

Anisotropie des populations zooplanctoniques dans la zone frontale de Mer Ligure

Fonction de structure
Front hydrologique
Distribution spatiale
Structure function
Hydrological front
Spatial distribution

Frédéric IBANEZ ^a, Jean BOUCHER ^b

^a Station Zoologique, Centre d'Études et de Recherches Océanographiques de Villefranche-sur-Mer (CEROV), B.P. 28, F 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

^b Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Direction des Ressources Vivantes/Pêches, Centre de Brest, B.P. 337, F 29273 Brest Cedex, France.

Reçu le 17/3/86, révisé le 8/9/86, accepté le 11/9/86.

RÉSUMÉ

De fortes biomasses planctoniques, des changements de la composition spécifique des peuplements et du comportement des organismes planctoniques sont associés aux fronts hydrologiques. Nous avons voulu décrire comment se modifiaient, dans la zone frontale de Mer Ligure (campagne Trophos, mai 1982), les répartitions des différentes populations des copépodes *Calanus helgolandicus*, *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *Clausocalanus spp.*, *Euchirella rostrata* et des larves d'euphausiacées, en considérant l'échelle temporelle et diverses échelles spatiales suivant quatre directions différentes (NE/SW, NW/SE, N/S, E/W).

Les données correspondaient à des prélèvements de zooplancton et à des enregistrements de paramètres physiques en continu de subsurface obtenus sur quatre radiales traversant le front et parcourues en aller-retour. La variance de la salinité selon différentes échelles spatio-temporelles (estimée par le variogramme), a été comparée à celle de la composition intraspécifique estimée par une fonction de structure multivariable : le distogramme. L'anisotropie des structures physiques et biologiques est ainsi décrite. Si les variations de répartition spatiale sont spécifiques des groupes définis précédemment, il y a coïncidence entre les changements de distribution des différents stades et les discontinuités du paramètre physique. Dans le temps, à l'échelle de quelques heures, on trouve une concordance entre les gradients de population et les gradients de salinité, alors qu'à grande échelle les comportements s'individualisent selon les groupes spécifiques. Étant donné la complexité spatio-temporelle des processus biologiques et physiques, cette étude propose de décrire directement les changements de population par rapport à l'échelle de variation de la salinité, traceur du front hydrologique ligure. Même si la plupart des populations présentent des maximums de biomasse dans l'intervalle de salinité identifié à la zone frontale, des changements spécifiques ont été reconnus : *Acartia clausi* et les larves d'euphausiacées ont un maximum d'hétérogénéité en dehors de la zone frontale, alors que *Centropages typicus*, *Calanus helgolandicus* et *Euchirella rostrata* présentent une répartition en essaim avec une prépondérance des stades juvéniles dans cette même zone frontale. Néanmoins, les changements de structure de population ne sont pas toujours identiques à l'aller et au retour pour tous les groupes. Cette instabilité peut être interprétée comme la résultante des diverses réponses adaptatives des espèces confrontées aux changements hydrologiques brusques, tant horizontaux que verticaux, dans une zone de front.

Oceanol. Acta, 1987, 10, 2, 205-216.

ABSTRACT

Anisotropy of zooplankton populations in the Ligurian Sea front

High biomass, as well as changes in the composition of the species community and even of the behaviour of zooplankton organisms, are associated with hydrological fronts.

Abundances of different stages of taxonomic groups, rather than species densities, were considered for *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *Calanus helgolandicus*, *Clausocalanus spp.*, *Euchirella rostrata* and euphausiid larvae.

During the Trophos cruise in the Ligurian Sea (May 1982), subsurface zooplankton and physical records were carried out on two-way passages along four parallel transects across the hydrological front.

Salinity variance related to spatio-temporal scales (given the variogram function) was compared to intraspecific composition changes estimated by a multivariate structure function, the distogram. Scales between 0 and 24 km were investigated following four directions: perpendicular (NE/SW), parallel (NW/SE) and oblique (N/S and E/W) to the transects.

Salinity gradients and the pattern of population changes suggested a strong spatial anisotropy. But despite the specificity of the distributions, the main biological events are related to the high fluctuations of salinity.

Temporal structure function showed a fit between population and salinity gradients at a small scale, whereas at larger scales, specific behaviour independent of hydrological variation made its appearance.

Given the complexity of the processes referenced in the spatio-temporal frame, structure functions have been directly estimated, taking the scale of variability of salinity as an index. Although most of the populations showed an increase of biomass in the frontal zone, the analysis provided evidence of diversity in the specific pattern distributions: outside the frontal zone, *Acartia clausi* and the euphausiid larvae presented a heterogeneous distribution, without any daily variations, whereas *Centropages typicus*, *Calanus helgolandicus* and *Euchirella rostrata* showed regular patches, with dominant copepodit stages in the frontal zone.

Changes in specific composition appeared during the two-way trip for several species, even when the increase in biomass indicated their preferential frontal localization. This instability should be interpreted as resulting from differences in the adaptive response of the organisms to rapid horizontal or vertical displacements of the water masses.

Oceanol. Acta, 1987, 10, 2, 205-216.

INTRODUCTION

Les fronts hydrologiques jouent un rôle capital dans la dynamique de l'écosystème planctonique. C'est à leur voisinage que se situent de fortes concentrations d'organismes et corrélativement des changements de la composition des communautés et dans le comportement des animaux eux-mêmes (Steele, 1978; Herman *et al.*, 1981; Boucher, 1984). Seuls des enregistrements en continu multiparamétriques peuvent servir à quantifier les interactions entre les processus physiques et biologiques à moyenne et à petite échelle (de quelques centaines de mètres à 30 km et de l'heure à quelques jours). Le traitement numérique de ce type de données fera l'objet de cette étude.

En effet les données d'abondance du zooplancton récoltées en continu se prêtent mal à des analyses quantitatives classiques en écologie. D'une part les observations sont successivement dépendantes les unes des autres. D'autre part leur variabilité très importante est due aussi bien à l'imprécision des comptages qu'au phénomène de microdistribution *in situ*. La biomasse et la composition spécifique des peuplements varient à l'échelle de quelques heures sur un échantillonnage aller-retour d'une dizaine de km (Ibanez, 1976). Enfin, une description fine des mécanismes qui déterminent la structure spatiale de l'écosystème implique de tenir compte des processus aux échelles spatio-temporelles supérieures et inférieures. Une analyse d'inertie donne le même poids à des informations appartenant à des

échelles différentes, et ne peut fournir qu'un aspect global et statique de la réalité. Par contre l'analyse spectrale permet de dissocier les échelles des processus biologiques (biomasse, production phytoplanctonique) et physiques comme la diffusion turbulente (Platt *et al.*, 1970; Platt, 1972). Néanmoins, la condition de stationnarité, indispensable pour ce type de traitement, est difficilement acceptable pour l'étude d'une zone frontale caractérisée par sa très forte hétérogénéité.

Nous n'utiliserons donc pas de méthode statistique liée à des conditions d'application particulières, et nous renoncerons à l'inférence statistique. La métrique de distance de corde (Orlóci, 1978) a le mérite de quantifier la dissemblance entre des observations pour un groupe donné de descripteurs, en tenant compte, non de l'abondance absolue des espèces, mais de leurs proportions relatives dans chaque prélèvement.

La distance de corde moyenne entre des stations séparées par des intervalles de temps et/ou d'espace de plus en plus grands définira une fonction qui traduit l'évolution de la composition d'un peuplement en fonction des échelles spatio-temporelles (Mackas, Sefton, 1982; Mackas, 1984).

L'analyse des données d'un quadrillage d'enregistrements chevauchant le front ligure (campagne Trophos du 3 au 6 mai 1982), permet d'apprécier la variabilité de populations zooplanctoniques selon différentes échelles et différentes directions spatio-temporelles. La présence du front hydrologique se traduit ainsi par une anisotropie des structures planctoniques. Ceci conduit,

en abandonnant la référence géographique, à calculer la fonction de dissemblance par rapport à la salinité, traceur de la structure frontale en Mer Ligure.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Protocole et site de l'échantillonnage

Les prélèvements de zooplancton et des enregistrements de paramètres physiques ont été effectués en continu de subsurface selon un quadrillage formé de dix radiales parallèles d'à peu près 25 km de long, à intervalles d'environ 5 km (Mer Ligure, campagne Trophos, 3 et 4 mai 1982). Ce trajet a été parcouru dans le sens NE/SW contre le courant moyen, puis immédiatement après, en sens contraire. Chaque parcours a duré environ 35 heures. Étant donné la charge technique des analyses taxonomiques, seules les quatre radiales centrales de chaque trajet (numéros 4, 5, 6, 7 à l'aller, 14, 15, 16, 17 au retour), ont été dépouillées.

