

Variabilité spatiale et saisonnière des peuplements épiplanctoniques des copépodes du Pacifique tropical Sud et équatorial (Est Pacifique)

Copépodes pélagiques
Variabilité spatio-temporelle
Hydroclimat
Biogéographie
Pacifique équatorial et tropical Sud

Pelagic copepods
Space and time variability
Hydroclimat
Biogeography
Equatorial and South tropical Pacific

A. Dessier
Centre ORSTOM, BP A5, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie.

Reçu le 18/5/82, révisé le 9/8/82, accepté le 13/9/82.

RÉSUMÉ

Depuis fin 1977, trois navires de la Compagnie Générale Maritime effectuent, sur le trajet Nouvelle-Calédonie - Tahiti - Panama, pour le compte du Centre ORSTOM de Nouméa, des récoltes superficielles de zooplancton. Les prélèvements sont obtenus quotidiennement en filtrant sur une gaze de 330 μ de vide de maille l'eau de remplissage de la piscine du bord, soit environ 25 m³.

Cette étude porte sur l'analyse de 435 récoltes (identification et dénombrement des espèces de copépodes). Les observations hydrologiques de surface (température et salinité), ainsi que les profils bathythermiques réalisés par ces mêmes navires, fournissent les éléments d'une description de l'évolution des conditions du milieu. L'amplitude des variations thermiques saisonnières (qui sont à peu près synchrones dans l'ensemble de la zone prospectée) est maximale dans la partie équatoriale du trajet (est du Pacifique équatorial) et dans le Pacifique Sud-Ouest. Elle est minimale dans le Pacifique Central Sud. Durant l'hiver austral, dans le Pacifique Sud-Ouest, la forte épaisseur de la couche homogène (de l'ordre de 150 m) et la faiblesse du gradient thermique l'isolant des couches sous-jacentes, favorisent les mélanges verticaux et donc l'enrichissement de la couche euphotique. L'évolution saisonnière de la salinité superficielle est généralement faible. L'effectif total des copépodes atteint ses plus fortes valeurs dans la région équatoriale et, dans une moindre mesure, dans le Pacifique Sud-Ouest. Les effectifs restent faibles dans le Pacifique Central Sud. En toute région, on observe un maximum durant l'hiver austral.

L'étude de l'évolution spatio-temporelle des peuplements de copépodes a été faite en pratiquant une analyse en composantes principales sur le tableau des 435 observations (matrices de corrélation et de variance-covariance des variables). Le premier axe factoriel (matrice de variance-covariance) représente le facteur spatial (44,7% de la variance totale). Il oppose le plus fortement la région équatoriale du Pacifique Est, à la région centrale du Pacifique Sud. Le facteur temporel est représenté par le deuxième axe (9,3% de la variance totale). Les variations saisonnières des peuplements sont très faibles entre 130 et 180°W.

Afin d'envisager uniquement la variabilité spatiale, une observation moyenne a été calculée par secteur de 1° de latitude sur 2° de longitude, où a été effectuée au moins une récolte; 239 secteurs ont été ainsi définis. Le premier facteur extrait par une analyse des correspondances oppose là encore, le Pacifique central au Pacifique équatorial, c'est-à-dire la région la plus pauvre à celle où la biomasse zooplanctonique est la plus élevée. Le second facteur révèle la zonation selon la latitude des peuplements de la région équatoriale. Une partition par une méthode de classification ascendante hiérarchique donne 6 classes principales de secteurs géographiques. La classe 6 est la mieux individualisée. Elle correspond aux peuplements du Pacifique Central Sud où domine l'espèce *Euchaeta marinella*. Dans la région équatoriale, les peuplements sont dominés par des espèces herbivores non migrantes (classe 3), alors que dans les régions

plus pauvres, au sud de 10°S, les espèces herbivores appartiennent en majorité au genre *Pleuromamma* (classes 1 et 2). Dans les régions Sud et surtout Nord équatoriales (classe 5), c'est-à-dire quand on s'éloigne de la zone du maximum d'enrichissement équatorial, la proportion d'espèces carnivores dépasse 50% (zonation écologique mise en évidence par le second facteur).

Oceanol. Acta, 1983, 6, 1, 89-103.

ABSTRACT

Seasonal and spatial variability of epiplanktonic copepod populations in the South tropical and East equatorial Pacific

Ever since the end of 1977, three ships of the Compagnie Générale Maritime sailing on the New Caledonia-Tahiti-Panama route, have been making collections of near-surface zooplankton for the ORSTOM Centre in Noumea. The samples are obtained daily by filtering the water (approximately 25 m³) required to fill the ship's swimming pool, through a 330 µ mesh netting.

This analysis determines the species and gives the number of copepods in 435 collections. Surface hydrographic measurements (temperature and salinity), as well as bathythermograph profiles made by the same ships, provide the basis for a description of the variation in environmental conditions. The maximum amplitude of seasonal temperature variations (which are more or less synchronous in the whole of the zone studied) occurs in the equatorial zone of the route (east of the equatorial Pacific) and in the South-West Pacific. The minimum is in the South Central Pacific. During the southern winter in the South-West Pacific the great thickness of the homogeneous layer (about 150 m) and the slight thermal gradient isolating it from the layers beneath, favor vertical mixing and thus an enrichment of the euphotic zone. The seasonal variation in surface salinity is generally slight. The quantity of copepods is highest in the equatorial region, and somewhat less in the South-West Pacific. Quantities are small in the South-Central Pacific. In all areas the maximum occurs in the southern winter. The spatio-temporal evolution in copepod populations was studied by means of a principal component analysis (correlation matrix and variance-covariance matrix). The first factor axis (variance-covariance matrix) represents the spatial factor (44.7 % of the total variance). The two extremes are the East Pacific equatorial region and the central part of the South Pacific. The temporal factor is shown on the second axis (9.3 % of the total variance). Seasonal variations in the populations are very slight between 130 and 180°W.

In order to distinguish out the spatial variation, a mean value was calculated for each sector of 1° of latitude by 2° of longitude in which at least one collection had been made. 239 sectors were thus defined. The first factor extracted by a correspondence analysis again opposes the Central Pacific and the equatorial Pacific, i.e. the region where the zooplankton biomass is highest. The second factor shows a zonation by latitude of the populations in the equatorial region. Separation by a clustering method (ascendant hierarchical classification) gives 6 main classes of geographic sectors. Class 6 is the most distinctive. It corresponds to populations of the South Central Pacific dominated by *Euchaeta marinella*. In the equatorial region, the populations are dominated by species of non-migratory herbivores (class 3), whereas in the poorer regions South of 10°S, the majority of the herbivorous species belong to the genus *Pleuromamma* (classes 1 and 2). In the South and especially in the North equatorial regions (class 5), i.e. those areas farthest from the zone of the greatest equatorial enrichment, the proportion of carnivorous species exceeds 50% (ecological zonation demonstrated by the second factor).

Oceanol. Acta, 1983, 6, 1, 89-103.

INTRODUCTION

L'analyse des communautés planctoniques peut être envisagée à des échelles spatiales et temporelles très variées. Dans les zones côtières, où la variabilité des paramètres physiques et biologiques est généralement

forte, on privilégie souvent l'évolution dans le temps, le plus fréquemment sur une base saisonnière, plus rarement pluriannuelle (variabilité interannuelle du cycle saisonnier et tendance à long terme). La visite

périodique de stations côtières, choisies souvent plus pour leur facilité d'accès que pour leur représentativité d'une certaine zone géographique, constitue la stratégie la plus courante d'une telle approche. Bien évidemment les zones côtières sont aussi le siège de phénomènes dont la composante spatiale ne peut être négligée : upwellings, gradients écologiques au niveau des interfaces (fronts, de diverses origines, principalement), effets d'îles, etc. Dans les zones hauturières, au contraire, l'échelle spatiale est davantage prise en considération. Horizontalement, cette échelle va de quelques dizaines de mètres, avec les microconcentrations planctoniques liées aux phénomènes turbulents et ondulatoires (houle), à plusieurs milliers de kilomètres quand on envisage les grandes provinces biogéographiques, en passant par les systèmes de circulation, fronts océaniques, etc. Verticalement l'intensité des gradients physiques nécessite une analyse à une échelle spatiale très fine, tandis que la variabilité temporelle présentant un rythme nyctéméral marqué, affecte fortement les communautés pélagiques. De manière générale les phénomènes marins se déroulent dans un continuum d'espace et de temps dont le découpage, essentiellement pour des raisons pratiques, ne peut être que très artificiel. Haury *et al.* (1978) résume dans un diagramme à trois dimensions, inspiré de Stommel, la variabilité de la biomasse zooplanctonique dans ce continuum.

L'étude des écosystèmes hauturiers superficiels présentera donc souvent un caractère d'autant plus statique qu'elle se fera selon une grande échelle. Les collections d'échantillons rassemblées peu à peu à la faveur des grandes campagnes océanographiques historiques ont ainsi tout d'abord permis de dresser des listes d'espèces, en précisant leur répartition géographique et les facteurs la contrôlant (informations de nature biogéographique). Une telle démarche aboutit à l'élaboration d'atlas donnant la distribution géographique des abondances des divers taxons, tels les atlas relatifs à l'Atlantique Nord (Anonyme, 1973) ou au courant de Californie (encore que pour ces deux régions le matériel ait été récolté dans le cadre de programme de style « survey »). Ensuite on a parfois tenté de définir des communautés qui, selon McGowan et Walker (1979) peuvent se concevoir de deux manières. On peut tout d'abord les envisager comme des groupes et/ou des associations d'espèces, que l'on trouve vivant souvent ensemble et constituant des entités plus ou moins reconnaissables et organisées. De façon assez différente on peut aussi considérer que les espèces sont individuellement réparties et ne forment donc pas réellement des groupes ; tout ensemble observé n'est alors en fait qu'un point dans un continuum. C'est cette seconde conception qui nous paraît devoir le mieux s'appliquer aux observations dont nous ferons état. Les communautés peuvent aussi se caractériser par leur structure taxonomique (nature et abondance des divers taxons), trophique, spatiale, etc. En ce qui concerne les zones océaniques les communautés n'ont souvent été définies que dans des régions d'étendue relativement restreinte, en se limitant parfois à quelques entités taxonomiques de rang élevé. Citons par exemple Colebrook (1964) pour la Mer du Nord et l'Atlantique Nord-Est, Fager et McGowan (1963) pour le Pacifique Nord ou Tranter (1977) (pour

les copépodes) dans l'Océan Indien.

Une vision dynamique des écosystèmes hauturiers, à une certaine échelle géographique, est beaucoup plus difficile à obtenir. Elle nécessite un suivi régulier et prolongé pendant une durée aussi longue que possible, aussi les exemples d'études où est envisagée l'évolution saisonnière, voire celle à long terme, sont-ils beaucoup plus rares. Le « Continuous Plankton Recorder Survey » et le programme CalCOFI permettent un tel suivi depuis plus de 30 ans, respectivement dans l'Atlantique Nord et la Mer du Nord et dans le courant de Californie. Quand, durant la même période, on dispose d'informations climatiques et hydroclimatiques, diverses inférences peuvent être déduites de la comparaison de l'évolution des facteurs physiques avec celle de certains aspects quantifiables de l'écosystème (biomasse phyto et zooplanctonique, saisonnalité de la floraison printanière, etc. : Colebrook, Taylor, 1979 ; Colebrook, 1978). L'appréhension d'un écosystème à une grande échelle d'espace et de temps va souvent nécessiter de recourir à une stratégie particulière. La zone océanique concernée par le programme CalCOFI, représentant pourtant une fraction limitée du Pacifique Nord, n'a pu être prospectée par des moyens classiques, qu'avec une fréquence trimestrielle. Les dimensions de l'Atlantique Nord interdisaient pratiquement une telle approche et la réussite du CPR survey a dépendu pour une bonne part de l'utilisation de navires non spécialisés.

