

ÉTUDE DE LA RÉPARTITION SPATIALE DU ZOOPLANCTON DANS LE LAC TCHAD : VARIATION DE LA DISPERSION EN FONCTION DES MODALITÉS D'ÉCHANTILLONNAGE ET DES CONDITIONS HYDRODYNAMIQUES DU MILIEU

ROGER GRAS ET LUCIEN SAINT-JEAN

*Hydrobiologistes de l'O.R.S.T.O.M.
Université Paul-Sabatier, Toulouse 31000*

RÉSUMÉ

Les auteurs caractérisent la répartition spatiale par un indice de dispersion dont ils examinent la variation dans le temps et selon les modalités d'échantillonnage. Le regroupement dans un même graphique et en échelle logarithmique des points (m, s) de différentes écophases dans plusieurs séries de récoltes comparables, donne un nuage bien « axé » par une courbe $s = \sqrt{m + cm^2}$ ou c est l'indice de dispersion cherché.

L'indice croît lorsqu'augmentent les conditions d'hétérogénéité de l'échantillonnage (la distance entre points de prélèvements, et/ou si l'on fait des prélèvements à la bouteille). Aux trois échelles d'observation considérées, les organismes se répartissent en deux ou trois groupes d'indice de dispersion différents, mais les différences inter-groupes semblent être d'autant moins sensibles que le domaine échantillonné est de grandes dimensions. A très petite échelle, la dispersion subit une forte variation au cours de la journée : l'indice reste élevé le jour, et l'on note une tendance à l'homogénéisation en fin d'après-midi.

Les auteurs proposent une interprétation des deux derniers phénomènes et discutent certains problèmes liés à l'échantillonnage soulevés par quelques résultats. Une expression, dérivée de $\sinh^{-1} \sqrt{x} / k$, stabilisant la variance lorsque la relation moyenne-variance est de la forme trouvée ici, est présentée en annexe.

ABSTRACT

The authors describe spatial distribution of planktonic organisms by a coefficient of dispersion. They analyze variation of this coefficient i. e. c in the relation $s = \sqrt{m + cm^2}$, with time and sampling conditions. c is estimated by a graphical method, constructing scatter diagrams of points (m, s) with many replicated samples series of the same kind. These scatter diagrams of points are approximated quite well by a curve of the preceding form.

Increasing sampling condition heterogeneity, i.e. using a bottle or spacing points of sampling, increases dispersion. For all sampling conditions 2 or 3 groups of organisms may be considered, each defined by a special coefficient. At a very small scale, by day dispersion is very strong; by night distribution tends towards homogeneity.

The authors give an interpretation of these two last results, and discuss some sampling problems. They also propose an expression, arising from $\sinh^{-1} \sqrt{x} / k$, which stabilizes the variances when mean-variance relationship is of the preceding form.

INTRODUCTION

La dissémination ou la dispersion (1) des organismes dans leur milieu naturel se traduit par des variations d'abondance dans l'espace qui peuvent être perçues par le prélèvement répété d'échantillons du peuplement. Au niveau global, le phénomène peut être analysé de deux manières. La première tient compte de la configuration réalisée par les abondances et implique généralement que l'on opère à une échelle espace-temps relativement grande. La seconde néglige *a priori* cet aspect pour aboutir à une caractérisation statistique du phénomène sous la forme d'une distribution de fréquence des effectifs ou plus simplement de paramètres de distribution (variance, coefficients de dispersion...). Nous ne considérerons ici que la deuxième de ces options, en rappelant très brièvement le contenu général et les objectifs des recherches menées sur ce thème. Pour plus de détails, on consultera CASSIE (1963) et HUTCHINSON (1967).

D'une manière générale, on considère que la dissémination des différentes catégories d'organismes résulte de l'action de deux types de facteurs. Les premiers impliquent une réponse sélective, plus ou moins instantanée et directe, des organismes à divers stimuli physiques ou biologiques ; il s'agit notamment des réactions d'ordre comportemental et des facteurs liés à la dynamique du peuplement (Reproduction-Prédation). Les seconds agissent au contraire indépendamment des organismes en cause et impliquent leur passivité. Parmi ces facteurs figurent les courants et mouvements tourbillonnaires, dans la mesure où l'on admet que les éléments du zooplancton se comportent comme des particules inertes ; ces mouvements tendent à uniformiser la dispersion des diverses catégories faunistiques si celles-ci sont de densité et de taille voisines. Si l'on excepte le phénomène de migration verticale, il existe dans la littérature une tendance à négliger les premiers facteurs pour considérer, par simplification, que les caractéristiques hydrodynamiques du milieu déterminent pour l'essentiel et de cette manière, la dissémination du zooplancton des grandes collections d'eau. On peut se demander si cette tendance ne provient pas du fait que nombre de travaux s'appuient sur un échantillonnage mal adapté à la manifestation des facteurs du premier type, d'ordre comportemental notamment (domaine spatio-tem-

porel trop vaste, échantillons de grande taille, technique de prélèvement trop intégratrice).

Les recherches réalisées s'inscrivent dans une double perspective : théorique ou interprétative d'une part, pratique d'autre part. Dans le premier cas il s'agit d'une étude analytique des modalités d'occupation du biotope, qui débouche à la limite sur l'établissement d'un modèle mathématique de distribution d'abondance prenant en compte les facteurs de dissémination. Dans le second cas, l'objectif est de connaître l'incertitude sur les évaluations d'abondance ou de pouvoir appliquer certaines techniques d'analyse statistique élaborées pour des distributions normales à variance stable. On sait qu'il suffit pour cela de déterminer la liaison empirique *moyenne-variance* correspondant à chaque situation spécifique (BARNES, 1952 ; TAYLOR, 1961).

La quasi totalité des recherches effectuées par des écologistes appartiennent tout naturellement à la seconde catégorie. Si l'on considère de surcroît la grande complexité du phénomène analysé (imbrication des facteurs ou variabilité de leur importance dans le temps et avec l'échelle d'observation), on comprend donc que la plupart des travaux réalisés restent essentiellement descriptifs ou théoriques. Comme nous l'avons déjà précisé, ils se fondent sur la détermination de la distribution de fréquence d'ensembles numériques constitués par les effectifs d'une population quelconque obtenus par la prise quasi simultanée dans une zone plus ou moins étendue et homogène, d'une série d'échantillons de même taille. Ces travaux montrent que la répartition spatiale des organismes n'est pas quelconque. Elle peut au contraire, après échantillonnage, se conformer à un modèle de distribution descriptif ou explicatif. Dans le dernier cas, l'ajustement peut signifier que les hypothèses de base compatibles avec le modèle choisi sont vérifiées (cf. CASSIE, 1962 — BLISS et FISHER, 1953 — ou ANSCOMBE, 1950, pour la *distribution binomiale négative*). Le modèle de distribution, ou plus simplement un *indice* traduisant une de ses propriétés, contient et résume une partie de l'information obtenue.

Notre travail est à ranger dans le second type de recherches. Il s'appuie sur des séries d'échantillons récoltés dans deux régions particulières du lac Tchad : à l'extrémité de deux anses de l'*Archipel est*, donc en des lieux relativement peu affectés par la circulation à grande échelle des masses d'eau dans cette zone. Nous avons cherché à déterminer la *loi de dispersion*

(1) Pour éviter autant que possible toute ambiguïté, nous utiliserons les termes de *distribution* et de *dispersion* dans leur sens statistique ; *dissémination* sera employé au sens banal du terme ; la *répartition spatiale* désigne le résultat de la dissémination des organismes, c'est-à-dire leur variation d'abondance dans l'espace.

(liaison *moyenne-variance*) permettant de caractériser par un *indice* de dispersion différentes *écophases* (1) du peuplement, puis à examiner les valeurs prises par l'indice lorsque changent les conditions d'observation et les caractéristiques hydrodynamiques du milieu. Successivement, nous définirons l'indice de dispersion employé, les techniques et les plans d'échantillonnage appliqués, puis nous présenterons les résultats obtenus, pour tenter de conclure sur quelques-uns des points précédemment évoqués.

1. PRINCIPES.

L'hypothèse la plus simple qui puisse être formulée sur la dissémination des organismes est qu'ils sont distribués au hasard dans leur milieu. Cela revient à supposer que tous les points du milieu peuvent être également et indifféremment occupés par tous les organismes, et que la probabilité de présence d'un individu en un point (ou dans un petit volume), est indépendante de la nature et de l'abondance des organismes présents à proximité. S'appliquant à des organismes planctoniques de petite taille dont l'abondance est généralement faible, et compte tenu des techniques d'échantillonnage employées (échantillons de grande taille par rapport aux organismes, mais de dimensions réduites par rapport à la superficie échantillonnée), les conditions précédentes se traduisent par le fait que la distribution de fréquence des n effectifs donnés par la prise de n échantillons de même taille, doit obéir à une *loi de Poisson* (cas limite de la *distribution binomiale* lorsque $k \rightarrow \infty$ et $p \rightarrow 0$). La loi est caractérisée par l'égalité $s^2 = m$ (variance = moyenne).

La première étape de l'étude consiste donc à contrôler l'hypothèse de départ en testant, à un risque que l'on se fixe, l'écart à l'unité du rapport s^2/m trouvé, sachant que la quantité $(n-1) \cdot s^2/m$ suit une loi de χ^2 à $(n-1)$ degrés de liberté (ddl) si l'hypothèse loi de Poisson est juste. La seconde étape consiste à rechercher le modèle rendant compte de la distribution observée, ou plus simplement à caractériser celle-ci par un *indice* reflétant une de ses propriétés (étalement, dissymétrie...).

D'une manière générale, la valeur prise par le rapport s^2/m , dit *variance relative*, permet de définir trois types de répartition spatiale. Lorsque

— $s^2/m = 1$ ($s^2 = m$), les organismes sont répartis « au hasard » ou de façon homogène dans leur milieu ;

— $s^2/m < 1$ ($s^2 < m$), ils sont répartis plus régulièrement que par hasard ; leur répartition est dite *uniforme* et il y a *sous dispersion* ;

— $s^2/m > 1$ ($s^2 > m$), ils montrent une tendance à se répartir *en agrégats*, ce qui provoque l'augmentation de variance ; il y a *surdispersion*.

La surdispersion, quelle qu'en soit l'origine, est la plus fréquemment rapportée dans la littérature. Elle caractérise également les diverses *écophases* constituant le peuplement du lac, quelles que soient les modalités d'échantillonnage (2).

La relation moyenne-variance peut alors être exprimée sous la forme

(1) $\sigma^2 = \mu + \mu^2/k$, où k est une constante mesurant le degré de surdispersion de la population considérée (BARNES, 1952 ; CASSIE, 1971). On sait que cette relation exprime notamment la variance d'une *distribution binomiale négative*, modèle qui décrit, quelles que soient les hypothèses faites sur la répartition, les distributions empiriques dans un nombre important de cas et pour des organismes divers, planctoniques notamment (BLISS et FISHER, 1952 ; CASSIE, 1962).

D'après la relation précédente, on voit que suivant que μ est petit ou grand, c'est le premier ou le second terme de la variance qui prédomine, l'autre étant négligeable relativement. On a :

(2) $\sigma^2 \sim \mu$ (μ petit) et (3) $\sigma^2 \sim \mu^2/k$ (μ grand). Le terme négligé dans le premier cas (μ^2/k) tend vers zéro, mais il augmente en valeur absolue ($\mu \rightarrow \infty$) dans le second. Cependant, en pratique, l'approximation $\sigma^2 \sim \mu^2/k$ (ou $\sigma \sim 1/\sqrt{k} \cdot \mu$) reste valable ; elle l'est d'autant plus que k est petit. Lorsque k est grand (dans les limites observées en planctologie k est en général inférieur à 100), l'expression

(4) $\sigma^2 \sim 1/k (\mu + k/2)^2$ ou $\sigma \sim 1/\sqrt{k} (\mu + k/2)$, donne une meilleure approximation : le terme négligé ($k^2/4$) est en effet constant puisqu'on a identiquement $\sigma^2 = \mu + \mu^2/k = [1/k (\mu + k/2)^2 - k^2/4]$. Les approximations (3) et (4) exprimées en fonction de σ et de μ sont représentées figure 1a pour $k = 25$ (trait interrompu). Sur cette figure nous avons également tracé les courbes $\sigma = \sqrt{\mu + \mu^2/k}$ pour quelques valeurs de k . L'expression de la liaison

(1) Notion définie par DUSSART (1970), qui en fait l'unité fonctionnelle de l'écosystème : « ...En écologie, l'importance qu'il faut donner aux relations existant entre un individu et le milieu qu'il habite, oblige donc à distinguer chez cet individu, au cours de sa croissance des phases, nous dirons des *écophases*, dont le nombre sera défini pour une espèce donnée par le nombre de conditions d'existence imposées à l'espèce au cours de sa vie... Chaque espèce se manifeste dans un milieu donné sous une ou plusieurs *écophases*. »

(2) L'expression « modalités d'échantillonnage » désigne à la fois la technique opératoire (engin de collecte et mode de prélèvement) et le plan d'échantillonnage.

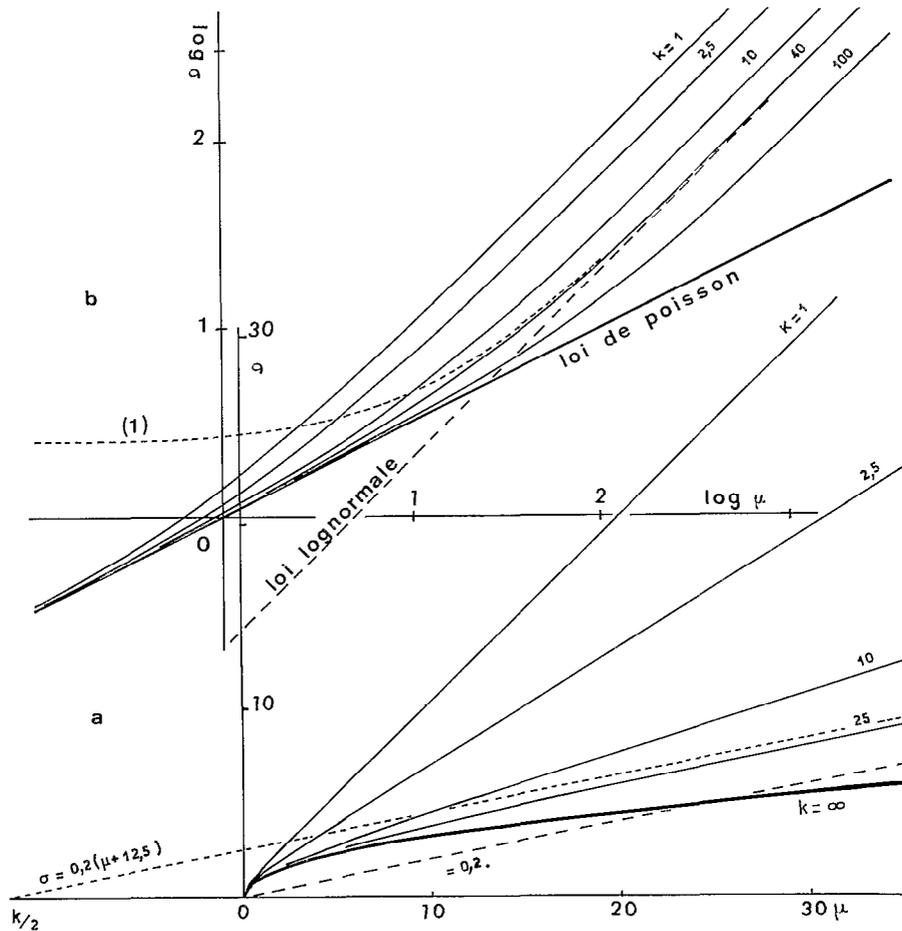


Fig. 1. — Courbes $\sigma = \sqrt{\mu + \mu^2/k}$ pour quelques valeurs de k : 1a en coordonnées arithmétiques ; 1b en coordonnées logarithmiques.

