

Plankton  
Hydrologie  
Upwelling  
Composantes principales  
Brésil  
Plankton  
Hydrology  
Upwelling  
Principal components  
Brazil

# L'écosystème d'upwelling à Cabo Frio (Brésil). Analyse en composantes principales du plancton à une station fixe

J. Valentin

Instituto de pesquisas da Marinha, 28910 Arraial do Cabo, RJ, Brésil.

Reçu le 5/6/79, révisé le 13/8/79, accepté le 1/9/79.

## RÉSUMÉ

Un traitement statistique par la méthode des composantes principales a été appliqué aux données de plancton d'une station fixe située dans l'upwelling de Cabo Frio (Brésil). Les trois premières composantes expliquant 39 % de la variance totale du plancton ont fait l'objet d'une interprétation. Il s'agirait de : (1) l'alternance des masses d'eau au cours des phases successives de résurgence et subsidence; la communauté planctonique des eaux chaudes du Courant du Brésil et celle des eaux profondes sont mises en évidence par ce premier facteur, (2) la présence d'une thermocline, facteur favorable au démarrage des poussées algales, (3) l'influence du fond par remise en suspension des sédiments à la suite d'une forte turbulence ou de courants, donnant origine à une communauté algale composée d'espèces du microphytobenthos.

*Oceanol. Acta*, 1980, 3, 1, 43-50.

## ABSTRACT

The ecosystem of upwelling at Cabo Frio (Brazil).  
Principal component analysis  
of planktonic data from an anchored station.

A statistical method (principal component analysis) was applied to planktonic data from upwelling activity in the Cabo Frio area (State of Rio de Janeiro, Brazil), in order to define the main factors governing the ecosystem of this area. Studies were made of 42 observations relative to 16 phytoplanktonic spp (19 spp from 50 m), 20 zooplanktonic spp and 15 ecological parameters to the data collected at an anchored station from the surface and 50 m depth. 39 % of the total planktonic variability is explained by three basic phenomena, which are interpreted as follows: (1) *water mass* alternance as a result of *upwelling and downwelling*. Planktonic communities detected by this factor are (a) tropical surface community: Siphonophora, Doliolidae and Copepods (*Temora stylifera*, *Oithona plumifera*, *Copilia mirabilis*, *Microsetella* spp.), together with phytoplankton comprising the genera *Rhizosolenia*, *Hemiaulus* and *Chaetoceros*, followed by *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*, *Pseudoeunotia doliolus* and dinoflagellates; (b) tropical deep shelf community: *Centropages furcatus* and *Temora stylifera*, associated with *Eucalanus pileatus*, *Euterpina acutifrons*, *Oikopleura longicauda* and Doliolidae, phytoplankton being represented by silicoflagellates and diatoms (*Thalassiothrix*, *Rhizosolenia*, *Chaetoceros*); (c) upwelling community: zooplankton characterized by abundance of *Calanoides carinatus*, *Ctenocalanus vanus* (Copepods) and *Conchecia* sp. (Ostracods); and phytoplankton with very few spp. (2) *Thermocline influence*. This factor induces the phytoplankton development with the features of a young population: *Nitzschia closterium*, *N. delicatula*, *Leptocylindrus danicus*, followed by *Skeletonema costatum*. It would appear that the distribution of *Paracalanus parvus*, *Calanoides carinatus* and *Ctenocalanus vanus* is related to this trophic factor; (3) *influence*

of the deep-shelf as a consequence of powerful turbulence and vertical mixing. The algae attributed to this factor are essentially of an epiphytic or benthic nature: *Nitzschia sigma*, *Nitzschia panduriformis*, *Pleurosigma normanii*, *Melosira sulcata*, *Coscinodiscus excentricus*, *Raphoneis sp.* and *Diploneis bombus*; Pteropoda, bivalve larval stages and *Eucalanus pileatus* are organisms presented in this biotop. Separate analysis of the surface and 50 m data reveals differences in the order of factors; the 2nd and 3rd are inverted. The deep-shelf factor is more influential at the 50 m level than at the surface, whereas the presence of the thermocline acts more on the surface populations than on the deep ones, where light is frequently a limiting factor.

*Oceanol. Acta*, 1980, 3, 1, 43-50.

## INTRODUCTION

Le littoral centre-sud du Brésil est le siège d'un upwelling côtier. Ce phénomène est étudié depuis plusieurs années par les océanographes brésiliens, dans la région de Cabo Frio, à l'est de Rio de Janeiro (Mascarenhas *et al.*, 1971; Okuda, 1962; Rodrigues, 1973; Moreira Da Silva, 1968, 1973. Pendant l'été austral, d'octobre à mars, dominent les vents de régime E-NE qui, en repoussant vers le large les eaux superficielles chaudes du Courant du Brésil, induisent une remontée des eaux centrales de l'Atlantique sud. Celles-ci affluent très fréquemment avec une température inférieure à 18°C, parfois même inférieure à 14°C. En hiver austral, de juin

à septembre, le passage rapide des fronts froids qui s'accompagne de vents de régime S-SW maintient de façon quasi permanente une situation de subsidence avec l'accumulation à la côte des eaux du Courant du Brésil et une température variant entre 20 et 23°C. Pendant cette période, les vents du quadrant Est peuvent induire un début de remontée des eaux profondes qui exceptionnellement atteignent la surface. Suivant les conditions météorologiques, la colonne d'eau présente une structure thermique différente : homothermie chaude (fréquente de juillet à août), homothermie froide (pendant l'été lors des intenses remontées) ou thermocline (la plus grande partie de l'année).