Les prélèvements de zooplancton ont été réalisés à l'aide d'un échantillonneur de type Hai (Boucher, 1984). Chaque échantillon correspond à 5 minutes de pompage (soit à une distance parcourue de 771 m à 5 nœuds). 131 prélèvements ont été effectués à l'aller et 137 au retour. Les observations du retour sont numérotées dans l'ordre inverse pour établir une correspondance géographique avec celles de l'aller (fig. 1).

Parmi les paramètres enregistrés, la température (*in situ*) et la salinité (après pompage), ont été mesurées toutes les 20 secondes par une sonde tractée conçue au Laboratoire de Physique et Chimie Marines de Villefranche-sur-Mer (LPCM; responsable du programme L. Prieur). Des moyennes de ces données sont calculées sur 5 minutes de mesures pour les rendre cohérentes avec les données biologiques (*cf.* Boucher *et al.*, 1987, pour une description technique).

Les radiales coupent la zone frontale dont la bordure côtière est définie d'après Prieur (1979; 1981) par un gradient horizontal de salinité compris entre $38,20$ et $38,30 \times 10^{-3}$ (fig. 1). Cet auteur distingue, du côté côtier, une zone périphérique de salinité inférieure et correspondant au courant Ligure, et une zone centrale plus au large et à salinité supérieure à $38,40 \times 10^{-3}$.

Bien que la typologie des masses d'eau reste globalement semblable d'un parcours à l'autre (moins de deux jours d'intervalle), il est déjà clair au vu des modifications des isohalines, que des déplacements notables des masses d'eau se sont produits. En dehors des isohalines frontales bien marquées, on peut remarquer (fig. 1) un noyau d'eau à $38,40 \times 10^{-3}$ isolé au centre, qui s'est sensiblement décalé vers l'Est au retour.

Un des objectifs de l'étude est d'analyser la localisation des communautés planctoniques, et si celles-ci ont conservé des relations identiques vis-à-vis de la structure hydrologique traduite par les gradients halins.

Données biologiques retenues

Parmi les 32 catégories zooplanctoniques dénombrées, 16 ont été conservées en raison de leur relative abondance et de l'absence constatée de migration nyctémérale. Les données ont été converties en nombre d'individus/m³. Le tableau résume les caractéristiques quantitatives de ces 16 descripteurs. Les *Calanus helgolandicus* stades 1 et 2 n'ont pas été retenus en raison de leur rareté. Les *Clausocalanus* n'ont pas été déterminés au niveau spécifique étant donnée la difficulté de reconnaissance, mais séparés en trois classes A, B, C, de taille

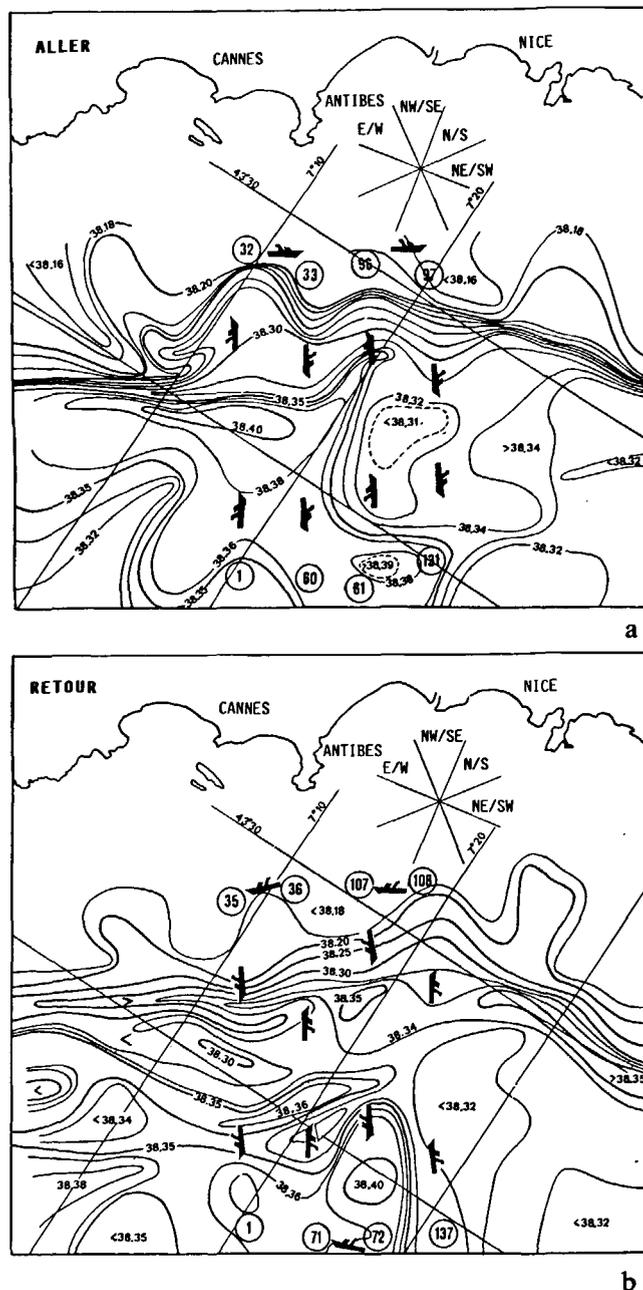


Figure 1

Tracé des isohalines à l'aller (1a) et au retour (1b). Les trajets du navire ont été également représentés. Les chiffres reportés à l'extrémité de chaque radiale indiquent les numéros des stations. Le découpage de l'espace en huit secteurs utilisés pour l'analyse numérique est représenté dans le haut de la carte.

Representation of the salinity field for the two successive passages (1a and 1b). The ship's tracks are also indicated. Numbers set at the extremities of each transect correspond to the number of stations. The space segmentation in eight sections necessary for numerical analysis is plotted in the upper part.

Tableau

Moyennes, \bar{X} , écarts types S , pourcentages de zéros pour les abondances au m^3 des 16 espèces retenues. La variable 1 désigne *Calanus helgolandicus*, les trois suivantes sont les copépodites de cette même espèce, 5, 6, 7 désignent trois catégories de *Clausocalanus* rangées par taille décroissante, 8 et 9 correspondent aux *Euchirella rostrata* juvéniles et adultes, 10 représente les *Acartia clausi*, 11 et 12 représentent *Centropages typicus* adultes et juvéniles, la catégorie 13 réunit les larves d'euphausiacées dont le stade n'a pas été identifié, 14 et 15 correspondent aux stades furcilia 1 et 2 (en fonction de la taille), 16 désigne le stade caractéristique calyptopis.

Mean, \bar{X} , standard deviation S , percentages of zeros for the 16 species abundances in m^3 . The first variable corresponds to *Calanus helgolandicus*; 2, 3, 4 are the copepodites of this species; 5, 6, 7 are the categories of *Clausocalanus* spp., arranged in decreasing order of size; 8 and 9 correspond to the adults and juveniles of *Euchirella rostrata*; 10 represent *Acartia clausi*; 11 and 12 are the adults and juveniles of *Centropages typicus*; 13 comprises all the non-identified euphausiid larvae; 14 and 15 are stages 1 and 2 of furcilia according to size; 16 represents the typical calyptopis stage.

	Aller			Retour		
	\bar{X}	S	Pourcentages de zéros	\bar{X}	S	Pourcentages de zéros
1 <i>C. helgolandicus</i>	8	15	45	4	9	46
2 Copépodites 5	1320	2941	2	2284	3643	0
3 Copépodites 3	9	16	21	3	7	49
4 Copépodites 4	130	238	11	176	317	1
5 <i>Clausocalanus</i> A	100	163	3	51	50	1
6 <i>Clausocalanus</i> B	90	109	0	23	19	4
7 <i>Clausocalanus</i> C	1029	1056	0	290	367	0
8 <i>E. rostrata</i> (juv)	9	16	44	1	1	70
9 <i>E. rostrata</i> (ad)	7	24	57	1	2	87
10 <i>A. clausi</i>	128	141	2	52	41	1
11 <i>C. typicus</i> (ad)	332	450	0	98	79	0
12 <i>C. typicus</i> (juv)	433	470	0	258	220	0
13 Euphausiacées (lar)	356	361	0	194	214	7
14 Euphausiacées (s1)	65	77	5	39	41	17
15 Euphausiacées (s2)	32	46	5	10	14	19
16 Euphausiacées (cal)	5	13	56	3	6	63

décroissante (Boucher, 1984). De même, les différents stades larvaires des euphausiacées ont été discriminés par la taille. Préalablement à tout traitement numérique, les données biologiques ont été transformées par la fonction $\log(x + 1)$ afin de stabiliser les variances.