Erratum. — Fig. 1 b, lire les courbes : $k = 1 ; 2,5 ; 10 ; 25$ (et non 40) ; 100.

moyenne-variance sous la forme (1) permet d'expliquer un résultat important classique : le coefficient de variation σ/μ tend vers une valeur constante $1/\sqrt{k}$ indépendante de la moyenne, lorsque cette dernière augmente. Cette valeur est d'autant plus vite atteinte que k est petit, et qu'on peut appliquer l'approximation (3). Lorsque k est grand et qu'on peut appliquer l'approximation (4), à $1/\sqrt{k}$ s'ajoute un terme $(\sqrt{k}/2 \cdot \mu)$ qui n'est pas négligeable, mais tend vers zéro quand μ augmente.

L'expression des données en coordonnées logarithmiques (fig. 1b) donne une courbe exprimant la relation sous la forme

(5) $\log \sigma = \frac{1}{2} \log (\mu + \mu^2/k)$. La courbe a pour limite à gauche la loi de Poisson ($\log \sigma = \frac{1}{2} \log \mu$) (trait épais), et à droite une loi log normale ($\log \sigma = \log \mu + \frac{1}{2} \log 1/k$). La loi log normale et l'approximation (4) sont représentées fig. 1b pour $k = 25$ (droite

et courbe en trait interrompu). Pour des raisons essentiellement pratiques l'analyse des données empiriques est facilitée par l'utilisation de la relation sous sa forme (5).

Les courbes ($\log \sigma, \log \mu$) réalisent pratiquement un passage progressif d'une relation moyenne-écart type de pente 0,5 pour les petites moyennes (loi de Poisson), à une relation de pente 1 pour les plus grandes (loi log normale). Cela revient à dire que, lorsqu'il y a surdispersion, la répartition spatiale est décrite par une loi de Poisson pour les petits nombres (espèces rares dans les échantillons ou échantillons trop petits), quelle que soit la valeur réelle de k . On en conclut qu'il est impossible, dans ce cas (μ petit), de définir la distribution naturelle à moins de disposer d'un nombre élevé d'échantillons par série. Cette remarque s'applique également lorsqu'il y a sous dispersion : second terme de la variance négatif ($\sigma^2 = \mu - \mu^2/k$) (CASSIE, 1962).

Pour nous conformer à la plupart des publications faisant référence à la loi (1), nous utiliserons celle-ci sous la forme

$$(6) \sigma^2 = \mu + c\mu^2 \text{ où } c = 1/k.$$

Pour chaque écophase et dans chaque série, l'estimée \hat{c} de c peut être simplement déterminée à partir de la relation

$$(7) s^2 = m + cm^2, \text{ mise sous la forme } \hat{c} = \frac{s^2 - m}{m^2},$$

où s^2 et m sont les estimées de σ^2 et μ calculées sur les données d'échantillonnage.

Nous avons préféré déterminer \hat{c} (1) à partir de la relation *moyenne-écart type* et opérer par méthode graphique.

L'utilisation de la relation *moyenne-écart type* de préférence à la relation *moyenne-variance*, facilite l'interprétation graphique des observations, et l'on a ainsi les deux variables exprimées dans la même unité.

La méthode graphique consiste à reporter dans un même graphique l'ensemble des points ($\log m$, $\log s$) relatifs aux différentes écophases d'une ou de plusieurs séries similaires. Ces points se distribuent en un (ou plusieurs) nuage que l'on peut « axer » par une courbe $\log s = \frac{1}{2} \log (m + cm^2)$. La valeur centrale de c ainsi obtenu est prise comme moyenne pour les diverses écophases composant le nuage de points. Chaque courbe est déterminée en utilisant tout d'abord les abaques (fig. 1b), qui donnent une première approximation de c , puis, par approximations successives, on détermine la valeur de c qui permet le meilleur ajustement : la courbe doit « axer » convenablement (2) le nuage tout en englobant le maximum de points à l'intérieur de ses *limites de confiance*.

Ces dernières correspondent à l'intervalle de variation de s compatible avec la loi $s = f(m)$ considérée. Cet intervalle est déterminé sachant que la quantité $(n-1)s^2/f(m)$ suit approximativement une loi de χ^2 à $(n-1)$ degrés de liberté (in FRONTIER, 1973) $/f(m)$ est en effet une estimation de σ^2). Les limites ont été déterminées pour chaque courbe à partir des valeurs de χ^2 pour les probabilités $P = 0,025$ et $P = 0,975$, de manière à ce qu'elles englobent 95 % des valeurs de s non significativement différentes de $s = f(m)$. A titre d'exemples, nous donnons ces limites pour $n = 16$:

$$1 - \log s_1^2 = \log s^2 + (\log 6,26 - \log 15) = \log s^2 - 0,3795$$

soit, pour la limite inférieure, $\log s_1 = \log s - 0,19$

$$2 - \log s_2^2 = \log s^2 + (\log 27,5 - \log 15) = \log s^2 + 0,263$$

soit, pour la limite supérieure, $\log s_2 = \log s + 0,13$

Les appréciations suivantes peuvent être portées sur les avantages de la méthode graphique.

Compte tenu du nombre généralement faible de ddl avec lesquels sont connues les variances, la méthode graphique permet d'obtenir plus rapidement qu'une méthode par calcul une estimation, probablement plus exacte de la dispersion de chaque écophase. Dans ces conditions la précision obtenue par la méthode graphique est d'autant plus grande que la gamme de variation de la moyenne est étendue. Le moyen utilisé dans ce travail, qui consiste à regrouper les différentes écophases et les données relatives à plusieurs séries « similaires », aboutit à ce résultat avec un nombre de récoltes moins important, tout en « visualisant », par la répartition « en nuages » des points, d'éventuelles différences de dispersion entre écophases. En contrepartie, il en résulte une relative incertitude sur la signification de chaque valeur « centrale » de c , qui incorpore trois causes de fluctuation possibles de l'indice :

- les fluctuations d'échantillonnage, à considérer car n est petit ; elles portent principalement sur une des variables, s ;
- une variation des conditions de dissémination dans les séries regroupées ;
- l'existence de différences de dispersion entre les écophases réunies dans le même nuage de points.

Un moyen, non rigoureux, de mettre en évidence des différences peut consister à rechercher si les points relatifs à une écophase donnée s'écartent systématiquement de la loi centrale. Nous l'avons utilisé dans notre travail.

2. PRÉLÈVEMENTS ET DONNÉES.

2.1. Prélèvements et plan d'échantillonnage.

Tous les échantillons proviennent de deux stations de l'Archipel est du lac Tchad, Mélia et Tchongolérom ; ils ont été récoltés au cours de quatre campagnes, en mars-avril 1968 (Mélia), en avril 1970 (Mélia), en juin 1971 (Mélia), et en octobre 1971 (Tchongolérom) (cf. carte et description des stations en annexe).

Trois types d'appareils et trois techniques de prélèvement ont été mis en œuvre :

(1) Nous écrirons désormais c (ou k).

(2) Théoriquement la proportion des points en dessous et au-dessus de la courbe dépend de n , puisque les distributions de χ^2 sont dissymétriques. Ainsi pour $v = 15$ les proportions sont respectivement de 54-55 % et 45-46 %. En pratique, il est difficile de tenir compte systématiquement de cette répartition théorique.

- un couple de filets montés sur le même bâti ; les filets, cylindro-coniques, ont environ 1,50 m de hauteur et 30 cm de diamètre d'ouverture et sont réalisés avec un tissu filtrant en nylon blutex n° 40 ou n° 8 (60 ou 180 μ de vide de maille (1) ; les filets sont descendus jusqu'au fond et la prise du plancton s'effectue lors de la remontée des filets, verticalement, depuis le fond jusqu'en surface ;
- un tube de 7,5 cm de diamètre et de 4 m de hauteur environ, muni à son extrémité inférieure d'un collecteur escamotable comportant une partie filtrante en nylon blutex n° 40 (60 μ) ; en position verticale, le tube repose sur un support maintenant son extrémité inférieure à 40 cm environ du fond, de telle sorte que le collecteur ne puisse toucher le fond lorsqu'il se rabat sur le tube ; la prise du plancton a lieu lors de la descente du tube jusqu'au fond, la filtration se faisant lors de la remontée ;
- une Bouteille de type Van Dorn de 3 l, ayant 10 cm de diamètre et 40 à 45 cm de hauteur environ ; le zooplancton est recueilli par filtration à travers un filet en nylon blutex n° 40 (60 μ).

On remarquera que les prises au filet et au tube permettent d'échantillonner une colonne d'eau de diamètre différent (30 cm et 7,5 cm) mais dont la hauteur, correspondant à peu près à l'épaisseur de la couche d'eau, est analogue. Les volumes d'eau filtrés sont très différents : de l'ordre de 200 l dans le premiers cas et de 10 l dans le second.

Les différentes séries de récoltes effectuées dans ce travail, qui comportent un nombre n variable d'échantillons, se répartissent, selon les modalités d'échantillonnage, dans trois catégories correspondant à trois notions de dispersion :

- (a) la *macrodispersion horizontale* : superficie de la zone prospectée de l'ordre du km^2 ; prélèvements au filet ; points de prélèvements distants d'une centaine de mètres ;
- (b) la *microdispersion horizontale* : zone d'une dizaine de m^2 ; prélèvements au filet et au tube ; points de prélèvements répartis autour d'une embarcation fixe et distants d'environ 1 m ;
- (c) la *microdispersion « spatiale »* (tridimensionnelle) : zone de quelques m^2 ; prélèvements à la bouteille ; points de prélèvements répartis dans plusieurs niveaux et effectués à partir d'une embarcation fixe.

Chacune des séries se trouve donc caractérisée : a) par une *échelle spatiale* définie par les modalités d'échantillonnage ; b) par les conditions de dissémi-

nation des organismes trouvées au moment de l'échantillonnage, et notamment par les caractéristiques hydrodynamiques. Celles-ci peuvent être approximativement définies par l'heure de collecte, puisqu'on sait que la force des vents, qui déclenchent pour l'essentiel les mouvements affectant la masse d'eau, varie de façon relativement régulière au cours de la journée (cf. annexe I § 3 et 4).

En ce qui concerne le premier point, il est plus juste de parler non d'une échelle spatiale, mais d'une *échelle spatio-temporelle*, pour tenir compte de la variabilité introduite par le facteur temps. Ce facteur est d'autant moins négligeable que l'hétérogénéité du peuplement est forte, que le déplacement de la masse d'eau par rapport au « point » d'échantillonnage est rapide, ou que le temps de collecte des n échantillons est long. Il est très probable que ces facteurs interviennent, tout particulièrement à très petite échelle, en augmentant en moyenne la dispersion.

2.2. Les données.

Les dénombrements ont porté sur la totalité de l'échantillon pour les prélèvements au tube et à la bouteille, et sur un sous-échantillon prélevé à l'aide d'un compte-gouttes ou d'une seringue calibrés, pour les prélèvements au filet. La taille des sous-échantillons examinés, exprimée en volume d'eau filtrée, est identique pour toutes les écophases et tous les échantillons dans les séries appartenant à la même campagne (les variations de volume des échantillons sont négligeables), mais elle diffère lorsqu'on prend en considération séparément ces campagnes : environ 10 l en mars-avril 1968, 15 l en 1970, 13 l en juin 1971, 14 l en octobre 1971.

Les données traitées correspondent à l'effectif par échantillon (tube et bouteille) ou par sous-échantillon (filet) des écophases suivantes :

- (a) CHEZ LES CLADOCÈRES : *Diaphanosoma excisum*, *Daphnia (barbata, longispina, lumhotzi)*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Moina micrura dubia*, *Bosmina longirostris* ;
- (b) CHEZ LES COPÉPODES : -*nauplies* de *Diaptomides* ; — ($C_1 + C_2$), ($C_3 + C_4 + C_5$), ($\sigma + \varphi$) ou (σ et φ), pour chacune des espèces suivantes : *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops incisus circusi*, *Thermocyclops neglectus*, *Tropodiaptomus incognitus*.

La moyenne et l'écart-type ont été déterminés pour chaque écophase dans chaque série à partir des n effectifs, sauf dans deux cas où ces variables ont également été déterminés sur une partie seulement des n effectifs (cf. paragr. 3.2., premier §).

(1) Nous écrirons désormais v.d.m.

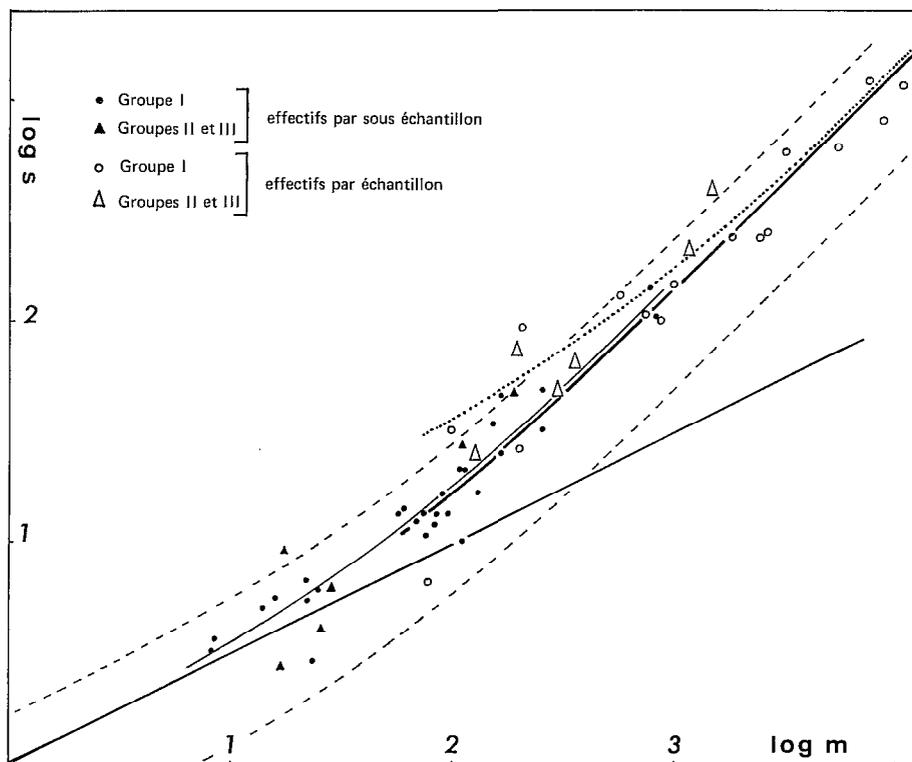


Fig. 2. — Points (m, s) reportés en échelle logarithmique et courbes d'ajustement, pour deux séries de récoltes au filet à Tchongolérom (octobre 1971). En *trait fin* courbe correspondant aux dénombrements de sous-échantillons représentant un volume filtré de 14,4 l ; en *trait épais*, courbe correspondant aux dénombrements faits sur la totalité de chaque échantillon (191 l) ; en *pointillés*, courbe obtenue après modification des données de sous-échantillonnage (cf. Texte). Les limites de confiance sont établies pour $v = 4$.

Une des conditions les plus importantes à remplir dans l'étude de la dispersion est que les paramètres utilisés doivent être calculés à partir des effectifs bruts (de comptage) ou à partir d'effectifs très peu modifiés (CASSIE, 1963, p. 225 ; FRONTIER 1974, p. 67).

