

Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains II - Maintien de la localisation spatiale

Copepods
Upwelling
Analyse en composantes principales
Migrations nycthérales
Distribution spatiale

Copepods
Upwelling
Principal components analysis
Nycthemeral migration
Spatial distribution

J. Boucher
Centre Océanologique de Bretagne, BP n° 337, 29273 Brest Cedex.

Reçu le 27/3/81, révisé le 5/12/81, accepté le 15/12/81.

RÉSUMÉ

— Le peuplement de copépodes des deux régions d'upwelling du Cap Ghir (Maroc) et du Cap Blanc (Nord-Mauritanie) a une composition spécifique, une définition des générations, une distribution spatiale conservées au cours des années successives d'observation. Ceci plaide en faveur d'un maintien de la localisation des individus. Le travail présenté ici a pour but de décrire par une méthode objective ces caractéristiques de distribution spatiale et d'analyser certains des comportements qui permettent ce maintien. Nous avons utilisé l'analyse en composantes principales (ACP) pour étudier de manière simultanée les variations spatiales et temporelles de la distribution des organismes, définir des groupes d'observations de composition faunistique similaire et classer par ordre d'importance les types de variations définies suivant ces deux échelles. —

L'analyse globale (ACP) met en évidence une similitude générale de la composition faunistique, liée à la dominance d'*Acartia*, *Oncaea*, *Temora* et *Clausocalanus*. Dans cet ensemble, une distinction côte-large est introduite par l'augmentation d'abondance des *Pseudocalanidae* et d'*Oithona*. Enfin une partition entre les observations réalisées de jour et de nuit est définie par les migrations nycthérales de *Pleuromamma* et *Euchaeta*, ainsi que par les variations diurnes d'abondance d'*Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora*. Une analyse séparée pour chaque station confirme ces caractéristiques et leur robustesse. Les rythmes diurnes, présents dans tous les cas d'analyses, sont toujours définis par les deuxième et troisième composantes; ce rythme, qui comprend la migration nycthérale, est plus marqué pour les stations des zones E et F. Pour ces deux dernières zones, les résultats correspondent à deux images différentes d'une même distribution. Les différences sont dues au changement de tactique d'échantillonnage : la référence du point de prélèvement est successivement fixe géographiquement par rapport au fond (zone E) puis mobile suivant une bouée dérivant avec l'eau de surface (zone F).

La comparaison de ces deux images montre le rôle de la migration nycthérale dans le maintien de la localisation des organismes. En surface, la nuit (*Pleuromamma* par exemple), ils dérivent avec l'eau superficielle, mais la migration en profondeur au début du jour limite la distance parcourue. Ce comportement permet un retour au point de départ des individus qui rencontrent en profondeur de jour un courant en sens inverse. Cette interprétation est confirmée par l'observation de variation des proportions dans le peuplement de *Centropages*, de *Candacia* et de *Pleuromamma* limitées à des zones d'une dizaine de kilomètres de rayon.

D'autres taxons comme *Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora* ne présentent pas de comportement migratoire aussi net, mais simplement une augmentation diurne d'abondance qui peut traduire une variation périodique de localisation verticale. Ces résultats, discutés en fonction des conclusions d'autres auteurs sur l'échappement aux courants d'*Acartia clausi*, permettent de supposer pour ces taxons un comportement similaire à celui de *Pleuromamma* pour maintenir leur localisation.

ABSTRACT

Copepod population of NW African coastal upwellings II - Maintenance of spatial localization

- The copepod populations of the two upwelling area off Cap Ghir (Morocco) and Cap Blanc (North Mauritania) have throughout several successive years of observation revealed a high degree of consistency in faunistic composition. This suggest a stable localization of individuals. The present work intended to provide an objective description of the characteristics of spatial distribution together with an analysis of some of the behaviour which accounts for such stability.

Principal components analysis (ACP) was used to investigate simultaneously spatial and temporal variations in the distribution of organisms. This analysis permitted the definition of groups of observations related to similar faunistic compositions and the classification in order of importance of the patterns of variations disclosed on these two scales. —

Global analysis (ACP) of the samples reveals a general similarity of faunistic compositions due to the abundance of *Acartia*, *Oncaea*, *Temora* and *Clausocalanus*. In the group as a whole, a distinction between nearshore and offshore sites is introduced by an increasing abundance of *Pseudocalanidae* and *Oithona*. In addition night-time and day-time observations are characterized by the nycthemeral migration of *Pleuromamma* and *Euchaeta*, and diurnal variations in the abundance of *Euterpina*, *Corycaeus* and *Temora*. Separate analysis for each station confirm the consistency of these characteristics. Diurnal rhythm is present in each analysis and is always determined by the second and third of the above-mentioned components.

This rhythm, which includes nycthemeral migration, is more pronounced at offshore stations E and F. For these two stations, the results correspond to two different pictures of an identical situation. These differences are due to a change in sampling tactics : for zone E, the reference of the sampling site is geographically fixed in relation to the bottom; for zone F, sampling is carried out along the track of a drog drifting with surface water. Comparison between these two pictures reveals the prominent role played by nycthemeral migration in maintaining the localization of organisms. At night, in the surface layer, such organisms as *Pleuromamma* drift with the water. Migration, at sun rise, to deep water limits the distance covered. This behaviour permits the return to their point of departure of individuals which meet an inverse current in deeper water.

This interpretation is confirmed by observed variations in the density of *Centropages*, *Candacia* and *Pleuromamma* populations over distances of some ten kilometers.