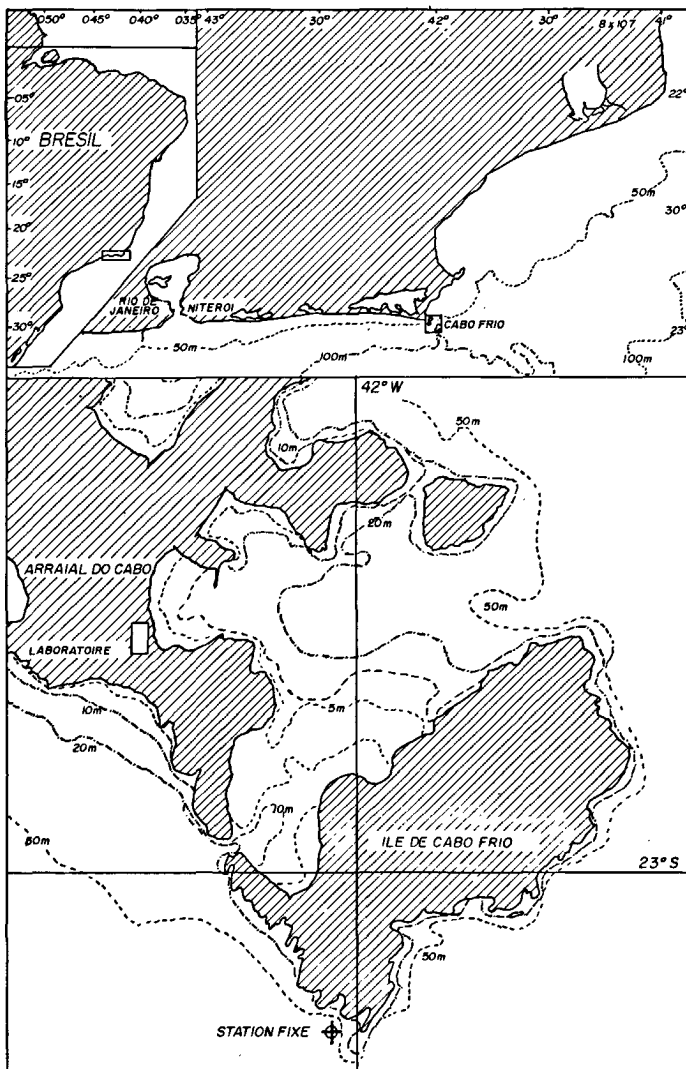


Figure 1  
Localisation de la station d'étude.  
Site of the research station.

Le plancton de cette région était pratiquement inconnu lorsqu'en 1973 ont commencé nos travaux. Dans une première étape nous avons suivi l'évolution qualitative et quantitative des populations phyto et zooplanctoniques, au cours d'un cycle annuel, à une station fixe. L'aspect descriptif des phénomènes a fait l'objet d'un certain nombre de publications (Caris, Valentin, 1975; Macedo *et al.*, 1975; Macedo, Valentin, 1974; Monteiro *et al.*, 1975; Mureb *et al.*, 1976; Valentin, 1974; Valentin, Moreira, 1978).

Par une analyse synthétique de nos observations et avec l'aide des paramètres physiques et chimiques, nous nous proposons de contribuer à la compréhension des mécanismes qui régissent l'écosystème de l'upwelling de Cabo Frio. La structure factorielle du réseau d'interliaisons entre les espèces planctoniques et les variables écologiques étudiées a été mise en évidence par la méthode des « composantes principales ». La technique de calcul, décrite par Pearson en 1901, mise au point par Hotelling en 1933 et reprise de manière très complète dans le manuel de Harmann (1970), est depuis quelques années d'un usage courant en écologie marine (Cassie, 1963; Ibanez, 1968; Altes *et al.*, 1970; Dandonneau, 1971; Blanc, Leveau, 1973; Carpenter, Carpenter, 1976; Dessier, Laurec, 1978).

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons ont été recueillis de juin 1973 à février 1974 à une station fixe (fig. 1) et étudiés suivant les méthodes décrites par Kempf *et al.*, (1974). Le traitement des résultats par l'analyse en composantes principales a porté successivement sur les prélèvements de surface et ceux du fond (50 m) avec 42 observations relatives à 17 espèces phytoplanctoniques (19 espèces à 50 m) et 20 espèces zooplanctoniques. Afin d'éviter un nombre trop élevé d'occurrences nulles qui pourrait aboutir dans le cas présent à mettre en évidence des structures beaucoup trop triviales au détriment de structures plus fines et, en outre, rendrait plus aigu le problème de la normalité, nous n'avons pas utilisé la même liste de variables phytoplanctoniques pour les deux analyses (surface et fond), les populations de ces deux niveaux de collecte étant de composition spécifique très différente. La liste des espèces planctoniques et le symbole attribué à chacune dans les graphes-plans sont donnés par le tableau.

L'interprétation écologique des facteurs a été facilitée par la projection de 16 variables supplémentaires à masse nulle sur les axes principaux. Ces variables explicatives qui n'interfèrent pas dans le calcul des valeurs et vecteurs propres, sont les suivantes :

- SA, salinité (S ‰);
- TE, température (°C);
- SE, seston, volume des particules sestoniques comptées au « Coulter counter » entre 3,26 et 64,36 µm (mm<sup>3</sup>.l<sup>-1</sup>);
- P, phosphates (µg At.l<sup>-1</sup>);
- N, nitrates (µg At.l<sup>-1</sup>);
- SI, silicates (µg At.l<sup>-1</sup>);
- FT, phytoplancton (nombre total de cellules par litre);
- ZT, zooplancton (nombre total d'organismes par mètre-cube);
- MO, poids de matière organique du plancton de taille supérieure à 50 µm obtenu suivant la technique de Lovegrove, 1966 (mg.m<sup>-3</sup>);
- IF, indice de diversité spécifique des populations phytoplanctoniques, suivant la formule de Shannon (bits.cel.<sup>-1</sup>);
- NP, rapport des ions nitrates et phosphates (N/P);
- IP, indice de diversité pigmentaire; rapport des densités optiques à 430 et 663 nm après correction de la turbidité lue à 750 nm;
- DS, profondeur d'extinction du disque de Secchi (m);
- CA, teneur en chlorophylle *a* suivant la technique de Richard et Thomson et l'équation du SCOR-UNESCO (µg.l<sup>-1</sup>);
- AV, anomalie du volume spécifique;
- DV, gradient de AV entre la surface et le fond.

Afin de donner un appui statistique à l'interprétation des axes d'inertie, les paramètres écologiques mesurés à chaque station ont été corrélés aux « scores » (valeur de chaque facteur pour chaque observation). Pour tenter d'homogénéiser les variances les données sont préalablement transformées en log (x + 1).