Pour en venir plus précisément au Pacifique dans son ensemble, les études à caractère surtout biogéographique n'ont porté que sur quelques groupes taxonomiques. Dans cette catégorie citons Brinton (1962) en ce qui concerne les euphausiacés, Lang (1965) pour les copépodes des genres *Eucalanus* et *Rhincalanus*, et, avec des préoccupations plus taxonomiques, Frost et Fleminger (1968) pour le genre *Clausocalanus* (cf. la synthèse de McGowan, 1971). Remarquons sur les cartes indiquant la provenance géographique du matériel étudié par ces auteurs, la dissymétrie dans les prospections relatives des parties Nord et Sud du Pacifique. On retrouve d'ailleurs cette méconnaissance du Pacifique Sud au niveau des études régionales où, hormis les côtes d'Amérique du Sud et d'Australie et Nouvelle-Zélande, et quelques travaux limités dans les lagons polynésiens (Renon, 1978) et néo-calédoniens (Binet, en prép.), on ne dispose pratiquement d'aucune étude dans la partie centrale. Le Pacifique équatorial, en particulier dans sa partie Est, a davantage retenu l'attention. Quant au Pacifique Nord, sa connaissance a évidemment beaucoup bénéficié de la proximité du Japon et des U.S.A. Outre les zones bordières, bien étudiées (Kuroshio et courant de Californie en particulier), le tourbillon central, assimilé à un écosystème semi-fermé, a aussi fait l'objet de nombreux travaux (cf. McGowan, Walker, 1978, pour les copépodes).

En ce qui concerne les suivis à long terme, il n'existe, à notre connaissance, en dehors de CalCOFI, que la radiale Japon-équateur, visitée semestriellement depuis 1972 par la « Japan Meteorological Agency » ; le matériel recueilli sur cette radiale ne semble d'ailleurs guère avoir été exploité.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Mode de prélèvement

Depuis 1969 le Centre ORSTOM de Nouméa a recours aux navires marchands pour la collecte d'observations scientifiques dans le Pacifique intertropical. Dans un premier temps, les mesures et échantillonnages demandés aux navires furent limités à la température et à la salinité superficielles (par prélèvement d'eau de surface), avec une périodicité de 4 ou 6 heures. Trois itinéraires principaux sont exploités depuis Nouméa : vers le Japon, l'Amérique du Nord et l'Amérique centrale (Panama). Depuis juin 1979, une dizaine de navires sont équipés de bathythermographes à tête perdue (XBT) le long des lignes transéquatoriales, permettant ainsi d'obtenir toutes les 6 heures un profil bathythermique.

La mesure des paramètres biologiques pose davantage de problèmes. Une méthode rapide de dosage de la chlorophylle de surface a été mise au point par Dandonneau (1982). Son utilisation à bord des navires marchands depuis 1978 fournit une estimation de la biomasse phytoplanctonique superficielle dans une grande partie du Pacifique intertropicale (Dandonneau, 1980). Le Continuous Plankton Recorder et, dans une moindre mesure le Small Plankton Indicator (Glover, 1953), sont apparemment les seuls engins développés pour l'échantillonnage du plancton, essentiellement du zooplancton, par des navires non spécialisés. L'exploitation du Plankton Recorder, telle qu'elle est effectuée actuellement par l'Institute for Marine Environmental Research, dans le cadre du CPR survey, exige des moyens humains et matériels dont nous ne pouvions espérer disposer à Nouméa.

Nous avons cependant pu obtenir, depuis 1977, plus ou moins régulièrement, des échantillons de zooplancton sur l'itinéraire Nouméa-Panama, en utilisant la procédure suivante : chaque soir, 3 ou 4 heures après le coucher du soleil, on procède au remplissage de la piscine du bord, en filtrant l'eau à l'aide d'un petit filet confectionné avec une toile de 330 μ de vide de maille. L'eau est prélevée à une profondeur variant de 5 à 10 m, selon la charge du navire. Le remplissage de la piscine (20-25 m³) demande environ 1 heure, pendant laquelle le navire parcourt 15 à 20 milles. Le plancton est recueilli sur un disque de même toile placé dans un collecteur à l'extrémité du filet. Ce filtre est ensuite conservé dans un mélange eau de mer-formol (5%). La distance entre les récoltes varie de 600 à 900 km, selon la vitesse du navire, soit entre 30 et 35 récoltes pour une rotation mensuelle (deux fois le trajet Nouméa-Panama). Ce nombre n'est que rarement atteint pour diverses raisons : incidents techniques, utilisation d'une pompe trop puissante détruisant partiellement le matériel ou équipage non motivé. Actuellement 15 à 20 récoltes sont effectivement débarquées en moyenne chaque mois à Nouméa.

Dépouillement des récoltes

En dépit du traitement sévère auquel ils sont soumis, les organismes planctoniques sont peu endommagés, en particulier les crustacés, et restent la plupart du temps

identifiables. Les récoltes en trop mauvais état ont été systématiquement éliminées. Les dépouillements ont uniquement porté sur les copépodes qui ont été identifiés, le plus souvent, jusqu'au niveau spécifique et dénombrés. Au total 435 récoltes ont été analysées pour une période allant de novembre 1977 à septembre 1981 (90% des récoltes ont été en fait obtenues depuis 1979). Le tableau 1 donne la liste complète des 118 genres et espèces identifiés, classés selon leur importance numérique décroissante dans l'ensemble des récoltes. Les espèces des genres *Paracalanus*, *Calanopia*, *Clausocalanus*, *Microsetella*, *Lubbockia* et *Oithona* (autre que *O. plumifera*) n'ont pas été distinguées. Le genre *Paracalanus* est essentiellement représenté par *P. aculeatus* et le genre *Calanopia* par *C. minor*. Le genre *Clausocalanus*, de par son abondance et sa diversification (Frost, Fleminger, 1968) mériterait certainement un examen plus attentif. D'après les cartes de répartition géographique publiées par Frost et Fleminger, huit espèces devraient exister dans la zone prospectée. Les formes juvéniles ont, dans la mesure du possible, été rattachées aux adultes présents dans la récolte. L'identification de certaines espèces du genre *Onychocorycaeus* est incertaine, par exemple les individus dénombrés comme *O. pacificus*, appartiennent en fait à au moins deux espèces distinctes. En ce qui concerne les deux principales espèces d'*Agetus* (*A. typicus* et *A. flaccus*) les mâles, difficiles à distinguer, ont été rattachés aux femelles, proportionnellement à l'abondance de celles-ci. Les trois espèces de *Paracandacia* signalées par Grice (1961) ont été rencontrées mais la très grande majorité des individus que nous avons identifiés comme *P. bispinosa* ne possédait en fait que deux épines très rudimentaires sur le segment génital. Selon Grice (comm. pers.), il s'agirait d'une espèce nouvelle de *Paracandacia*. L'unique espèce du genre *Pontellina*, *P. plumata*, a été scindée en quatre espèces, dont trois nouvelles, par Fleminger et Hulsemann (1974). Outre *P. plumata* s.s., deux autres espèces devraient se rencontrer dans le Pacifique tropical mais nous avons renoncé à les distinguer (grande proportion de juvéniles, individus en mauvais état...). Les comptages ont porté soit sur l'intégralité de l'échantillon, soit sur une fraction aliquote, de manière à ce que le total des individus dénombrés ne dépasse pas 1 000 à 1 500. Nous avons adopté, pour représenter les abondances (fig. 4), les cotations de Frontier (1969) qui atténuent la variabilité due aux aléas de l'échantillonnage pour ne conserver que la variation de nature écologique.

La carte de la figure 1 donne les 239 secteurs de 1° de latitude sur 2° de longitude où au moins un échantillon a été obtenu. Une récolte moyenne a été calculée pour chacun de ces secteurs ; ce sont ces données que nous utiliserons pour étudier la répartition géographique.

Traitement des données

Dans un premier temps nous avons cherché à identifier et à apprécier l'importance des principaux facteurs responsables de la variabilité des peuplements de copépodes. Pour ce faire, nous avons envisagé l'ensemble des 435 observations que nous avons soumis à diverses analyses.

Tableau 1

Liste des 118 espèces de copépodes, classées par abondance décroissante dans l'ensemble des 435 récoltes. Seules les 58 ou 79 premières espèces de la série (jusqu'à *Microsetella* spp ou *Clytemnestra* sp) ont été prises en considération dans les analyses mathématiques.

List of the 118 copepods species, classified by decreasing abundance, out of a total 435 samples. Only the first 58 or 79 species have been used in the analysis.