Other groups, such as *Euterpina*, *Corycaeus* and *Temora* do not exhibit this markedly nycthemeral migratory behaviour. These taxas show periodical variations of abundance which may correspond to diurnal changes in their vertical localization. The results of the study are discussed in relation to the findings of other authors concerning the resistance to currents of *Acartia clausi*. The conclusion is that *Euterpina* *Corycaeus* and *Temora* may adopt the same behaviour to maintain their localization.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 2, 199-207.

INTRODUCTION

Les structures caractéristiques, généralement spatiales, des populations du zooplancton et les raisons de leur conservation dans le temps sont très étudiées actuellement. Les causes en sont généralement recherchées au niveau des caractéristiques hydrologiques et dynamiques de l'environnement (voir Hauray *et al.*, 1978, pour une revue de ces travaux). Ces structures ont une grande importance pour la compréhension des mécanismes de production biologique, dans les zones d'upwelling notamment, parce qu'elles déterminent entre autres les durées de coïncidence, donc d'utilisation

potentielle, du stock de phytoplancton et des herbivores du niveau secondaire de production. Par ailleurs, Walsh (1977) émet l'hypothèse que les faibles biomasses d'herbivores mesurées en zone d'upwelling nord-ouest africain sont dues à la dispersion des copépodes vers le large par les courants de dérive superficiels. Wroblewski (1980) limite les conséquences de ce transport en fonction de la durée et de l'intensité des coups de vent qui induisent cette circulation dans l'upwelling des côtes de l'Oregon à partir d'un modèle établi pour *Acartia clausi*. Cependant, pour cette même région, Peterson *et al.* (1979) montraient une conservation des populations dans la zone côtière due à des com-

portements individuels propres à chaque espèce, et émettaient l'hypothèse d'une circulation giratoire.

Il nous paraît nécessaire de dresser un bilan de ces questions pour les upwellings nord-ouest africains en fonction des résultats de l'étude du peuplement de copépodes (Boucher, 1982). Celle-ci aboutit à la définition d'un peuplement type, commun aux deux régions du Cap Sim — Cap Ghir, et du Cap Corveiro — Cap Blanc. Il est caractérisé par la similitude qualitative et quantitative des associations d'espèces. Cette similitude de deux régions géographiquement très distantes (1 500 km environ) jointe à leur originalité par rapport aux autres zones de remontée d'eau profonde pourtant voisines, de Nouakchott (Mauritanie), du Sénégal et de Côte-d'Ivoire, correspond à une séparation géographique entre le Nord et le Sud, des caractéristiques hydrologiques de l'eau centrale atlantique (Minas *et al.*, 1978). Cette définition biogéographique du peuplement est renforcée à plus petite échelle par la structure démographique des principales espèces, qui exclue la contamination par des individus allochtones. Ces arguments plaident en faveur d'une certaine conservation de la localisation spatiale des populations zooplanctoniques. Celle-ci doit se traduire par une distribution spatio-temporelle caractéristique. Le but du présent travail est de vérifier ces hypothèses, en décrivant d'abord les distributions particulières de certains organismes, tels *Temora*, similaires pour les deux régions d'upwelling des côtes atlantiques du Maroc et du Sahara occidental. En montrant ensuite qu'il existe à l'échelle du peuplement des structures spatio-temporelles particulières. En discutant enfin, après avoir ordonné les différentes causes de cette structure, le rôle des mécanismes ou des comportements individuels qui autorisent l'existence d'une localisation permanente des organismes.

Au plan méthodologique, pour aboutir à ces résultats, on fera appel à une méthode de classification des observations qui soit moins subjective et plus performante que la comparaison statistique de graphique : l'analyse en composantes principales.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'analyse utilise les données récoltées au cours de la campagne Gibraltar (mars-avril 1975). Les prélèvements ont été réalisés en six zones régulièrement espacées entre la côte et la rupture de pente du plateau continental. A chaque zone les pêches ont été répétées périodiquement toutes les quatre heures pendant 72 à 96 heures. Elles sont effectuées par traits horizontaux d'un filet W.P.2 de 200 μ de vide de maille (Scor-Unesco, 1968). Le point référence définissant l'emplacement des prélèvements est fixé géographiquement pour les cinq premières (A, B, C, D et E); la sixième est définie par le parcours d'une bouée dérivant avec la masse d'eau de surface (F). La position respective de ces stations est schématisée sur la figure 1. Une description de la méthodologie de prélèvement et de dépouillement est exposée de manière détaillée par Boucher (1982).

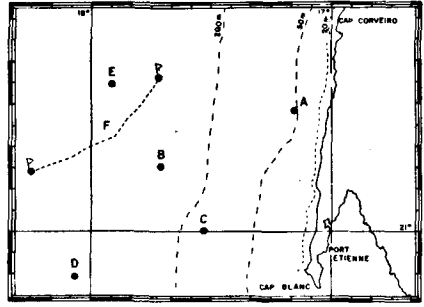


Figure 1

Emplacement des stations de prélèvement lors de la campagne Gibraltar (mars-avril 1975). Zones A, B, C, D et E point fixe géographique, zone F suivant une bouée dérivante.

Sampling sites during the Gibraltar cruise (March-April 1975). Zones A, B, C, D and E fixed geographical position, zone F following a drog.