Analyse des changements de composition des populations

Nous nous proposons d'étudier principalement si la répartition des différents taxons était ou non représentative d'une structure spatiale ou hydrologique. Au lieu d'analyser chaque taxon individuellement, nous avons regroupé : quatre stades de *Calanus helgolandicus* et de larves d'euphausiacées, deux stades de *Centropages typicus* et d'*Euchirella rostrata*. Les *Clausocalanus* ont été également réunis, car leur répartition dans la zone frontale n'est pas homogène (Boucher, 1984; Boucher et al., 1987). Seul *A. clausi* adulte est considéré isolément dans cette étude.

La mesure de la ressemblance entre des échantillons permet de quantifier les variations relatives de ces populations. Cette mesure est basée sur la proximité des observations dans l'espace des descripteurs \mathbb{R}^n . La longueur du vecteur liant un point échantillon de cet hyperespace à l'origine des axes représente la densité totale d'organismes en ce point, alors que sa direction figure les relations de dominance entre les catégories. Or nous voulons comparer les changements de communauté indépendamment des variations liées à la densité des descripteurs considérés. La distance de corde (Orlóci, 1978) est une mesure de dissemblance qui a déjà été utilisée en planctologie par Mackas et Sefton (1982) et par Mackas (1984). Elle correspond à une distance euclidienne calculée sur les abondances normées à un pour chaque échantillon. Si on appelle

x_{ij} , la densité de l'espèce i à la station j , on obtient après normalisation :

$$\sum_{i=1}^n x_{ij}^2 = 1; \quad j=1,2,\dots,p.$$

Ainsi tous les vecteurs échantillon j ont une longueur unité, leur direction restant inchangée par rapport au vecteur initial dans l'espace \mathbb{R}^n . La distance de corde s'écrit :

$$d_{jk}^2 = \sum_{i=1}^n (x_{ij} - x_{ik})^2.$$

Elle est nulle (et minimale) si deux échantillons possèdent en commun les mêmes espèces dans les mêmes proportions; elle est égale à deux (et maximale) quand les espèces diffèrent totalement d'un prélèvement à l'autre. Elle permet donc de comparer les changements de peuplement d'un site à l'autre sans subir l'influence des variations locales de forte amplitude dues à une minorité d'espèces.

Le « distogramme »

De même que la fonction AutoD2 (Ibanez, 1976; 1984) est une extension au cas multivariable de la fonction d'autocorrélation, le « distogramme » est une forme d'extension de la fonction de structure ou variogramme (Matheron, 1974). Cette dernière donne une estimation de la variance d'un processus selon différentes échelles de temps (ou d'espace). La formule du demi-variogramme s'écrit :

$$V(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_j (x_{j+h} - x_j)^2.$$

$N(h)$ est le nombre de points distants de h .

Si on considère la distance de corde (au carré) moyenne \bar{d}^2 entre des stations comprises successivement dans des intervalles de temps (h) à des échelles de plus en plus grandes, on définit une fonction de dissemblance ou distogramme, qui mettra en évidence les modifications scalaires des communautés.

$$\bar{d}^2(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_j d_{j, j+h}^2$$

D'après Mackas (1984), le distogramme théorique en milieu turbulent s'ajuste à une parabole : pour des échelles très grandes, il n'existe plus de corrélation entre les échantillons, et la dissemblance tend vers la limite maximale supérieure de la métrique. Ne disposant pas d'échantillons prélevés simultanément aux mêmes stations, la distance moyenne \bar{d}^2 ne peut être calculée pour un décalage nul ($h = 0$). On peut l'estimer en extrapolant la fonction empirique jusqu'à son intersection avec l'axe des ordonnées. Cette distance minimale reste toujours supérieure à zéro pour les données faunistiques, traduisant leur forte variabilité aléatoire (phénomène comparable à l'effet de pépite des variogrammes). On calculera le distogramme, soit à partir de la composition des espèces (variations de composition taxonomique, soit, pour une espèce donnée, à partir de la composition en stades de développement (variation de la structure démographique).

RÉSULTATS

Anisotropie de la composition des communautés

Les distogrammes ont été estimés dans le cas de groupes rassemblant plusieurs stades de développement, et les variogrammes dans les cas univariés des *A. clausi* adultes et de la salinité. Distogrammes et variogrammes sont tous deux liés au concept d'homogénéité des populations : le premier quantifie les modifications dans la composition d'une communauté, le second décrit la distribution de la variance d'un descripteur en fonction des échelles de temps et/ou d'espace. Ces deux fonctions expriment ainsi l'amplitude des variations de composition d'une population ou d'un peuplement en fonction de l'échelle d'observation. Un distogramme spatial, pour *Calanus helgolandicus* par exemple, donnera l'échelle en kilomètres des changements relatifs entre les répartitions des différents stades de développement, changements pouvant refléter des réponses différentes par rapport à des variations du milieu, ou bien d'autres différences de comportement : taux de croissance, compétition, besoins trophiques, possibilités de migration. Un variogramme spatial de salinité définira, lui, l'échelle dominante de la stabilité ou de son hétérogénéité. La comparaison entre l'échelle des changements de population et l'échelle des variations de paramètres du milieu (salinité par exemple) sera donc essentielle, car on pourra ainsi espérer identifier et relier la structure physique frontale et le comportement spécifique des organismes.

Les fonctions de structure spatiale seront calculées pour 40 échelles variant de 600 m à 24 km par pas (h) de 600 m. On estimera la distance au carré moyenne entre des stations séparées successivement par moins de 600 m, par plus de 600 m et moins de 1 200 m, et ainsi de suite ; 24 km correspondent à peu près à la longueur moyenne des radiales. Une fonction de structure temporelle sera définie pour des échelles allant de 20 minutes à 13 heures par pas de 20 minutes. Le pas de 20 minutes correspond à quatre stations successives en moyenne, celui de 13 heures à un peu moins de la durée totale du parcours d'un quadrillage (à l'aller, la radiale 4 a débuté à 14 h 20 et la radiale 7 s'est terminée à 3 h 52 le lendemain, soit 13 h 32 après, compte tenu des ralentissements de vitesse durant les trajets reliant une radiale à l'autre).

Nous avons estimé six fonctions de structure :

- spatiale moyenne (ou globale) : basée sur l'espace-temps entre les stations toutes directions confondues ;
- spatiale dans l'axe des radiales (direction NW/SE) ;
- spatiale perpendiculaire aux radiales (direction NE/SW) ;
- spatiale obliquement aux radiales selon la direction N/S ;
- spatiale obliquement aux radiales selon la direction E/W ;
- temporelle : définie par rapport aux écarts temporels.

Ces différents secteurs géographiques ont été déterminés en découpant l'espace tel que représenté à la figure 1a. Chaque observation est à tour de rôle l'origine de ce référentiel constitué de quatre axes (Wald, 1980). Identifier par exemple les observations distantes du point i entre 3 et 3,6 km, situées dans le secteur N/S, revient à tracer deux cercles concentriques situés à 3 et 3,6 km du point i , et à repérer les points situés simultanément entre ces deux courbes et dans les deux secteurs angulaires symétriques définis par la direction N/S. Il est trivial de démontrer que si un point j a été reconnu, il sera par la suite inutile de le comparer au point i précédent, car ces deux points seront toujours à la même distance et dans le même secteur bien que l'origine des axes ait changé. Cette propriété a l'avantage d'abrégé notablement le temps de calcul.

Compte tenu des neuf groupes de descripteurs biologiques, des six fonctions de structure et des deux trajets, nous avons obtenu 90 fonctions qu'il serait difficile de représenter *in extenso*. Cependant, une synthèse numérique *a priori* de ces informations ne serait pas judicieuse à cause de la spécificité des réponses qu'elles expriment, l'échelle correspondant aux points de rupture majeurs ou la forme générale de la fonction sont plus importantes que les valeurs numériques elles-mêmes. Finalement, seule une analyse qualitative semble possible, et nous avons sélectionné les exemples représentatifs des différents types de processus obser-

La variation spatiale moyenne

— Salinité :

Les deux variogrammes de salinité à l'aller et au retour (fig. 2a) ont une ordonnée nulle si on extrapole leur tendance pour $h = 0$. Cette absence d'effet de pépité indique que le bruit est inexistant dans ces données, contrairement aux observations biologiques. Jusqu'à une échelle de 6 km (soit un peu moins de 10 stations consécutives), les deux fonctions aller et retour sont pratiquement identiques.