Avec 40 degrés de liberté, les coefficients de corrélation cités dans le texte sont significativement différents de zéro, au risque de 5 % si supérieurs à |r| = 0,304 (notés\*), au risque de 1 % si supérieurs à |r| = 0,393 (notés\*\*).

Tableau

Liste des taxons et codes d'identification.

List of taxa and identification codes.

Phytoplancton	MS	<i>Melosira sulcata</i>	SC	<i>Schroderella sp.</i>	LB	Larves de bivalves
CD	NC	<i>Nitzschia closterium</i>	SK	<i>Skeletonema costatum</i>	CC	<i>Calanoides carinatus</i>
CH	ND	<i>Nitzschia delicatula</i>	TH	<i>Thalassionema sp.</i>	PP	<i>Paracalanus parvus</i>
CX	NS	<i>Nitzschia sigma</i>	TX	<i>Thalassiotrix sp.</i>	TS	<i>Temora stylifera</i>
CS	NV	<i>Navicula sp.</i>			CF	<i>Centropages furcatus</i>
CY	NY	<i>Nitzschia panduriformis</i>	Zooplancton		OP	<i>Oithona plumifera</i>
DA	NZ	<i>N. closterium</i>	SF	Siphonophores	MI	<i>Microsetella sp.</i>
DB	PD	+ <i>N. delicatula</i>	PT	Pteropodes	EA	<i>Euterpina acutifrons</i>
DY	PI	<i>Pseudoeunotia doliolus</i>	PA	<i>Penilia avirostris</i>	OM	<i>Oncea media</i>
HU	PN	<i>Pleurosigma normanii</i>	OL	<i>Oikopleura longicauda</i>	CO	<i>Coryceus sp.</i>
LP	PN	<i>Pleurosigma naviculaceum</i>	OT	Ostracodes	EP	<i>Eucalanus pileatus</i>
MM	RP	<i>Raphoneis sp.</i>	DD	Doliolides	CV	<i>Ctenocalanus vanus</i>
	RZ	<i>Rhizosolenia sp.</i>	LD	Larves de décapodes	CM	<i>Copilia mirabilis</i>

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Analyse des données de surface (fig. 2 et 3)

Facteur 1 (16,6 % de variance expliquée)

Dans l'espace des espèces planctoniques, les copépodes *Calanoides carinatus* et *Ctenocalanus vanus*, caractéristiques des eaux profondes (Valentin *et al.*, 1976), sont nettement détachés vers les valeurs négatives de l'axe 1. Il en est de même pour les Ostracodes dont les variations suivent significativement celles de *Calanoides carinatus* ( $r=0,420^{**}$ ). A l'extrémité positive de cet axe nous trouvons la majorité des organismes planctoniques. Deux groupes de phytoplanctontes se détachent : (1) les genres *Rhizosolenia*, *Hemiaulus* et *Chaetoceros* très fortement liés à ce facteur et (2) *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*, *Pseudoeunotia doliolus* et les Dinoflagellés, en position intermédiaire. Parmi le zooplancton, les siphonophores et le copépode *Temora stylifera* sont significativement corrélés entre-eux ( $r=0,470^{**}$ ) et avec la température; de même, mais moins nettement, le groupe *Oithona plumifera*, *Copilia mirabilis*, *Microsetella sp.*, *Centropages furcatus*, *Euterpina acutifrons* et les Doliolidae. Nous venons de citer les principaux constituants des eaux chaudes superficielles tropicales avec un phytoplancton à base de cellules de grandes tailles et de diversité élevée et un zooplancton dont les éléments les plus représentatifs sont les siphonophores calicophores (en majorité *Mugiaea atlantica*) et le copépode *Temora stylifera*.

Par projection des variables supplémentaires sur l'axe 1, nous observons une nette opposition entre les paramètres Nitrate, Phosphate, rapport N/P d'une part et Température d'autre part, et ceci quel que soit le plan factoriel dans lequel entre l'axe 1. Il s'agit donc, sans aucun doute, de l'alternance des masses d'eau : eau d'upwelling froide et riche en sels minéraux, eau superficielle tropicale chaude minéralement épuisée mais

relativement plus riche en biomasse planctonique. Les paramètres Phytoplancton et Zooplancton sont en effet positivement liés à cet axe 1, de même la transparence des eaux et la diversité spécifique du phytoplancton. Notons que la salinité n'intervient pas; ses variations sont de trop faible amplitude pour avoir un effet sur la composition et l'abondance du plancton. L'anomalie du volume spécifique est intimement dépendant de la température. Le phénomène d'upwelling est donc très bien représenté par ce premier axe d'inertie.

Facteur 2 (13,6 % de variance expliquée)

Un groupement d'espèces phytoplanctoniques composé de *Nitzschia closterium*, *Nitzschia delicatula* et *Leptocylindrus danicus* apparaît à l'extrémité positive de l'axe 2; cette association algale est typique d'une population jeune et, en conséquence, indicatrice d'une eutrophication récente du milieu. En outre, dans le plan des facteurs 1 et 2 des variables espèces se distingue un axe oblique le long duquel se projettent trois groupes d'algues (1) *Nitzschia closterium* et *Nitzschia delicatula*, (2) *Leptocylindrus danicus*, *Schroderella sp.* et *Skeletonema costatum*, (3) les genres *Rhizosolenia*, *Hemiaulus* et *Chaetoceros*; cette succession de populations se réalise dans le sens d'une augmentation de la maturité de l'écosystème que, probablement, une nouvelle rotation des axes aurait mis plus nettement en évidence.

Les copépodes *Calanoides carinatus* et *Ctenocalanus vanus* et les Ostracodes, indicateurs d'upwelling et nettement isolés sur l'axe 1, se trouvent regroupés sur l'axe 2 avec *Paracalanus parvus*, petit copépode herbivore typique des eaux à forte densité algale, et les Doliolidae également excellents filtreurs. Ce groupe de zooplanctontes s'associe à un phytoplancton composé de *Thalassionema*, *Schroderella* et *Chaetoceros*. A l'extrémité négative de ce deuxième axe, le zooplancton est constitué du groupe des siphonophores, des copépodes *Centropages furcatus*, *Microsetella sp.*, *Copilia mirabilis* et *Oithona plumifera*.