Cette condition est illustrée et précisée dans la figure 2 réalisée à partir des observations des 26 et 27 octobre 1971 à Tchongolérom (cf. chap. 3.1. § 1). Les données brutes (moyenne et écart-type) se rapportent aux dénombrements faits à partir de sous-échantillons représentant un volume moyen d'eau filtrée $V_{se} = 14,4$ l (points et triangles noirs) d'une part, et à partir de la totalité des échantillons correspondant de volume moyen $V_e = 173$ l (points et triangles blancs) d'autre part (1). On a donc en moyenne $V_e/V_{se} = 12$. Les deux courbes $s = f(m)$ s'ajustant respectivement à ces données (trait fin et trait épais) représentent la loi de dispersion de la

population naturelle après échantillonnage ; elles coïncident, au supplément de surdispersion dû au sous-échantillonnage près. La courbe en pointillés a été déterminée en multipliant par 12 les coordonnées des points de la courbe en trait fin. Elle représente la relation $s = f(m)$ que l'on aurait obtenu en ramenant à 173 l les effectifs dénombrés dans les sous-échantillons.

Le biais ainsi introduit par la modification des effectifs bruts est important, à la mesure du facteur correctif élevé utilisé.

D'une manière plus générale, on peut dire que les formules caractérisant la dispersion ne sont pas conservées quand on multiplie (ou quand on divise) les effectifs bruts par un facteur constant pour les ramener à un volume donné. Une des conséquences de ce fait est que tout procédé de transformation normalisant les distributions ou stabilisant leur

(1) Dans chaque série les dénombrements ont porté sur 5 échantillons seulement. Les limites de confiance de la courbe sont calculées pour $v = 4$.

variance doit être établi exclusivement à partir des données brutes ou peu modifiées. Le seul cas (qui correspond toutefois à une situation parfois trouvée) où la relation moyenne-écart type (ou variance) est conservée est celui où l'on a $s \sim \sqrt{c} \cdot m$ (ou $s^2 \sim cm^2$), c'est-à-dire lorsque la pente de la courbe $s = f(m)$ s'ajustant à la totalité des points reportés en coordonnées log log, ne diffère pas en plus ou en moins de la valeur 1 (loi log normale) (cf. fig. 2). Pour des conditions d'observation déterminées, cette condition se trouve pratiquement réalisée lorsque les effectifs bruts sont élevés (très élevés dans notre exemple car c est petit).

3. RÉSULTATS.

3.1. Microdispersion horizontale (prélèvements au filet et au tube).

PRÉSENTATION DES DONNÉES.

Les données considérées ici ont été recueillies à Mélia en avril 1970 et juin 1971 et à Tchongolérom en octobre 1971.

A Mélia, en avril 1970, au total 8 séries comportant 16 échantillons prélevés au filet de 180 μ de v.d.m. ont été constituées. Elles sont regroupées figure 3a. Les collectes sont échelonnées sur deux jours, les 22 et 23 avril, à raison de 4 séries par jour : quatre séries (10 H et 14 H) se situent pendant la période d'activité maximum des vents, deux (17 h 30) peu de temps après leur cessation, et les deux autres (21 h) durant la nuit et en l'absence de vents ; la durée de chaque opération de collecte était de l'ordre de 45 min. En juin 1971 les séries sont au nombre de quatre : 2 séries (fig. 3b) d'échantillons prélevés au filet de 60 μ de v.d.m. les 4 ($n = 8$) et 5 juin ($n = 14$) entre 15 h 30 et 16 h 15, et 2 séries (fig. 3d) de 15 échantillons prélevés au tube à la même station et à la même heure.

Lors des deux campagnes les vents étaient de force et de périodicité normale, mais variables en direction en juin (vent d'Est le matin tournant à l'ouest l'après-midi le 4 juin, et vent d'Ouest le 5 juin. Cf. fig. 12 annexe I).

A Tchongolérom (fig. 3c) nous disposons de 2 séries de prélèvements au filet de 60 μ de v.d.m., réalisées, l'une le 26 octobre entre 18 h 30 et 20 h ($n = 12$) et l'autre le 27 entre 7 h 30 et 9 h ($n = 11$).

DISPERSIONS OBSERVÉES, VARIATIONS ENTRE ÉCOPHASES.

Pour chaque campagne, l'examen séparé de la distribution des points série par série ne révèle rien qui empêche d'effectuer le regroupement des séries indiqué dans le § précédent.

La distribution des points relatifs aux séries de récoltes de Mélia (fig. 3a, b, d (1)) montre que les écophases considérées se répartissent en trois groupes.

Le premier (groupe I) comprend tous les cladocères, tous les copépodites et les adultes de *Th. neglectus*, et représente donc la plupart des écophases. Il se caractérise par une valeur moyenne de l'indice de *microdispersion horizontale* (c_m) de l'ordre de 0,035, comme le montre le bon ajustement de la courbe $s = \sqrt{m+0,035} m^2$ au nuage de points principal dans chaque figure. Environ 10 % de ces points sont cependant situés hors des limites de confiance de chaque courbe (limites figurées en trait interrompu), proportion supérieure aux 5 % théoriques.

Le second groupe (groupe II) est constitué des adultes (mâles et femelles) de *T. incognitus*. L'individualisation des points représentatifs de ce groupe est bien marquée dans les trois figures, mais elle est particulièrement évidente dans les observations d'avril 1970 (fig. 3a). On note en effet que 12 des 16 points, soit une proportion très nettement supérieure à la valeur théorique de 2,5 %, se situent au-dessus de la limite de confiance supérieure de la courbe $c = 0,035$. Nous retiendrons un indice c_m de 0,13 pour caractériser ce groupe, la courbe correspondante « axant » bien le nuage de points considéré.

Les adultes de *Th. incisus circusi* et de *M. leuckarti*, qui semblent occuper une position intermédiaire entre les deux groupes précédents, constituent le troisième groupe (groupe III). Si l'individualisation de ces deux écophases par rapport à celles du groupe I n'est pas douteuse (14 des 16 points m, s sont en effet au-dessus de la courbe $c = 0,035$ dans la figure 3a), la détermination précise de l'indice de dispersion les caractérisant est impossible, en raison de la forte dispersion des points (*Th. incisus circusi*) ou de la faiblesse des effectifs pris en compte (*M. leuckarti*). On notera cependant que la valeur fournie par calcul est de 0,08 chez *M. leuckarti* et de 0,10 chez *Th. incisus circusi*.

Les observations de Tchongolérom (fig. 3c) confirment l'existence et la composition des groupes I et II. Cependant, l'individualisation des adultes de *T. incognitus* est ici moins marquée. C'est ce dernier

(1) Les limites de confiance ont été traversées pour $v = 7$ dans la fig. 3b malgré la présence dans le graphique de points représentant des séries de récoltes comportant un nombre d'échantillons différent ($n = 8$ et 14), uniquement pour mettre en évidence le bon groupement des points du groupe I et l'isolement de 3 des 4 points du groupe II.

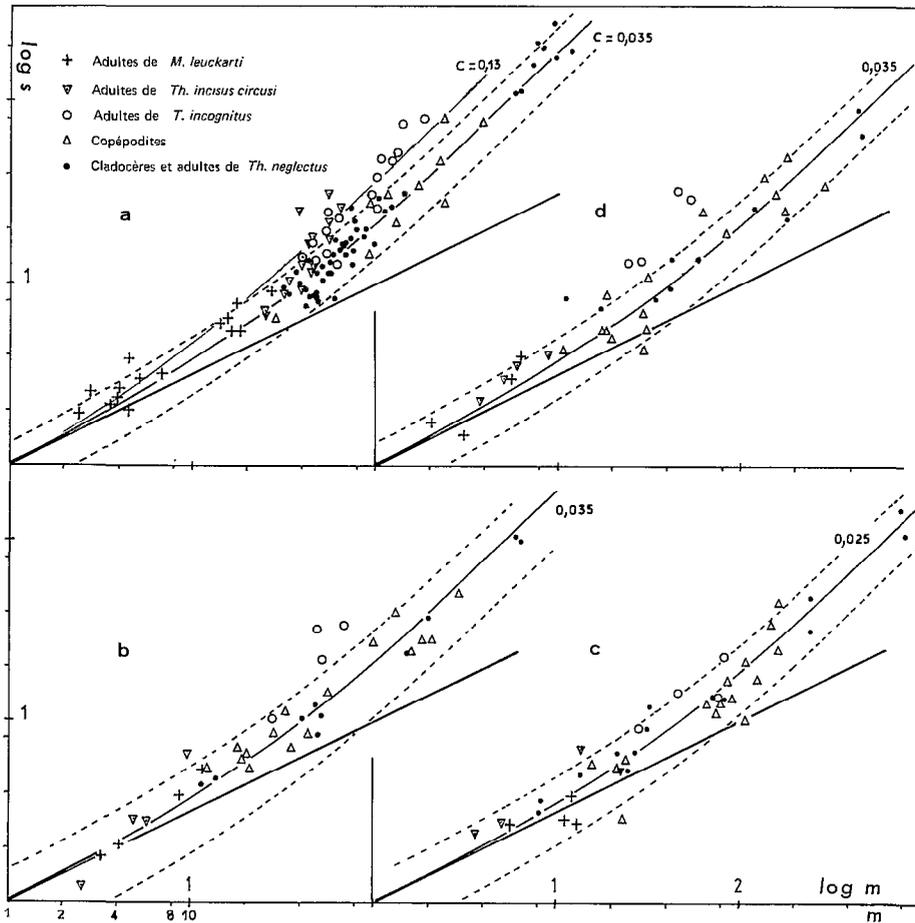


Fig. 3. — Microdispersion horizontale. Points m , s reportés en coordonnées logarithmiques et courbes d'ajustement pour des séries de récoltes au filet et au tube : 3a séries de Méliá, avril 1970 (filet) ; 3b - séries de Méliá, juin 1971 (filet) ; 3c - Tchongolérom, octobre 1971 (filet) ; 3d - séries de Méliá, juin 1971 (tube).

fait, et la valeur plus faible de l'indice qui lui est associé ($c_m = 0,020-0,025$) que nous retiendrons pour caractériser les résultats fournis par cette station.

Bien que l'ajustement des points du groupe I à la courbe $c = 0,025$ soit meilleur, on note que la quasi totalité de ces points se situe entre les limites de confiance de la courbe $c = 0,035$. Cette constatation nous autorise à regrouper dans un même graphique l'ensemble des séries de prélèvements au filet, et à tracer les courbes correspondant aux valeurs de c_m les plus probables pour les groupes I et II, soit respectivement $0,035$ (trait épais) et $0,13$ (trait fin) (fig. 4). Ce regroupement permet de confirmer les résultats précédents, vérifiés plus ou moins nettement dans chacune des observations isolées. L'examen, pour chaque écophase du groupe I, de la position des

points par rapport à la courbe $c = 0,035$, montre qu'il n'existe aucun écart systématique en plus ou en moins par rapport à la valeur « centrale » de c_m obtenue. Cette dernière peut donc être prise comme valeur moyenne pour chaque écophase du groupe.

DISCUSSION.

D'une manière générale, la distribution des points constatée, montre le bon ajustement des données empiriques à la relation théorique testée, avec des écarts individuels par rapport à chaque courbe centrale de référence d'amplitude relativement faible.

L'individualisation, la composition, et l'homogénéité des trois groupes d'écophases définis paraît être bien établie, mais une valeur significative de l'indice c_m ne peut être déterminée que pour les deux

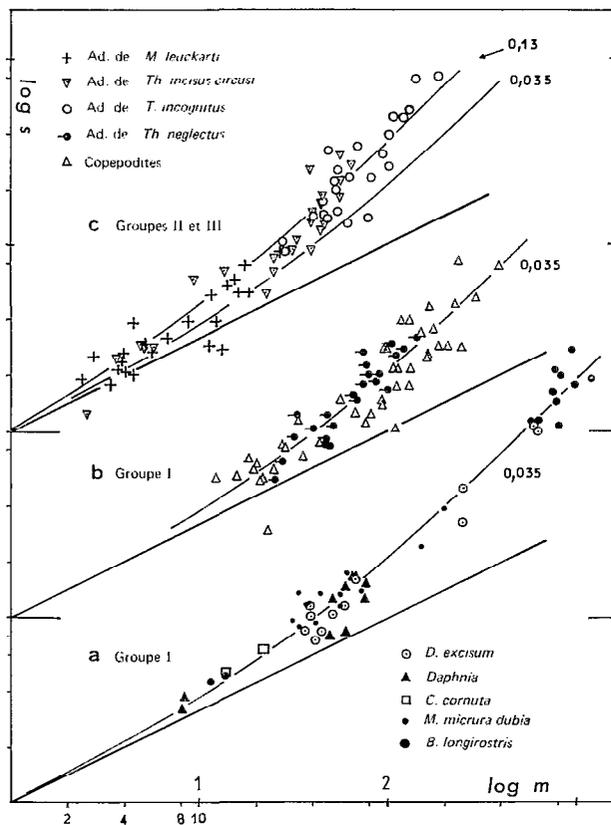


Fig. 4. — Microdispersion horizontale. Distribution des points m , s obtenue après regroupement des séries de récoltes au filet de Mélia et de Tchongolérom.

premiers d'entre eux. Les différences inter-groupe constatées sont considérables : elles correspondent à des valeurs du coefficient de variation \sqrt{c} (ou $1/\sqrt{k}$, cf. p. 204) allant de 19 à 36 % à Mélia. Ces différences sont encore mises en relief par la relative stabilité inter-séries de l'indice, qui ne varie pas d'une façon significative de la valeur centrale de 0,035 dans les différentes séries récoltées à Mélia au cours des deux campagnes, ou varie très peu lorsqu'on considère les résultats respectifs des deux zones d'étude (Mélia : $c_m = 0,035$; Tchongolérom : $c_m = 0,025$).

Un troisième résultat notable est que la loi de dispersion donnée par échantillonnage au filet et au tube est, en première approximation, identique. Rappelons que dans les deux cas, la distance entre les points de prélèvement est la même, et que les échantillons correspondent à une colonne d'eau équivalente à peu près à l'épaisseur de la couche d'eau. Cependant, la colonne d'eau a une section de 700 cm^2 et le volume filtré est de 200 l dans le premier cas, alors que ces valeurs sont respectivement de 40 cm^2 et de 10 l dans le second. En outre, les données

traitées sont les effectifs dénombrés dans la totalité de l'échantillon pour les prélèvements au tube, et dans un sous-échantillon, de volume voisin (13,25 l) pour les prélèvements au filet.

Une interprétation explicite de l'identité des valeurs de dispersion observée dans ces conditions, ne peut être faite sur la base des présentes observations. Toutefois, nous formulerons deux remarques, l'une générale et l'autre pratique.

La première est que l'identité des indices est liée à la technique de prélèvement employée, qui intègre l'hétérogénéité dans un sens vertical. C'est ce qui résulte de la prise en considération des éléments de comparaison des deux modalités d'échantillonnage présentées plus haut. c_m semble être essentiellement fonction de la superficie de la zone délimitée par la répartition des points de prélèvements : c_m est indépendant du volume filtré, ou de la superficie du milieu échantillonné, lors de chaque prise dans cette zone. Il dépend probablement peu de la distance entre les points de prélèvements dans cette zone. C'est ce que suggère également le fait, déjà mentionné, que cet indice ne varie guère dans les différentes séries de récoltes, qui correspondent pourtant, en raison du déplacement plus ou moins rapide des masses d'eau, à des distances réelles entre points de prélèvements différentes. Ces observations suggèrent que l'on ne peut obtenir une variation sensible de l'indice qu'en passant à une échelle d'observation nettement supérieure, qui prenne en compte des « agrégats » de taille plus grande et de densité plus différente.

La seconde remarque est que l'établissement de la liaison moyenne-écart type peut se faire directement à partir des données de sous-échantillonnage. Cette conclusion est davantage une confirmation qu'un résultat, puisqu'on sait qu'un sous-échantillonnage correctement fait donne une variance égale à m , qui se confond avec le premier terme de la relation (7). En pratique, la variance comporte également un terme $c \cdot m^2$, qui augmente la valeur de c . c' , qui est généralement faible par rapport à c , peut être négligé ; il a été ici évalué globalement à 0,002. Il ressort de ces remarques, que les données (points m , s) relatives aux différentes écophases groupées dans un même graphique ne doivent pas nécessairement représenter des sous-échantillons de même volume.