Le traitement mathématique des données fait appel à l'analyse en composantes principales, classique maintenant, dont Laurec (1979) expose les modalités techniques et les justificatifs mathématiques. Nous avons recherché une ordination des observations suivant les associations d'espèces, comme Fasham et Foxton (1979) en ont montré l'intérêt pour les larves de décapodes pélagiques. Les observations correspondent aux prélèvements pour chaque station; les variables sont les catégories faunistiques dénombrées. Les comptages d'abondance par taxons sont transformés à l'aide de la fonction $\log(x + 1)$ pour atténuer les effets dus à la surdispersion (Frontier, 1973). Les abondances sont centrées et réduites suivant les observations (Chardy *et al.*, 1976), pour atténuer les variations trop aléatoires dues aux biais d'échantillonnage. On accorde ainsi moins d'importance aux variations d'effectifs des taxons à faible densité. En revanche, les taxons conservent leur importance propre en effectif relatif et les effets d'abondance entre observations ne sont pas affectés. Nous avons utilisé comme variable les douze catégories de copépodes les plus fréquemment présentes dans les prélèvements, afin de ne pas introduire d'information telle que présence ou absence d'une forme très aléatoire. Ces catégories correspondent à des genres assimilables pour la plupart à une seule espèce de copépode (cf. Boucher, 1982). Ce sont : *Calanus*, *Clausocalanus* spp, *Euchaeta*, *Temora* 2 sp, *Pleuromamma*, *Centropages*, *Candacia*, *Acartia*, *Oithona*, *Euterpina*, *Oncaea* et *Corycaeus*. Nous présenterons en superposition sur le même graphe les projections des points observations, et des variables sur le plan dual. En toute rigueur cette représentation n'est pas justifiée, mais elle permet une lecture plus facile des résultats. Une analyse générale regroupant les six stations A, B, C, D, E, F, permet de mettre en évidence les principaux traits de la région considérée quant à la dispersion des copépodes. Nous examinerons ensuite chacune des zones séparément, afin de discerner les variations localisées que l'analyse globale ne peut mettre en évidence.

RÉSULTATS

Distribution particulière des *Temoridae* similaire pour les régions du Maroc et du Sahara occidental

Les deux espèces *Temora stylifera* et *Temora longicornis* étaient présentes dans les prélèvements réalisés durant les campagnes en zone d'upwelling marocaine (Cineca IV) et nord-mauritanienne (Gibraltar et Cineca V). Leur distribution géographique est schématisée sur la figure 2. Nous y avons représenté pour chaque site de prélèvement, l'abondance relative de chacune des deux espèces dans un cercle dont le diamètre est proportionnel au nombre d'individus de ce genre.

Il apparaît que *Temora longicornis* est dominant dans les régions très côtières; cette espèce est généralement localisée à une seule station (zones A et B lors de Gibraltar, zone C lors de Cineca IV et V). Elle représente alors 90 à 100 % des *Temora*. Cette espèce est remplacée par *T. stylifera* aux autres stations côtières ou du large (zones B et E à Cineca IV, B à Cineca V et D, E, F à Gibraltar). Dans tous ces cas, il existe une région intermédiaire où les deux espèces sont présentes simultanément, mais *T. longicornis* y est toujours très peu abondante.

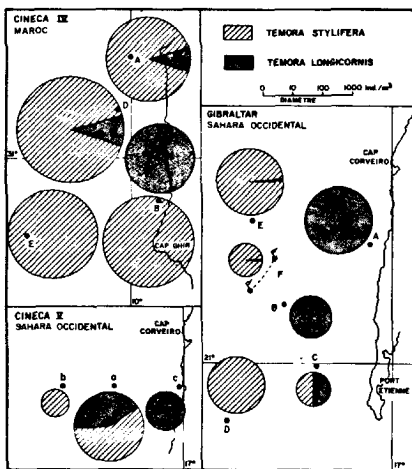


Figure 2
Distribution géographique de *Temora longicornis* et *T. stylifera* qui montre la séparation des deux espèces et la distribution très côtière de *T. longicornis*.

Geographical distribution of *Temora longicornis* and *T. stylifera* showing the spatial distinction between the two species and the essentially coastal distribution of *T. longicornis*.

Caractéristiques spatio-temporelles de la distribution des copépodes pour la région d'upwelling du Sahara occidental. Étude générale

Le premier axe de l'analyse extrait 60,9 % de l'inertie totale. Il groupe tous les prélèvements d'un même côté (fig. 3); cela signifie qu'ils ont tous globalement la même composition faunistique par rapport aux espèces qui contribuent le plus à la définition de ce premier axe.

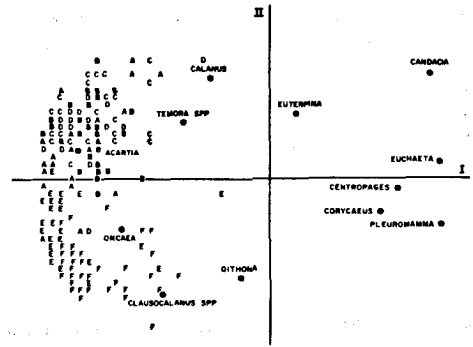


Figure 3
Projection dans le plan des deux premières composantes principales des points-observation repérés par la lettre identifiant la station de prélèvement. La projection des taxons contribuant à la définition des axes est superposée à celle des observations.

Projection of the first and second principal components of the observations, identified by the letter of the corresponding sampling site. The projection of the taxa defining the axis is superimposed on the observations.

