En dépit de la modicité du matériel récolté, nous avons pu reconnaître et analyser les grandes lignes de la variabilité géographique, essentiellement méridienne, des peuplements de copépodes épiplanctoniques du Pacifique Sud-Ouest.

Deux principales zones d'enrichissement ont été reconnues. L'une liée à l'upwelling équatorial, caractérisée par des populations de petites espèces herbivores et/ou omnivores. L'autre, au sud de la Nouvelle-Calédonie, correspondant à l'évolution saisonnière de la couche homogène et des vents. Dans cette région, la persistance de périodes d'enrichissement prolongé, pendant l'hiver austral, permet le développement d'espèces herbivores de plus grande taille que dans la région équatoriale. Entre la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Zélande, les fronts thermiques plus ou moins associés à la convergence tropicale, semblent être à l'origine de peuplements très caractéristiques où domine fortement *Temora turbinata*.

Au voisinage des ensembles insulaires (Vanuatu, Fidji et Nouvelle-Calédonie) se développent des peuplements à affinité néritique plus ou moins prononcée, tandis qu'au large l'advection d'eaux équatoriales, chaudes et dessalées, contribue à la mise en place de peuplements hauturiers où domine le genre *Farranula*.

RÉFÉRENCES

- Barnes H., 1951. A statistical study of the variability of catches obtained with two models of the Hardy Plankton Indicator, *Hull Bull. Mar. Ecol.*, 2, 16, 283-293.
- Binet D., 1984. Copépodes planctoniques du lagon de Nouvelle-Calédonie: facteurs écologiques et associations d'espèces, *Mar. Biol.*, 82, 2, 143-156.
- Conand F., Boucher P., Ferrer H., Guillem J. M., 1980. Rapport de la campagne Hydrothon 02 à bord du N. O. Coriolis, 22 février-29 mars 1979, Rapp. Sci. Tech. Centre ORSTOM de Nouméa, n° 8, 6p.
- Dandonneau Y., 1982. A method without extraction for rapid determination of chlorophyll plus phaeo-pigments on samples collected by merchant ship, *Deep-Sea Res.*, 29, 5A, 647-654.
- Dandonneau Y., Gohin F., 1984. Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern Tropical Pacific (14 to 32°S, 160 to 175°E), *Deep-Sea Res.*, 31, 12A, 1377-1393.
- Delhomme J. P., 1978. Applications de la théorie des variables régionalisées dans les sciences de l'eau, *Bull. B.R.G.M.*, 2^e sér., 3, 4, 341-375.
- Dessier A., 1979. Écologie dynamique des peuplements zooplanctoniques côtiers et plus particulièrement des copépodes, du sud du golfe de Guinée (côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola), *Thèse Doct., Univ. Paris VI*, 275 p.
- Dessier A., 1981. Use of merchant ships for collecting zooplankton, *Trop. Ocean Atmos. Newslett.*, 7, 2.
- Dessier A., 1983. Variabilité spatiale et saisonnière des peuplements épiplanctoniques des copépodes du Pacifique tropical sud et équatorial (Est Pacifique), *Oceanol. Acta*, 6, 1, 89-103.
- Dessier A., Donguy J.-R., 1987. Response to El Niño signals of the epiplanktonic copepod populations in the eastern tropical Pacific, *J. Geophys. Res.*, 92, 13.
- Donguy J.-R., Hénin C., 1977. Origin of the surface tropical water in the Coral and Tasman Seas, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 28, 321-332.
- Donguy J.-R., Oudot C., Rougerie F., 1970. Circulation superficielle et subsuperficielle en Mer du Corail et à 170°E, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 8, 1, 3-20.
- Donguy J.-R., Hénin C., Morlière A., Rébert J. P., 1982. Thermal changes in the western tropical Pacific in relation to the wind field, *Deep-Sea Res.*, 29, 7A, 869-862.
- Glover R. S., 1953. The Hardy Plankton Indicator and sampler: a description of the various models in use, *Bull. Mar. Ecol.*, 4, 26, 7-20.
- Jambu M., 1981. Fortran IV computer program for rapid hierarchical classification of large data sets, *Comput. Geosci.*, 7, 297-310.
- Jarrige F., Bourret P., Guillem J. M., 1979. Observation d'une zone de frontière thermique dans le sud-ouest du Pacifique, Rapp. Scientifiques et Techniques ORSTOM, Centre de Noumea, 5, 11 p.
- Laurec A., 1979. Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine, *Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille*, 405 p.
- Legendre L., Legendre P., 1984. *Écologie numérique. 2: La structure des données écologiques*, Masson, Paris et Presses de l'Université du Québec, Québec, 2^e éd., 335 p.
- Matheron G., 1965. *Les variables régionalisées et leur estimation*, Masson et Cie, Paris, 305 p.
- Meyers G., Donguy J.-R., 1980. An XBT network with Merchant Ships, *Trop. Ocean Atmos. Newslett.*, 2, 6-7.
- Rotschi H., Jarrige F., 1968. Sur le développement d'un upwelling équatorial, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 6, 3-4, 87-90.
- Rotschi H., Lemasson L., 1967. Oceanography of the Coral and Tasman Seas, *Ann. Rev. Oceanogr. Mar. Biol.*, 5, 49-97.
- Turner J. T., 1984. The feeding ecology of some zooplankters that are important prey items of larval fish, NOAA Technical Report, NMFS 7, 28 p.