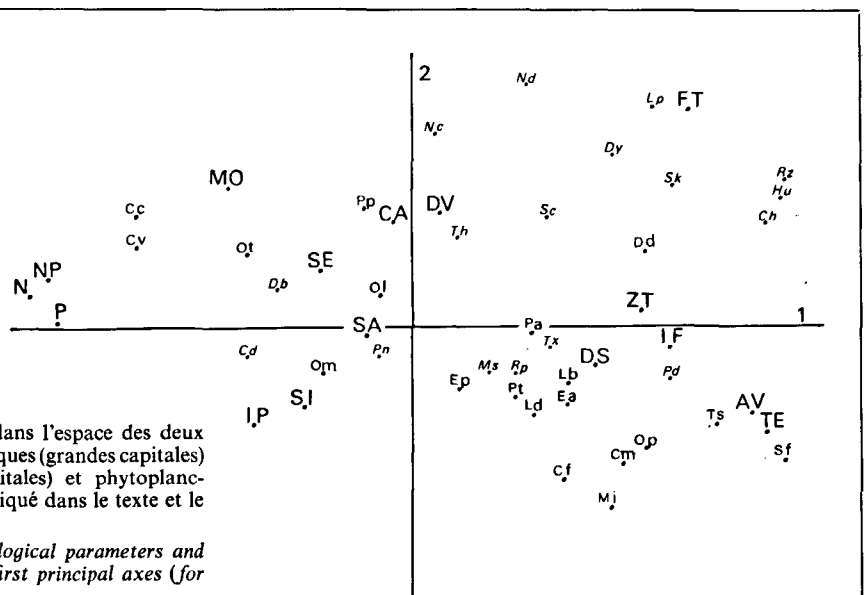


Figure 2  
Analyse des eaux de surface. Représentation dans l'espace des deux premiers axes principaux des paramètres écologiques (grandes capitales) et des espèces zooplanctoniques (petites capitales) et phytoplanctoniques (italiques), reportés avec le codage indiqué dans le texte et le tableau.

Analysis of surface waters. Position of the ecological parameters and planktonic species on the plane defined by the first principal axes (for abbreviations see text and table).

La distribution des espèces planctoniques le long de l'axe 2 nous amène à penser, en première analyse, que cet axe représente le facteur « démarrage du phytoplancton », d'autant plus que les valeurs en facteur 2 sont fortement liées aux paramètres Phytoplancton ( $r=0,625^{**}$ ), Matière organique ( $r=0,396^{**}$ ) et Chlorophylle *a* ( $r=0,306^*$ ). Cependant, la position nettement positive du paramètre « gradient de l'anomalie du volume spécifique » ( $r=0,331^*$ ), nous permet d'élargir l'interprétation de cet axe 2 au facteur plus général de « présence d'une thermocline ». En effet, un fort gradient de densité est indicateur de deux masses d'eau : eau d'upwelling et eau superficielle chaude. La zone de contact est le siège d'une intense activité photosynthétique ainsi qu'une barrière de densité favorable à une accumulation de matière organique. Nous avons vu que le zooplancton est représenté par un petit groupe d'organismes dont le biotope se caractérise par une température relativement basse et un phytoplancton suffisamment abondant. Dans les eaux tropicales, seule une situation thermoclinale dans la couche euphotique offre de telles conditions.

#### Facteur 3 (8,8 % de variance expliquée)

La projection des variables espèces sur l'axe 3 est intéressante à commenter. Nous observons, pour des saturations supérieures à 2,0, le genre *Coscinodiscus* et les espèces *Melosira sulcata*, *Raphoneis* sp. et *Diploneis bombus*. Ces dernières sont des diatomées benthiques, donc indicatrices d'une influence du microphytobenthos de la plateforme continentale au contact de laquelle les eaux d'upwelling ont pu se contaminer au cours de leur remontée dans la région de Cabo Frio; en effet, le plateau continental, en s'élargissant brusquement, replace l'isobath des 200 m à près de 50 milles nautiques de la côte.

Les variables explicatives suivantes sont liées significativement aux valeurs en facteur 3 : Silicate ( $r=0,415^{**}$ ), diversité spécifique du phytoplancton ( $r=0,335^*$ ) et

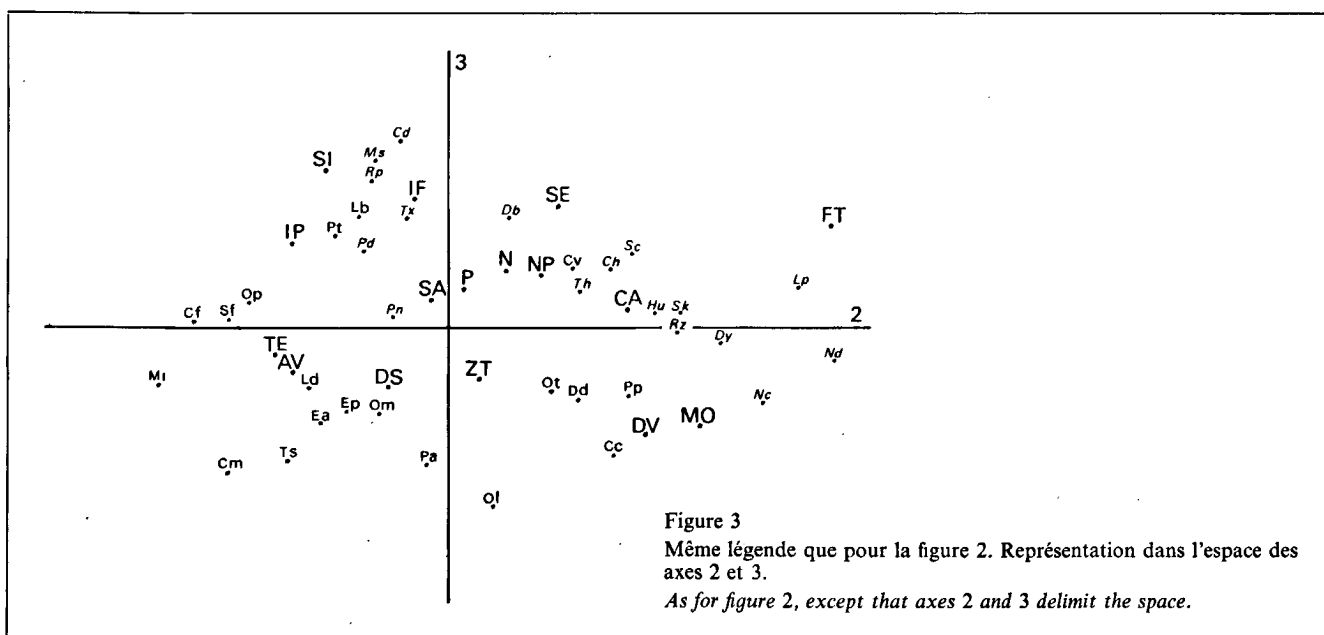
volume des particules sestoniques ( $r=0,313^*$ ). La quantité de phytoplancton et la diversité pigmentaire ont également des saturations nettement positives sur l'axe 3. Cette troisième composante peut être interprétée comme facteur « influence du fond » avec redissolution des silicates du sédiment, forte concentration sestonique et abondante matière végétale détritique (diversité pigmentaire élevée). Cette situation a lieu lorsque le gradient de densité est faible (la variable DV est placée négativement sur l'axe), ce qui favorise les mélanges verticaux et une certaine turbulence. On pourrait s'attendre à un effet « négatif » sur la profondeur d'extinction du disque de Secchi; son coefficient de corrélation avec les valeurs en facteur 3, bien qu'effectivement négatif ( $r=-0,152$ ), n'atteint pas le seuil de signification à 95 %. Notons que la température n'intervient pas (position centrale sur l'axe), ce qui nous laisse à penser que ce facteur puisse agir aussi bien lors d'un affleurement des eaux froides que lors d'une subsidence.