Sur le plan dual (fig. 3), tous les taxons se rangent de l'extrémité négative à l'extrémité positive de l'axe I par ordre décroissant d'abondance : *Acartia* (contribution absolue à l'inertie de l'axe I : 11,9 %), *Oncaea*, *Claussocalanus* spp., *Temora* spp., *Calanus*, *Oithona*, *Euterpina*, *Corycaeus*, *Centropages*, *Candacia* (contribution : 10,2 %), *Pleuromamma* (contribution : 10,4 %), *Euchaeta* (contribution : 34,7 %). Le fort pourcentage d'inertie extrait par cet axe souligne que cette notion d'homogénéité faunistique, révélée en premier par l'analyse, est dominante par rapport aux autres variations mises en évidence sur les plans factoriels suivants. Le deuxième axe (pourcentage d'inertie extrait : 11,5 %) partage l'ensemble des prélèvements en deux groupes (fig. 3) : le premier, situé du côté positif de l'axe II, comprend tous les prélèvements effectués aux zones A, B, C, D; le second, du côté négatif, correspond aux zones E et F. Les 3 taxons qui engendrent principalement cette répartition sont d'une part, *Candacia* (contribution à l'inertie de l'axe II : 22,1 %) qui est plus abondant aux quatre zones A, B, C, D; d'autre part, *Oithona* et *Claussocalanus* (somme des contributions : 37,6 %), mieux représentés aux zones E et F.

Le troisième axe extrait 6,7 % de l'inertie totale. Il discrimine les prélèvements effectués de jour de ceux réalisés la nuit (fig. 4). Cette distinction est particulièrement nette pour les zones E et F (région du large du Cap Corveiro), et moins apparente dans les zones A, B, C et D. Cependant, pour ce deuxième groupe, la séparation est mieux marquée dans les points plus au large (B, D) qu'aux stations proches de la côte (A, C). Les genres qui déterminent cette différence entre le jour et la nuit sont (fig. 4), du côté positif de l'axe III, *Pleuromamma* (contribution à l'inertie du troisième axe : 54,0 %), plus abondant dans les prélèvements de nuit que dans ceux de jour, et à l'opposé, *Corycaeus* et *Euterpina* (somme des contributions : 31,3 %), dont les effectifs décroissent avec le jour. Le troisième axe met également en évidence des différences d'abondance entre les

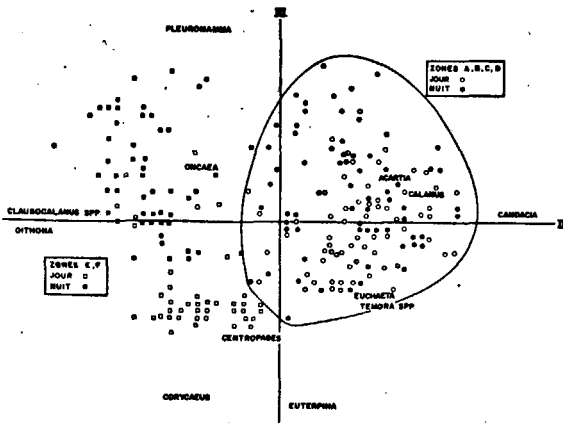


Figure 4

Projection dans le plan des deuxième et troisième composantes montrant la distinction entre stations côtières A, B, C, D (point rond) et du large E, F (carré) suivant la composition faunistique. La distinction des prélèvements de jour (blanc) et de nuit (noir) est due principalement aux variations de *Pleuromamma* (axes III).

Projection of the second and third components showing the distinction between coastal stations A, B, C, D (dots) and off-shore stations E, F (squares) in relation to specific faunistic composition. The distinction between day samples (white) and night samples (black) is particularly due to variations of *Pleuromamma* (axis III).

trois profondeurs de pêche (plus élevée en profondeur); celles-ci sont plus nettes en E et F qu'aux points A, B, C et D. Dans le groupe des 4 zones A, B, C et D défini par l'axe II, une classification dans cet ordre est révélée par le quatrième axe (pourcentage d'inertie extrait : 4,2 %) (fig. 5). Elle est due principalement à *Candacia* (contribution à l'inertie de l'axe IV : 20,2 %), qui apparaît ainsi plus abondant en D (zone la plus au sud-ouest) et décroît progressivement en C, B, A. Opposés à *Candacia* sur l'axe IV, *Acartia*, *Euchaeta* et *Temora* spp. (contribution totale : 19,1 %) présentent un gradient inverse : leurs effectifs diminuent de A vers D. Dans l'autre groupe de prélèvements mis en évidence par

l'axe II (zones E et F), le taxon *Oncaea* (contribution à l'inertie de l'axe IV : 47,0 %) discrimine les prélèvements réalisés en E de ceux du point F; on trouve davantage d'individus du genre *Oncaea* à la zone E qu'à la zone F.

Analyses particulières des zones

Pour chacune de ces analyses, le premier axe traduit l'homogénéité des prélèvements quant à leur composition faunistique. Il quantifie cette notion d'invariance par le fort pourcentage d'inertie qu'il extrait; celui-ci est égal, respectivement, pour chacune des six analyses, à 72,0 %, 67,4 %, 67,4 %, 70,8 %, 82,6 % et 74,0 % (comme dans l'analyse précédente). Cette similitude de composition des peuplements dans les différentes zones constitue l'information la plus importante. Les variations à petite échelle (stratification verticale, opposition jour-nuit,...), propres à chaque station, apparaissent alors sur le plan II-III de l'analyse; c'est celui-ci que nous décrirons pour chaque zone. Pour les quatre premières les pourcentages d'inertie extraits par les axes II et III de ces quatre analyses sont respectivement de : 11,8, 15,2, 13,4 et 15,4 %. L'examen de ces plans II-III révèle deux caractéristiques principales. La première est un gradient fond-surface (en A, B, C), engendré, d'un côté par *Centropages*, plus abondant en surface, de l'autre par *Oncaea* et *Pleuromamma* (en A), *Oithona* et *Candacia* (en B), *Oithona* et *Temora* (en C), mieux représentés dans les niveaux de fond. On remarque également que *Euterpina* est plus abondant en surface, à la station A. La deuxième caractéristique correspond à une différenciation entre les prélèvements de jour et ceux réalisés la nuit; celle-ci apparaît en B, C et D mais n'est pas toujours très nette. *Pleuromamma* semble plus abondant la nuit (stations B et D) ainsi que *Oithona* (en C), tandis que le jour, on note une légère augmentation des effectifs pour *Euterpina* (zone B), *Clausocalanus* (zone C) et *Oithona* (zone D).