Au-delà de 6 km, le variogramme spatial de salinité au retour montre une très forte tendance accompagnée d'une périodicité d'environ 6 km. Cette oscillation correspond à la prise en compte successive de stations appartenant à des radiales différentes. Le premier pic (à 6 km) correspond à la comparaison de deux radiales successives, le deuxième (à 12 km) correspond à la comparaison d'une radiale sur deux, et le troisième (à 18 km) d'une radiale sur trois. Les paliers succédant à ces pics correspondent à la comparaison des stations situées sur une même paire de radiales, qui confère une certaine stabilité locale à la fonction de structure.

A l'aller, la salinité est moins sensible à ce passage d'une radiale à l'autre : en effet pour les échelles inférieures à 18 km, elle ne présente que de légères inflexions. Cette analyse est vérifiée par le variogramme calculé pour la direction NE/SW, perpendiculaire aux radiales (fig. 2b). La salinité est relativement stable à l'aller dans cette direction (autour de $38,35 \times 10^{-3}$). En revanche, au retour, plus la comparaison s'effectue entre des radiales éloignées (échelle spatiale croissante), plus la variabilité augmente (même si la salinité diminue). Ce phénomène traduit l'apparition d'un fort gradient suivant cette direction NE/SW, gradient absent quelques heures auparavant lors du parcours aller (cf. fig. 1).

La forme du variogramme moyen (fig. 2a) contient d'autres informations. Après une phase de croissance régulière et peu prononcée jusqu'à 17 km environ, il existe une rupture de pente, point de départ d'une tendance croissante beaucoup plus forte. Très marquée au parcours aller, cette structure est décelable, bien que moins prononcée, au parcours retour. Comme précédemment, ce résultat est conforté par l'analyse de la fonction de structure dans la direction correspondant au phénomène, à savoir NW/SE (parallèle aux radiales : fig. 2d). La rupture de pente, marquée sur les deux parcours, est reconnaissable aux mêmes abscisses (15 à 17 km). Elle est due à une forte variation de salinité, évidente lorsqu'on compare les observations de la zone marginale et frontale (échantillonnée sur près de 17 km du côté côtier), à celles de la zone périphérique (longueur 7 km).

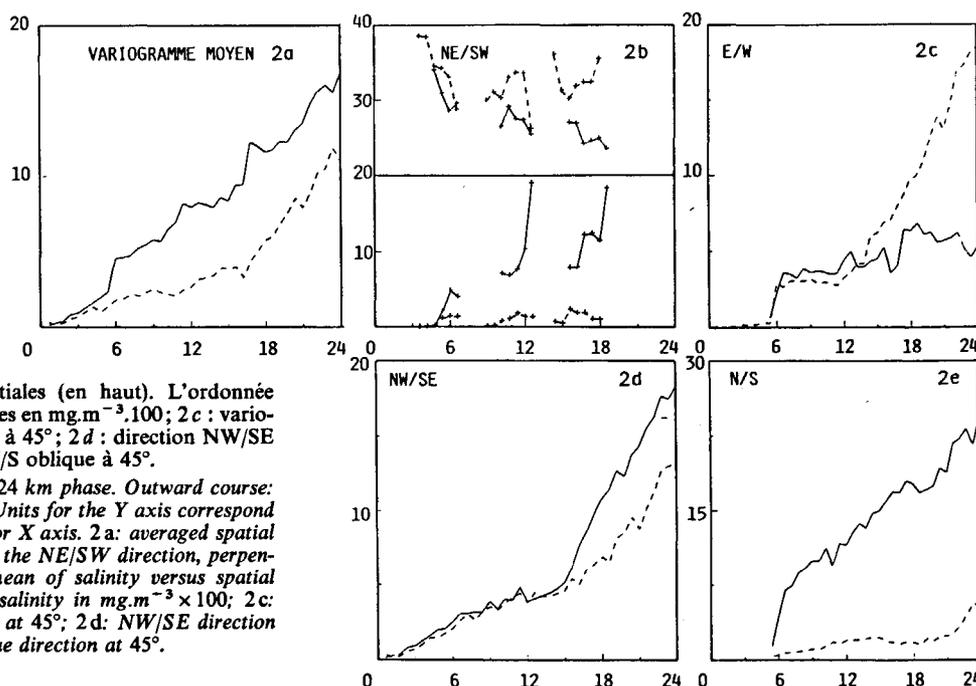
Les changements de répartition spatiale du gradient halin entre les parcours aller et retour sont illustrés par les variogrammes correspondant aux directions obliques par rapport aux radiales (E/W), fig. 2c; N/S fig. 2e). Ils présentent des caractéristiques inverses : à l'aller, variation forte en E/W, faible en N/S; au retour, variation forte en N/S et faible en E/W. Ceci traduit l'extension, au sud-est de la zone étudiée, d'un noyau d'eau à salinité supérieure à $38,38 \times 10^{-3}$, tandis que le même noyau situé au centre des radiales à l'aller s'est estompé.

En résumé, la répartition spatiale des gradients halins, et par conséquent la structure hydrologique, sont globalement conservées sur la zone. Cependant au niveau local, des variations ont eu lieu pendant l'intervalle de près de 13 heures séparant les deux quadrillages, qui expriment des déplacements et/ou des variations dynamiques de la masse d'eau sur la verticale.

Figure 2

Tracé du variogramme de salinité en tirets pour le parcours aller et en traits pleins pour le parcours retour jusqu'à un décalage de 24 km. Les ordonnées sont en $\text{mg}^2 \cdot \text{m}^{-6} \cdot 100$, les abscisses en kilomètres. 2a : variogramme spatial moyen; 2b : variogramme dans la direction NE/SW, perpendiculaire aux radiales (en bas). Valeurs moyennes de la salinité pour les différentes échelles spatiales (en haut). L'ordonnée correspond aux deux premières décimales en $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3} \cdot 100$; 2c : variogramme dans la direction E/W oblique à 45°; 2d : direction NW/SE parallèle aux radiales; 2e : direction N/S oblique à 45°.

Graph of the salinity variogram over a 24 km phase. Outward course: broken lines; return course: solid lines. Units for the Y axis correspond to $(\text{mg}^2 \cdot \text{m}^{-6} \times 100)$ and to kilometres for X axis. 2a: averaged spatial variogram; 2b: lower plot variogram in the NE/SW direction, perpendicular to the transects; upper plot, mean of salinity versus spatial scale. Y units are the two decimals of salinity in $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3} \times 100$; 2c: variogram in the E/W direction oblique at 45°; 2d: NW/SE direction parallel to the transects; 2e: N/S oblique direction at 45°.



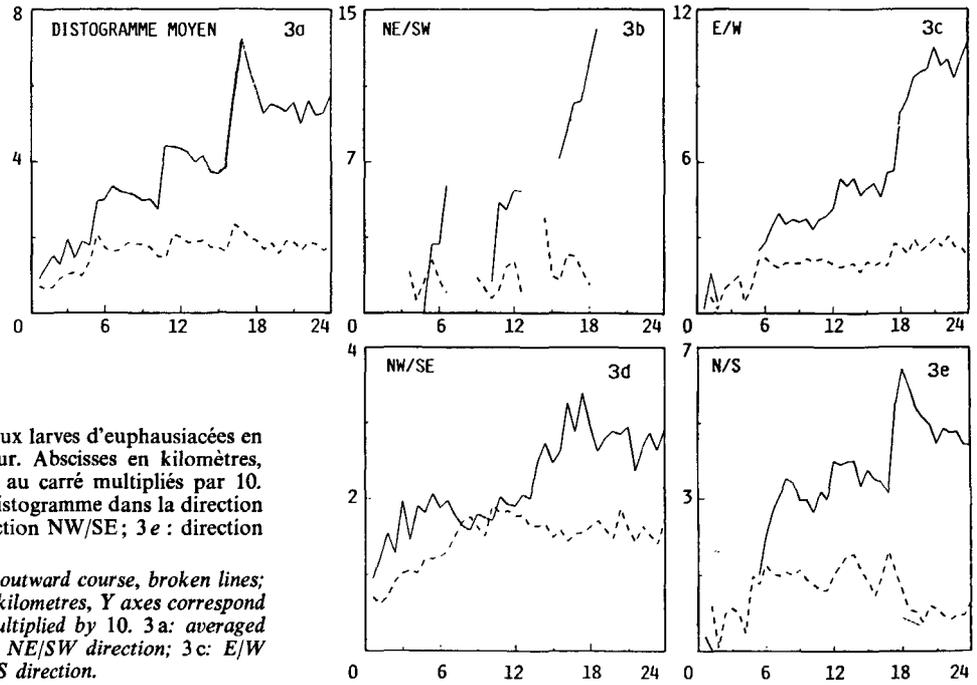


Figure 3

Distogrammes spatiaux correspondant aux larves d'euphausiacées en tirets à l'aller, en traits pleins au retour. Abscisses en kilomètres, ordonnées en logarithmes d'abondance au carré multipliés par 10. 3a : distogramme spatial moyen ; 3b : distogramme dans la direction NE/SW ; 3c : direction E/W ; 3d : direction NW/SE ; 3e : direction N/S.