Certains zooplanctontes ne paraissent pas apprécier ces conditions du milieu : *Temora stylifera*, *Paracalanus parvus*, *Copilia mirabilis* et *Oikopleura longicauda*, organismes dont l'habitat préférentiel est l'eau océanique du courant du Brésil. A ces derniers se joint *Calanoides carinatus*, tandis que *Ctenocalanus vanus* semble indifférent à ce facteur. Les larves de bivalves et les mollusques Ptéropodes, sensibles à ce type de biotope à forte charge sestonique, complètent le panorama planctonique illustré par l'axe 3.

#### Analyse des données de 50 m (fig. 4 et 5)

#### Facteur 1 (19,5 % de variance expliquée)

Nous retrouvons, comme pour les données de surface, l'opposition entre les nitrates, phosphates et rapport N/P d'une part, et la température, la biomasse phytoplanctonique et la diversité spécifique d'autre part. C'est le même facteur global qui s'identifie à l'alternance des masses d'eau, mais ici il explique une part sensi-



blement plus large de la variance totale que pour les données de surface; ce qui est logique, car l'impact de l'upwelling sur l'hydrologie est plus net et plus fréquent au fond qu'en surface.

Certaines différences entre l'analyse de surface et celle du fond, en ce qui concerne l'influence du facteur 1, sont intéressantes à commenter : une eau chaude à 50 m implique l'homothermie de la colonne d'eau, ce qui explique la position significativement négative du gradient d'anomalie du volume spécifique (DV) choisi comme indice de l'intensité de la thermocline. Cette situation a été quasi constante pendant les mois de juillet et août. Évidemment une faible valeur de DV peut également signifier une homothermie « froide » à la suite d'un affleurement des eaux profondes, mais cette situation est relativement moins fréquente; d'ailleurs le coefficient de corrélation entre DV et les valeurs en facteur 1 n'est significatif qu'à 0,95 ( $r = -0,329^*$  pour 40 degrés de liberté). Par contre, la biomasse zooplanctonique (comptage d'organismes), positivement influencée par le facteur 1 en surface, ne l'est plus à 50 m. Il semblerait donc que la quantité d'organismes zooplanctoniques ne soit pas liée directement à la nature de la masse d'eau, tout au moins en ce qui concerne nos données de la station fixe.

Cependant, du point de vue de la composition des populations, l'alternance des masses d'eau se traduit par un net transfert des espèces : la grande majorité des organismes zooplanctoniques est inféodée aux eaux chaudes avec essentiellement l'association Siphonophores, *Temora stylifera* et *Centropages furcatus*, puis, par ordre décroissant de l'influence « chaude » : *Euterpina acutifrons*, *Eucalanus pileatus*, *Oikopleura longicauda*, Doliolidae, *Microsetella sp.*, *Penilia avirostris*, *Oithona plumifera* et les larves de décapodes et bivalves. Les copépodes *Calanoides carinatus* et *Ctenocalanus vanus* continuent dans la position d'indicateurs biologiques des eaux d'upwelling, mais leur coordonnée sur l'axe est moins expressive qu'en surface, ce qui semblerait indiquer qu'ils sont aussi très sensibles aux conditions liées aux niveaux superficiels.

Le phytoplancton se distribue presque entièrement dans la partie positive de l'axe 1 avec, en position plus extrême, *Thalassiotrix sp.*, et *Dictyocha fibula*, puis les genres *Rhizosolenia*, *Chaetoceros*, *Raphoneis* et les dinoflagellés.

*Facteur 2 (10,9 % de variance expliquée)*

La teneur en silicate et la biomasse phytoplanctonique totale sont les deux seules variables explicatives positivement liées aux valeurs en facteur 2; elles se détachent très nettement des autres variables à l'extrémité positive de l'axe 2. Dans ce type de biotope où la lumière est limitante, le paramètre DS (disque de Secchi) étant placé négativement sur l'axe ( $r = -0,371^*$ ); le phytoplancton se compose de : *Nitzschia sigma*, *Nitzschia panduriformis*, *Pleurosigma normanii*, *Coscinodiscus sp.*, *Melosira sulcata* et, en se rapprochant du centre du plan, de *Margaritum tenebro*, *Coscinodiscus excentricus*, *Raphoneis sp.*, *Diploneis bombus*, *Navicula sp.*, *Pleurosigma naviculaceum* et *Dictyocha fibula*.