Nous sommes passés rapidement sur ces quatre premières analyses (sans représentations graphiques) car les résultats exposés sur les plans factoriels, voisins de ceux de l'analyse générale, n'appelaient pas d'autres commentaires. En revanche, nous détaillons ceux qui sont issus des analyses des zones E et F (fig. 6).

Pour la zone E, les deuxième et troisième axes extraient 6,4 % et 3,6 %, soit 10 % de l'inertie totale. L'axe II sépare l'ensemble des prélèvements en deux groupes bien distincts : du côté négatif, les prélèvements effectués de jour, du côté positif ceux réalisés la nuit. Cette distinction est engendrée essentiellement par *Pleuromamma* (contribution à l'inertie de l'axe II : 72,4 %), qui est beaucoup plus abondant dans les prélèvements de nuit que dans ceux de jour.

Un autre genre participe à cette séparation, mais pour une moindre part, il s'agit de *Candacia* (contribution : 19,2 %), dont le comportement est inverse de celui de *Pleuromamma* : il caractérise beaucoup mieux les prélèvements diurnes que ceux de nuit. Dans le groupe des prélèvements de nuit, l'axe II détermine une stratification verticale, due au fait que *Pleuromamma* se trouve plus abondant en profondeur qu'aux niveaux superfi-

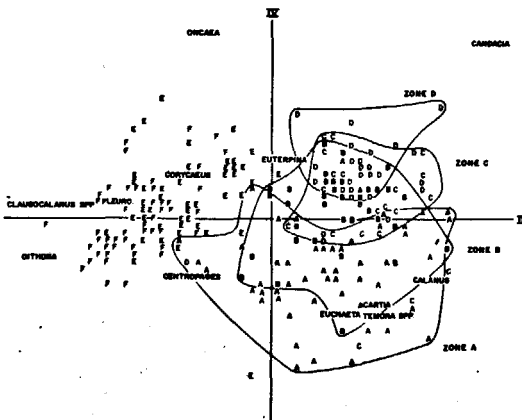


Figure 5

Définition des stations A, B, C, D suivant la décroissance des *Centropages* et l'augmentation d'*Oncaea*.

Decreasing abundance of *Centropages* and increasing abundance of *Oncaea*, at stations A, B, C, D.

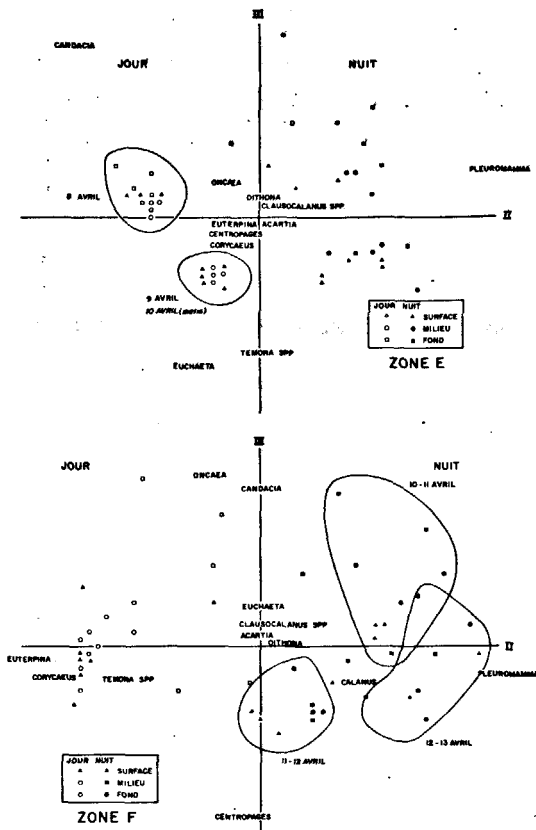


Figure 6

Comparaison du plan dual (axe II - axe III) des analyses en composantes principales particulières aux zones E (en haut) et F (en bas). Les résultats sont inversés : au point fixe E, peuplement de nuit homogène, partition des jours successifs d'observations. Suivant la bouée dérivante F, partition des trois nuits successives d'observations tandis que, cette fois le peuplement de jour est homogène.

Comparison of the plan defined by second and third components for particular analysis of stations E (above) and F (lower). The results are inverted : in the fixed point E, night populations are homogeneous and diurnal successive observations are partitioned. Following the drog F night successive observations are partitioned and the day populations are homogeneous.

ciels. Quant aux prélèvements de jour, ils se séparent en deux groupes selon l'axe III : d'un côté, les niveaux surface et intermédiaire des prélèvements du 8 avril, de l'autre les mêmes niveaux pour les prélèvements du 9 avril et du matin du 10 avril. Cette distinction est attribuable, d'une part, à *Euchaeta* et *Temora* spp. (somme des contributions à l'inertie de l'axe III : 32,2 %), dont l'abondance est nettement plus marquée les 9 et 10 avril, d'autre part à *Candacia* (contribution : 46,1 %), qui a des effectifs beaucoup plus importants le 8 avril que les jours suivants. Nous pouvons remarquer qu'il ne se produit pas une telle différenciation pour les niveaux de profondeur; ils apparaissent très groupés, ce qui signifie qu'ils gardent une composition faunistique stable au cours du temps. En ce qui concerne les prélèvements nocturnes, aucune distinction de cet ordre n'est mise en évidence sur le plan factoriel.