Spatial histograms of euphausiid larvae: outward course, broken lines; return course, heavy lines. X units are in kilometres, Y axes correspond to squared logarithms of abundances multiplied by 10. 3a: averaged spatial histogram; 3b: histogram in the NE/SW direction; 3c: E/W direction; 3d: NW/SE direction; 3e: N/S direction.

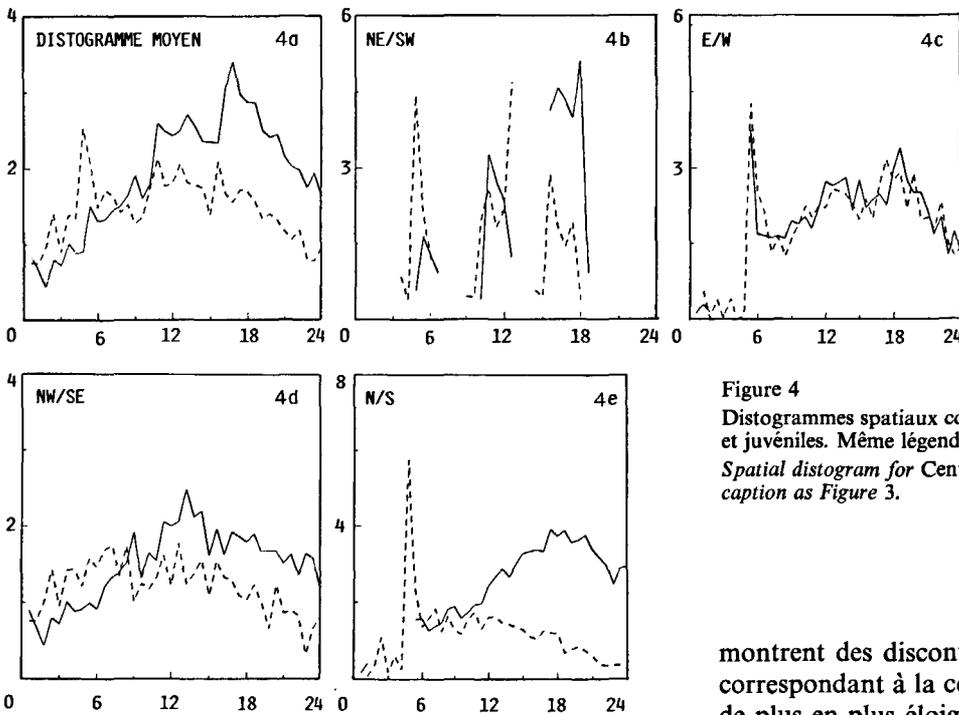


Figure 4

Distogrammes spatiaux correspondant à *Centropages typicus*, adultes et juvéniles. Même légende que la figure 3.

Spatial histogram for Centropages typicus, adults and juveniles. Same caption as Figure 3.

Les populations planctoniques

Une analyse similaire peut être réalisée pour les différents taxons afin de définir les échelles de variations spatiales. Comme précédemment pour la salinité, seuls quelques exemples seront commentés pour expliciter ce type de démarche, et mettre en évidence les différences qui traduisent des types particuliers de distribution spatiale.

Les euphausiacées juvéniles (tous stades compris), présentent un distogramme moyen (fig. 3a) très comparable au variogramme de salinité. Les mêmes échelles spatiales de variations sont mises en évidence, ainsi que les mêmes différences de structure entre parcours aller et retour. En particulier, les fonctions de structure

montrent des discontinuités aux échelles 6, 12, 18 km, correspondant à la comparaison de radiales successives de plus en plus éloignées (fig. 3b, 3c, 3e). L'hétérogénéité croît avec l'éloignement entre les radiales considérées; elle est beaucoup plus marquée au retour dans les directions perpendiculaire (NE/SW fig. 3b) et oblique (E/W fig. 3c) par rapport aux radiales. Une même rupture de pente à l'échelle de 10-15 km est mise en évidence dans la direction NW/SE parallèle aux radiales (fig. 3d), plus marquée au retour. Elle correspond au changement de localisation du noyau de salinité supérieure à $38,38 \times 10^{-3}$.

Calanus helgolandicus, *Centropages typicus* et *Euchirella rostrata* (ensemble des adultes et des copépodites) présentent des maximums d'hétérogénéité à plus petite échelle. Le distogramme moyen de *Centropages typicus* (fig. 4a) présente une plus grande variabilité que les cas analysés précédemment. Cette variabilité correspond à

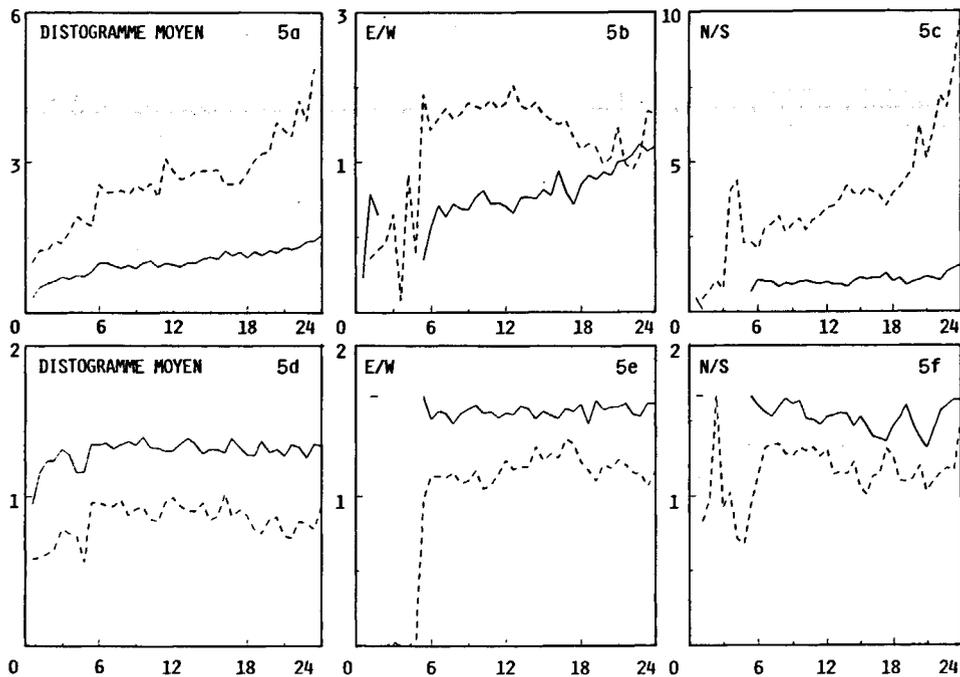


Figure 5
Distogrammes spatiaux pour *Calanus helgolandicus* (adultes et copépodites 3, 4, 5) en haut, et pour *Euchiarella rostrata* (adultes et juvéniles) en bas. Même légende que pour la figure 3.
Upper plot, spatial distograms for *Calanus helgolandicus* (adults and copepodites 3, 4, 5); lower plot for *Euchiarella rostrata* (adults and juveniles). Same coordinates as Figure 3.

la superposition d'une hétérogénéité notable à l'échelle de 12 km dans la direction NW/SE (fig. 4d), déjà remarquée pour les euphausiacées et la salinité, avec une deuxième à plus petite échelle (6 km) que l'on constate dans les directions E/W (fig. 4c) et N/S (fig. 4e).

De même, *Calanus helgolandicus* (fig. 5a) montre des changements importants aux échelles de 6 et 17 km, qui résultent du cumul d'une variabilité apparente dans les directions oblique E/W (fig. 5b) et perpendiculaire N/S (fig. 5c) avec la tendance révélée par la comparaison des radiales éloignées (18 km). Dans le cas d'*Euchiarella rostrata*, l'hétérogénéité est marquée à l'échelle de 6 km (fig. 5d, 5e, 5f), alors que la variabilité est constante pour des échelles supérieures (fig. 5d).