	(%)		(%)
<i>Oncaea venusta</i>	16,83	<i>Centropages calaninus</i>	0,08
<i>Clausocalanus</i> spp.	11,58	<i>Candacia bipinnata</i>	0,08
<i>Undinula darwinii</i>	7,39	<i>Centropages elegans</i>	0,08
<i>Paracalanus</i> spp.	4,64	<i>Paracandacia simplex</i>	0,08
<i>Acrocalanus gracilis</i>	4,59	<i>Neocalanus robustior</i>	0,07
<i>Lucicutia flavicornis</i>	3,92	<i>Oithona plumifera</i>	0,06
<i>Euchaeta rimana</i>	3,52	<i>Monocorycaeus robustus</i>	0,06
<i>Canthocalanus pauper</i>	3,29	<i>Ditrichocorycaeus dubius</i>	0,05
<i>Pleuromamma piseki</i>	3,00	<i>Labidocera acutum</i>	0,05
<i>Onychocorycaeus pacificus</i>	2,97	<i>Urocorycaeus longistylis</i>	0,04
<i>Scolecithrix danae</i>	2,52	<i>Undeuchaeta plumosa</i>	0,04
<i>Corycaeus crassiusculus</i>	2,36	<i>Scolecithrix bradyi</i>	0,04
<i>Pleuromamma gracilis</i>	2,17	<i>Candacia pachydaetyla</i>	0,04
<i>Temora turbinata</i>	2,09	<i>Labidocera acutifrons</i>	0,04
<i>Temora discaudata</i>	2,01	<i>Macrosetella gracilis</i>	0,04
<i>Calanus minor</i>	1,99	<i>Copilia mirabilis</i>	0,03
<i>Acrocalanus longicornis</i>	1,98	<i>Heterorhabdus subspinifrons</i>	0,03
<i>Corycaeus speciosus</i>	1,90	<i>Pleuromamma xiphias</i>	0,03
<i>Pleuromamma borealis</i>	1,57	<i>Lubbockia</i> sp.	0,03
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	1,43	<i>Clytemnestra</i> sp.	0,03
<i>Euchaeta indica</i>	1,19	<i>Scolecithricella tenuisserrata</i>	0,02
<i>Agetus typicus</i>	1,14	<i>Oithona</i> spp.	0,02
<i>Eucalanus subtenuis</i>	1,12	<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	0,01
<i>Acartia negligens</i>	1,07	<i>Heterorhabdus papilliger</i>	0,01
<i>Farranula concinna</i>	0,91	<i>Scolecithricella dentata</i>	0,01
<i>Euchaeta marinella</i>	0,86	<i>Heterorhabdus spinifrons</i>	0,01
<i>Centropages furcatus</i>	0,84	<i>Euchaeta media</i>	0,01
<i>Oncaea mediterranea</i>	0,69	<i>Sapphirina opalina</i>	0,01
<i>Acartia danae</i>	0,65	<i>Agetus limbatus</i>	0,01
<i>Euchaeta longicornis</i>	0,61	<i>Acartia bispinosa</i>	0,01
<i>Farranula gibbula</i>	0,61	<i>Sapphirina metallina</i>	0,01
<i>Calocalanus pavo</i>	0,54	<i>Labidocera detruncata</i>	0,01
<i>Eucalanus attenuatus</i>	0,52	<i>Sapphirina nigromaculata</i>	0,01
<i>Eucalanus subcrassus</i>	0,51	<i>Onychocorycaeus latus</i>	0,00
<i>Undinula vulgaris</i>	0,46	<i>Centropages orsinii</i>	
<i>Oncaea conifera</i>	0,40	<i>Acartia amboinensis</i>	
<i>Onychocorycaeus agilis</i>	0,38	<i>Candacia longimana</i>	
<i>Calanopia</i> spp.	0,38	<i>Phaenna spinifera</i>	
<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i>	0,35	<i>Euchirella amoena</i>	
<i>Rhincalanus cornutus</i>	0,35	<i>Euchirella messinensis</i>	
<i>Neocalanus gracilis</i>	0,32	<i>Oithona nana</i>	
<i>Candacia catula</i>	0,29	<i>Acrocalanus andersoni</i>	
<i>Agetus flaccus</i>	0,27	<i>Haloptilus spinifrons</i>	
<i>Acrocalanus monachus</i>	0,26	<i>Ditrichocorycaeus lubbocki</i>	
<i>Paracandacia bispinosa</i>	0,26	<i>Euterpina acutifrons</i>	
<i>Corycaeus clausi</i>	0,21	<i>Scaphocalanus curtus</i>	
<i>Urocorycaeus lautus</i>	0,21	<i>Undeuchaeta intermedia</i>	
<i>Eucalanus pileatus</i>	0,19	<i>Euaetideus giesbrechti</i>	
<i>Ditrichocorycaeus asiaticus</i>	0,19	<i>Pontellopsis regalis</i>	
<i>Paracandacia truncata</i>	0,16	<i>Mecynocera clausi</i>	
<i>Oncaea curta</i>	0,16	<i>Euchaeta concinna</i>	
<i>Centropages gracilis</i>	0,15	<i>Sapphirina ovatolanceolata</i>	
<i>Candacia curta</i>	0,13	<i>Labidocera pavo</i>	
<i>Ischnocalanus plumulosus</i>	0,13	<i>Labidocera laevidentata</i>	
<i>Candacia ethiopica</i>	0,11	<i>Lophothrix latipes</i>	
<i>Centropages elongatus</i>	0,11	<i>Candacia discaudata</i>	
<i>Pontellina plumata</i>	0,10	<i>Sapphirina intestinata</i>	
<i>Microsetella</i> spp.	0,10	<i>Copilia vitrea</i>	
<i>Rhincalanus nasutus</i>	0,09	<i>Sapphirina auronitens</i>	

En écologie marine, l'intérêt des analyses multivariées dans la description de tableaux X (I,J), où les I lignes sont associées à des objets (ici des récoltes de zooplancton) et les J colonnes à autant de descripteurs (ici des espèces de copépodes) est illustré par de nombreux travaux (cf. Dessier, Laurec, 1978). La réflexion écologique et mathématique dont l'usage de ces techniques doit être assorti pour en tirer un profit maximal est discutée par Laurec (1979) et Legendre et Legendre (1979), etc.

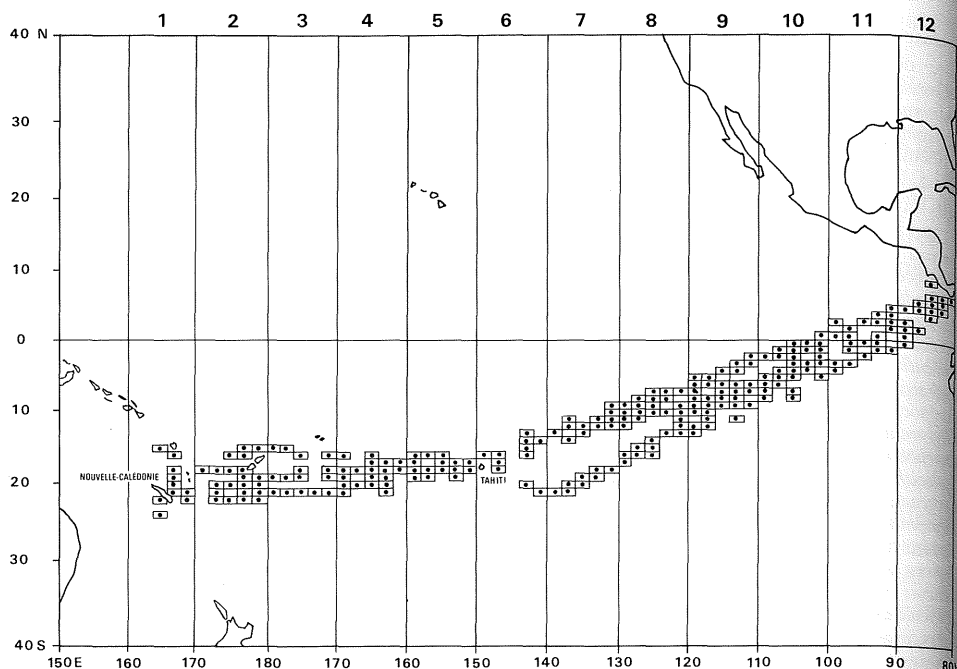
Nous avons commencé par effectuer trois analyses multivariées sur l'ensemble des 435 récoltes (= obser-

ventions) en utilisant les 58 plus abondantes espèces (= variables), c'est-à-dire jusqu'à une fréquence de 0,10% pour l'ensemble des récoltes (tableau 1). Une analyse en composantes principales (ACP) a ainsi été pratiquée sur les matrices de corrélation et de variance-covariance entre variables. La seule différence entre ces deux types d'analyses concerne le fait que dans le premier cas les variables sont centrées et réduites alors que dans le second elles sont seulement centrées. Du point de vue écologique l'utilisation de la matrice de variance-covariance revient à accorder aux espèces abondantes une plus grande importance (Dessier,

Figure 1

Localisation géographique des 239 secteurs de 2° de longitude sur 1° de latitude où, au moins une récolte de zooplancton a été obtenue.

Geographic location of the 239 zones (2° longitude × 1° latitude) where at least one zooplankton sample has been collected.



Laurec, 1978). Au contraire, le choix d'une matrice de corrélation se justifie par le souci de donner à chaque variable la même contribution globale à la structure de l'ensemble des observations. Dans les deux cas les effectifs des espèces ont subi une transformation $\log^2(x + 1)$. Ce faisant, remarquons qu'on obéit plus à une motivation écologique, souci d'accorder une signification voisine aux fluctuations de même amplitude dans les faibles et les fortes valeurs, que statistique (stabilisation de la variance). Enfin, nous avons aussi utilisé une analyse des correspondances.

Le tableau des 239 observations moyennes, par secteur de 1° de latitude sur 2° de longitude, n'a été soumis qu'à une analyse des correspondances. Notre but était l'identification et la localisation géographique des principaux peuplements et nous avons porté le nombre des espèces utilisées à 79. En effet, une espèce, même très peu abondante, peut par sa seule présence, venir caractériser un peuplement possédant une extension géographique limitée. Les analyses multivariées ne permettent qu'une ordination des observations et des variables le long des axes factoriels et les regroupements plus ou moins empiriques auxquels l'écologiste peut procéder en découpant ces continuums sont un peu artificiels (en particulier dans les études de répartition spatiale). Aussi, afin d'obtenir les regroupements désirés sans qu'intervienne l'arbitraire de l'expérimentateur, nous avons fait appel à une technique de classification hiérarchique (classification ascendante hiérarchique, en utilisant la distance du X^2 , cf. Benzecri *et al.*, 1973). En fait, nous avons considéré pour cette classification automatique les distances entre projections sur le sous-espace défini par les cinq premiers axes. En effet, plus le nombre d'axes croît et plus la redondance est marquée puisqu'en prenant tous les axes possibles, on reconstituerait les distances globales. L'expérience montre que les partitions obtenues à partir des premiers axes, sont souvent plus nettes (Laurec, 1979). La combinaison de divers outils mathématiques dans l'analyse des données écologiques est discutée par Laurec (1979).

RÉSULTATS

Variabilité temporelle

Les observations superficielles (température et salinité), ainsi que les bathythermogrammes, effectués par les navires, marchands donnent un aperçu de la variabilité du milieu et donc, du cycle hydroclimatique saisonnier dans les différentes régions situées le long du trajet Nouméa-Panama.

Nous avons ainsi calculé les moyennes mensuelles sur 3 ans (1978-1980), par secteur de 5° de longitude, de la température et de la salinité de surface. Les diagrammes spatio-temporels ainsi obtenus sont représentés sur la figure 2. L'amplitude de variations thermiques présente deux maximums dans la partie Ouest et, à l'Est, entre 95 et 105°W, dans la région où les lignes de navigation coupent l'upwelling équatorial. En fait, le refroidissement hivernal est maximal entre 90 et 100°W, légèrement décalé vers le Sud par rapport à l'équateur (prolongement du courant du Pérou), mais les moyennes longitudinales ne rendent pas compte du gradient thermique N-S qui se renforce alors. Cette situation hivernale à l'équateur est mieux visible sur un diagramme dont la composante spatiale est la latitude (Donguy, Hénin, 1980) mettant aussi en évidence la variabilité interannuelle d'intensité de l'upwelling équatorial). Dans le Pacifique central Sud le minimum hivernal subsiste mais l'amplitude des variations thermiques ne dépasse pas en moyenne 2 à 3°.