Pour la zone F, contrairement aux zones précédentes, les prélèvements n'ont pas été effectués par rapport à un point géographique fixe mais suivant la dérive superficielle des masses d'eau marquée par une bouée. Le deuxième axe extrait 13,0 % de l'inertie totale. Il sépare les prélèvements de jour de ceux effectués la nuit (fig. 6). Cela est dû principalement, d'une part à *Pleuromamma* (contribution à l'inertie de l'axe II : 64,6 %), dont les effectifs sont plus élevés la nuit que le jour, et d'autre part, à *Euterpina* (contribution : 14,1 %) qui a un comportement inverse.

Considérons les prélèvements de jour; le troisième axe (pourcentage d'inertie extrait 4,0 %) les ordonne suivant une stratification verticale. Du côté négatif, on trouve les mesures de surface et niveaux intermédiaires, enfin du côté positif, les prélèvements de fond. On peut remarquer l'homogénéité de composition faunistique des prélèvements de surface et de 15 m qui sont très groupés, tandis que ceux du fond sont très dispersés. Cette répartition est engendrée, du côté négatif, par *Centropages* (contribution à l'inertie de l'axe III : 24,4 %) qui caractérise ainsi les niveaux superficiels (fig. 6), et du côté positif, par *Oncaea* et *Candacia* (somme des contributions : 48,7 %) dont la présence est plus marquée au fond. Les prélèvements réalisés de nuit se répartissent dans le plan II-III en fonction de la date. On distingue ainsi entre elles les trois nuits successives. Cette hétérogénéité est introduite par les différences de composition faunistique des peuplements : abondance moindre des *Pleuromamma* la nuit du 11 au 12 avril que les nuits des 10-11 et 12-13 avril. Pour ces deux dernières séries, c'est l'abondance respective de *Candacia* ou de *Centropages* qui introduit la discrimination.

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

Structure globale spatio-temporelle

La première caractéristique établie est la composition globale du peuplement commune à toutes les observations. Ensuite, l'analyse générale permet de diviser les observations en plusieurs groupes suivant premièrement les variations de cette composition faunistique avec la répartition côte-large, puis en second les variations nyctémérales. Ainsi, *Clausocalanus* spp. et *Oithona* sont plus abondants au large en E et F, tandis que *Candacia*, *Acartia*, *Temora* spp. et *Euchaeta* sont mieux représentés en A, B, C, D. Ces quatre zones sont différenciées entre elles par *Candacia* dont les effectifs diminuent de D vers A, tandis que *Acartia*, *Temora* et *Euchaeta* augmentent.

Au plan des variations jour nuit, *Pleuromamma* montre une augmentation d'abondance dans les prélèvements nocturnes. *Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora* par contre sont plus abondants dans les prélèvements effectués de jour et plus particulièrement dans les prélèvements de surface. Le comportement de ces trois taxons est plus marqué dans les stations E et F. Dans le cas de *Pleuromamma*, l'étude de la distribution verticale diurne et nocturne montre une meilleure représentation

dans les niveaux superficiels la nuit. Il s'agit d'une migration nyctémérale. Pour *Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora*, ces variations rythmées traduisent une distribution différente dans la tranche d'eau. Cependant, nous ne disposons pas d'une maille bathymétrique de prélèvement suffisante pour préciser le sens de cette migration qui est de plus petite amplitude que celle des *Pleuromamma*.

L'analyse globale conduit à une définition de la structure spatio-temporelle des associations de genre et permet de déterminer des ensembles de station. Elle fournit une ordination des caractéristiques spatiales et temporelles de cette distribution qui sont par ordre de généralité décroissante : composition du peuplement, zonage côte-large, migrations nyctémérales. Ces caractéristiques, décrites également pour les régions septentrionales d'upwellings marocains, impliquent une certaine persistance de localisation des animaux. Les résultats des analyses particulières par station permettent de préciser les structures propres à chacune d'entre elles et les comportements qui autorisent cette maintenance de la localisation.

Comportement permettant la maintenance de la localisation

L'étude comparée des structures spatio-temporelles de la distribution des organismes aux zones E et F permet de mettre en évidence le comportement de résistance à la dispersion par les courants. Ces deux zones présentent des caractéristiques inverses qui traduisent l'influence du protocole d'échantillonnage sur les deux descriptions obtenues d'une même distribution des organismes.

La zone E présente trois caractéristiques principales :

- variations à petite échelle temporelle de la composition des peuplements suivant le rythme jour-nuit;
- distinction des prélèvements de surface et intermédiaire correspondant à deux jours consécutifs d'observation;
- homogénéité durant toute la période de mesure de la composition faunistique des prélèvements de fond le jour.

La zone F présente les mêmes distinctions entre les prélèvements de jour et de nuit. Cependant, à l'inverse de la zone E, ce sont les observations de jour en surface et au niveau intermédiaire qui sont très homogènes, tandis que les prélèvements de profondeur montrent une grande hétérogénéité. On constate cette fois une discrimination entre les prélèvements des trois nuits consécutives d'observation (cf. fig. 6).