Enfin notons le cas plus simple (non illustré ici), des *Clausocalanus* qui présentent essentiellement, à l'aller comme au retour, une tendance croissante à l'hétérogénéité quand augmente l'éloignement des stations prises en compte, quelle que soit la direction considérée.

Il ressort de cette analyse des fonctions de structure une définition des échelles spatiales auxquelles chacun des paramètres ou catégories biologiques étudiés présente des discontinuités de distribution. Dans le cas de la salinité, différentes échelles correspondant au modèle hydrologique global (zones périphérique, marginale et frontale), et aux gradients halins locaux ont pu être caractérisées. Pour les populations planctoniques, des échelles de répartition variables selon les catégories taxonomiques ont été définies. Deux résultats majeurs sont donc apparus dans cette analyse : d'une part l'échelle des hétérogénéités semble liée au taxon considéré : échelle large (17 km ou plus) pour les euphausiacées et les *Clausocalanus*, intermédiaire ou petite (6 km) pour *Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus* et *Euchiarella rostrata*. D'autre part, il existe une coïncidence spatiale entre les discontinuités de la structure spatiale de la salinité et celles qui correspondent aux populations zooplanctoniques.

La variation temporelle

Les variogrammes de salinité (fig. 6a) sont identiques à l'aller et au retour (jusqu'à 1 h 30 de décalage entre les observations séparées par environ 18 échantillons successifs). Le variogramme spatial moyen indiquait une telle similitude jusqu'à 6 km (10 observations). Ainsi à petite échelle, la cohérence entre les deux parcours est plus forte dans le temps que dans l'espace. La fonction de structure dans le temps présente à l'aller une périodicité de 3 heures, qui correspond au passage

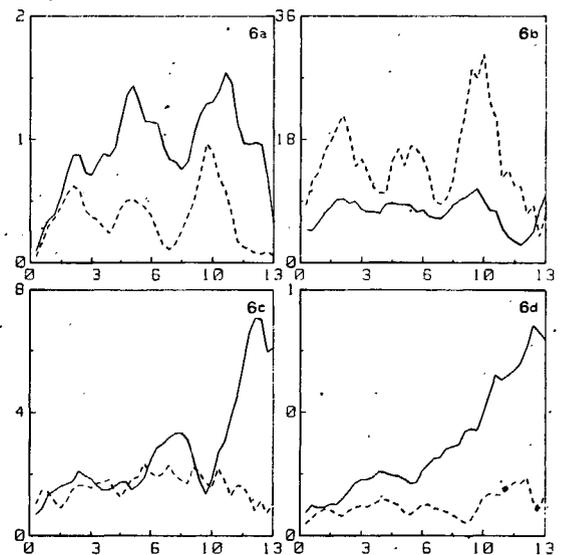


Figure 6
Fonctions de structure temporelles jusqu'à un décalage de 13 heures pour chacun des trajets. Les unités sur l'axe des X sont les heures. 6a : variogramme temporel de la salinité; 6b : variogramme temporel pour *Acartia clausi*; 6c : distogramme temporel pour *Centropages typicus*; 6d : distogramme temporel pour les euphausiacées. Mêmes figures et mêmes ordonnées que la figure 3.

Temporal structure functions over 13-hour phase for each of the two courses. X units are hours. 6a: temporal variogram of salinity; 6b: temporal variogram for *Acartia clausi*; 6c: temporal distogram for *Centropages typicus*; 6d: temporal distogram for the euphausiid larvae. Same ordinates as for Figure 3.

du navire dans le gradient frontal à quatre reprises. Au retour, en raison de la forme plus complexe de la bordure frontale, la périodicité est moins régulière.

Les distogrammes des différents taxons, bien que très variables, présentent des caractères communs avec la structure de la salinité.

Le variogramme d'*Acartia clausi* (fig. 6 b) est identique à l'aller à celui de la salinité : tout se passe comme si cette espèce réagissait de façon synchrone aux variations de salinité. Cependant ce phénomène est moins prononcé au retour.

Centropages typicus (fig. 6 c) présente au retour une oscillation déphasée par rapport à la salinité : les maximums d'hétérogénéité de distribution se situent plutôt à des échelles de faible variation de la salinité. Une tendance générale croissante de l'hétérogénéité se superpose à ce mouvement périodique. Elle correspond à une augmentation du nombre de juvéniles échantillonnés à la dernière radiale au retour, correspondant à un changement des cohortes entre les deux parcours. Les larves d'euphausiacées (fig. 6 d) ont aussi une tendance générale d'allure exponentielle au deuxième parcours.

L'analyse des fonctions de structure temporelles conduit principalement à souligner une certaine stabilité de la structure spatiale, car les hétérogénéités observées dans le temps résultent plus du mode de succession des stations imposé par le parcours du navire, que d'une évolution temporelle intrinsèque. A petite échelle, la similitude entre les gradients de population et de salinité est vérifiée comme pour l'analyse spatiale, tandis qu'à grande échelle ce sont des comportements spécifiques (variations de biomasse ou changement de composition intraspécifique) qui apparaissent.

Les fonctions de structure estimées par rapport à la salinité

Jusqu'à présent, l'analyse des fonctions de structure conduit à une superposition, à la mise en coïncidence, des structures spatiales définies par rapport à une même référence géographique.

Une deuxième approche a donc été proposée afin de mettre en évidence directement les relations existant entre structure hydrologique et structure des populations. Elle consiste à définir des fonctions de structure de populations en fonction de l'échelle de variation d'un paramètre physique, sans prendre en compte le cadre spatio-temporel.

Au lieu d'intervalles en kilomètres ou en heures, on a considéré huit classes distinctes de salinité que l'on peut relier à la classification hydrologique frontale.

La figure 7 représente les distogrammes (le variogramme pour *A. clausi*) et l'abondance moyenne des populations pour chaque intervalle de classe de salinité. Les limites de classe correspondant à la zone frontale de salinité ont été reportées sur le graphique.

Excepté *A. clausi* (fig. 7 a), toutes les populations présentent une abondance croissante dans la zone frontale, et cette variation de biomasse est similaire pour les parcours aller et retour.

Acartia clausi présente un maximum d'hétérogénéité dans la zone marginale, et un minimum correspondant à la zone frontale (fig. 7 a). Les variogrammes de l'aller et du retour sont presque identiques. Rappelons que dans le cas de cette espèce, la fonction de structure traduit uniquement la variabilité de l'abondance selon différentes classes de salinité. Les caractéristiques

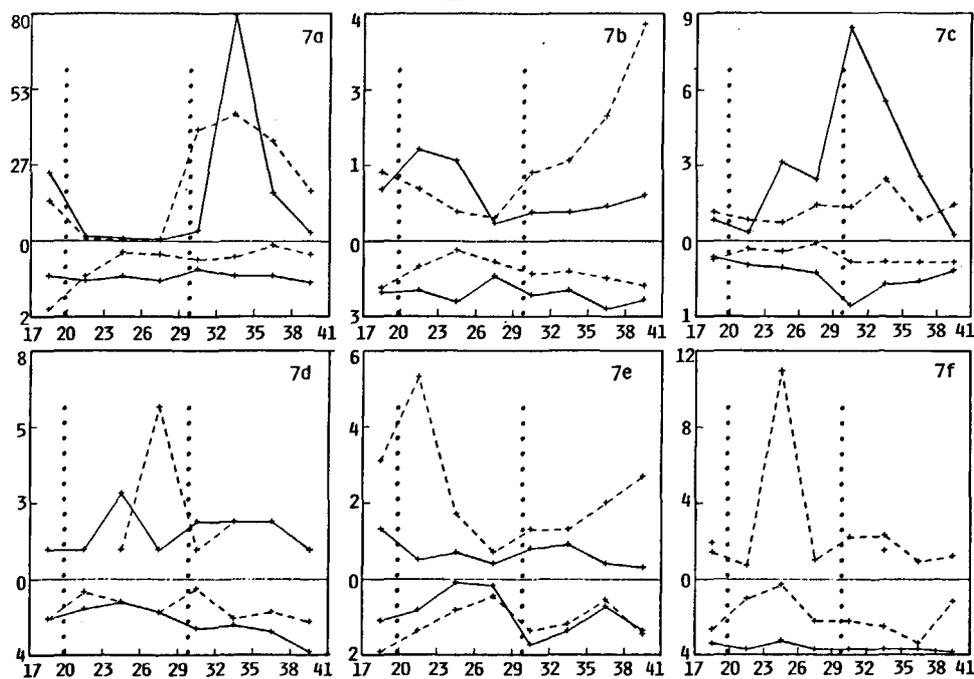


Figure 7

Variogramme d'*Acartia clausi* (7 a), et distogrammes de *Clausocalanus* spp. (7 b), des larves d'euphausiacées (7 c), de *Centropages typicus* (7 d), de *Calanus helgolandicus* (7 e), d'*Euchirella rostrata* (7 f), en fonction de huit classes de salinité, représentés dans la partie supérieure de chaque diagramme. La partie inférieure correspond à la moyenne des logarithmes des abondances de chaque espèce pour chaque tranche de salinité. Le parcours aller est en tirets, le retour en traits pleins. Deux traits verticaux en pointillés marquent les limites de la salinité en zone frontale (entre $38,20$ et $38,30 \times 10^{-3}$). L'abscisse correspond aux deux premières décimales de salinité. Mêmes ordonnées que la figure 2. Pour les graphiques représentant la biomasse seule la valeur minimale est figurée en ordonnée.