Les variations saisonnières de la salinité sont peu marquées à l'exception de la région la plus orientale (entre 80 et 90°W, donc au nord de l'équateur). Là encore, un diagramme spatiotemporel par rapport à la latitude rend mieux compte de l'évolution saisonnière (Donguy, Hénin, 1980). A l'inverse du gradient de température, le gradient halin N-S est maximal durant l'été austral; le front halin se situe alors approximativement entre 0 et 5°N. Cette situation correspond à l'extension maximale vers le S-W des eaux de salinité

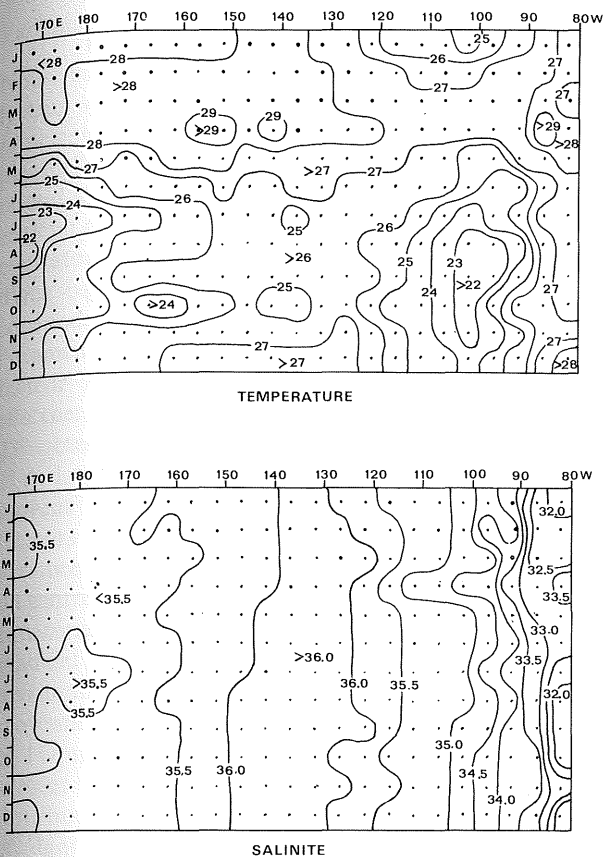


Figure 2
Diagramme montrant l'évolution de la moyenne mensuelle par rapport à la longitude de la température (en haut) et de la salinité (en bas), sur le trajet Nouméa-Tahiti-Panama. Les moyennes ont été calculées par secteurs de 5° de longitude à partir des observations de surface effectuées entre 1978 et 1980 inclus.

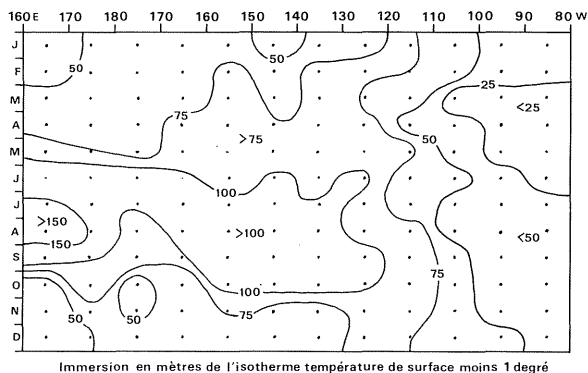
Diagram showing evolution of the monthly mean temperature (above) and salinity (below), in relation to longitude, along the route Nouméa-Tahiti-Panama. The averages have been calculated for each 5° longitude zone from surface observations collected between 1978 and 1980.

inférieure à 33 ‰ provenant du Golfe de Panama. Ce phénomène est visible durant le premier trimestre (fig. 2B). La région du maximum de salinité du Pacifique central Sud (S‰ > 36) a tendance à s'étendre vers l'Ouest pendant le second semestre, avec le renforcement du courant équatorial Sud. Remarquons que, durant les 3 années que nous avons envisagées, cette région du maximum de salinité superficielle est approximativement restée centrée sur 135°W alors que durant les années antérieures (1975-1977), elle était légèrement décalée vers l'Ouest (145°W). Enfin, un faible maximum hivernal peut être noté à l'Ouest de 170°W.

Afin d'estimer l'épaisseur de la couche homogène, nous avons calculé à partir des XBT l'immersion de l'isotherme « température de surface moins un degré ». Les moyennes mensuelles par secteur de 10° de longitude sont représentées sur la figure 3. Le fait le plus intéressant est l'épaississement considérable de la couche homogène durant l'hiver austral (juillet-août) à l'ouest de 180°. Dans le Pacifique central Sud, l'épaisseur augmente aussi entre juin et octobre, mais moins fortement et d'autre part, le gradient de température existant sous cette couche homogène est nettement plus prononcé que dans l'Ouest (de l'ordre du double).

L'effectif total des copépodes nous fournit un indice de l'importance de la biomasse zooplanctonique. On observe à peu près partout au sud de l'équateur un maximum hivernal, plus ou moins accentué et prolongé dans le temps (fig. 4). L'affaiblissement de l'upwelling équatorial en février-mars n'a pas d'effet notable au niveau de cette année moyenne, si ce n'est peut-être en avril. Par contre, en 1979 et en 1980, pendant la période estivale, la biomasse zooplanctonique présente un minimum en janvier-février (Dessier, 1981).

Des trois analyses pratiquées sur le tableau de l'ensemble des récoltes, nous avons finalement retenu l'ACP de la matrice de variance-covariance. Les premiers facteurs extraits par l'analyse des correspondances ont une signification spatiale ou, à la rigueur, spatio-temporelle (axe 2). Ceci est la conséquence de la grande sensibilité de ce type d'analyse aux espèces « caractéristiques » (cf. Blanc *et al.*, 1976) individualisant une région ou une période de l'année. Compte tenu de la grande extension de la zone étudiée, les différences faunistiques régionales



Immersion en mètres de l'isotherme température de surface moins 1 degré

Figure 3
Diagramme montrant l'évolution mensuelle par rapport à la longitude, de l'épaisseur en mètres de la couche homogène (estimée en considérant l'immersion de l'isotherme « température de surface moins un degré »). Les moyennes ont été calculées par secteur de 10° de longitude à partir des profils bathythermiques obtenus en 1979-1980 sur le trajet Nouméa-Tahiti-Panama.

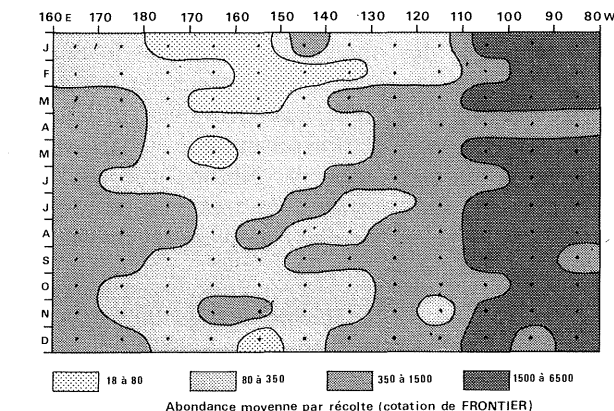


Figure 4
Diagramme montrant l'évolution mensuelle par rapport à la longitude de l'abondance moyenne par récolte des copépodes. Les abondances sont exprimées selon l'échelle des cotations de Frontier.

Diagram showing the monthly evolution, in relation to the longitude, of the mean abundance of copepods sample. Abundances are expressed per using the Frontier cotations.

apparaissent prépondérantes. La signification partiellement temporelle de l'axe 2 n'est, en fait, que la conséquence de la présence, durant l'été austral, du genre *Calanopia spp* dans le Sud-Ouest Pacifique. Ainsi, il semblerait au vu des résultats de cette analyse que, hormis dans la région Sud-Ouest, l'évolution saisonnière affecte peu la composition qualitative des peuplements.

Le premier facteur obtenu par les deux ACP possède aussi nettement une signification spatiale; il fait apparaître l'originalité du Pacifique central Sud par rapport au Pacifique Sud-Ouest, et surtout au Pacifique équatorial Est. La discrimination spatiale opérée par ce facteur apparaît sur la figure 5a où nous avons représenté l'évolution entre Nouméa et Panama des coordonnées moyennes sur les axes 1 et 2 des observations regroupées par secteur de 10° de longitude (cf. fig. 1) entre 160°E et 80°W. En ce qui concerne l'axe 2, seuls les secteurs 11 et 12, correspondant à la partie du trajet située au nord de l'équateur, sont bien individualisés. La différence entre les deux analyses porte sur la proportion de la variance totale, dont rend compte le premier facteur : celle-ci est de 25,3% pour la matrice de corrélation alors qu'elle atteint 44,7% pour la matrice de variance-covariance. Cette différence peut s'expliquer par le fait que dans le cas de la matrice de corrélation où, nous le rappelons, les variables contribuent de manière identique à la structure de l'ensemble, ce facteur reflète essentiellement des différences faunistiques, donc de nature qualitative. Avec la matrice de variance-covariance, nous ajoutons une composante quantitative. Elle intervient pour presque moitié dans l'opposition entre Pacifique central Sud et Pacifique équatorial Est, comme le montre d'ailleurs l'effectif total moyen des copépodes dans ces deux régions (fig. 4).

La signification du second facteur qui n'extrait plus que 8,6% (corrélation) et 9,3% (variance-covariance) de la variance totale, peut être mise en évidence de façon similaire à l'axe 1, mais en opérant des regroupements d'observations par mois. Remarquons ici que les pourcentages de variance expliqués par les autres facteurs sont inférieurs à ce qu'aurait pu donner un découpage au hasard. Dans ces conditions, nous pouvons représenter (fig. 5b) l'évolution de la moyenne des coordonnées des observations relatives à chaque mois. Alors que les valeurs sur l'axe 1 ne montrent aucune évolution temporelle, les coordonnées sur l'axe 2 font apparaître une oscillation saisonnière bien marquée, opposant été et hiver australs. Notons que pour les deux analyses, ces courbes sont très voisines. Nous donnons sur la figure 5, celles relatives à la matrice de variance-covariance.

Si les fluctuations saisonnières des peuplements de copépodes sont à peu près en phase sur l'ensemble du trajet, leur intensité, tout comme celle des paramètres du milieu, varie selon les régions. Pour tenter d'apprécier ces différences régionales, nous avons considéré les contributions moyennes relatives des observations à l'axe 2, par secteur de 10° (fig. 5c). Celles-ci sont minimales entre 140 et 180°W, et maximales dans la région équatoriale; elles représentent une valeur moyenne dans le Sud-Ouest Pacifique. Nous n'avons

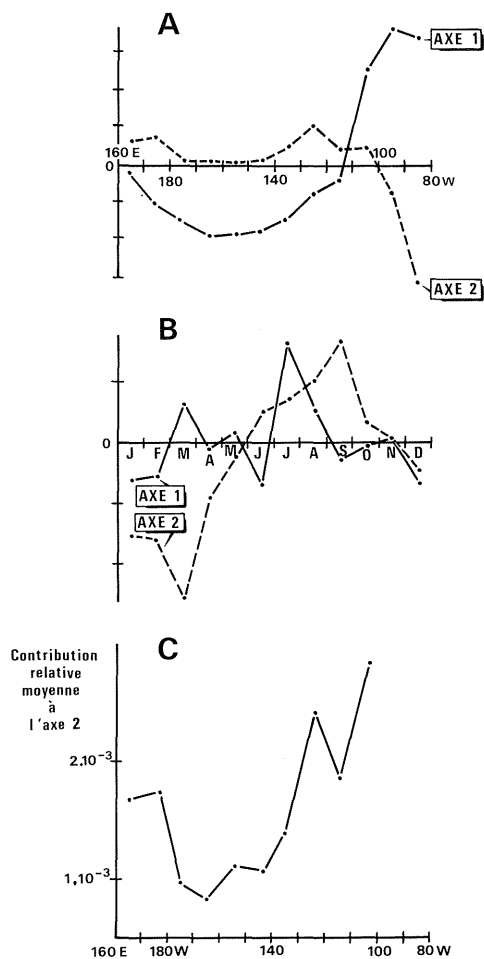


Figure 5

Analyse en composantes principales de la matrice de variance-covariance :

A) Coordonnées moyennes sur les axes 1 et 2 des observations regroupées par secteur de 10° de longitude montrant la signification spatiale du premier facteur (opposition entre Pacifique équatorial Est et Pacifique central Sud).