3.2. Microdispersion « spatiale » (prélèvements à la bouteille).

PRÉSENTATION DES DONNÉES.

Les récoltes ont eu lieu à Mélia et à Tchongolérom au cours de deux campagnes, en juin et en octobre 1971.

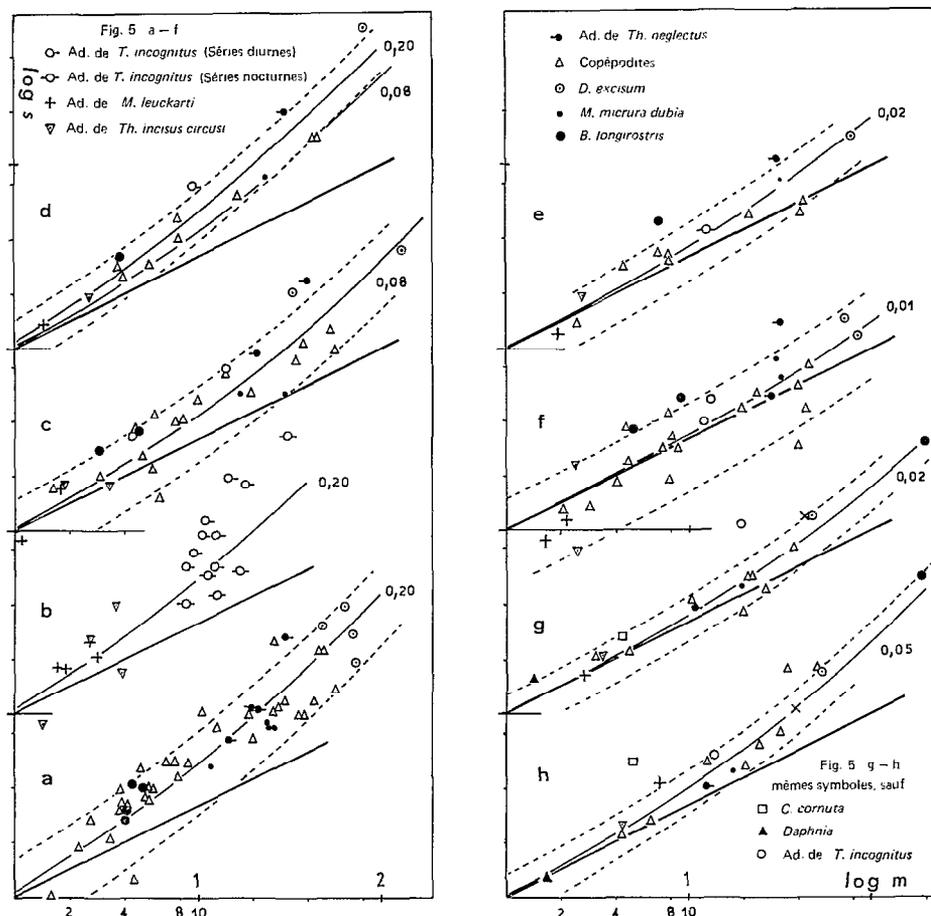


Fig. 5. — Microdispersion « spatiale ». Points m , s reportés en coordonnées logarithmiques et courbes d'ajustement pour des séries de récoltes à la bouteille : 5a à 5d, récoltes faites de jour à Mélia en juin 1971 ; 5e et 5f, séries nocturnes (même station) ; 5g et 5h, récoltes faites à Tchongolérom en octobre 1971. Cf. texte et note infrapaginale (1).

A Mélia, 13 séries, échelonnées dans le temps, ont été constituées les 4 et 5 juin à la même station située vers le fond de l'anse approximativement à égale distance des rives. La profondeur au point de prélèvement était de l'ordre de 2,80 m. Ces séries comportent de 6 à 20 échantillons répartis dans deux ou trois niveaux (0,30 et 2,00 m, ou 0,30—1,25 et 2,00 m). L'écart type et la moyenne ont normalement été déterminés pour chaque écophase dans chaque série à partir des n effectifs. Cependant, dans deux cas favorables (n grand), nous avons tenté de caracté-

riser la dispersion dans une direction horizontale à l'échelle considérée, en calculant également un écart type par niveau ne prenant en compte que les échantillons provenant de la même profondeur. Après examen séparé de la distribution des points dans les différentes séries, nous avons regroupé les séries comportant un nombre de prélèvements autant que possible identique et présentant une distribution des points similaire. Les séries ainsi regroupées sont répertoriées dans la note infrapaginale (1).

A Tchongolérom, deux séries ont été réalisées les

(1) Fig. 5a : données relatives au seul groupe I ; sont regroupées, 4 séries de 9 échantillons répartis dans trois niveaux ; prélèvements effectués le 4 juin à 6 h 35, 9 h 30, et 14 h, et le 5 à 12 h ; durée de chaque opération de collecte de 25 mn environ. Fig. 5b : mêmes séries mais groupes II et III. Fig. 5d : une série ; $n = 20$; 2 niveaux ; 5 juin, 14 h 30 ; 45 mn. Fig. 5c : même série, mais s est l'écart type par niveau. Fig. 5e et 5f, dispersion totale et dispersion par niveau pour : une série ; $n = 16$; 2 niveaux ; 5 juin 20 h 30 ; 40 mn. Fig. 6a : 3 séries ; $n = 6$; 3 niveaux ; 5 juin (16 h 30) et 4 juin (17 h et 17 h 45) ; 15 mn. Fig. 6b sont regroupées d'une part : 3 séries à $n = 6$, 3 niveaux, 4 juin (18 h 30 et 5 juin (17 h 30 et 18 h 30), et d'autre part : une série à $n = 9$, 3 niveaux, 4 juin (20 h 30).

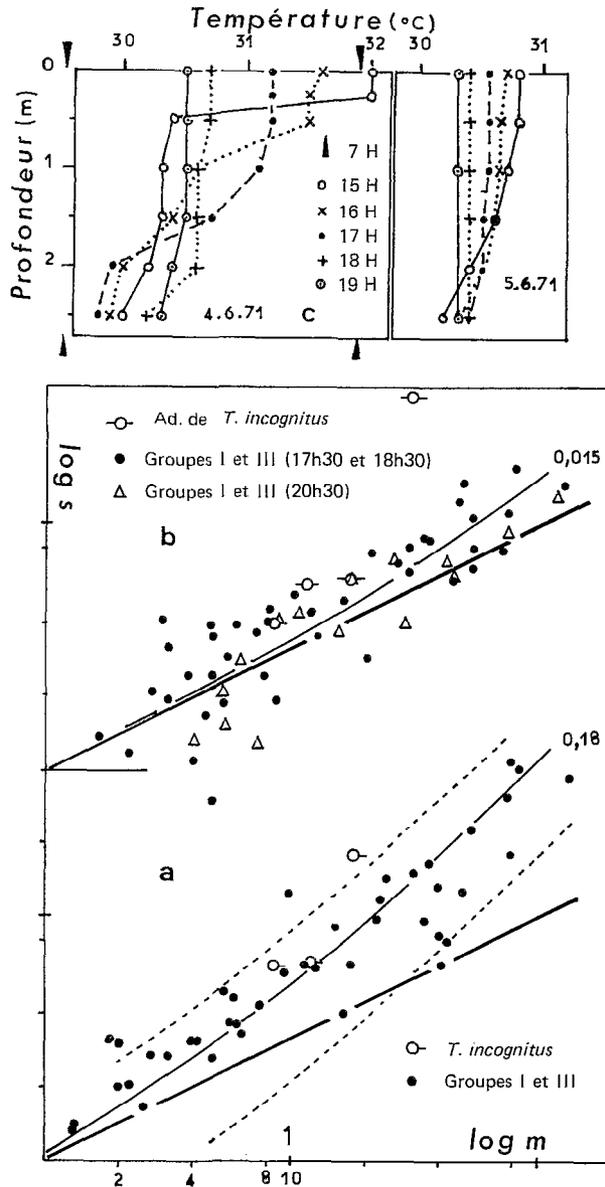


Fig. 6. — 6a et 6b : points m , s reportés en coordonnées logarithmiques et courbes d'ajustement pour des séries de récoltes à labouteille faites en juin 1971 à Mélia; 6a, séries diurnes; 6b, séries nocturnes. Fig. 6c : profils de température observés à Mélia les 4 et 5 juin 1971 entre 15 et 19 h.

26 et 27 octobre respectivement de 18 h 30 à 20 h (fig. 5h) et de 7 h 30 à 9 h (fig. 5g) en même temps et à la même station que les séries d'échantillons au filet précédentes (fig. 3c, paragr. 3.1.), en faisant successivement deux traits de filet et 5 prises à la bouteille réparties dans cinq niveaux. Les 2 séries comprennent donc 25 échantillons prélevés dans cinq niveaux : 0,30 - 0,80 - 1,30 - 1,80 - 2,30 m).

D'une manière générale, on voit que les données se caractérisent par une gamme de variation de la moyenne réduite et par des effectifs faibles. Environ 50 % des valeurs de m sont inférieures à 10 et les nombres les plus élevés sont de l'ordre de 100. Ces deux caractéristiques font que les points se situent dans les portions curvilignes et de convergence vers la loi de Poisson de la courbe théorique. 10 % en moyenne des points sont à l'extérieur des limites de confiance des différentes lois de dispersion, proportion identique à la précédente.

VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES ET ENTRE ÉCOPHASES DE LA DISPERSION.

L'examen des observations faites à Mélia conduit à faire trois constatations.

(a) L'indice de microdispersion « spatiale » diurne (c_{sj}) est élevé, nettement supérieur à l'indice de microdispersion horizontale : $c_{sj} \sim 0,20$ (fig. 5a et 6a); $c_m = 0,035$ (fig. 3 et 4).

(b) La dispersion est très élevée le jour, faible en fin d'après-midi et en début de nuit, où l'on a une répartition presque homogène des organismes : c_s passe de 0,20 à 0,01-0,02 (valeur nocturne désignée par c_{sn}). L'examen des résultats série par série montre que c_{sj} reste relativement stable jusque vers 17 h-17 h 30, et diminue ensuite rapidement, puisque les valeurs notées à 17 h 30 et 18 h 30 ne diffèrent pas significativement de celles de 20 h 30 (valeurs symbolisées respectivement par des points et des triangles dans la figure 6b). Une telle variation journalière se produit de façon identique les 4 et 5 juin, sauf que la relative homogénéisation apparaît légèrement plus tôt le 5 (vers 17 h 30). On notera que la diminution plus rapide de l'indice le 5 juin va de pair avec une homogénéité thermique verticale de la masse d'eau également plus précoce ce jour-là (fig. 6c).

(c) Les différences de dispersion entre écophases observées auparavant n'apparaissent pas avec une grande netteté à l'examen des figures 5 et 6. Quelques éléments permettent toutefois d'établir que ces différences se retrouvent, tout au moins en ce qui concerne les groupes I et II, à cette échelle d'observation également.

Ainsi, en examinant, dans chaque figure, la position des points relatifs aux différentes écophases par rapport à la courbe tracée et à ses limites de confiance, on constate que tous les points des écophases des groupes I et III se situent entre ces limites de confiance, alors que 9 des 13 points se rapportant aux adultes de *T. incognitus* (groupe II) sont au-dessus de la limite de confiance supérieure. En outre les quatre points restants se placent au-dessus de la

courbe axant le nuage principal. L'individualisation du groupe II est donc évidente, et bien illustrée par la figure 5b, où ont été regroupés les 13 points considérés. On notera que seules les valeurs nocturnes, à l'exception de l'une d'entre elles, se situent en dessous de la courbe $c = 0,20$. A titre indicatif, nous mentionnerons un indice c_{sj} de 0,60 pour le groupe II, à peu près trois fois supérieur à celui du groupe I.

En ce qui concerne les adultes de *Th. incisus circusi* et de *M. leuckarti*, la faiblesse des effectifs pris en compte (m inférieur à 4) interdit toute conclusion ; la position entre les limites de confiance des différentes courbes des points relatifs à ces deux écophases n'est pas significative.

Pour diverses raisons (configuration et conditions de milieu, pas de mesure de c_s en milieu de journée), les observations faites à Tchongolérom en début de matinée et de soirée, ne confirment pas directement les résultats énoncés précédemment. Elles ne les contredisent cependant pas, tant en ce qui concerne les différences de dispersion entre écophases, que la valeur respective de c_m et de c_s . L'indice de microdispersion « spatiale » moyen (évalué en regroupant les deux séries) est de l'ordre de 0,04, donc légèrement supérieur à c_m (0,025) et nettement plus faible que l'indice diurne observé à Mélia (0,20).

DISCUSSION.

L'insuffisance numérique et qualitative des données qui sont à la base des résultats précédents ne nous permet pas d'en faire une analyse rigoureuse. Les conclusions essentielles qui s'en dégagent seront donc formulées d'une manière très générale. Elles ont trait aux points 1) et 2).

(a) Le fort écart observé entre l'indice de microdispersion spatiale diurne et l'indice de microdispersion horizontale ($c_{sj} \sim 0,20 \gg c_m \sim 0,04$) déterminés à la même station (Mélia), est lié aux conditions d'hétérogénéité différentes de l'échantillonnage. Pour l'essentiel, nous sommes en effet passés de la dispersion caractérisant un espace à trois dimensions, à la dispersion observée dans un espace réduit à deux dimensions par le truchement d'une technique de prélèvement intégrant l'hétérogénéité verticale (filet ou tube (1) tracté depuis le fond jusqu'en surface).

(b) Si le changement des conditions d'hétérogénéité de l'échantillonnage est associé, le jour, à une forte surdispersion, il s'accompagne, après 17 h 30, d'indices très faibles ($c_{sn} \sim 0,02$). Ces valeurs témoignent d'une répartition « nocturne » des organismes presque homogène à très petite échelle.

(c) La nette différence entre l'indice de microdispersion spatiale diurne par niveau (0,08) et l'indice mesurant la dispersion totale ($c_{sj} \sim 0,20$), suggère que la forte augmentation diurne de la dispersion notée à Mélia (cf. p. 212) provient principalement de l'hétérogénéité verticale.

La première et la troisième de ces conclusions ne sont pas surprenantes. La différence de dispersion observée entre c_{sj} et c_m est plus remarquable. Sur un plan pratique on peut admettre que la connaissance des indices de dispersion et de leur rapport sont suffisants pour apprécier les performances des deux techniques d'échantillonnage, mais l'évaluation plus précise de l'hétérogénéité intégrée dans la technique par trait vertical, est un problème plus difficile, qui revient à décomposer l'hétérogénéité totale en hétérogénéités verticale, horizontale et « résiduelle », la dernière correspondant, d'après l'analyse, à l'hétérogénéité « de base » propre à chaque écophase. Les données ne remplissant pas certaines conditions indispensables (nombre d'échantillons par niveau et effectifs par échantillon insuffisants), nous n'avons pas abordé ce problème.

3.3. Macrodispersion horizontale (prélèvements au filet).

PRÉSENTATION DES DONNÉES.

Les données se rapportent à 16 séries de 10 échantillons prélevés au filet de 60 μ de v.d.m. et réalisées à la station de Mélia entre 15 et 17 h pendant une période de un mois, du 25 mars au 24 avril 1968, à raison d'une série tous les deux jours. Les points de prélèvements sont distants d'une centaine de mètres et répartis suivant une ligne droite orientée dans le sens des vents et perpendiculairement à l'axe de l'anse.