Upper part of each plot corresponds to the variogram of *Acartia clausi* (7 a); and to the distogram for *Clausocalanus* (7 b); euphausiid larvae (7 c); *Centropages typicus* (7 d); *Calanus helgolandicus* (7 e); *Euchirella rostrata* (7 f). Lower part represents the mean of logarithmic abundances of each species for each class of salinity. Outward course is drawn in dashed line, return course in heavy line. Two dotted vertical lines indicate the frontal limits of salinity between $38,20$ and $38,30 \times 10^{-3}$. X units correspond to the first two decimals of salinity and ordinates of the upper diagrams are similar to those of Figure 2. Only one minimal ordinate is related to species density in the lower plots.

observées dépendent de la distribution spatiale de l'espèce, qui est présente sur toute la zone avec des essaims dont la densité est plus variable en dehors de la zone frontale. Les larves d'euphausiacées présentent des distogrammes similaires à l'aller et au retour, qui témoignent d'un maximum d'hétérogénéité des distributions dans la zone marginale (fig. 7c). On retrouve chez *Clausocalanus* spp. un maximum d'hétérogénéité à l'aller pour des salinités supérieures à $38,35 \times 10^{-3}$, alors qu'il se situe en zone frontale au retour (fig. 7b). Cette inversion peut s'expliquer par un changement profond de la composition spécifique de ce taxon entre les deux parcours : en consultant les données d'abondance, on constate qu'au retour les essaims de *Clausocalanus* A et B ont disparu, alors qu'ils étaient bien représentés à l'aller en zone frontale.

Les distogrammes de *Centropages typicus* (fig. 7d), *Calanus helgolandicus* (fig. 7e) et *Euchirella rostrata* (fig. 7f), ont tous des maximums en zone frontale, corrélatifs à des maximums d'abondance. Ces caractéristiques sont valables pour les deux trajets dans le cas de *Centropages typicus* : en zone frontale, ce sont les stades juvéniles dont les essaims dominent par rapport aux stades adultes, et en dehors de cette zone on observe la situation inverse. Il en va de même pour *Calanus helgolandicus*, dont le maximum d'hétérogénéité à l'aller en zone frontale est provoqué par des essaims à forte proportion de copépodites 4, stade qui devient relativement rare dans les essaims situés en zone marginale. Cependant au retour on note en toute zone la forte prédominance des copépodites 5 (moins de 1% de copépodites 4), et dans ce cas, seule l'augmentation de biomasse permet de déceler une localisation préférentielle dans la zone frontale. On retrouve cette différence entre les deux parcours avec les *Euchirella rostrata*, dont les effectifs déjà faibles à l'aller ont pratiquement disparu au retour (voir l'abondance moyenne fig. 7f).

SYNTHÈSE ET DISCUSSION

La diversité des comportements qui viennent d'être décrits illustre la perte d'information qu'introduirait une analyse globale du zooplancton : les directions préférentielles varient selon les taxons considérés, et les relations interspécifiques seraient elles-mêmes dépendantes des échelles et des dimensions spatio-temporelles. L'analyse qualitative détaillée des fonctions de structure, en soulignant l'anisotropie des phénomènes, permet au contraire une reconnaissance des processus sous-jacents, et donne lieu à trois types de commentaires principaux :

— la forme de la tendance générale indique le degré de régularité et l'intensité des changements de population dans une direction donnée ;

— les points d'inflexion marquent, soit le passage d'un processus responsable de la répartition à un autre, soit la réponse biologique à une impulsion limitée dans le temps et/ou l'espace ;

— les cycles correspondent, soit à une structure en essaim de la population, soit à une périodicité induite par l'échantillonnage dans un milieu globalement homogène.

En assimilant les intervalles de variation d'un paramètre physique essentiel à une échelle de référence, on peut évaluer des fonctions de structure décrivant la distribution de la variance par rapport au paramètre physique, indépendamment de l'anisotropie spatio-temporelle. Cette méthode nous a permis, dans le cas de notre étude, d'établir de manière objective les relations existant entre la structure hydrologique caractérisée par les gradients halins et la distribution des populations planctoniques. Elle s'avère ainsi plus féconde que l'analyse multivariée et que les corrélations (inutilisables ici : instabilité de la variance, absence de relations linéaires, auto-corrélation des observations successives, etc.).

L'ensemble de nos résultats peuvent être résumés en tenant compte de ces principes.

A l'aller, le front de salinité est situé presque exactement dans l'axe des radiales. Toutes les espèces sont influencées par cette structure. *Calanus helgolandicus*, *Euchirella rostrata* et *Centropages* présentent à la fois une concentration de biomasse et un changement de répartition entre les différents stades de développement au niveau de la bordure frontale. Les euphausiacées, *A. clausi* et *Clausocalanus* se caractérisent aussi par des variations d'abondance, mais, par contre, c'est dans la zone marginale que leur structure spatiale se modifie.

Au retour, le front a migré vers l'Ouest, et un gradient de salinité supplémentaire apparaît dans l'axe perpendiculaire aux radiales. *C. typicus* et *C. helgolandicus* montrent encore une augmentation de la biomasse en traversant la zone frontale, mais seul le premier taxon montre encore une disparité de composition. En effet, la structure démographique des populations de *C. helgolandicus* a changé au retour, et l'hétérogénéité due aux essaims, où les copépodites 4 sont très bien représentés, disparaît avec ceux-ci. Il en est de même pour *E. rostrata* et *Clausocalanus* types A et B, dont les effectifs présents en zone frontale à l'aller sont très faibles au retour. Euphausiacées et *A. clausi* ont les mêmes caractéristiques pour ces deux parcours. Les abondances sont du même ordre de grandeur, et ne permettent pas de définir si ces catégories présentent également un changement de composition de la population.

Pour les deux parcours, la distribution spatiale de chacune des populations analysées présente une localisation préférentielle conservée par rapport à la structure hydrologique. Cependant, entre les deux parcours, la répartition géographique des gradients halins s'est modifiée au niveau local, tandis que certaines populations présentent des changements démographiques correspondant à de nouveaux types de cohortes.

Une première question à résoudre serait de définir l'origine de ces variations, qui peut relever de plusieurs processus :

— disparition d'une partie des individus, qui n'ont pas pu survivre aux déplacements de la masse d'eau ou s'y adapter ;

- évolution biologique, métamorphose synchrone des copépodites 4 de *C. helgolandicus* par exemple ;
- dérive des essaims et remplacement par des cohortes différentes mais appartenant à la même population.

CONCLUSIONS : LES FONCTIONS DE STRUCTURE COMME MÉTHODE DE TRAITEMENT DES DONNÉES EN CONTINU

La régulation de l'écosystème planctonique par des processus physiques est liée à des échelles caractéristiques de temps et d'espace. Les premières quantifications ont été obtenues par l'analyse spectrale sur des données phytoplanctoniques (Platt, Denman, 1975) ou zooplanctoniques (Mackas, Boyd, 1979), par exemple. Mais cette technique est très contestable compte tenu de ses exigences statistiques (séries très longues, stationnaires et dont la variance est *a priori* finie). Par contre, les fonctions de structure (Matheron, 1974) impliquent seulement que les séries aient une moyenne et une variance qui ne dépendent pas des valeurs observées elles-mêmes, mais de l'écart spatial et/ou temporel qui les sépare.