En zone E, de jour, l'hétérogénéité des prélèvements de surface et intermédiaire traduit les variations de leur composition faunistique liées à la dérive de la tranche d'eau superficielle, tandis que les prélèvements de la couche de fond, référence du point fixe, sont homogènes. Cette interprétation est confirmée par les résultats en zone F, où le phénomène inverse est observé : les prélèvements dans la tranche d'eau superficielle de jour, référence cette fois du point fixe, sont homogènes tandis que ceux du fond présentent des variations. Le

groupement des prélèvements effectués de nuit confirme cette interprétation. En zone E, on ne distingue pas les nuits successives entre elles parce que la population de *Pleuromamma* localisée sur le fond ne varie pas au cours de la période d'observation et présente des migrations nyctémérales de même intensité. Par contre, en zone F, la dérive par rapport au fond entraîne une discrimination entre les nuits successives de prélèvement correspondant à une variation spatiale d'abondance de *Pleuromamma*.

L'analyse des prélèvements effectués sur le trajet de la bouée dérivante, montre que la composition faunistique du peuplement de la masse d'eau superficielle échantillonnée reste stable (zone F, fig. 6), surtout de jour où il n'y a pas contamination de ces populations par les animaux de profondeur migrant. A l'inverse, en zone E, la variation de composition faunistique des niveaux superficiels observée, correspondant à deux journées successives, permet de caractériser les masses d'eau qui défilent en un point fixe géographique.

Ainsi à quelques milles nautiques de distance, pour une même distribution des individus, le changement de tactique d'échantillonnage conduit à obtenir deux images distinctes, descriptives d'un même type de distribution. La comparaison de ces deux images nous permet de mettre en évidence un premier mécanisme d'échappement de certains organismes à la force d'entraînement des courants de dérive : c'est la migration nyctémérale.

Les animaux qui migrent de nuit dans la tranche superficielle sont entraînés par le courant de dérive nord-est sud-ouest marqué par la bouée dérivante. D'après la vitesse moyenne de transport de cette bouée et pour un stage nocturne en surface d'une durée de 10 heures (coucher-lever du soleil) au moment des prélèvements, ils parcourent ainsi 5 kilomètres. Au matin, la migration en profondeur (débutée en général 1 heure avant le lever du soleil) leur permet d'échapper à cette dérive. Cette interprétation est confirmée par l'observation de populations de profondeurs bien définies et distinctes d'un jour à l'autre suivant le parcours de la bouée dérivante, qui correspond à une distance moyenne de 7 kilomètres parcourue en une journée de 14 heures. Il faut également remarquer en faveur de ce raisonnement que dans les périodes d'upwelling actif, le retour en profondeur amènerait les individus au contact d'un courant portant à la côte qui les rapproche de leur point de départ. Enfin, les observations dans la tranche superficielle en point fixe à la station E, indiquent également un diamètre moyen de 10 kilomètres pour un type de population donné.

Ce comportement concerne plus particulièrement les catégories telles que *Pleuromamma*, *Candacia* et *Euchaeta*, capables de migration sur de grandes profondeurs. Cependant, des catégories de petites tailles telles que *Euterpina* et *Corycaeus* de nos prélèvements, présentent également une augmentation diurne de leur abondance qui peut traduire un changement rythmé de localisation bathymétrique. Bien que de moindre amplitude que la migration précédemment analysée, cet autre comportement pourrait aboutir au même résultat de localisation géographique maintenue. Dans le même

ordre d'idée l'accumulation des individus par changement périodique de localisation pour se maintenir en dessous d'un fort courant de marée (Trinast, 1975) ou à l'abri d'un courant côtier (Allredge, Hammer, 1980), est déjà connue. D'après nos résultats, le comportement d'*Euterpina*, *Corycaeus* et *Temora* aurait un effet similaire. Pour ce qui concerne *Acartia* et *Oncaea*, catégories les plus abondantes dans tous les prélèvements de la région étudiée, aucun comportement particulier n'est mis en évidence autre que la conservation des abondances. Ceci doit être tempéré par le fait que les analyses propres aux zones A, B, C, D, plus côtières, ne montrent pas de structure similaire à celle de la zone E, ce qui laisse penser que les dérives superficielles côte-large y sont faibles au moment de nos observations. Cependant, de tels courants de dérive ont été observés plus près de la côte au cours d'autres campagnes (Cineca V, Boucher, Samain, 1975).

Bouée dérivante comme marqueur de peuplements

Seule l'homogénéité quantitative de la composition faunistique diurne du peuplement de surface est utilisée comme preuve de la bonne définition du parcours de la masse d'eau superficielle par la bouée. En fait, il y avait coïncidence entre le vent de NE constant de force 5 et la dérive de l'eau de surface. De plus, l'analyse des teneurs en sels nutritifs, du peuplement phytoplanctonique et de leurs évolutions dans le temps (Martin, 1976; Grall *et al.*, en prép.) confirme cette interprétation. Cependant nos résultats montrent le degré d'indépendance relatif du zooplancton à l'entraînement par un courant. Dans ce sens, il est difficile d'utiliser une masse d'eau comme élément de référence. L'utilisation d'un prélèvement vertical par exemple pour échantillonner un peuplement suivant le parcours d'une bouée dérivante permet d'intégrer les variations dues aux migrations nycthémerales (Herbland *et al.*, 1973; Binet 1973); cependant l'hétérogénéité spatiale à l'échelle de quelques kilomètres se superpose alors à l'évolution du peuplement dans le temps.

CONCLUSIONS

Outre l'identité faunistique des peuplements, la distribution géographique des copépodes en zones d'upwelling nord-ouest africaines présente des caractéristiques conservatrices qui suggèrent l'existence de comportement permettant le maintien de la localisation.