Les modifications importantes intervenues pendant la période d'étude dans l'abondance et la composition du peuplement, ainsi que le changement d'intensité d'une série à l'autre des facteurs physiques déterminant en partie les conditions de dissémination des organismes (force, durée, direction des vents), font que les 16 séries ne sont pas obligatoirement similaires. En fait, l'examen série par série de la distribution des points montre qu'il y a une variation inter-série de forte amplitude de l'indice, qui conduit à distinguer trois groupes. Le premier comprend les séries des 6 et 10 avril, dites séries A (fig. 9), caractérisées par un indice de *macrodispersion horizontale* c_m élevé ($\approx 0,20$) ; le second regroupe les séries des 20 et 22 avril (séries B, $c_m \sim 0,025$) (fig. 9), et le troisième

(1) Ceci s'applique tout particulièrement au tube : diamètre d'ouverture de 7,5 cm, voisin de celui de la bouteille (10 cm).

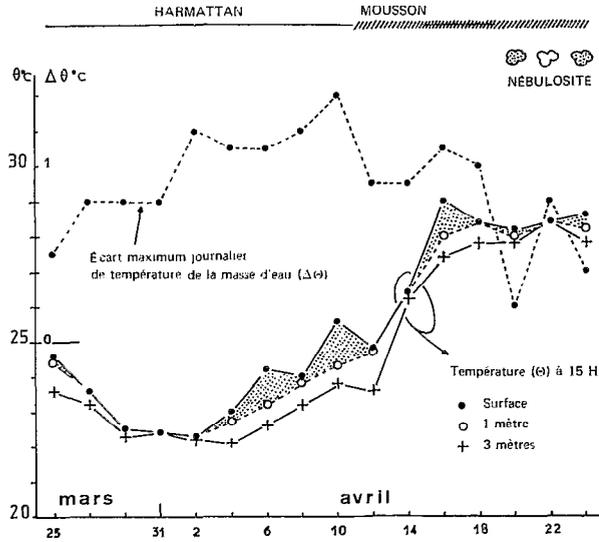


Fig. 7. — Température de l'eau, régime des vents et nébulosité à Méliá en mars-avril 1968.

les 12 séries restantes, caractérisées par des valeurs intermédiaires de l'indice, et probablement représentatives de conditions de dissémination moyennes ($c_M \sim 0,10$, séries C) (fig. 8).

Les facteurs physiques n'ont pas été l'objet de mesures directes à l'exception de la température, dont l'influence n'est pas évaluable à notre niveau d'étude, et de la transparence de l'eau. Les informations concernant les vents relèvent d'observations générales (force, direction, durée) ou de mesures directes portant sur les vitesse et direction moyennes journalières. Ces mesures ont été effectuées dans une station d'observations météorologiques peu éloignée de la station (Bol, cf. fig. 11, annexe I). Le profil vertical de température de la masse d'eau mesuré à la station au moment de l'échantillonnage, permet également d'évaluer l'intensité de l'action des vents peu de temps auparavant. Quelques-unes de ces caractéristiques physiques sont consignées fig. 7.

Les commentaires relatifs aux observations sont partagés entre deux rubriques : les variations de dispersion entre écophases, et les variations inter-séries de l'indice

VARIATIONS DE DISPERSION ENTRE ÉCOPHASES.

Hormis le cas des adultes de *Th. incisus circusi* et de *M. leuckarti*, présents en trop petit nombre (compte tenu du nombre d'échantillons par série) pour qu'on puisse évaluer leur surdispersion, la distribution des points $\log m$, $\log s$ montre l'existence de deux groupes, dont la composition est analogue à celle des groupes I et II précédents (cf. parag. 3.1.).

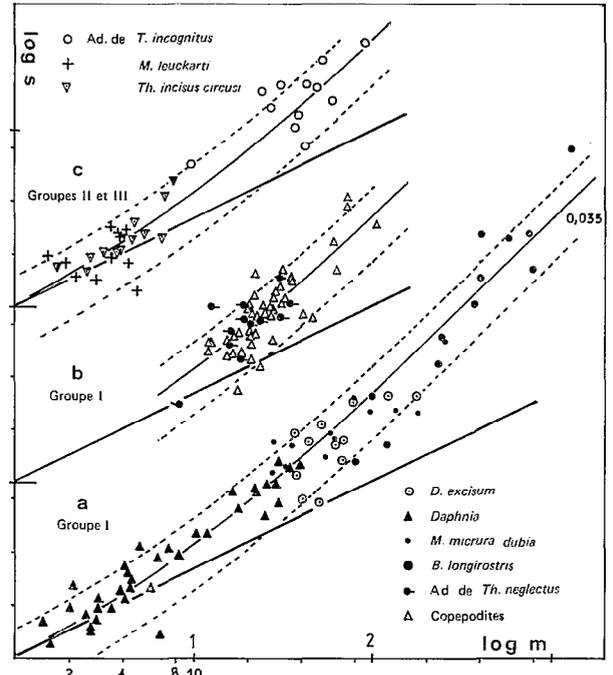


Fig. 8. — Macrodistribution horizontale. Points m , s reportés en coordonnées logarithmiques et courbes d'ajustement pour 12 séries de récoltes (séries C, cf. texte) au filet à Méliá en mars-avril 1968.

La courbe $c = 0,10$ s'ajuste bien aux points des écophases du groupe I (fig. 8a et 8b), mais le nombre des points se situant hors des limites de confiance de la courbe est ici sensiblement plus élevé (19 points, soit environ 14 %) que dans les observations précédentes.

En ce qui concerne les adultes de *T. incognitus* (fig. 8c) (groupe II), on remarque que 3 points sur 12, soit 25 %, sont au-dessus de la limite de confiance supérieure de la courbe $c = 0,10$, et que 4 points seulement se situent en dessous de la courbe. Ces éléments suffisent pour confirmer l'individualisation de l'écophase par rapport à l'ensemble, mais la forte dispersion des points ne permet pas de déterminer avec précision la valeur de l'indice qui la caractérise. Toutefois, si l'on excepte un seul d'entre eux ($\log m = 1,62$; $\log s = 0,91$), tous ces points sont bien « axés » par une courbe $c = 0,16-0,18$.

D'une manière générale, la comparaison entre les valeurs de c_M et c_M (séries C) des deux groupes, montre que, si le passage à une échelle d'observation plus grande se traduit par une augmentation de la dispersion pour chaque écophase, il s'accompagne aussi d'une atténuation relative des différences existant entre elles.

Une analyse complémentaire des données de micro-

dispersion « spatiale » permet de compléter ce résultat. Le calcul, pour *T. incognitus* (groupe II) et quelques écophases du groupe I, de la moyenne et de l'écart type à partir de l'ensemble des séries diurnes de la campagne de juin 1971 (Mélia) en prenant au hasard une valeur par niveau dans chaque série, donne un indice de l'ordre de 0,65 pour le groupe II et de 0,27 pour le groupe I. On peut considérer ces valeurs comme une approximation de la *macrodispersion* « spatiale ». En effet, en raison du type de circulation diurne des masses d'eau (cf. annexe I, paragr. 4), le procédé employé ici revient à transposer dans l'espace l'hétérogénéité observée dans le temps, puisque l'indice de microdispersion « spatiale » est peu variable au cours de la journée et que les séries sont régulièrement espacées dans le temps. Le rapport entre les deux valeurs trouvées semble donc indiquer que la différence de dispersion entre écophases est mieux conservée à grande échelle si la technique de prélèvement utilisée est peu intégratrice.

On voit donc apparaître un phénomène intéressant, qui s'explique probablement par le fait que les facteurs biotiques produisant les différences de dispersion entre écophases, se trouvent « masqués » à grande échelle par d'autres facteurs responsables des variations d'abondance communément étudiées. Parmi ces facteurs, les caractéristiques hydrodynamiques à grande échelle et les facteurs liés à la dynamique du peuplement (prédation par les poissons, etc.) sont probablement les plus importants dans la zone d'étude.

Ainsi se trouve confirmée la remarque formulée dans l'introduction (ligne 20 et suivantes). Le choix d'une échelle d'observation petite ou grande, ou d'une technique d'échantillonnage peu ou très peu intégratrice, revient donc à faire une sélection *a priori* parmi les facteurs de dissémination dont on analysera l'effet. Ce résultat n'est pas inattendu. De nouvelles études sont nécessaires pour le confirmer et pour déterminer lequel des deux éléments de choix précédents est le plus important. Elles débouchent sur un problème d'intérêt pratique : le choix de la technique et du plan d'échantillonnage permettant d'atténuer puis de négliger, les différences de dispersion entre écophases. On sait en effet que l'identité des valeurs de dispersion est une condition indispensable pour avoir la même « erreur » sur l'abondance de chaque écophase, et pouvoir appliquer un procédé unique de transformation stabilisant leur variance.

VARIATIONS INTER-SÉRIE DE LA DISPERSION.

Parmi les 16 séries examinées, 12 (séries C fig. 8) se caractérisent par une valeur de l'indice variant peu autour d'une valeur « centrale » de 0,10 pour le groupe I. Cette forte proportion de valeurs « moyennes » témoigne de la relative stabilité de la dispersion à

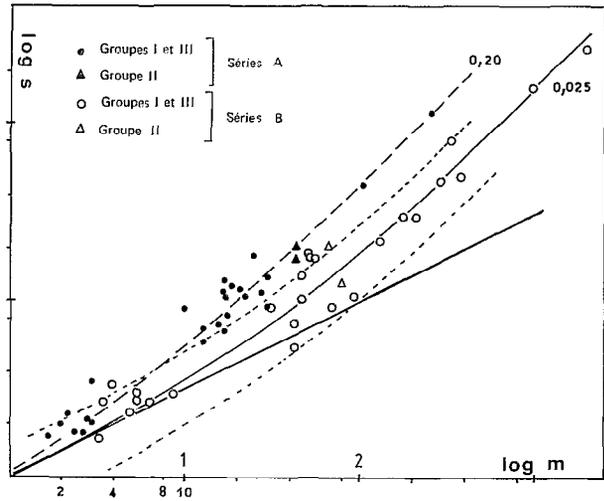


Fig. 9. — Macrodispersion horizontale. Points m , s reportés en échelle logarithmique et courbes d'ajustement pour 4 séries de récoltes au filet à Mélia en mars-avril 1970 : en trait plein, courbe correspondant aux séries des 6 et 10 avril (séries A) ; en trait interrompu, courbe correspondant aux séries des 20 et 22 avril (séries B).

grande échelle. Cependant, les écarts par rapport à la valeur moyenne de 0,10 ne sont pas exceptionnels et atteignent une valeur élevée. Le maximum et le minimum observés sont de 0,20 et de 0,025 (séries A et B, fig. 9), et correspondent respectivement à des coefficients de variation \sqrt{c} de 45 % et de 16 %. Signalons que la répartition des séries en trois ensembles désignés par les lettres A, B, C est parfaitement justifiée par la séparation très nette des trois nuages de points ainsi formés. Si on considère la position des points des séries A et B par rapport aux limites de confiance de la courbe $c = 0,10$ à partir de moyennes de 10, on observe que 12 des 20 points, soit 60 %, des séries A se situent au-dessus de la limite supérieure, et que 13 des 20 points des séries B se placent au-dessous de la limite inférieure.

Il est remarquable que les deux valeurs extrêmes de c_m correspondent à des conditions de vent particulières :

(a) vent matinal d'harmattan (N E) léger, et calme plat au moment de l'échantillonnage avec établissement d'une nette stratification thermique les 6 et 10 avril (fig. 7) ;

(b) vent de S W fort (le 22 avril toute la journée), ou moins violent mais irrégulier en direction (le 20 avril) ; ces conditions s'accompagnaient d'une nébulosité notable (cf. fig. 7).

Les douze autres séries se rapportent à des vents d'harmattan ou de mousson normaux (cf. fig. 7 et annexe I), à l'exception de la journée du 16 avril, qui

se caractérise par des conditions originales, tenant à la répartition des points (log m, log s) et aux vents (vents assez faibles mais irréguliers), qui expliquent la valeur moyenne de l'indice trouvée.

Les vents déterminant pour l'essentiel les caractéristiques hydrodynamiques du milieu, le rapprochement entre dispersion et vents s'explique. Il est probable que la variation nyctémérale de c_s décrite dans le chapitre précédent a une origine analogue, puisqu'on sait (cf. annexe I) qu'en raison de la périodicité des vents (vents maximum le matin et nuls la nuit), les caractéristiques hydrodynamiques varient en gros « parallèlement » à c_s , le milieu passant d'un état de calme nocturne à un régime turbulent diurne.

Le chapitre suivant est consacré à l'examen de quelques hypothèses concernant les modalités d'action possibles de ce facteur.

3.4. Modalités d'action des vents sur la dispersion.

Les observations qui servent de base aux développements suivants sont les variations de c_M et de c_s dont nous venons de parler, et l'existence pratiquement certaine de différences de dispersion entre écophases.

L'hypothèse selon laquelle il y aurait une variation « nyctémérale » de la microdispersion est principalement fondée sur les observations faites les 4 et 5 juin 1971 à Mélia, par échantillons à la bouteille. Elle semble confirmée par une analyse complémentaire des données obtenues par échantillonnage au filet en avril 1970 dans cette même station.

En effet, après transformation (1) des données, on note, chez les adultes de *T. incognitus* (groupe II), une nette variation inter-série de l'écart type (s_t) au cours d'une même journée : l'écart type est minimum vers 21 h et maximum entre 15 h et 18 h ; l'évolution est comparable les 22 et 23 avril, avec toutefois un changement d'un jour sur l'autre de l'amplitude des variations (fig. 10a). Une variation similaire de s_t pour les groupes I et III n'est pas perceptible sur la fig. 10a, mais on peut l'observer, quoique très atténuée, sur la fig. 10b, où sont représentées les variations par série et par jour, de l'écart type obtenu après regroupement des écophases dans chacun des trois groupes.

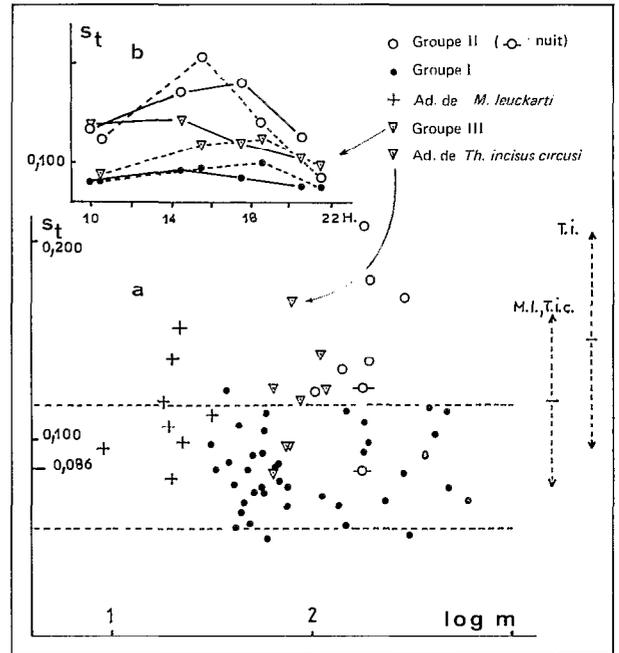


Fig. 10. — Microdispersion horizontale. 10a : écart type des données transformées (s_t) reporté en fonction de la moyenne non transformée (séries de Mélia, avril 1970) ; 10b : variation journalière de s_t les 22 et 23 avril (trait plein et trait interrompu).

L'accroissement diurne de la dispersion à très petite échelle est donc très probablement un phénomène constant, tout au moins dans la zone d'étude. L'absence d'évaluation nocturne de c_M , empêche de savoir que quelle manière il se manifeste à grande échelle.