La cartographie fut une première application des fonctions de structure par le biais des équations du krigeage (Matheron, 1974). Le krigeage est un algorithme qui permet de résoudre les problèmes d'interpolation en tenant compte du degré de contagion spatio-temporelle entre les observations (exprimé par le variogramme). Ce procédé a été utilisé en océanographie physique (courantologie : Dantzler, 1976 ; Lamy, 1979 ; télédétection : Wald, 1980 ; Gohin, 1987), en océanographie biologique (méduses : Conan, 1985 ; chetognathes : Ibanez, 1985 ; larves et œufs de poissons : Gohin, 1986).

Indépendamment de ces applications cartographiques, le variogramme s'avère un outil efficace pour la reconnaissance des échelles de covariation maximale entre des processus physiques et biologiques. L'extension multivariée, le distogramme, est une approche synthétique particulièrement bien adaptée à l'étude des structures écologiques. Cette fonction permet de suivre dans le temps et dans l'espace l'évolution des proportions des différentes tranches d'âge d'une population, par exemple, et de la comparer aux changements du milieu à différentes échelles. Une application du distogramme aux séries chronologiques pluriannuelles en benthologie (Dauvin, Ibanez, 1986) a permis de détailler les stratégies démographiques de six groupes trophiques macrobenthiques, en fonction de l'impact des changements de l'environnement, notamment la pollution par les hydrocarbures due au naufrage de l'Amoco Cadiz au printemps 1978.

L'analyse des données spatiales est rendue plus complexe par l'anisotropie des structures tant biologiques que physiques. Ainsi les gradients de salinité horizontaux dans une zone frontale présentent des directions préférentielles plus ou moins stables. Les essaims de plancton ne peuvent plus être aujourd'hui assimilés à

des taches circulaires (hypothèse retenue auparavant dans les études par l'analyse spectrale). Ces agrégats forment des nuages dont la dispersion est plus ou moins accentuée selon certaines directions. Il semble donc nécessaire de se représenter les changements des propriétés physiques et les variations des répartitions des organismes successivement selon plusieurs orientations spatiales.

Nous sommes loin d'avoir abordé dans cette étude toutes les possibilités d'analyse des données par les fonctions de structure. L'estimation d'une fonction de structure temporelle dans chaque direction spatiale permettrait d'évaluer la vitesse des déformations spatiales : les changements de forme du front hydrologique, les modifications de la distribution des organismes.

Allant plus loin, on pourrait imaginer le calcul d'une fonction de structure temporelle dans chaque direction et pour certains décalages spatiaux. Pour chaque direction, on pourrait alors mesurer le degré de stabilité des structures pour une échelle spatiale donnée. Cette analyse permettrait peut-être de résoudre le problème de l'estimation du temps de persistance des essaims.

Ces algorithmes ne pouvaient pas être développés à partir de nos données, car ils nécessitent un échantillonnage très dense et très régulier (ou aléatoire) de la surface horizontale, et non une sélection des observations selon une seule direction préférentielle (l'axe des radiales NW/SE pour la campagne Trophos). Pratiquement, une planification correspondant à un réseau serré de stations (maillage carré ou hexagonal) devrait être mise en œuvre.

En complément à ces études de texture spatio-temporelle, nous avons montré l'intérêt de pouvoir s'affranchir du cadre géographique, afin de décrire directement les changements biologiques par rapport à l'échelle des variations d'un paramètre physique essentiel. Dans notre exemple, seule la salinité a été retenue, car elle identifie parfaitement la structure frontale de Mer Ligure, mais il est concevable dans d'autres travaux d'estimer des fonctions de structure par rapport à plusieurs variables physiques : la variabilité de la chlorophylle pourrait être ainsi mise en parallèle avec les changements simultanés de la salinité, de la température et des sels nutritifs, voire de la biomasse zooplanctonique.

Soulignons enfin que la liste des algorithmes dérivés des fonctions de structure est loin d'être close. Il est possible d'envisager bien d'autres métriques que le distogramme. Toutes les métriques de distances, de similitudes, uni- ou multivariées, qui sont courantes en écologie, pourraient être utilisées sous l'angle de la description de l'anisotropie des structures et de leur complexité à différentes échelles.

Les fonctions de structure semblent ouvrir la voie vers un nouveau type d'analyse des données écologiques, tant pour la description des phénomènes que pour la modélisation des écosystèmes, tout en contribuant à une meilleure compréhension du problème de l'échantillonnage du domaine marin.

Remerciements

Nous tenons à remercier L. Prieur, qui a mis à notre disposition les résultats des mesures hydrologiques en continu enregistrées pendant la campagne Trophos. Nous remercions également les officiers et l'équipage

du N.O. « Noroit » pour leur assistance au cours de cette campagne, et C. Sigaut pour la mise au point des figures. Cette recherche s'inscrit dans le programme du Gréco 034 et de l'IFREMER, projet 111121.

RÉFÉRENCES

- Boucher J., 1984. Localization of zooplankton populations in the Ligurian marine front: role of ontogenic migration, *Deep-Sea Res.*, **29**, 953-965.
- Boucher J., Ibanez F., Prieur L., 1987. Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea front, *J. Mar. Res.*, **45**, 1, 133-174.
- Conan G. Y., 1985. Assessment of shellfish stocks by geostatistical techniques, *International Council for the Exploration of the Sea, Shellfish Committee, Communication C.M. 1985/k*, 30, 24 p.
- Dantzer H. L., 1976. Geographic variations in intensity of the North Atlantic and North Pacific oceanic eddy fields, *Deep-Sea Res.*, **23**, 783-794.
- Dauvin J.-C., Ibanez F., 1986. Variations à long terme (1977-1985) des peuplements des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche occidentale) : analyse statistique de l'évolution structurale, *Hydrobiologia*, **142**, 171-186.
- Gohin F., 1986. Application de la méthode de géostatistique à l'analyse des données de la campagne de prospection d'œufs et de larves de maquereaux, Rapp. Int. IFREMER, Nantes.
- Gohin F., 1987. Analyse géostatistique et cartographie des champs thermiques de surface en mer à partir d'observations par bateau et par télédétection spatiale, in : *Biométrie et Océanographie*, édité par J. A. Legay et R. Tomassone (sous presse).
- Herman A. W., Sameoto D. D., Longhurst A. R., 1981. Vertical and horizontal distribution patterns of copepods near the shelf break South of Nova Scotia, *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, **38**, 1065-1076.
- Ibanez F., 1976. Contribution à l'analyse mathématique des événements en écologie planctonique, *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **72**, 1-96.
- Ibanez F., 1984. Sur la segmentation des séries chronologiques planctoniques multivariées, *Oceanol. Acta*, **7**, 4, 481-491.
- Ibanez F., 1985. Application de géostatistiques au traitement des chroniques planctoniques, *J. Rech. Océanogr.*, **10**, 18-21.
- Lamy A., 1979. Étude de l'évolution d'un tourbillon par l'analyse objective, Rapp. Int. Laboratoire d'Océanographie Physique du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 79, 20 p.
- Mackas D. L., 1984. Spatial autocorrelation of plankton community composition in a continental shelf ecosystem, *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 451-471.
- Mackas D. L., Boyd C. M., 1979. Spectral analysis of zooplankton spatial heterogeneity, *Science*, **204**, 62-64.
- Mackas D. L., Sefton H. L., 1982. Plankton species assemblages off southern Vancouver Island: geographic pattern and temporal variability, *J. Mar. Res.*, **40**, 1173-1200.
- Matheron G., 1974. Application de la théorie des variables régionalisées, *Cah. C.M.M. Fontainebleau*, **5**, 1-212.
- Orlói L., 1978. *Multivariable analysis in vegetation research*, Junk Publ., The Hague, 451 p.
- Platt T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence, *Deep-Sea Res.*, **19**, 183-187.
- Platt T., Denman K. L., 1975. Spectral analysis in ecology, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**, 189-210.
- Platt T., Dickie L. M., Trites R. W., 1970. Spatial heterogeneity of phytoplankton in a nearshore environment, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**, 1453-1473.
- Prieur L., 1979. Structures hydrologiques, chimiques et biologiques dans le bassin liguro-provençal, *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **25-26**, 75-76.
- Prieur L., 1981. Hétérogénéité spatio-temporelle dans le bassin liguro-provençal, *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **27**, 177-179.
- Steele J. H., 1978. Some comments on plankton patches, in: *Spatial pattern in plankton communities*, edited by J. H. Steele, Plenum Press, New York, 1-20.
- Wald L., 1980. Utilisation du satellite NOAA 5 à la connaissance de la thermique océanique. Étude de sa variation saisonnière en Mer Ligure et de ses variations spatiales en Méditerranée, *Thèse 3^e cycle, Univ. Paris 6*.