B) Coordonnées moyennes sur les axes 1 et 2 des observations regroupées par mois, montrant la signification temporelle du second facteur (opposition été et hiver australs).

C) Contribution relative moyenne à l'axe 2 des observations regroupées par secteur de 10° de longitude et montrant un maximum d'intensité des variations saisonnières dans le Pacifique Sud-Ouest et dans le Pacifique équatorial Est.

Principal component analysis of the variance-covariance matrix:

A) Mean co-ordinates along the first and second axes of the observations regrouped within the 10° longitude zone in order to show the spatial significance of the first factor (opposition between East Equatorial and South Central Pacific).

B) Mean co-ordinate along the first and second axes of the observations regrouped per month in order to show the time significance of the second factor (opposition between austral summer and winter).

C) Mean relative contribution to the second axis of the observations regrouped within the 10° longitude zone in order to show a maximum intensity of the seasonal variations in the South West Pacific and in the East equatorial Pacific.

pas représenté les valeurs, très élevées, concernant le tronçon nord équatorial du trajet (entre 80 et 100°W). Les peuplements très particuliers associés aux eaux dessalées du Golfe de Panama individualisent fortement cette région, tant sur le premier que sur le second axe (fig. 5a et b). Les moyennes mensuelles des coordonnées observation sur l'axe 2, montrent pourtant qu'on observe dans les secteurs 11 et 12 (80-100°W) une évolution saisonnière, vraisemblablement liée aux pulsations des eaux dessalées.

Variabilité spatiale

Nous venons de voir l'importance primordiale du facteur spatial, révélée par l'analyse en composantes principales. De manière générale, les points observations mensuelles, relatifs à un secteur géographique donné, restent bien regroupés dans le plan factoriel 1-2. Ainsi, en dépit de la médiocrité de notre échantillonnage, nous constatons, à une certaine échelle spatiale, l'existence d'une bonne stabilité temporelle des peuplements de copépodes. Ceci nous encourage donc à entreprendre l'examen de la seule variabilité spatiale, en éliminant le facteur temps. Nous avons cette fois commencé par effectuer une analyse des correspondances sur le tableau 239 observations moyennes (secteurs géographiques de 1° de latitude par 2° de longitude), 79 espèces (effectifs moyens dans chaque secteur). Les deux premiers facteurs extraient respectivement 12,8 et 8,7 de la variance totale. Le premier axe oppose les peuplements du centre du Pacifique tropical Sud à ceux de la région équatoriale Est, tandis que le second représente le gradient écologique qui s'établit entre la zone du maximum d'intensité de l'upwelling (la température moyenne de surface la plus basse est observée entre 1°S et l'équateur) et les régions subéquatoriales Sud et surtout Nord. Remarquons la relative régularité de la distribution des points observations le long de l'axe 1 et, dans une moindre mesure, 2 (fig. 6). Nous avons ensuite procédé à une partition des observations dans l'espace des cinq premiers axes (totalisant 40% de la variance totale). Les observations appartenant à chacune des six classes principales issues de cette partition sont assez bien regroupées géographiquement, attestant ainsi la représentativité satisfaisante de notre échantillonnage (fig. 7). Seules les observations de la classe 4, ne comprenant d'ailleurs que 13 éléments, apparaissent très dispersées.

Il en va de même dans le plan factoriel 1-2 où les classes sont généralement constituées de points voisins (fig. 6). Le dendrogramme de la figure 7 montre la forte individualisation de la classe 6. Elle correspond aux peuplements du Pacifique central Sud dont l'espèce la

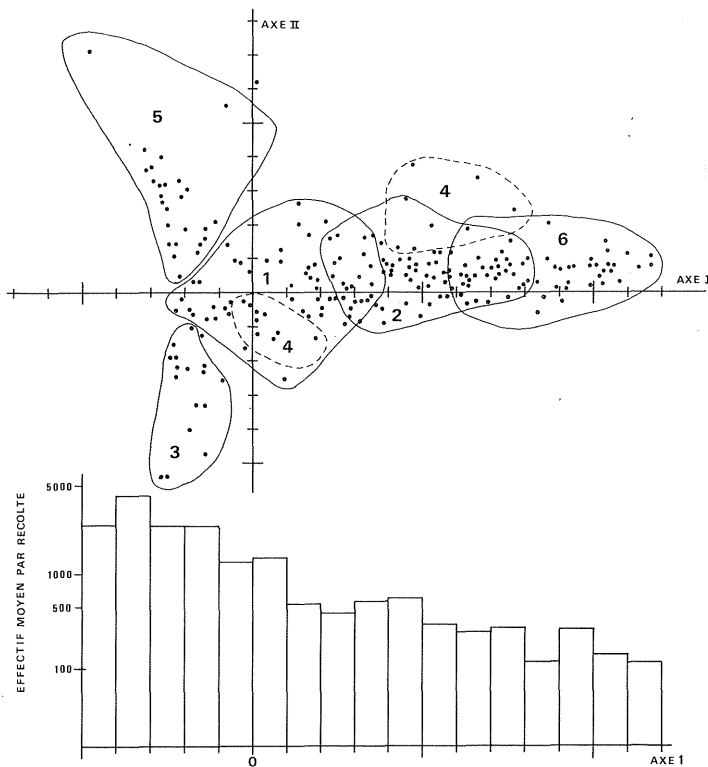


Figure 6

Analyse des correspondances du tableau des 239 observations moyennes par secteur de 2° de longitude et 1° de latitude. Projection des points observations sur le plan factoriel des axes 1 et 2. Les 6 classes principales d'observations ont été figurées. L'histogramme représente la décroissance de l'effectif moyen des copépodes par récolte selon la coordonnée sur l'axe 1.

Correspondance analysis of the 239 mean observations per 2° longitude × 1° latitude zone. Plotting of the observations on the factorial plan 1-2. The 6 main classes of observations have been represented. The histogram (below) represents the decrease in the mean number of copepods per sample along the first axis.

plus caractéristique est *Euchaeta marinella*. Deux sous-classes, mal séparées spatialement, peuvent être considérées. Elles se distinguent par l'importance relative de *E. marinella*, mais aussi par la richesse des peuplements; c'est dans la sous-classe où l'effectif moyen par récolte est le plus faible que la dominance

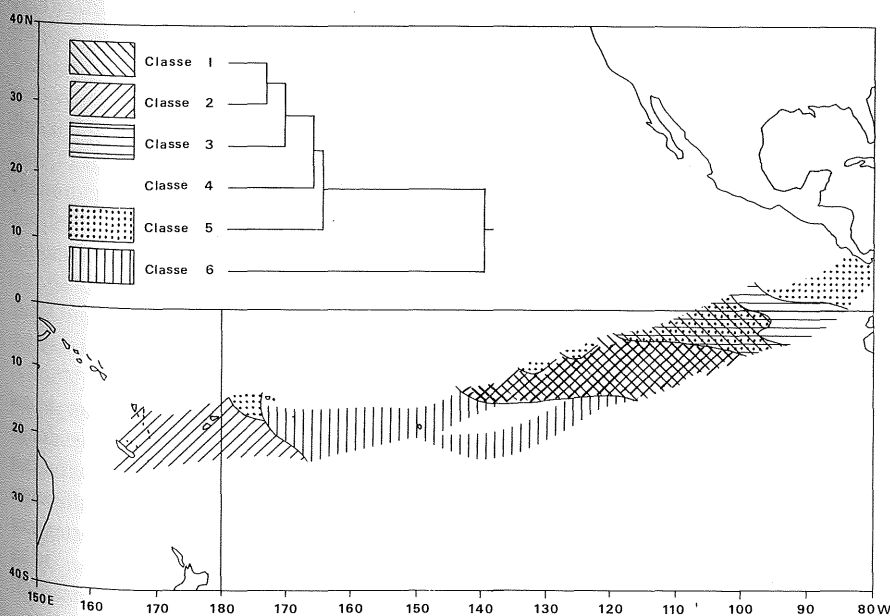


Figure 7

Localisation géographique de 5 des 6 classes principales issues de la partition des observations dans l'espace des 5 premiers facteurs. Le dendrogramme montre les relations entre chacune des 6 classes.

Geographic location of classes 1, 2, 3, 5 and 6 obtained by making a cluster analysis of the spatial observations for the first five factors.

Tableau 2

Espèces de copépodes dont la fréquence dans chacune des six classes de récoltes excède d'au moins 10% la fréquence dans l'ensemble des 239 observations moyennes.

Copepod species with a frequency in each of the six classes exceeding by at least 10% the frequency in the total 239 mean observations.