Une partie de l'accroissement, particulièrement en ce qui concerne la microdispersion « spatiale », provient simplement de ce que malgré un plan d'échantillonnage identique, les séries diurnes correspondent à une échelle d'observation réelle plus grande que celle des séries nocturnes. Nous avons en effet constaté dans les chapitres précédents que l'augmentation de la distance entre points de prélèvements s'accompagnait, à nombre égal de prélèvements, d'une augmentation de la surdispersion. La différence d'échelle résulte ici du fait que la collecte des échantillons d'une même série n'est pas simul-

(1) Transformation $X = \log \left(\frac{\sqrt{x+0,375} + \sqrt{x+k-0,375}}{2} \right)^2$, dérivée de la transformation sinus hyperbolique inverse

$X = \sin^{-1} \sqrt{\frac{x+0,375}{k-0,75}}$ (cf. annexe II) en prenant un k de 25, identique pour toutes les écophases.

tanée, et que la vitesse de déplacement des masses d'eau est nettement plus grande le jour que la nuit.

Cependant, ce fait ne rend pas compte à lui seul de la variation de dispersion observée puisqu'il ne concerne que l'hétérogénéité horizontale. En outre, cette explication n'est pas suffisamment exhaustive. Elle ne décrit pas les modifications jour/nuit de la répartition spatiale, n'explique pas les différences de dispersion entre écophases ni le fait que la variation jour/nuit ne semble pas avoir la même intensité selon les écophases (fig. 10).

Avant de proposer une interprétation plus globale, nous précisons brièvement ce que l'on sait des caractéristiques hydrodynamiques du milieu dans la zone d'étude.

La force des vents varie assez régulièrement au cours de la journée : elle est maximale le matin et pratiquement nulle la nuit. Les vents étant pour l'essentiel à l'origine des mouvements qui affectent la masse d'eau, ces derniers subissent donc une variation en gros parallèle à celle des vents.

Le jour, ces mouvements sont caractérisés par une composante verticale (tourbillons liés notamment à la houle et aux vagues), et par une composante horizontale qui résulte de l'entraînement de la couche superficielle approximativement dans la direction des vents. Les observations des 4 et 5 juin à Mélia ont ainsi montré que, dans la région centrale de l'anse, la masse d'eau se trouve fractionnée dans le sens vertical en un certain nombre de couches de volume inégal et variable, qui circulent dans des directions et à des vitesses différentes. Il est probable que ce type de circulation, très marqué au moment du maximum des vents, peut se maintenir ensuite, sous l'effet de vents plus faibles ou en raison des déséquilibres hydrostatiques provoqués durant la matinée.

La nuit, ce type de circulation cesse complètement, pour laisser place à un mouvement relativement lent et uniforme de la masse d'eau dans la direction longitudinale de l'anse. Ce mouvement doit décroître progressivement pour donner la situation de quasi immobilité constatée avant l'installation des vents au petit matin.

Le type de circulation diurne décrit s'exerce au départ sur une répartition spatiale qui présente sans doute des caractéristiques nocturnes : *microhétérogénéité verticale* et *horizontale réduite* (1) (c_s et s_t minimum), *macrohétérogénéité relativement forte*, mais vraisemblablement comparable à celle qui correspond à la valeur de c_M mesurée en fin d'action des vents (15-17 h) (cf. paragr. 3.3.). Sur ce point, on peut en

effet admettre que la macrodispersion se stabilise après l'arrêt des vents, et qu'on a une homogénéisation locale, à petite échelle, du peuplement, car les processus d'homogénéisation à grande échelle disparaissent pratiquement avec la cessation du vent.

Dans ces conditions, l'accroissement diurne de la microdispersion résulterait de deux mécanismes, que nous examinerons successivement.

PREMIER MÉCANISME.

Partant de la répartition spatiale définie ci-dessus, on peut admettre que la circulation de type diurne entraîne le morcellement de masses d'eau au peuplement relativement homogène, puis la mise en contact et la superposition de « volumes d'eau » dont le peuplement est en moyenne différent. Ce mécanisme crée une hétérogénéité verticale, puis une hétérogénéité « spatiale » que traduit le fort accroissement de c_s observé. Dans ce schéma on comprend que la valeur de l'accroissement est au départ essentiellement liée au degré de macrohétérogénéité avant l'installation des vents.

Un processus antagoniste d'homogénéisation locale se développe alors progressivement sous l'effet des mouvements tourbillonnaires (houle, vagues, frictions entre volumes d'eau mis en contact et au niveau du fond). Par ailleurs la circulation décrite facilite une homogénéisation à plus grande échelle, avec baisse consécutive de la microhétérogénéité.

En fait, les résultats obtenus à Mélia (fig. 5, 6, 10) suggèrent que le degré de microhétérogénéité atteint au départ reste relativement stable, ce qui impliquerait que la force des vents et leur durée ne sont pas suffisants pour que l'homogénéisation atteigne la petite échelle. Dans des conditions moyennes, la stabilité de la microhétérogénéité s'expliquerait donc simplement par le fait que le type de circulation incriminé assure le renouvellement des volumes d'eau mis en contact, le peuplement de ceux-ci restant en moyenne différent.

DEUXIÈME MÉCANISME.

Le second mécanisme fait intervenir une réaction des organismes aux mouvements qui affectent la masse d'eau. L'hypothèse est basée sur des observations rapportées dans la littérature.

On sait que les *courants de dérive* sont à l'origine de certaines concentrations de zooplancton constatées dans les couches superficielles en milieu lacustre. A grande échelle : c'est par exemple le cas dans les

(1) Sauf brève migration verticale possible de tout ou partie des espèces avant l'installation du vent. Un tel phénomène ne pourrait qu'accentuer l'effet du premier mécanisme.

zones de convergence relatives à la circulation générale du lac Mendota (in HUTCHINSON, 1967). A plus petite échelle des concentrations sont observées dans les zones de convergence ou de divergence des *cellules de Langmuir* : c'est respectivement ce que constatent Mc NAUGHT et HASLER (1961) dans le lac Mendota, et GEORGE et EDWARDS (1973) dans un petit lac de barrage de 1 km² et de 3,5 m de profondeur moyenne. Dans ce dernier les données permettent d'évaluer à 4-6 m la distance moyenne entre deux zones de divergence consécutives.

Ces concentrations s'expliqueraient par la combinaison d'un transport passif des organismes par les courants, avec des réactions de phototropisme lors de la phase ascendante ou descendante du transport. Stommel (in HUTCHINSON, 1967) développe également un modèle dans lequel n'intervient que la densité des « particules » : les plus légères, celles qui ont tendance à flotter, se concentrent sous les lignes de convergence, et les plus denses sous les lignes de divergence. CASSIE (1963) émet l'hypothèse que ces principes s'appliquent à plus petite échelle et plus généralement aux mouvements tourbillonnaires de turbulence, malgré l'instabilité de ces structures ; il remarque qu'il y a compatibilité entre son hypothèse et les concentrations de phytoplancton qu'il observe sur une échelle très réduite (distance entre points de prélèvements de 25 cm). Toutefois, l'interprétation la plus générale à propos des concentrations dans les cellules de Langmuir est fournie par Stavn (1973), qui se base pour l'établir sur des résultats expérimentaux consistant à étudier la position des individus de *Daphnia* placés dans des conditions reconstituant cette structure. Elle repose sur l'existence, chez *Daphnia*, d'une réaction photique d'orientation dans un courant. Selon l'auteur ce type de réaction caractérise en général les Cladocères et les Copépodes. Dans les conditions expérimentales, la réaction ne se produit qu'au-dessus d'un certain seuil d'énergie lumineuse évalué à 70 ergs (1) ; en dessous de ce seuil, l'auteur pense que le facteur opérant est « la réaction à l'enfoncement ».

La seconde hypothèse (ou le second mécanisme) est donc qu'un phénomène plus ou moins identique à ceux que nous venons de mentionner, intervienne pour provoquer une partie de l'augmentation diurne de la microdispersion. La réalisation de cette hypothèse est soumise à la condition qu'une structure tourbillonnaire « moyenne » quelconque se produise à l'échelle spatiale adéquate dans les couches superficielles du lac, et que cette structure se maintienne pendant un temps suffisamment long.

Le mécanisme peut intervenir à deux niveaux :

soit directement et à petite échelle, soit indirectement par le biais du premier mécanisme, s'il y a formation de concentrations à grande échelle. On remarquera que sa mise en place n'est pas incompatible avec l'existence de plusieurs structures tourbillonnaires successives, éventualité probable en raison du changement des vents en force et/ou en direction au cours de la journée.

En l'absence d'informations plus complètes concernant la dispersion et les caractéristiques hydrodynamiques, la valeur des deux hypothèses précédentes ne peut être appréciée qu'indirectement, par leurs conséquences.

Ainsi, la première hypothèse est conforme aux caractéristiques présentées par la répartition spatiale diurne des organismes, et en accord avec ce que l'on sait de la circulation des masses d'eau dans la zone d'étude. Cela ressort également d'un examen plus détaillé des données, par exemple de l'analyse des variations d'abondance d'une écophase donnée dans les échantillons successifs d'une même série. Toutefois cette hypothèse ne rend pas compte des différences de dispersion entre écophases. La seconde hypothèse fournit par contre une explication assez satisfaisante sur ce point. On peut admettre en effet que la spécificité de réaction probable des organismes (comportement vis-à-vis des stimuli, capacité de nage) est de nature à entraîner ces différences. Un fait semble confirmer cette assertion : ce sont les formes les plus vigoureuses du peuplement (*T. incognitus*, puis *M. leuckarti* et *Th. incisus circusi*) qui justement présentent les indices de dispersion les plus élevés (cf. chap. précédents). On peut également remarquer que l'accroissement diurne de l'écart type des données transformées (s_t) est relativement plus fort chez les écophases du groupe II que pour celles du groupe I (fig. 10).

Il est possible que les valeurs élevées de l'indice trouvées chez *T. incognitus* aient une autre origine. Ces valeurs, et la tendance qu'elles dénotent de la part des écophases considérées à être groupées en « agrégats », pourraient être d'origine sexuelle. On sait en effet qu'à l'inverse de ce qui se passe chez les Cyclopidés, un accouplement est nécessaire à la fécondation des œufs de chaque ponte chez *T. incognitus*. Ce facteur a déjà été avancé par COMITA et COMITA (1957) au sujet de *Diaptomus siciloides*. Cette hypothèse, comme la précédente, présuppose que les individus ont une capacité de nage non négligeable, mais elle implique en outre un ralentissement nocturne (ou une accélération diurne) de l'activité sexuelle. A notre connaissance, il n'est pas fait mention d'observations dans ce sens dans la

(1) Approximativement l'énergie à mi-profondeur à Méliá en juin 1971 au milieu de la journée.

littérature. S'il intervient, ce phénomène n'est probablement pas la cause essentielle (perceptible par échantillonnage) de l'augmentation diurne de la microdispersion.

Les remarques et interprétations énoncées dans les paragraphes précédents s'appliquent bien évidemment à des conditions de dissémination « moyennes ».

Un vent violent et/ou irrégulier en direction, rendant inopérant le second mécanisme et favorisant les processus de mélange, devrait entraîner une certaine homogénéisation du peuplement, également sensible à grande échelle. Les faibles valeurs de c_m trouvées les 20 et 22 avril dans de telles conditions ($c_m \sim 0,025$) sont peut-être significatives à cet égard.

Inversement, on peut supposer que les vents moyens et réguliers qui prévalent en général, leur cessation périodique, l'après-midi et la nuit, tendent à empêcher le développement d'un processus d'homogénéisation à grande échelle du peuplement. Le fait que les zones d'étude se situent dans une zone d'archipel ne peut qu'accentuer cette tendance. Les conditions moyennes de vent favoriseraient donc l'établissement puis le maintien de l'hétérogénéité à grande échelle relativement élevée constatée dans cette région du lac, le jeu des facteurs propres à la dynamique des populations assurant la différenciation du peuplement des différentes masses d'eau contiguës.

CONDITIONS DE DISSÉMINATION NOCTURNES.

On voit que la faiblesse ou l'absence de stimuli lumineux et la modification complète du régime de circulation des eaux, rendent inopérants, la nuit ou en fin de journée, les deux mécanismes d'accroissement de la dispersion précités. Les facteurs de dissémination prédominants la nuit sont « la résistance à l'enfoncement » ou d'autres facteurs biotiques, et les mouvements de convection probablement provoqués par le refroidissement nocturne important de la masse d'eau.

L'action combinée de ces facteurs engendre la quasi homogénéité rencontrée à très petite échelle ($c_{sn} \sim 0,015$). En fait, l'homogénéisation serait favorisée par les mouvements de convection. C'est ce que suggère le fait que la diminution plus précoce de c_j le 5 juin concorde avec la disparition plus rapide du gradient thermique ce jour-là (fig. 6).

Toutefois, il n'est pas exclu que l'homogénéité constatée jusque vers 21 h corresponde en fait à un stade transitoire d'une microrépartition en cours d'évolution.

4. CONCLUSIONS

Dans les conclusions suivantes, sont résumés les principaux résultats de nos observations. Les passages du texte complétant ou nuancant certains d'entre eux sont indiqués entre parenthèses.

4.1. Répartition observée et loi de dispersion correspondante.

A toutes les échelles d'observation (cf. p. 206), la répartition spatiale des diverses écophases est du type *en agrégats*, donc conforme au cas général.

Les liaisons *moyenne-écart type* (ou variance) observées sont correctement décrites par la relation $s = \sqrt{m + cm^2}$ (cf. principalement fig. 4 et 8) (1). Chaque liaison, ou *loi de dispersion*, est définie par l'indice de dispersion c . L'indice c est ici déterminé par une méthode graphique à partir des données brutes (m et s calculés sur les effectifs réellement comptés) dans des volumes très peu différents; ces deux points sont discutés respectivement (p. 205 et 207-208); c incorpore la surdispersion due au sous-échantillonnage. Pratiquement, la liaison est caractérisée en coordonnées logarithmiques par une courbe dont la pente augmente progressivement de la valeur 0,5 pour les petites moyennes (loi de Poisson : $s = \sqrt{m}$), jusqu'à la valeur 1 pour les plus grandes (loi lognormale : $s = \sqrt{c \cdot m}$). En fait, pour des conditions d'observation déterminées, la forme de la liaison trouvée dépendra des nombres d'individus réellement comptés. Sauf si c est grand ($c > 0,2$) (cas plutôt rare en planctologie, puisque les valeurs sont généralement comprises entre 0,05 et 0,2), on aura ainsi :

- si tous les effectifs sont petits, une liaison non caractéristique, parfois assimilable à la loi de Poisson (c petit) : la forme de la liaison et la valeur de c ne sont pas définissables (sauf si c et le nombre d'échantillons n sont grands);
- si l'ensemble numérique comporte des petits nombres et des grands (cas le plus fréquent), une liaison curviligne d'équation $s = \sqrt{m + cm^2}$: la valeur de c peut être déterminée;
- si tous les effectifs sont suffisants (supérieurs à 50 dans le cas illustré fig. 8), on aura une loi lognormale caractéristique (par la valeur de c) de la dispersion.

Dans le dernier cas, le *coefficient de variation* tend à être égal à \sqrt{c} et constant.

(1) FRONTIER (1973) propose la loi $[\log(x+1)]^p$ généralisant la *loi de Taylor* ($s^2 = a \cdot m^b$) pour des constantes b comprises entre 1 et 2, dans laquelle p équivaut à un indice de dispersion. Les courbes \log^p et $s^2 = m + cm^2$ diffèrent légèrement (cf. Frontier). La comparaison des deux modèles à partir de nos données se heurte à plusieurs difficultés : forte dispersion des points (s^2 , m), faible étendue de la gamme de variation des moyennes, différences de dispersion entre écophases.

Concrètement l'une ou l'autre de ces conditions sera utilisée selon que les échantillons ou les sous-échantillons prélevés ou examinés seront petits ou grands.