Aussi bien en surface que sur le fond, les silicates ne se comportent pas comme nous pourrions l'espérer en zone d'upwelling. Ses variations ne suivent pas toujours l'alternance des masses d'eau. Si les eaux profondes sont toujours riches en silicates, il est aussi fréquent d'observer des teneurs élevées en eau chaude. En surface, l'hypothèse d'apports continentaux est plausible; au nord de Cabo Frio, en effet, plusieurs rivières charrient en mer des quantités de silicate dix fois supérieures à celles de l'eau de mer. Les courants et la turbulence qui, sur les fonds, peuvent provoquer une remise en suspension des sédiments, constituent un facteur supplémentaire contribuant à l'augmentation des teneurs en silicates. Enfin, l'assimilation par le phytoplancton qui en nécessite est la cause essentielle de son épuisement. S'appuyant sur le paramètre Silicate d'une part, et sur la dominance d'un phytoplancton à base d'espèces épiphytes et benthiques d'autre part, nous en déduisons que cette deuxième composante est liée à l'influence du fond.

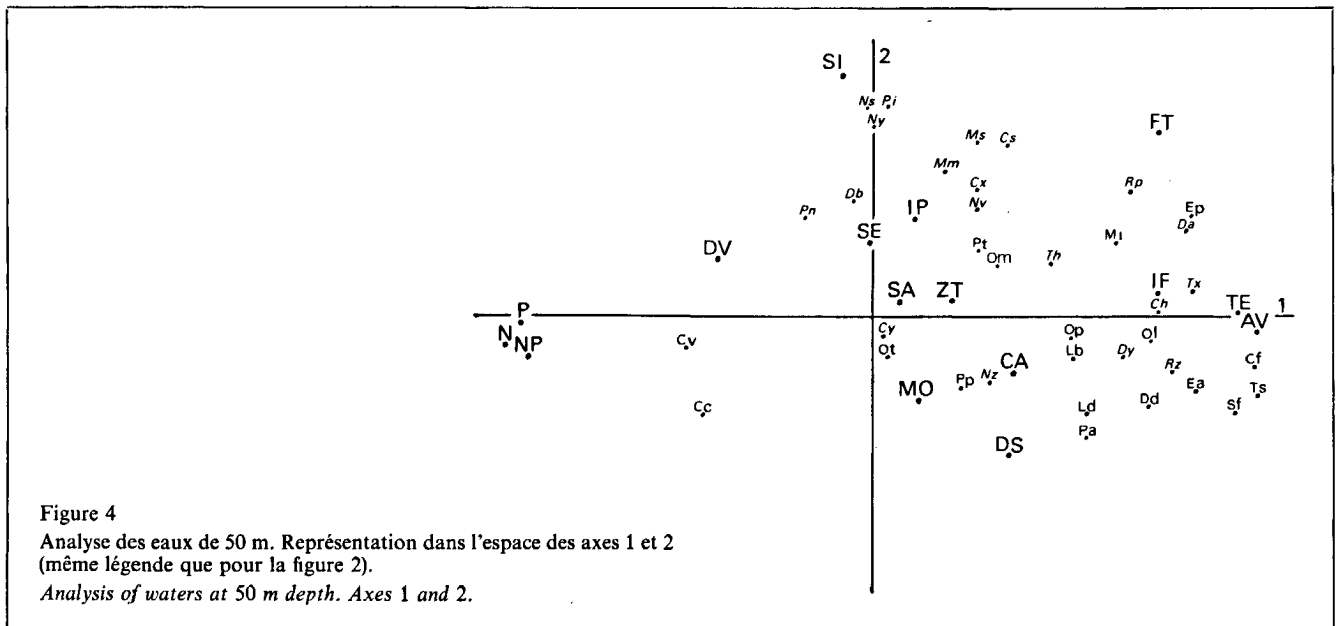


Figure 4  
Analyse des eaux de 50 m. Représentation dans l'espace des axes 1 et 2 (même légende que pour la figure 2).  
*Analysis of waters at 50 m depth. Axes 1 and 2.*

Dans ce milieu, le zooplancton est très pauvre. La diversité pigmentaire est relativement bien placée avec une saturation positive moyenne, ce qui révèle une certaine abondance de matière végétale détritique et donc une absorption lumineuse proportionnellement plus importante dans les basses longueurs d'onde (430 nm).

Notons que ce facteur est indépendant de la température et peut agir aussi bien en période d'upwelling que de subsidence.

Enfin, en comparaison avec les résultats de l'analyse des données de surface, nous constatons que ce facteur « influence du fond » est ici placé en deuxième position. A quelques détails près le panorama planctonique est le même : *Melosira sulcata*, *Raphoneis sp.* et *Coscinodiscus sp.* sont responsables de la biomasse phytoplanctonique et, parmi un zooplancton très diminué, les ptéropodes sont les mieux adaptés à ce biotope indépendamment de la profondeur, accompagnés des larves de bivalves en surface, des copépodes *Microsetella*, *Oncea media* et *Eucalanus pileatus* en profondeur.

*Facteur 3 (8,7 % de variance expliquée)*

Cet axe est fortement influencé par la distribution de petites diatomées *Nitzschia closterium* et *Nitzschia delicatula*, accompagnées du genre *Rhizosolenia* (en grande partie *R. delicatula*) et *Cyclotella sp.* très néritique. Positivement situés sur l'axe 3, nous trouvons, par ordre décroissant de leur coefficient de corrélation avec les « facteurs-scores », les paramètres témoins suivants : DV ( $r=0,616^{**}$ ), N ( $r=0,428^{**}$ ), FT ( $r=0,418^{**}$ ), MO ( $r=0,398^{**}$ ), CA ( $r=0,390^{*}$ ) et SE ( $r=0,388^{*}$ ), tandis qu'à l'extrémité négative de l'axe se projettent les paramètres Température et Silicate.

Comme pour l'analyse des données de surface, nous en déduisons qu'il s'agit de l'effet « thermocline ». La présence d'une thermocline est indicatrice de la présence d'eau profonde aux niveaux inférieurs de la station d'étude et, en conséquence, de teneurs élevées en nitrate

et phosphate, ce qui explique la position de ces deux paramètres sur l'axe.