		(%)		
Classe 1			Classe 4	
<i>Undinula darwinii</i>	18,99		<i>Pleuromamma borealis</i>	12,66
<i>Clausocalanus</i> spp.	9,97		<i>Oncaea venusta</i>	10,65
<i>Oncaea venusta</i>	8,25		<i>Lucicutia flavicornis</i>	8,37
<i>Acrocalanus gracilis</i>	6,31		<i>Clausocalanus</i> spp.	7,31
<i>Euchaeta rimana</i>	6,25		<i>Pleuromamma abdominalis</i>	6,45
<i>Paracalanus</i> spp.	6,12		<i>Oncaea mediterranea</i>	5,04
<i>Lucicutia flavicornis</i>	4,18		<i>Scolecithrix danae</i>	4,11
<i>Scolecithrix danae</i>	2,90		<i>Paracalanus</i> spp.	3,89
<i>Corycaeus crassiusculus</i>	2,80		<i>Eucalanus subcrassus</i>	3,31
<i>Pleuromamma gracilis</i>	2,57		<i>Calanopia</i> spp.	2,81
<i>Onychocorycaeus pacificus</i>	2,33		<i>Pleuromamma gracilis</i>	2,75
<i>Corycaeus speciosus</i>	2,26		<i>Temora discaudata</i>	2,50
<i>Temora discaudata</i>	2,02		<i>Calanus minor</i>	2,37
<i>Canthocalanus pauper</i>	1,98		<i>Pleuromamma piseki</i>	2,22
<i>Pleuromamma piseki</i>	1,55		<i>Centropages furcatus</i>	2,22
<i>Calanus minor</i>	1,35		<i>Corycaeus crassiusculus</i>	1,93
<i>Acartia negligens</i>	1,29		<i>Acrocalanus gracilis</i>	1,83
<i>Acrocalanus longicornis</i>	1,22		<i>Euchaeta rimana</i>	1,62
<i>Eucalanus subtenuis</i>	1,20		<i>Onychocorycaeus pacificus</i>	1,57
<i>Pleuromamma borealis</i>	1,20		<i>Undinula darwinii</i>	1,17
<i>Farranula gibbula</i>	1,19		<i>Eucalanus subtenuis</i>	1,14
<i>Euchaeta indica</i>	1,10		<i>Oncaea conifera</i>	1,08
<i>Agetus typicus</i>	1,00		<i>Corycaeus speciosus</i>	1,05
			<i>Eucalanus attenuatus</i>	1,04
Classe 2			Classe 5	
<i>Pleuromamma piseki</i>	17,10		<i>Oncaea venusta</i>	33,52
<i>Lucicutia flavicornis</i>	8,71		<i>Canthocalanus pauper</i>	7,88
<i>Undinula darwinii</i>	7,89		<i>Acrocalanus gracilis</i>	7,84
<i>Oncaea venusta</i>	6,32		<i>Clausocalanus</i> spp.	4,77
<i>Clausocalanus</i> spp.	5,67		<i>Euchaeta rimana</i>	4,70
<i>Pleuromamma gracilis</i>	5,31		<i>Paracalanus</i> spp.	4,30
<i>Calanus minor</i>	4,67		<i>Undinula darwinii</i>	4,11
<i>Agetus typicus</i>	4,27		<i>Onychocorycaeus pacificus</i>	3,37
<i>Euchaeta rimana</i>	4,04		<i>Scolecithrix danae</i>	3,23
<i>Corycaeus speciosus</i>	3,30		<i>Corycaeus crassiusculus</i>	2,41
<i>Scolecithrix danae</i>	3,25		<i>Corycaeus speciosus</i>	2,13
<i>Acartia negligens</i>	2,87		<i>Euchaeta indica</i>	2,01
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	2,85		<i>Acrocalanus longicornis</i>	1,92
<i>Corycaeus crassiusculus</i>	2,25		<i>Temora discaudata</i>	1,82
<i>Oncaea conifera</i>	1,99		<i>Farranula concinna</i>	1,63
<i>Pleuromamma borealis</i>	1,83		<i>Centropages furcatus</i>	1,42
<i>Farranula gibbula</i>	1,54		<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i>	1,15
<i>Rhincalanus cornutus</i>	1,45		<i>Pleuromamma gracilis</i>	1,09
<i>Acrocalanus gracilis</i>	1,00		<i>Undinula vulgaris</i>	1,05
Classe 3			Classe 6	
<i>Clausocalanus</i> spp.	35,81		<i>Lucicutia flavicornis</i>	14,39
<i>Oncaea venusta</i>	7,96		<i>Euchaeta marinella</i>	10,83
<i>Undinula darwinii</i>	6,64		<i>Pleuromamma piseki</i>	10,29
<i>Paracalanus</i> spp.	6,22		<i>Agetus typicus</i>	9,69
<i>Onychocorycaeus pacificus</i>	5,73		<i>Calanus minor</i>	8,55
<i>Eucalanus subtenuis</i>	3,76		<i>Clausocalanus</i> spp.	5,19
<i>Acrocalanus longicornis</i>	3,18		<i>Corycaeus speciosus</i>	4,30
<i>Corycaeus crassiusculus</i>	2,72		<i>Undinula darwinii</i>	3,84
<i>Acartia danae</i>	2,29		<i>Acartia negligens</i>	3,41
<i>Acrocalanus gracilis</i>	2,11		<i>Paracandacia bispinosa</i>	2,80
<i>Temora discaudata</i>	2,08		<i>Agetus flaccus</i>	2,18
<i>Calanus minor</i>	2,03		<i>Oncaea venusta</i>	2,17
<i>Euchaeta rimana</i>	1,95		<i>Pleuromamma abdominalis</i>	2,05
<i>Lucicutia flavicornis</i>	1,80		<i>Farranula gibbula</i>	1,94
<i>Pleuromamma gracilis</i>	1,64		<i>Pleuromamma gracilis</i>	1,77
<i>Euchaeta longicornis</i>	1,38		<i>Urocorycaeus lautus</i>	1,69
<i>Scolecithrix danae</i>	1,32		<i>Pleuromamma borealis</i>	1,56
<i>Pleuromamma borealis</i>	1,08		<i>Corycaeus crassiusculus</i>	1,17
			<i>Temora discaudata</i>	1,08

de *E. marinella* est la plus marquée. De part et d'autre de cette région centrale, nous trouvons les peuplements représentés par les classes 1 et 2, très proches sur le dendrogramme. A l'Ouest, la classe 2 domine largement (bien que s'y ajoutent 8 des 13 observations de la classe 4, tandis qu'à l'Est, les classes 1 et 2 sont très mélangées, sans qu'apparaisse de discrimination géo-

graphique nette. Si nous considérons l'ordination de ces classes par rapport à l'axe 1, on constate que le nuage des points observations de la classe 2, s'intercale en fait entre ceux figurant les classes 6 et 1 (fig. 6). La différence essentielle entre les classes 1 et 2, semble porter sur l'importance respective d'espèces herbivores telles *Undinula darwinii* et *Clausocalanus* spp. (cf. tableau 2).

à ce titre les peuplements de la classe 1 paraissent disposer de ressources trophiques plus importantes que ceux de la classe 2 (dont l'effectif moyen par récolte est d'ailleurs deux fois moindre).

Entre approximativement l'équateur et 10°S et à l'ouest de 95°W, nous rencontrons une zone de mélange où prédominent encore les peuplements de la classe 1 mais où les apports des classes 3 et 5 sont sensibles. Notons la disparition complète de la classe 2. La classe 3 représente les peuplements équatoriaux les plus riches en individus (moyenne de plus de 3 500 par récolte). Les herbivores, avec les genres *Clausocalanus*, *Paracalanus*, *Acrocalanus*, *Eucalanus*, *Calanus*, entrent pour plus de 60% dans ces peuplements. Enfin, la classe 5 est pour les deux tiers circonscrite au nord de l'équateur. Les espèces carnivores (où domine *Oncaea venusta*) représentent plus de 50% des effectifs. L'apport faunistique des eaux dessalées du Golfe de Panama semble minime, tout au moins en ce qui concerne les espèces « structurantes » (Dessier, Laurec, 1979). On peut cependant signaler comme espèce caractéristique de cette région, *Labidocera acuta*, rencontrée nulle part ailleurs.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Compte tenu de l'étendue de la zone prospectée, il n'est pas surprenant que le facteur spatial soit responsable, en premier lieu et de très loin, de la variabilité, tant quantitative que qualitative, des peuplements de copépodes. En ce qui concerne les variations temporelles, nous n'avons envisagé que les aspects saisonniers. Comme l'évolution des paramètres physiques pouvait le laisser supposer, le facteur saisonnier se manifeste le plus fortement dans le sud-ouest du Pacifique et dans la région équatoriale. Le second facteur extrait par l'analyse en composantes principales rend compte de cette opposition entre période estivale (février-mars) et hivernale (août-septembre) et montre qu'elle peut être observée, avec une intensité variable, dans tous les secteurs. L'effectif total des copépodes (fig. 4) reflète cette évolution et fait apparaître en toutes régions, plus ou moins nettement (les cotisations d'abondance « écrasant » peut-être trop les variations dans les grandes valeurs), un maximum hivernal. Ce type de fluctuation se retrouve chez les principales espèces herbivores telles *U. darwinii* ou le genre *Clausocalanus*, directement liées aux enrichissements trophiques saisonniers. En ce qui concerne les espèces carnivores, les phénomènes sont beaucoup moins nets. Il semblerait que les maximums soient inversés à l'Ouest, où il est nettement hivernal, et à l'Est où il serait plutôt estival (cas de *Oncaea venusta* et *E. rimana*). Dans le Pacifique Sud-Ouest, la formation d'une couche homogène dépassant 100 m d'épaisseur, entre juin et septembre, et la faible intensité de la pycnocline sous-jacente, facilitent les apports d'éléments nutritifs par diffusion depuis les couches profondes. D'autres mécanismes d'enrichissement liés à la présence des masses insulaires doivent aussi intervenir. Il est ainsi probable que les apports terrigènes, directement liés à l'intensité des précipitations, jouent un rôle durant l'été (saison des cyclones tropicaux). Ainsi dans le lagon néo-calédonien, la

biomasse zooplanctonique atteint ses plus fortes valeurs en février-mars (Binet, comm. pers.), à l'encontre de ce qui est observé au large. L'apparition dans nos échantillons, vers la fin de l'été, de *Calanopia* spp (ou domine *C. minor*) est certainement à relier aux influences néritiques qui se manifestent alors le plus fortement. L'analyse des correspondances privilégie ces espèces caractéristiques et, par exemple, *Calanopia* spp contribue pour près de 50% à la définition du second facteur (saisonnier) extrait par cette analyse.

L'upwelling équatorial diminue d'intensité durant l'été austral, ainsi qu'en témoigne une température supérieure à 27°C entre février et avril. Une diminution corrélative des teneurs en chlorophylle ((Dandonneau, 1979) et de l'effectif des espèces herbivores est observée. Un autre phénomène hydrologique intervient aussi en cette saison : il concerne l'extension estivale vers le Sud-Ouest des eaux dessalées du Golfe de Panama et la capture, bien que très rare, de *Labidocera acuta*, entre 80 et 90°W, à cette période de l'année, en est très vraisemblablement la conséquence.

Au sud de l'équateur (jusque vers 15°S), l'évolution saisonnière demeure très sensible. Cette région reste soumise aux phénomènes équatoriaux ainsi qu'en témoigne l'extension vers le Sud en hiver des eaux froides issues de l'upwelling. Les effectifs des espèces herbivores diminuent progressivement vers le Sud, mais leurs fluctuations saisonnières restent identiques à celles de la région équatoriale.

A l'instar du Pacifique central Nord, le Pacifique central Sud est une région écologiquement très stable où les variations saisonnières sont faibles. En hiver, l'épaississement de la couche homogène et la faible intensité de la thermocline, favorisent, comme c'est le cas plus à l'Ouest, la diffusion vers la couche euphotique des éléments nutritifs. L'accroissement de l'effectif moyen des copépodes par récolte indique effectivement une augmentation modérée de la production. Au cours du second semestre on semble aussi assister, tout au moins pour la période considérée, à une extension zonale des eaux à salinité supérieure à 35,50‰, en même temps que se renforce le courant équatorial Sud (Rougerie *et al.*, 1981). L'augmentation hivernale de la fréquence d'occurrence de *E. marinella* à l'ouest de 170°W, est à rapprocher de ces phénomènes.