Une justification de la validité généralement constatée (BARNES, 1952 ; CASSIE, 1971) de l'expression $s^2 = m + cm^2$, excluant toute considération théorique sur la forme de la distribution, peut être déduite de ces observations. Tout se passe comme si le terme m , qui dépend des nombres réellement comptés était introduit par l'acte d'échantillonnage (et de sous-échantillonnage). Il intervient donc obligatoirement comme tel dans l'expression de la variance s'ajoutant aux termes caractérisant la dispersion naturelle après échantillonnage. Le terme en m sera ou ne sera pas négligeable selon que le second terme prédominera ou non (cf. p. 203).

4.2. Variation de la dispersion.

4.2.1. VARIATION AVEC L'ÉCHELLE D'OBSERVATION.

La valeur de l'indice c rend compte de la répartition spatiale naturelle des organismes dans un domaine spatio-temporel déterminé par les modalités d'échantillonnage (= échelle d'observation : taille et forme des échantillons, répartition des points de prélèvement).

On constate que tout se passe comme si, pour une répartition spatiale donnée, à chaque modalité d'échantillonnage, correspondait une distribution particulière, pouvant être résumée par un indice de dispersion empirique.

Dans notre cas, trois modalités d'échantillonnage ont été appliquées, auxquelles correspondent trois notions de dispersion définies p. 206. On constate que la dispersion est maximale lorsqu'on considère la répartition spatiale dans un espace à trois dimensions par prélèvement à la bouteille (l'indice de microdispersion « spatiale » diurne c_{sj} est de l'ordre de 0,20 : cf. p. 211, fig. 5) ; la dispersion diminue lorsqu'on intègre l'hétérogénéité verticale par l'utilisation d'un procédé d'échantillonnage adéquat (tube ou filet tracté verticalement du fond jusqu'en surface (on trouve un indice de microdispersion horizontale $c_m \sim 0,04$: fig. 4) ; la dispersion augmente si on considère une échelle plus grande : l'indice augmente de la valeur 0,04 (c_m) à la valeur 0,10 (indice de macrodispersion horizontale c_M) lorsque la distance entre points de prélèvements passe de 1 mètre à 100 mètres environ, ou la superficie échantillonnée de quelques mètres carrés à environ 1 km²) (cf. paragr. 3.1., fig. 4 et 8). Les valeurs des divers indices sont récapitulées tabl. I.

TABLEAU I

Tableau récapitulatif des valeurs moyennes de dispersion trouvées par échantillonnage à la bouteille (c_s) et au filet (c_m et c_M)
G I et G II = Groupe I et groupe II

		Mélia			Tchongolérom
		mars-avril 1968	avril 1970	juin 1971	octobre 1971
Microdispersion « spatiale » totale (c_s)	diurne G I (c_{sj}) G II			0,20 0,60	0,04
	nocturne G I (c_{sn})			0,015	
Microdispersion « spatiale par niveau	diurne G I			0,08	non évalué
	nocturne G II			0,01	
Microdispersion horizontale (c_m)	G I G II		0,035 0,13	0,035	0,025
Macrodispersion horizontale (c_M)	G I G II	0,10 0,16-0,18			

4.2.2. VARIATION ENTRE ÉCOPHASES.

La majeure partie des organismes, et non leur ensemble, suit une *loi de dispersion* commune *caractéristique* des conditions d'observation (échelle d'observation et conditions de dissémination) : ce sont les écophases les moins vigoureuses et les moins capables de réagir aux mouvements tourbillonnaires (groupe I dont la composition est précisée p. 208).

Quelques écophases se singularisent par rapport à la loi caractéristique par un indice plus élevé à toutes les échelles d'observation : ce sont les adultes de *T. incognitus* (groupe II) et probablement aussi de *M. leuckarti* et de *Th. incisus circusi* (groupe III). Chez ces trois espèces, la coupure ne se situe pas nécessairement entre le stade C_5 et le stade adulte ; il est possible qu'il y ait augmentation progressive de la surdispersion à partir d'un stade de développement antérieur.

Les différences entre écophases s'expliquent sans doute par la plus grande capacité des individus des groupes II et III à réagir aux mouvements tourbillonnaires qui affectent, le jour, la masse d'eau (p. 217-218). Elles se manifestent à toutes les échelles d'observation considérées dans ce travail, mais sont d'autant moins sensibles que l'échelle d'observation est grande. Il est possible qu'à très grande échelle on puisse faire état de caractéristiques de dispersion communes à tous les organismes formant le peuplement planctonique (cf. page 208).

4.2.3. VARIATION EN FONCTION DES CONDITIONS HYDRODYNAMIQUES.

L'indice de microdispersion « spatiale » (tridimensionnelle) varie au cours de la journée : il est minimum la nuit et augmente le matin pour rester relativement stable jusqu'en fin d'après-midi (indice nocturne $c_{sn} \sim 0,01-0,02$; indice diurne $c_{sj} \sim 0,20$). La variation de la microdispersion horizontale est en gros parallèle, mais nettement moins accentuée : elle n'est mise en évidence qu'après transformation des données et concerne principalement les adultes de *T. incognitus* (cf. p. 216 et fig. 10). Les valeurs nocturne et diurne correspondent à deux états très différents du milieu du point de vue de ses caractéristiques hydrodynamiques : un état de « calme » nocturne, et un régime turbulent diurne, notamment caractérisé par un type de circulation de la masse d'eau entretenant une forte hétérogénéité verticale (cf. annexe I paragr. 3 et 4, et texte p. 210 à 216). Cette évolution périodique résulte d'une variation de la force des vents : en gros, ceux-ci soufflent durant la matinée et cessent complètement la nuit.

L'accroissement diurne de la microdispersion observé, traduit une modification profonde de la répartition spatiale, qui ne peut être convenablement

analysée sans tenir compte des conditions hydrodynamiques nouvelles créées par les vents. Deux mécanismes susceptibles d'expliquer cet accroissement sont brièvement présentés et discutés (p. 216 à 219).

4.2.4. AMPLITUDE DES VARIATIONS A LA MÊME ÉCHELLE D'OBSERVATION.

Elles sont indiquées et commentées dans le paragraphe précédent en ce qui concerne l'indice de microdispersion spatiale ($c_{sj} \sim 0,20 > c_{sn} \sim 0,015$). Dans une zone échantillonnée de grandes dimensions (cas de la macrodispersion), les valeurs extrêmes de c_M observées sont de 0,20 et de 0,025, pour une valeur moyenne de l'ordre de 0,10 (groupe I) (cf. p. 215). Les valeurs extrêmes de c_M correspondent à des conditions hydrodynamiques différentes, entre elles et par rapport aux conditions habituelles. On voit que l'amplitude des variations de dispersion à la même échelle d'observation peut donc être importante.

Toutefois, le résultat le plus remarquable est au contraire que l'indice de dispersion reste stable lorsqu'on considère des conditions de dissémination variables, mais cependant plus homogènes, par exemple les seules séries diurnes. Trois faits conduisent à cette conclusion :

- la relative constance de c_s observée à Méliá ;
- la faible amplitude des variations de c_m , qui reste compris entre 0,025 et 0,04 pour des conditions d'observation assez différentes (deux stations, trois campagnes d'échantillonnages, récoltes effectuées à des moments de la journée différents : cf. p. 208) ;
- la proportion élevée des valeurs de c_M proches de la « moyenne » : 12 séries sur 16 (séries C, cf. p. 214).

4.3. Conclusions générales.

Sur les points essentiels (n° 1 et 2.1.), nos résultats confirment les observations faites par FRONTIER (1973 et 1974) en milieu marin.

Parmi les conclusions énoncées par cet auteur, figure le fait que le paramètre b de la *loi de Taylor* ($s^2 = am^b$) n'est pas une constante mais dépend en premier lieu de l'ordre de grandeur des effectifs bruts pris en compte. L'établissement des lois moyenne-variance sous cette forme pour quelques-unes des écophases considérées ici, donne effectivement des valeurs de b comprises entre 1 et 2,16, qui dépendent de l'ordre de grandeur de m et de l'amplitude de ses variations. Ce fait peut être plus simplement constaté par l'examen de la distribution des points de chaque écophase dans les figures 4 et 8.

La loi de Taylor doit donc être considérée comme

une approximation locale de la liaison moyenne-variance, impropre à caractériser le degré de surdispersion d'une population donnée.

Le cas où la liaison moyenne-variance donnée par la totalité ou une fraction de composantes du peuplement n'est pas réductible à une loi de Taylor simple est général en planctologie, car les conditions d'observations sont telles que l'on se trouve souvent placé dans le cas (b) du § I précédent (p. 219). Le procédé de transformation stabilisant les variances de l'ensemble des composantes doit tenir compte de la forme plus complexe de la liaison. FRONTIER propose la transformation « log puissance », basée sur la détermination préalable de la loi $\log P$ s'ajustant aux données (points m , s^2 reportés en coordonnées logarithmiques).

Si la loi est de la forme $s^2 = m + m^2/k$, la transformation appropriée est $\sinh^{-1} \sqrt{x/k}$ (soit $L(\sqrt{x/k} + \sqrt{x/k+1})$), ou mieux l'expression $X = \sinh^{-1} \sqrt{\frac{x+0,375}{k+0,750}}$, s'il y a de très petits nombres (BARNES, 1952). Ce procédé comporte des calculs laborieux, et son application ne se justifie donc que si une grande précision est nécessaire et que les conditions requises pour une détermination précise de k sont réunies.

Cependant, une modification de l'expression permet de réduire les calculs. Nous la présentons dans l'annexe II.

Sur un plan pratique, quelques résultats, bien que fragmentaires, semblent intéressants par leurs conséquences. Notamment ils apportent des éléments permettant de faire un choix plus clair et rigoureux des modalités d'échantillonnages optimales à mettre en œuvre dans le cadre d'une étude donnée.

Par exemple, si l'on cherche à obtenir une erreur comparable sur l'estimation de l'abondance des divers composants du peuplement ou à utiliser un procédé de transformation simple et unique pour stabiliser les variances, il faudra :

(a) que les effectifs pris en compte soient grands (fonction de la valeur de c), de manière à ce que la liaison moyenne-variance trouvée soit assimilable à une loi lognormale (on aura un coefficient de variation $V \sim \sqrt{c}$, et $V_m \sim \sqrt{c/\sqrt{n}}$) (cf. conclusion n° 1) ;

(b) dans la station, à nombre de prélèvements égal, répartir les points dans une zone aussi grande que possible, et utiliser une technique d'échantillonnage permettant d'intégrer de façon contrôlée l'hétérogénéité à petite échelle : on augmente ainsi la valeur de c (ce qui donne une loi lognormale pour des effectifs plus petits) tout en atténuant les différences relatives de dispersion entre écophases (condition nécessaire pour que l'erreur soit comparable).

Dans notre cas, si on opère le jour, ces conditions impliquent l'élimination des prises d'échantillons à

la bouteille (échantillons trop petits et/ou peu intégrateurs) et au tube (échantillons trop petits). On remarquera que la prise d'échantillons de grande taille est préférable à celle d'échantillons de petite taille. Entre autres raisons, les premiers permettent de sous-échantillonner, donc d'examiner un volume d'eau adaptable à la densité des populations observée au moment de l'échantillonnage. Il est ainsi possible d'obtenir à un moindre coût, en temps de travail, les effectifs minimum requis pour satisfaire la condition (a).

Les éléments de choix fournis par les résultats actuels ne permettent finalement que de dépasser assez peu le stade intuitif ou celui qui découle d'une prise en considération des formules de dispersion ou des lois statistiques. Tout au moins ces résultats suggèrent-ils que ce stade pourra être largement dépassé lorsque seront mieux précisées la variation des lois de dispersion avec l'échelle d'observation et les conditions de dissémination.

Sur un plan plus général, l'existence de différences de dispersion entre écophases, s'ajoutant aux travaux et interprétations cités p. 218, montre que la dissémination du zooplancton n'est pas réductible, tout au moins dans le cas présent, à un simple phénomène physique de dispersion des particules en milieu turbulent. Les facteurs liés au comportement des organismes interviennent.

L'analyse et l'interprétation du double phénomène d'accroissement de la dispersion et de réduction relative des différences de dispersion entre écophases, lorsqu'on opère à une grande échelle d'observation, n'ont pas été abordées. A titre d'hypothèse de travail, on peut supposer que, pour des conditions de dissémination données, les facteurs liés au comportement créent une hétérogénéité « de base » (cf. p. 213) propre à chaque écophase, à laquelle s'ajoutent des hétérogénéités verticale et horizontale, provoquées par d'autres facteurs, et dont la valeur est finalement fonction de l'échelle d'observation définie par les modalités d'échantillonnages appliquées. Les conditions expérimentales et par suite le mode de traitement mathématique des données dans une telle étude, restent à définir de façon précise.

Il semble que l'ensemble des problèmes soulevés dans ce travail, et plus généralement le phénomène de dissémination des organismes planctoniques, puissent être abordés par la méthode, ayant reçu ici et dans le travail de FRONTIER, un début d'application, et qui consiste à déterminer les lois de dispersion correspondant à des conditions d'observations judicieusement choisies, puis à comparer les valeurs d'indice de dispersion trouvés dans le cadre de l'hypothèse de travail précédente.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M. le 31 août 1976.

ANNEXE I

Les quelques données suivantes sur le milieu sont destinées à compléter certaines parties du texte et à en faciliter la compréhension. Pour plus de détails sur les différents points traités, on se reportera à CARMOUZE *et al.* 1972, ou à divers autres travaux sur le lac.

1. Morphologie.

Les deux stations prospectées sont situées dans deux anses de l'Archipel sud-est du lac Tchad (fig. 11), et se trouvent de ce fait relativement isolées de la circulation d'ensemble des masses d'eau dans cette

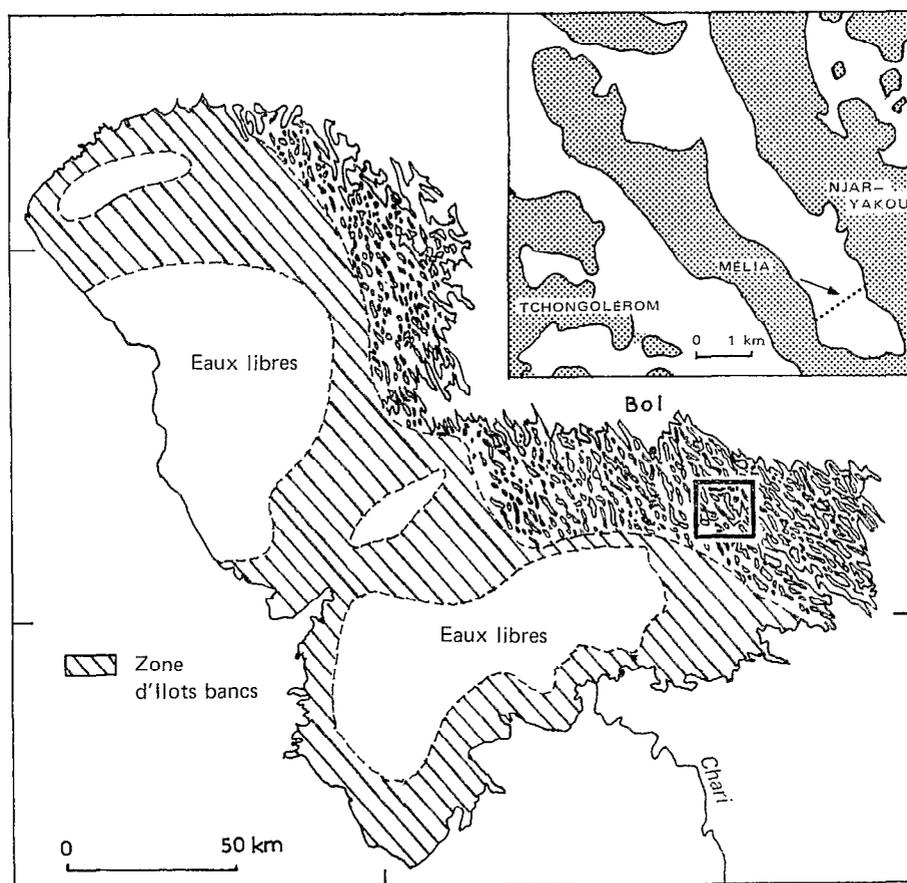


Fig. 11. — Situation de la zone d'étude dans l'Archipel du lac Tchad.

région. La station de Mélia se trouve au fond d'une anse de 5 km de long sur 1 km de large environ, allongée à peu près perpendiculairement à la direction des vents, et qui communique largement au niveau de son entrée avec le reste de l'archipel. La station de Tchongolérom se situe au centre d'une anse nettement

plus petite (60 hectares), piriforme, et ne communiquant avec le reste des eaux de l'archipel que par un étroit passage (30 m environ).