En ce qui concerne le zooplancton, notons une fois de plus la position des copépodes *Calanoides carinatus* et *Ctenocalanus vanus* liés à l'apparition des eaux froides.

Ce facteur 3 n'explique que 8,7 % de la variance totale, alors qu'il paraît plus influent sur le plancton de surface (13,6 %). Le développement planctonique, qui démarre au niveau de la thermocline, se transmet plus rapidement vers le haut que vers le fond où la lumière devient limitante.

CONCLUSIONS

La succession des masses d'eau, conséquence de l'alternance des phases de résurgence et de subsidence, explique une part plus importante de la variance planctonique totale à 50 m qu'en surface. Les eaux du courant du Brésil qui envahissent la région de Cabo Frio à la suite d'un recul des eaux froides amènent deux communautés planctoniques : (1) une communauté tropicale de surface caractérisée par la dominance de siphonophores calciphores et du copépode *Temora stylifera* accompagné de doliolodes et d'autres copépodes tels que *Oithona plumifera*, *Copilia mirabilis*, *Microsetella sp.*; le phytoplancton se compose des genres *Rhizosolenia*, *Hemiaulus* et *Chaetoceros*, accompagnés de *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*, *Pseudoeunotia doliolus* et des dinoflagellés; (2) une communauté tropicale sub-superficielle avec les copépodes *Centropages furcatus*, *Temora stylifera* et les siphonophores accompagnés des copépodes *Eucalanus pileatus*, *Euterpina acutifrons*, de l'appendiculaire *Oikopleura longicauda* et des doliolides; le phytoplancton est à base du silicoflagellé *Dictyocha fibula*, des diatomées *Thalassiotrix*, *Rhizosolenia* et *Chaetoceros* accompagnées de *Raphoneis sp.* et des dinoflagellés. Les remontées d'eau profonde modifient profondément le contenu planctonique des eaux étudiées : le phytoplancton y est réduit à quelques rares cellules qui

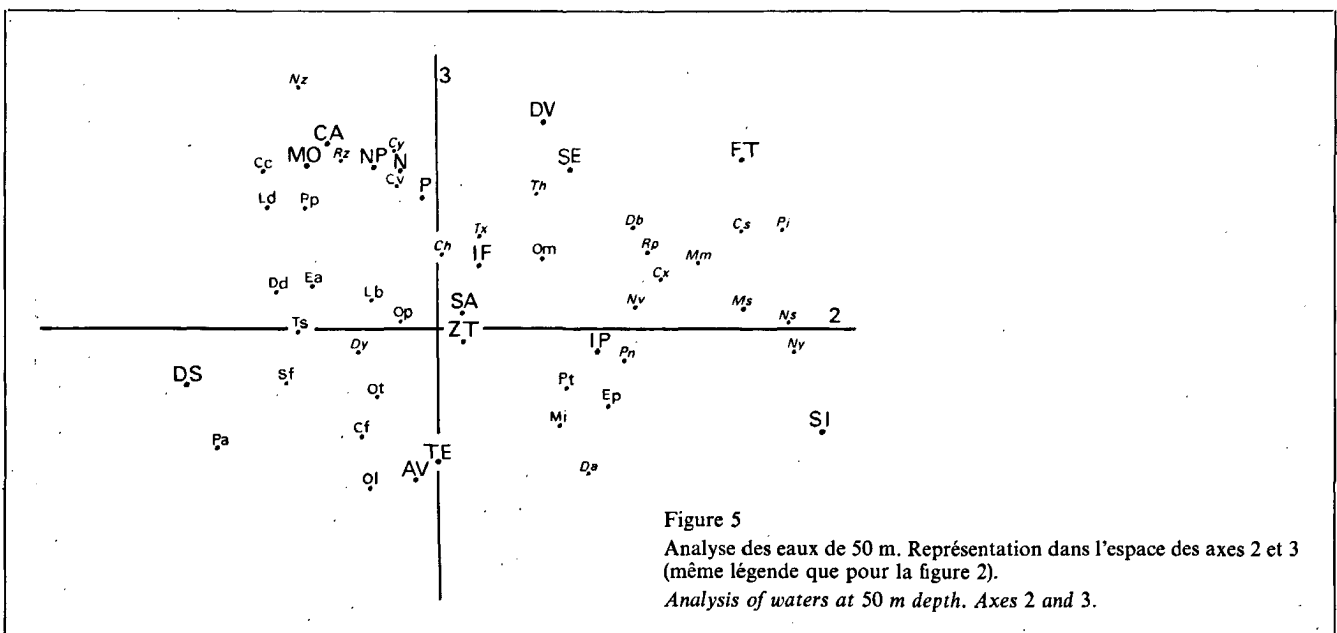


Figure 5  
Analyse des eaux de 50 m. Représentation dans l'espace des axes 2 et 3 (même légende que pour la figure 2).  
Analysis of waters at 50 m depth. Axes 2 and 3.

auront, cependant, une importance capitale pour le démarrage de la production en jouant le rôle d'inoculum; le zooplancton se distingue par l'abondance des deux copépodes *Calanoides carinatus* et *Ctenocalanus vanus* et des ostracodes du genre *Conchaecia*, sans omettre la présence de certains copépodes rares caractéristiques exclusifs des eaux profondes qui, du fait de leur rareté, n'ont pas pu être incorporés dans cette analyse mais ont été présentés lors d'un travail précédent (Valentin *et al.*, 1976); il s'agit de *Euaetideus giesbrechtii*, *Haloptilus longicornis*, *Rhincalanus cornutus*, *Temeropia mayumbaensis*, *Pleuromamma piseki* et *Heterorhabdus papilliger*.

La formation d'un fort gradient de densité indique l'existence d'une thermocline et, donc, une superposition de deux masses d'eau; cette structure hydrologique est la plus favorable au démarrage d'un développement phytoplanctonique par la présence, dans la couche euphotique (entre 0 et 50 m), d'une eau riche en sels minéraux. La population algale se compose essentiellement de *Nitzschia closterium*, *Nitzschia delicatula*, *Leptocylindrus danicus*, espèces dont la dominance est révélatrice du stade 1 de la succession suivant le modèle de Margalef (1967) et qui initialisent, au niveau de la thermocline, le processus de structuration de l'écosystème; *Skeletonema costatum* et *Rhizosolenia fragilissima* s'y joignent dans des proportions variables, tandis que *Hemiaulus sp.* et les dinoflagellés sont des éléments « compagnes » quasi permanents. Le copépode *Calanoides carinatus* est avec *Paracalanus parvus* en surface et *Ctenocalanus vanus* en profondeur, le principal organisme zooplanctonique à tirer profit de ce regain de biomasse primaire.