Ces caractéristiques concernent pour l'ensemble de ces régions la répartition avec exclusion réciproque des deux espèces *Temora longicornis* et *T. stylifera*. Au niveau du peuplement des côtes du Sahara occidental (Cap Corveiro - Cap Blanc), l'analyse en composantes principales permet d'établir les structures spatio-temporelles de sa distribution. La principale caractéristique est l'homogénéité de la composition faunistique quantitative marquée par l'abondance dominante d'*Acartia* et d'*Oncaea*, et conservée sur toute la région étudiée. L'existence de variations temporelles modifie cette structure de manière rythmée. Elles sont dues aux migrations nycthémerales. Ces premiers résultats confirment les descriptions plus générales déjà établies pour les upwellings côtiers nord-ouest africains. La robustesse de cette structure est confirmée par des analyses séparées pour chaque station. Les mêmes caractéristiques sont décrites. Pour chaque cas d'analyse les différences suivant le rythme nycthémeral sont définies dans le plan dual des deuxième et troisième composantes. L'analyse des types de distribution spatio-temporelles ainsi définies pour les stations E et F montre que l'on obtient deux descriptions différentes d'une même distribution. Les différences sont dues à la modification de la tactique d'échantillonnage (référence spatiale prise par rapport à un point fixe géographique ou une dérive superficielle).

La comparaison de ces deux images montre le rôle du comportement migratoire dans la conservation de la localisation de certains taxons. La migration nycthémerale (*Pleuromamma*, *Candacia*, *Euchaeta*) qui entraîne les individus vers le fond de jour, leur permet d'échapper à l'entraînement vers le large par les courants superficiels : ils peuvent, en période d'upwelling notamment, rencontrer des courants profonds qui les rapprochent de leur point de départ.

La variation de localisation bathymétrique rythmée d'autres groupes (*Euterpina*, *Corycaeus*, *Temora*) discutée en fonction des connaissances sur les réactions d'évitement des courants d'*Acartia clausi*, conduit à supposer des comportements similaires aboutissant à la conservation de la localisation pour ces individus.

Remerciements

Nous remercions Mme M. Jezequel et M. P. de la Salle de leur précieux concours pour l'archivage des données et la mise en œuvre des programmes de calcul.

RÉFÉRENCES

- Aldredge A.L., Hammer W.F.**, 1980. Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **10**, 31-37.
- Binet D.**, 1973. Note sur l'évolution des populations de copépodes pélagiques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972), *Doc. Sci. Centr. Rech. Océanogr. Abidjan*, **4**, 1, 77-90.
- Boucher J.**, 1982. Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains. I. Composition faunistique et structure démographique, *Oceanol. Acta*, **5**, 1, 49-62.
- Boucher J., Samain J.F.**, 1975. Étude de la nutrition du zooplancton en zone d'upwelling par la mesure des activités enzymatiques digestives, in : *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.*, edited by H. Barnes, Aberdeen University Press, 329-341.
- Chardy P., Glemarec M., Laurec A.**, 1976. Applications of inertia methods to benthic marine ecology, practical implications of the basic options, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **4**, 179-205.
- Fasham M.J.R., Foxton P.**, 1979. Zonal distribution of pelagic Decapoda (Crustacea) in the eastern North Atlantic and its relation to the physical oceanography, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **37**, 225-253.
- Frontier S.**, 1973. Étude statistique de la dispersion du zooplancton, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **12**, 229-262.
- Grall J.R., de la Salle P., Martin A.G., Riaux C., Boucher J.** (en prép.). *Caractéristiques hydrobiologiques et poussée phytoplanctonique observées dans l'upwelling de la région Cap Corveiro - Cap Blanc (mars-avril 1975)*.
- Haury L.R., Mac Gowan J.A., Wiebe P.H.**, 1978. Patterns and processes in the time spaces scales of plankton distribution, in : *Spatial patterns in plankton communities*, edited by J. Steele, Plenum Press, 277-327.
- Herbland A., Le Borgne R., Voituriez B.**, 1973. Production primaire secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie, *Doc. Sci. Tech. Océanogr. Abidjan*, **4**, 1, 1-75.
- Laurec A.**, 1979. Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine, *Thèse Doct. État, Univ. Aix-Marseille*, 405 p.
- Martin A.G.**, 1976. Étude de la matière organique particulaire. 1. En zone d'upwelling : côtes du Sahara Occidental; 2. En zone tempérée : baie de Morlaix, *Thèse Spéc., Univ. Bretagne Occidentale*, 146 p.
- Minas H.J., Codispoti L.A., Dugdale R.C.**, 1978. Nutrients and primary production in the N.W. African upwelling region and a comparison of this system with upwelling off Peru and Baja California, *Symp. Canary current upwelling and Living Resources*, 1-35.
- Peterson J.W., Miller C.B., Hutchinson A.**, 1979. Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone, *Deep-Sea Res.*, **26A**, 467-494.
- Scor-Unesco**, 1968. Zooplankton samplings, in : *Monographs on oceanographic methods*, edited by Unesco, Genève, 174 p.
- Trinast E.M.**, 1975. Tidal currents and *Acartia* distribution in Newport Bay, California, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **3**, 165-176.
- Wash J.J.**, 1977. A biological sketchbook for an eastern boundary current, in : *The Sea*, edited by E.O. Goldberg, I.N. Mac Cave, J.J. O'Brien and J.H. Steele, John Wiley and Sons, New York, 923-963.
- Wroblewski J.S.**, 1980. A simulation of the distribution of *Acartia clausi* during Oregon upwelling, August 1973, *J. Plankton. Res.*, **2**, 1, 43-68.
-