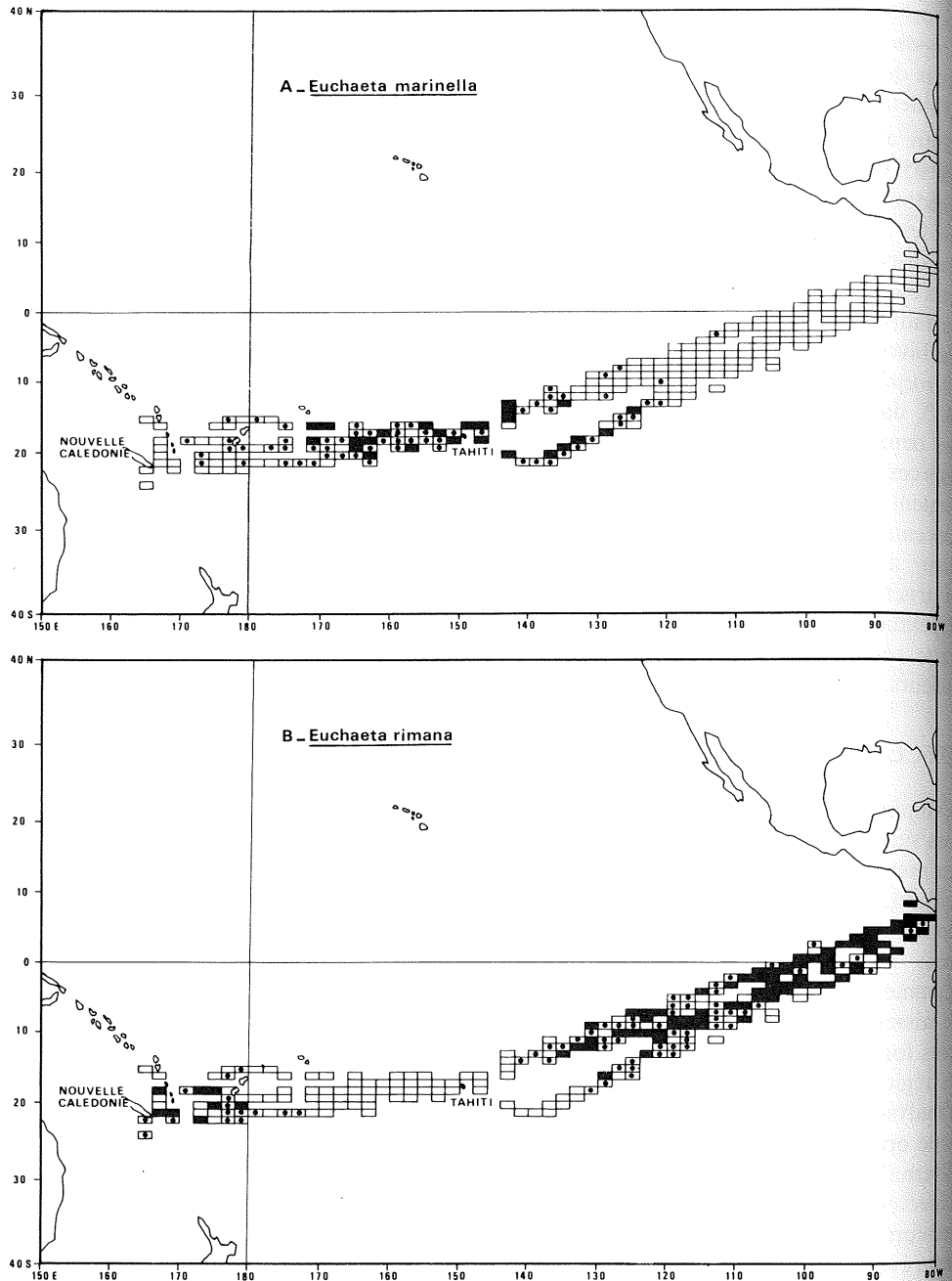
Dans notre étude de la variabilité temporelle, nous n'avons envisagé que les aspects saisonniers. Notre échantillonnage est insuffisant pour permettre la mise en évidence des conséquences d'une variabilité interannuelle au niveau, par exemple, de l'intensité de l'upwelling équatorial, plus faible en 1979 qu'en 1978. Par contre, certains événements, tels le déclenchement d'un El Niño, devraient s'accompagner de modifications décelables des peuplements épiplanctoniques.

La variabilité spatiale serait, d'après l'analyse des correspondances, générée par deux facteurs principaux. Le premier qui oppose les peuplements de la région équatoriale à ceux du Pacifique central Sud, opère en fait, une ordination selon une richesse décroissante de ces peuplements puisque l'effectif moyen par récolte passe de 3 568 individus, pour la classe 3, à 213 pour la classe 6 (et même 139 pour la sous-classe la plus

Figure 8

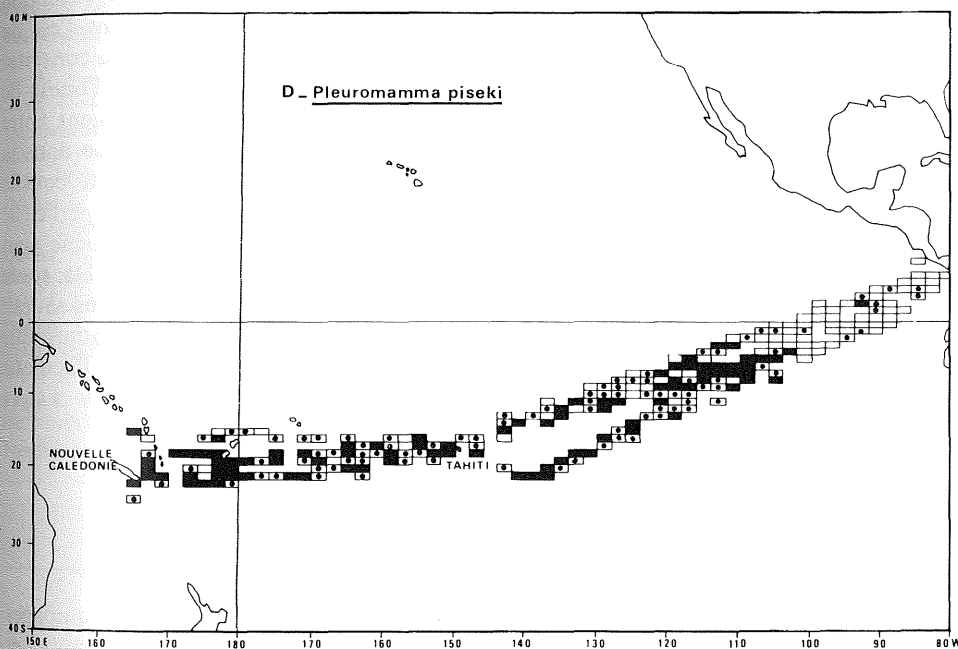
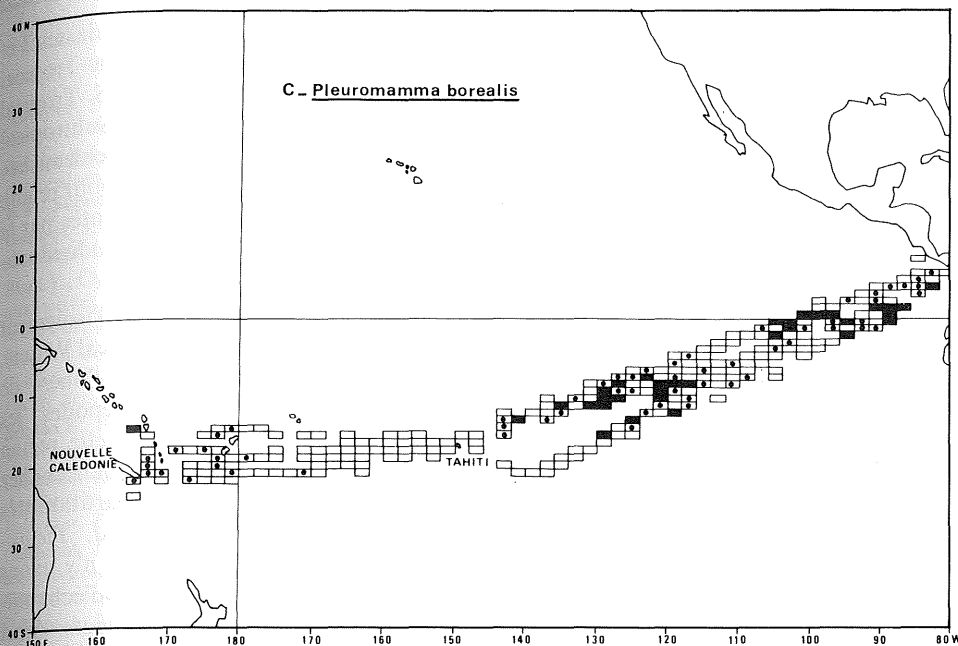
Répartition géographique des espèces *Euchaeta marinella* (A), *E. rimana* (B), *Pleuromamma piseki* (C) et *P. borealis* (D) : ● 1 à 18 organismes par récolte, ■ plus de 18 organismes.

Geographic distribution of the species *E. marinella* (A), *E. rimana* (B), *P. piseki* (C) and *P. borealis* (D): ● 1 to 18 organisms per sample, ■ more than 18 organisms.



pauvre), cf. histogramme de la figure 6. Le second facteur correspond à la zonation des peuplements dans la région équatoriale où on peut grossièrement retrouver le schéma classique : dominance d'espèces herbivores (classe 3) dans la zone du maximum de production phytoplanctonique (entre 2°S et 1°N) et accroissement de l'importance des espèces carnivores (classe 5) quand on s'en éloigne (tableau 2). En fait, le « vieillissement » de l'écosystème généré par l'upwelling équatorial ne se fait pas de manière symétrique au nord et au sud de l'équateur. Pour l'essentiel, les observations appartenant à la classe 5, sont regroupées au Nord où la permanence des conditions écologiques est certainement la plus forte. Au Sud, on retrouve pourtant quelques traces de la classe 5, mélangées aux classes 1 et 3. Dans les classes 1 et 3, la proportion des herbivores est identique (63%), mais alors que dans la classe 2 près de 40% de ceux-ci (appartenant essentiellement au genre *Pleuromamma*) sont connus pour effectuer des migrations nyctémérales de grande amplitude, il n'y en a que 10%

dans la classe 1. On peut y voir deux types de stratégies d'exploitation de la production phytoplanctonique. Dans les régions où sont localisées les observations appartenant à la classe 1, la teneur moyenne de l'eau de surface en chlorophylle est supérieure d'environ 30% à celle où se trouve la classe 2. Une espèce, telle *Undinula darwinii* (19% des effectifs de la classe 1, voir tableau 2) présente un indice d'alimentation diurne à peine inférieur à l'indice nocturne (Hayward, 1980), et comme cette espèce ne migre pas ou peu, l'exploitation de la production phytoplanctonique est faite en continu, sans inconvénient puisque cette production est relativement élevée dans les régions où *U. darwinii* est rencontrée. Par contre, dans les eaux plus pauvres, les espèces du genre *Pleuromamma* ne s'alimentent que la nuit (Hayward, 1980), lorsqu'elles migrent vers les couches superficielles, faisant ainsi alterner les phases de production et celles de consommation. C'est l'écosystème représenté par la classe 6 qui est le plus original et le mieux individualisé. Correspondant



aux eaux les plus pauvres de la partie centrale du Pacifique Sud, il est en quelque sorte symétrique de celui décrit par McGowan et Walker (1979) dans le tourbillon central du Pacifique Nord. La faible variabilité des conditions du milieu y a certainement favorisé une évolution vers un état de relative stabilité, comme semble l'indiquer l'absence d'une dominance spécifique marquée à l'instar des autres classes (tableau 2). Mais la caractéristique taxonomique la plus intéressante de ces peuplements est la forte proportion de *Euchaeta marinella*. Cette espèce, dont la description n'a été faite qu'en 1974 par Bradford, est signalée par cet auteur dans les régions tropicales du Pacifique Nord et Sud. Dans nos observations, sa distribution géographique coïncide assez bien avec celle des récoltes de la classe 6 et si nous avons pu la capturer à l'Ouest de 170°W (fig. 8 a; région du front halin), c'est de façon sporadique et en faibles effectifs (cotation 1, parfois 2). L'espèce voisine, *E. rimana* (il ne semble pas que nous ayons observé *E. marina*) est rencontrée dans toutes les

autres régions (fig. 8 b), avec une préférence pour la région équatoriale.