L'influence de la nature du fond est importante par suite de la remise en suspension des sédiments provoquée par une forte turbulence ou les courants. Les conséquences principales en sont un enrichissement en silicate de la colonne d'eau, une augmentation de la turbidité à base de matière organique détritique et une altération dans la composition spécifique des populations algales; ce facteur est à l'origine d'une communauté phytoplanctonique où dominant, surtout dans les niveaux inférieurs (entre 30 et 50 m) mais en très faible quantité cependant, des espèces du microphytobenthos : *Nitzschia sigma*, *Nitzschia panduriformis*, *Pleurosigma normanii*, *Melosira sulcata*, *Margaritum tenebro*, *Coscinodiscus excentricus*, *Raphoneis sp.*, *Diploneis bombus*, *Navicula sp.* La fraction zooplanctonique se caractérise par une plus grande abondance de ptéropodes (du genre *Limacina* surtout et *Creseis acicula*) accompagnés de larves de bivalves en surface et du copépode *Eucalanus pileatus* à 50 m.

### Remerciements

Cette étude a été réalisée avec l'aide financière de la FINEP (« Financiadora de estudos e projetos », Brésil) et de l'Institut de recherches de la Marine à Rio de Janeiro. Nous tenons à remercier plus spécialement F. Blanc, Docteur-ès-Sciences de l'Université d'Aix-Marseille-II, pour son aimable collaboration en ce qui concerne le traitement mathématique des données.

### RÉFÉRENCES

- Altes J., Taleb R., Lalami Y., 1970. Utilisation de l'analyse en composantes principales (par la méthode de Hotelling) pour la recherche d'associations ou de groupements ichtyologiques dans la région d'Alger, *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, Algérie*, 61, 3-4, 227-249.
- Blanc F., Leveau M., 1973. Plancton et eutrophie. Aire d'épandage rhodanienne et Golfe de Fos (Traitement mathématique des données), *thèse, Doc. Sci.*, Aix-Marseille, 681 p.
- Caris M. E., Valentin J., 1975. O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). VI. A clorofila *a*: um balanço de dois anos de estudo da estação fixa principal, *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 091, 5 p.
- Carpenter D. J., Carpenter S. M., 1976. Numerical analysis of primary production and associated data from waters off the east coast of Australia, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 27, 3, 431-439.
- Cassie R. M., 1963. Multivariate analysis in the interpretation of numerical plankton data, *N.Z.J. Sci.*, 2, 239-365.
- Dandonneau Y., 1971. Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. I. Groupes d'espèces associées, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 9, 2, 247-265.
- Dessier A., Laurec A., 1978. Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (RP Congo). Description mathématique, *Oceanol. Acta*, 1, 3, 285-304.
- Harmann H. H., 1970. *Modern factor analysis*, Univ. Chicago Press, Chicago, 474 p.
- Ibanez F., 1968. Application de la méthode d'analyse des composantes principales à l'étude des populations planctoniques à l'ouest de la Sardaigne (campagne « Hydromède I » du N.O. « J. Charcot », février-mars 1976). *C.R. Acad. Sci., Paris*, 267, 1215-1218.
- Kempf M., Lissalde J. P., Valentin J., 1974. O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). I. Modalidades e técnicas de trabalho no mar, *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 081, 11 p.
- Macedo F. E., Valentin J., 1974. O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). III. Primeiras observações sobre o microfitoplancton (período 04.02 a 16.04.1973), *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 084, 10 p.
- Macedo F. E., Tenenbaum D. R. T., Valentin J., 1975. O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). VI. Composição florística e suas variações de comportamento nas águas da estação fixa oceânica (período 18.04.1973 a 16.04.1974), *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 087, 9 p.
- Margalef R., 1967. Ritmos, flutuaciones y sucesion, in: *Ecologia marina*, edited by La Fundacion La Salle de Ciencias Naturales, Caracas, Monogr., 14, 454-492.
- Mascarenhas A. S. Jr., Miranda L. M., Rock N. J., 1971. A study of the oceanographic conditions in the region of Cabo Frio, in: *Fertility of the sea*, edited by J. D. Costlow, Gordon & Breach Sci. Publ., New York, London, Paris, 285-295.
- Monteiro W. M., Mureb M. A., Valentin J., 1975. O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). IV. Primeiras observações sobre o zooplancton (período 04.02 a 16.04.1973), *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 085, 10 p.
- Moreira da Silva P. de C., 1968. O fenômeno da ressurgência na costa meridional brasileira, *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 024, 31 p.
- Moreira da Silva P. de C., 1973. A ressurgência em Cabo Frio, *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 078, 56 p.
- Mureb M. A., Monteiro W. M., Pessotti E., Valentin J., 1976. O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). VII. Os copépodos (período 21.06 a 28.02.1974), *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 096, 14 p.
- Okuda T., 1962. Physical and chemical oceanography over continental shelf between Cabo Frio and Vitória (Central Brazil), *J. Oceanogr. Soc. Jpn*, 20th anniv.
- Rodrigues R. F., 1973. Upwelling at Cabo Frio (Brazil). MS Thesis, naval post-graduate School, Monterey, 89 p.
- Valentin J., 1974. O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). II. Primeiras observações sobre a estrutura física, química e biológica das águas da estação fixa (período 04.02 a 16.04.1973), *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 083, 11 p.
- Valentin J., Moreira A. P., 1978. A matéria orgânica de origem zooplânctônica nas águas de ressurgência de Cabo Frio (Brasil), *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 50, 1, 103-112.
- Valentin J., Mureb M. A., Monteiro W. M., Pessotti E., 1976. A origem das massas d'água na ressurgência de Cabo Frio (Brasil) vista através do estudo das comunidades de copépodos, *Inst. Pesqui. Mar., Rio de Janeiro*, 097, 6 p.