Il est probable que le système semi-fermé auquel peut être assimilée cette région centrale du Pacifique Sud ait été à l'origine de l'individualisation de *E. marinella*. Les autres espèces du genre, *E. longicornis* et *indica*, ont une attribution presque exclusivement équatoriale.

Les points figurant les observations de la classe 4 dans le plan factoriel 1-2, bien qu'assez mal regroupés (fig. 6), se situent, pour la plupart, dans le nuage correspondant à la classe 2. La différence entre les deux classes porte sur la nature de l'espèce de *Pleuromamma* dominante : *P. piseki* dans la classe 2 et *P. borealis* dans la classe 4, et sur l'effectif moyen des copépodes par récolte, nettement plus élevé dans la classe 4 (1892 contre 466). Ces deux espèces de *Pleuromamma* ont des aires de répartition sensiblement différentes. La présence de *P. piseki* est permanente au sud de 5°S (fig. 8 c); plus au Nord elle n'est observée que dans quelques récoltes.

P. borealis (fig. 8 d) n'est trouvée que dans trois secteurs : Pacifique Sud-Ouest, dans la région équatoriale et dans une zone approximativement comprise entre 120-140°W, et 5-15°S. La localisation géographique des observations de la classe 4 n'est pas nette. On les trouve à la fois dans le Pacifique Sud-Ouest mêlées à celles de la classe 2 et à l'Est, dans la région équatoriale. On retrouve cette disjonction en deux ensembles dans le plan factoriel 1-2 (fig. 6). Si on examine la composition des peuplements de cette classe, on constate qu'ils renferment plusieurs espèces néritiques : *Calanopia* spp, capturée uniquement dans le Pacifique Sud-Ouest et *Centropages furcatus* et *Eucalanus subcrassus* dans l'est du Pacifique équatorial. Le caractère « accidentel » de l'apparition de ces espèces a pour conséquence de fortement caractériser les récoltes où elles sont observées.

Van der Spoel et Pierrot-Bults (1979) ont effectué, après McGowan (1971), une synthèse des connaissances sur la biogéographie du zooplancton du Pacifique. Selon les paramètres physiques envisagés, deux classifications sont possibles pour les eaux de surface. On peut les caractériser par leurs propriétés physico-chimiques (Muromtsev, 1958), essentiellement température et salinité en ce qui nous concerne, ou bien les rattacher aux divers courants des systèmes de circulation océanique (Beklemishev, 1971). Ces deux classifications sont d'ailleurs complémentaires. Le système de Muromtsev semble plus utile quand on cherche à expliquer les distributions d'espèces individuelles comme la conséquence (directe ou non) des propriétés physiques locales des masses d'eau. L'aire de répartition de *Euchaeta marinella* (fig. 8), correspondant approximativement au maximum de salinité superficielle du Pacifique central Sud ($S^{\circ}/_{\infty} > 35,5$), illustre l'intérêt biogéographique de ce type de découpage. Remarquons pourtant que la répartition de *E. marinella* ne coïncide que très imparfaitement avec les limites d'extension de la « S. Central Subtropical Surface Water » de Muromtsev. Pour expliquer les structures des communautés planctoniques et donner une interprétation plus écologique de la biogéographie, il semble plus approprié d'utiliser le système de Beklemishev, car la circulation détermine largement le niveau des enrichissements trophiques et celui de la production biologique. La distribution géographique des classes d'observation (fig. 7) peut être reliée, dans ses grandes lignes, aux catégories d'eau

définies par Beklemishev. C'est ainsi que les classes 3 et 5 correspondent aux limites de la « E. Pacific Tropical Water », le mélange des classes 1 et 2 à la « S. Tropical terminal Water » et les classes 2 et 6 à la « S. Subtropical Cyclical Water ». L'extension donnée par Beklemishev à cette dernière catégorie d'eau est excessive pour rendre compte de l'aire faunistique originale représentée par la classe 6 dont nous avons pu noter la forte individualisation.

Van der Spoel et Pierrot-Bults insistent sur l'isolement écologique du Pacifique Est (E. Pacific Tropical Water). Nous ne disposons pas d'observations à l'ouest de 110-120°W, pour vérifier chez les copépodes les conséquences de cet isolement. C'est dans cette région que nous avons observé les plus fortes abondances chez la plupart des espèces ayant une aire de répartition très vaste (*Undinula darwinii*, *Euchaeta rimana*, *Pleuromamma abdominalis*, *P. gracilis*, etc.). Nous n'y avons pas noté d'endémisme marqué. Notre mode d'échantillonnage peut d'ailleurs conduire à des artéfacts. Ainsi l'espèce *Euchaeta longicornis* n'a été, à une exception près, rencontrée nulle part ailleurs que dans l'est du Pacifique équatorial. Pourtant nous avons pu constater que cette espèce était partout observée à l'ouest de 170°W, dans des pêches effectuées obliquement entre 80 et 100 m de la surface. Il est probable que dans la région équatoriale la faible épaisseur de la couche isotherme favorise une concentration plus superficielle des populations de *E. longicornis*; ce phénomène peut certainement jouer pour d'autres espèces. De toute façon, le découpage proposé par Beklemishev ne saurait rendre compte de la complexité écologique et faunistique que nous avons observée dans l'est du Pacifique équatorial.

Remerciements

Nous tenons à vivement remercier les équipages successifs des navires « Rodin », « Rousseau » et « Rostand » de la CGM qui ont accepté d'effectuer quotidiennement les récoltes de zooplancton en plus des diverses observations hydrologiques de surface et subsurface.

RÉFÉRENCES

- Anonyme, 1973. Continuous Plankton Records: a plankton atlas of the North Atlantic and the North Sea, *Bull. Mar. Ecol.*, **7**, 1-174.
- Beklemishev C. W., 1971. Distribution of plankton as related to micropalaeontology, in: *The micropalaeontology of oceans*, edited by B. M. Funnell and W. R. Riedel, Cambridge Univ. Press, 75-87.
- Benzecri J. P. et al., 1973. *L'analyse des données. Tome 1 : la taxinomie*, Dunod, Paris, VIII + 615 p.
- Blanc F., Chardy P., Laurec A., Reys J. P., 1976. Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique, *Mar. Biol.*, **35**, 1, 49-67.
- Bradford J. M., 1974. *Euchaeta marina* (Prestandrea) (Copepoda, Calanoida) and two closely related new species from the Pacific, *Pacific Sci.*, **28**, 2, 159-169.
- Brinton E., 1962. The distribution of pacific euphausiids, *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, **8**, 2, 51-270.
- Colebrook J. M., 1964. Continuous plankton records: a principal component analysis of the geographical distribution of zooplankton, *Bull. Mar. Ecol.*, **6**, 3, 78-100.
- Colebrook J. M., 1978. Continuous plankton records: zooplankton and environment, North-East Atlantic and North Sea, 1948-1975, *Oceanol. Acta*, **1**, 1, 9-23.
- Colebrook J. M., Taylor A. H., 1979. Year-to-year changes in sea-surface temperature, North Atlantic and North Sea, 1948 to 1974, *Deep Sea Res.*, **26**, 7, 825-850.
- Dandonneau Y., 1980. Time and space variations of surface chlorophyll in the Pacific Ocean: first results, *Proceedings of the fourth symposium for the cooperative study of the Kuroshio and adjacent regions, The Japan Academy, Tokyo, Japan*, 678-696.
- Dandonneau Y., 1982. A method for the rapid determination of chlorophyll plus phaeo-pigments in samples collected by merchant ships. *Deep-Sea Res.*, **29**, 5, 647-654.
- Dessier A., 1981. Use of merchant ships for collecting zooplankton, *Trop. Ocean-Atmos. Newslett.*, **7**, 2.
- Dessier A., Laurec A., 1978. Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (R.P. Congo). Description mathématique, *Oceanol. Acta*, **1**, 3, 285-304.
- Donguy J. R., Hénin C., 1980. Surface conditions in the eastern equatorial Pacific related to the intertropical convergence zone of the winds, *Deep-Sea Res.*, **27**, 693-714.
- Fager E. W., McGowan J. A., 1963. Zooplankton species groups in the North Pacific, *Science*, **140**, 453-460.
- Fleminger A., Hulsemann K., 1974. Systematics and distribution of the four sibling species comprising the genus *Pontellina* Dana (Copepoda, Calanoida), *Fish. Bull.*, **72**, 1, 63-120.
- Frost B., Fleminger A., 1968. A revision of the genus *Clausocalanus* (Copepoda: Calanoida) with remarks on distributional patterns in diagnostic characters, *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, **12**, 1-235.
- 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.
- Grice G. D., 1961. Calanoid copepods from equatorial waters of the Pacific, *Fish. Bull.*, **61**, 171-246.
- Haury L. R., McGowan J. A., Wiebe P. H., 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions, in: *Spatial pattern in plankton communities*, edited by J. H. Steele, Plenum, 277-327.
- Hayward T. L., 1980. Spatial and temporal feeding patterns of copepods from the North Pacific central gyre, *Mar. Biol.*, **58**, 4, 295-309.
- Lang B. T., 1965. Taxonomic review and geographical survey of the copepod genera *Eucalanus* and *Rhincalanus* in the Pacific ocean, *Ph. D. Dissert., Univ. California, San Diego, La Jolla, California*.
- Laurec A., 1979. Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine, *Thèse Doct. État, Univ. Aix-Marseille*.
- Legendre L., Legendre P., 1979. *Écologie numérique. 2. La structure des données écologiques*, Coll. d'écologie n° 13, Masson, Paris, 254 p.
- McGowan J. A., 1971. Oceanic biogeography of the Pacific, in: *The micropalaeontology of the oceans*, edited by B. M. Funnell and W. R. Riedel, Cambridge Univ. Press., Cambridge, UK, 3-74.
- McGowan J., Walker P. W., 1979. Structure in the copepod community of the North Pacific central gyre, *Ecol. Monogr.*, **49**, 2, 195-226.
- Muromtsev A. M., 1958. *The principal hydrological features of the Pacific ocean*, Giniz, Leningran, Israel progr. Sci. Transl., Jerusalem, 1-417.
- Renon J. P., 1978. Un cycle annuel du zooplancton dans un lagon de Tahiti, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, **16**, 1, 63-88.
- Rougerie F., Marec L., Gouriou Y., 1981. Caractéristiques hydroclimatiques de la zone marine polynésienne pendant l'année 1980, *Notes Doc. Océanogr. Centre ORSTOM, Papeete*, **81**, 13, 72 p.
- Tranter D. J., 1977. Further studies of plankton ecosystems in the eastern Indian Ocean, *Aust. J. Mar. Fresh. Res.*, **28**, 5, 593-625.
- Van der Spoel S., Pierrot-Bults A. C., 1979. Zoogeography of the Pacific Ocean, in: *Zoogeography and diversity in plankton*, edited by S. Van der Spoel and A. C. Pierrot-Bults, 293-327.