Dans les deux zones d'étude le fond est relativement plat et ne se relève, assez rapidement, qu'à proximité des rives. La profondeur au moment des

différentes campagnes était, à Mélia, de 3,60 m en mars-avril 1968, de 3 m en avril 1970, de 2,70 m en juin 1971, et, à Tchongolérom, de 2,70 m en octobre 1971. Il faut savoir par ailleurs que la profondeur dans toutes les régions du lac subit une variation à l'échelle annuelle et pluriannuelle : baisse de 0,90 m environ de janvier à juillet en année normale ; 4,50 m en 1965 et assèchement du lac en 1973.

2. Transparence et régime thermique.

En raison de sa position géographique en zone de climat semi-aride, le lac bénéficie d'une forte insolation (apport annuel d'énergie lumineuse atteignant 200 000 cal/cm², variations mensuelles d'insolation réduites : 275 à 310 h avec des valeurs de 200 à 250 h en saison des pluies (juillet à septembre)). La transparence (1) était de l'ordre de 50-60 cm en 1968 à Mélia et de 20-25 cm en juin 1971. La différence s'inscrit dans le cadre d'une diminution plus générale liée à la baisse progressive du niveau du lac depuis 1965. Ce phénomène s'est notamment traduit par une nette réduction de l'importance relative de la zone euphotique, celle-ci étant de l'ordre de 60 cm les 4 et 5 juin 1971.

Les variations annuelles de température ne nous intéressent pas dans le cadre de la présente étude.

Malgré la faible transparence des eaux, les forts vents matinaux qui soufflent, sauf exception, journalièrement sur le lac, empêchent le développement d'un fort gradient thermique vertical. Seuls des gradients plus faibles et plus brefs peuvent se former lorsque le vent se calme. Ils s'établissent généralement en début d'après-midi pour disparaître en fin d'après-midi. L'écart maximal de température entre les eaux du fond et celles de surface, qui peut atteindre 4 °C, était ainsi de 2 °C le 4 juin à 15 h et de 0,9 °C le 5 juin à 14 h ; on notera par ailleurs un écart moyen de 1 °C observé à 15 h en mars-avril 1968 (cf. texte, fig. 7).

En raison de la profondeur relativement faible du milieu et du fort ensoleillement, les variations diurnes de température de la masse d'eau sont de l'ordre du degré : 0,9 °C par exemple entre 7 h et 15 h 15 en mars-avril 1968, 1,1 °C (écart maximal) le 4 juin entre 8 h 30 et 16 h 30 et le 5 juin entre 7 h 30 et 15 h 30. Le maximum de température de la masse d'eau se produit généralement entre 15 h et 16 h 30. L'homogénéité thermique existant en fin d'après-midi et durant la nuit apparaît en général rapidement et, semble-t-il, d'autant plus rapidement que le gradient est moins marqué ; elle était réalisée par exemple vers 19 h le 4 juin et vers 17 h le 5 (cf. fig. 6c).

Il est très probable que la baisse de température qui intervient jusqu'au matin s'accompagne de mouvements de convection, sans doute plus sensibles en début de soirée et de nuit (les 4 et 5 juin, la baisse de température après homogénéisation verticale était en moyenne de 0,08 °C par heure).

3. Les vents.

Le Bassin tchadien est situé dans la zone de balancement du Front inter-tropical (FIT) qui délimite les masses d'air tropicales continentales et équatoriales maritimes. Le régime des vents dans la région est en grande partie lié au déplacement du FIT. Les vents soufflent assez régulièrement du NE (harmattan) de la mi-octobre à la fin mars, et, en dehors des tornades, du SW (mousson) de mai à septembre. Les deux périodes intermédiaires se caractérisent par des vents variant en force et en direction d'un jour à l'autre ou même parfois au cours de la même journée. En général, ils se lèvent en début de matinée (parfois en fin de nuit), atteignent la force 4 de l'échelle Beaufort en cours de matinée, et faiblissent ensuite pour cesser en cours d'après-midi et la nuit. Les forts vents du matin sont donc suivis, jusqu'au soir, par une période où peuvent alterner un calme plat et un léger vent, prolongement des vents dominants, ou brise locale, de secteur SW dans la zone d'étude. Les nuits sont généralement calmes.

4. Caractéristiques hydrodynamiques du milieu.

Ces caractéristiques n'ont fait l'objet d'aucune étude précise. Les informations que nous présentons résultent de l'interprétation d'observations générales et d'une étude sommaire de la circulation à petite échelle dans la zone d'étude (Mélia).

La variation journalière de force des vents fait passer le milieu d'un état de calme nocturne à un régime turbulent diurne.

Le régime diurne est caractérisé par des mouvements turbulents intenses et une circulation des eaux complexe, mais dont les caractéristiques diffèrent lorsqu'on les envisage à grande échelle (à l'échelle du lac ou d'une région comme l'Archipel est) ou à petite échelle et dans les zones relativement isolées de la circulation d'ensemble. Dans le premier cas, qui ne nous intéresse pas ici, on considère les variations nycthémerales comme négligeables.

Aucune information précise n'est disponible en ce qui concerne la nature et les caractéristiques des mouvements tourbillonnaires. Certains sont directement provoqués par les vents (houle et vagues), mais

(1) Mesurée à l'aide du disque de Secchi.

il existe probablement aussi d'autres turbulences associées à la circulation diurne décrite plus loin (friction entre « couches » et au niveau du fond). Ces mouvements subissent des variations d'intensité évidentes au cours de la journée. Celles-ci se produisent dans l'espace (superficie et degré d'exposition de la masse d'eau considérée ; zones au vent et sous le vent ; zones soumises à la circulation d'ensemble, zones isolées) et dans le temps (forte houle matinale, atténuation puis disparition en fin d'après-midi). On peut cependant supposer que la relative régularité des vents, permet aux caractéristiques du régime turbulent de présenter, dans le cadre des variations précédentes, des périodes successives de relative stabilité. Les mouvements tourbillonnaires atteignent une intensité appréciable, puisqu'ils sont responsables de l'homogénéité thermique du milieu durant la matinée, et qu'ils provoquent souvent une forte remise en suspension des sédiments.

Le régime de circulation à petite échelle a été étudié dans une zone isolée, à la station de Mélia, les 4 et 5 juin 1971. L'étude a consisté à suivre le déplacement de dériveurs, constitués de deux plaques d'aluminium disposées à angle droit et suspendues à un flotteur, immergés à cinq profondeurs (0,25 m (I), 0,50 m (II) - 0,75 m (III) - 1,25 m (IV) - 1,75 m (V)) au milieu de l'anse. La figure 12 résume une partie des données recueillies par vents de force normale. L'interprétation de ces données est assez hasardeuse en l'absence d'informations complémentaires, notamment en d'autres points de l'anse. Nous ne présenterons donc que les résultats ayant quelque intérêt dans le cadre du présent travail. Ces éléments sont les suivants :

(a) Dans la région centrale de l'anse, l'action des vents aboutit à l'individualisation de « couches » d'épaisseur variable dans le temps, mais aussi probablement dans l'espace, circulant à des vitesses et dans des directions différentes. Deux « couches » sont bien individualisées : une couche superficielle et une couche profonde.

La couche superficielle est entraînée approximativement dans la direction des vents, mais elle se traduit par un flux vers l'une ou l'autre des extrémités de l'anse, selon la direction des vents et la morphologie de la côte.

La couche profonde s'écoule dans la direction de l'axe de l'anse, avec un sens fonction de la direction et du sens du flux de surface.

L'individualisation des « couches » intermédiaires est plus problématique, mais elle est apparue clairement dans un cas (fig. 12c niveaux III et IV).

(b) Ce type de circulation se poursuit encore après l'affaiblissement des vents (fig. 12c et 12d) ; au moment du maximum du vent, l'épaisseur de la couche superficielle correspondait à peu près à la couche

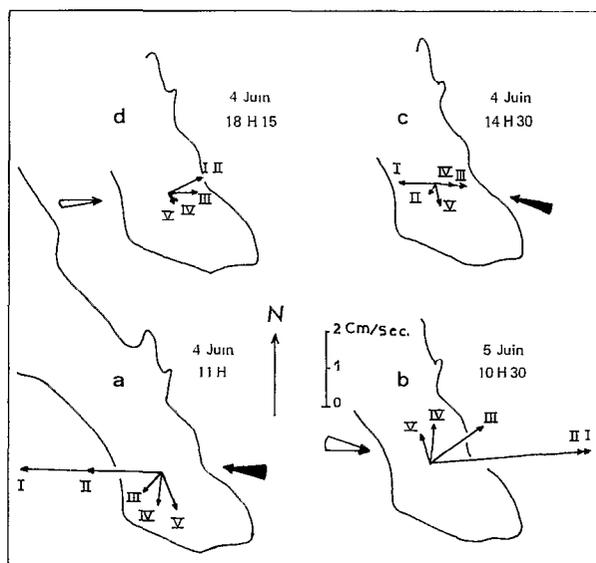


Fig. 12. — Régime de circulation des eaux à Mélia les 4 et 5 juin 1971. Dans les figures 12a et 12b, la longueur des flèches indiquant le sens du déplacement des dériveurs est proportionnelle à la vitesse du courant ; dans les figures 12c et 12d, seules les vitesses relatives sont indiquées.

euphotique ; son épaisseur diminue lorsque le vent faiblit, ce qui indiquerait que sa formation et son importance sont fonction à la fois de la force ou de la régularité du vent, et de la vitesse du courant de fond (le débit étant fixé) ; une inversion du vent inverse rapidement le sens de son déplacement (fig. 12d).

(c) Les courants sont lents (de l'ordre de 4 cm/s en surface et 1 cm/s en profondeur), si on les compare aux courants existant dans certaines « passes » (zones principalement affectées par la circulation d'ensemble, cf. plus loin).

(d) La masse d'eau était pratiquement immobile avant la levée des vents ; sa mise en mouvement s'est effectuée très rapidement (30 mn environ pour que s'établisse la situation décrite au paragraphe (a)).

Fondamentalement, le courant profond provient du déséquilibre hydrostatique provoqué par le déplacement des couches superficielles, mais il est également en rapport avec la circulation d'ensemble dont la nature n'est pas strictement identique. On peut donc admettre que le type de circulation diurne décrit disparaît progressivement, à mesure que s'affaiblissent ou disparaissent, à des échelles de plus en plus grandes, les déséquilibres hydrostatiques. Il serait suivi par un mouvement, progressivement décroissant, lent et uniforme de la masse d'eau dans la direction de l'axe de l'anse. On aboutirait ainsi à

la relative immobilité du plan d'eau observé au petit matin.

L'état de « calme » nocturne mentionné auparavant est donc caractérisé dans la zone d'étude par ce lent mouvement d'ensemble de la masse d'eau, mais aussi par les mouvements de convection très probablement provoqués par le refroidissement nocturne.

On peut supposer que le type de circulation diurne décrit et les mouvements tourbillonnaires qui en dérivent, caractérisent seulement les zones de l'archipel suffisamment éloignées des régions de communication entre les bras formés par les îles (« passes »).

Dans les passes et les régions avoisinantes, la totalité de la masse d'eau s'écoule vraisemblablement en gros dans une même direction principalement fonction de la morphologie et de la position, dans l'Archipel, de la région considérée. Il ne s'y produit donc pas la même variation nyctémérale du régime de circulation observé dans une zone isolée.

Du point de vue des caractéristiques hydrodynamiques, la zone de l'Archipel est d'une grande hétérogénéité. La généralisation de certaines de nos interprétations, concernant en particulier les variations de la microdispersion, est donc impossible.

ANNEXE II

Transformation des données

Le sujet traité concerne un aspect pratique du problème, présenté d'une façon exhaustive dans BARNES (1952) et CASSIE (1962).

La transformation rendant la variance indépendante de la moyenne est $g(x) = \int \frac{x \, dm}{\sqrt{f(m)}}$, où $f(m)$ exprime la relation moyenne-variance trouvée (in FRONTIER, 1973).

Lorsque la liaison est de la forme $s^2 = m + m^2/k$, on établit que l'expression simplifiée stabilisant la variance est $\sinh^{-1} \sqrt{x/k}$ (1) ou mieux $X = \sinh^{-1} \sqrt{\frac{x+0,375}{k+0,750}}$ s'il y a de très petits nombres (BARNES, 1952).

Pour des valeurs de k comprises entre 5 et 2 ($0,2 < c < 0,5$), l'expression plus simple $\log(x + k/2)$ ou $L(x + k/2)$ (2) peut s'appliquer.

En planctologie, tout au moins dans les eaux douces, les valeurs de k trouvées sont fréquemment supérieures à 5, de sorte que l'on doit appliquer la transformation X . Ceci représentant des calculs nombreux, on se contente souvent d'utiliser la seconde expression, ou la transformation $\log x$, qui peuvent ne pas conduire au but recherché, particulièrement si l'ensemble numérique comporte des petits nombres. Nous avons cherché à éviter cette difficulté en recherchant une expression dérivée de X , qui permette un passage progressif à l'expression $\log(x + k/2)$ de manière à pouvoir utiliser successivement les deux transformations depuis les petits nombres jusqu'aux plus grands.

Sachant que $\sinh^{-1} A = L(A + \sqrt{A^2 + 1})$ l'expression X peut s'écrire sous la forme suivante, où la constante 0,375 est désignée par c

$$X_1 = L \left(\sqrt{\frac{x+c}{k-2c}} + \sqrt{\frac{x+c}{k-2c}} + 1 \right) = L \left(\frac{\sqrt{x+c} + \sqrt{x+k-c}}{\sqrt{k-2c}} \right)$$

soit $X_1 = L(\sqrt{x+c} + \sqrt{x+k-c} - L(\sqrt{k-2c}))$. Le premier terme tend vers $L \, 2 \sqrt{x+k/2}$ quand x augmente, de sorte que X_1 se réduit à

$$[L(2\sqrt{x+k/2}) - L\sqrt{k-2c}].$$

On cherche à aboutir à l'égalité de cette expression avec $\log(x + k/2)$; sachant que l'addition d'une constante, un changement de base de logarithme, la multiplication par un facteur constant, sont des opérations qui ne modifient pas intrinsèquement l'expression X_1 , on voit que l'addition de la constante $L \frac{\sqrt{k-2c}}{2}$, et la multiplication par 2 $\log. e$ permettent d'aboutir au résultat. On a donc :

$$X_2 = X_1 + L \frac{\sqrt{k-2c}}{2} = L \left(\frac{\sqrt{x+c} + \sqrt{x+k-c}}{2} \right),$$

puis

$$X_3 = 2 \log. e. X_2 = \log \left(\frac{\sqrt{x+0,375} + \sqrt{x+k-0,375}}{2} \right)^2$$

X_3 est l'expression cherchée : lorsque x augmente, elle tend vers $\log \left(\frac{2\sqrt{x+k/2}}{2} \right)^2 = \log(x + k/2)$. Le passage de X_3 à $\log(x + k/2)$ se fait pour des valeurs de x d'autant plus petites que k est petit.

A condition que l'ensemble numérique, constitué des effectifs par échantillon des différentes écophases, suive une même loi de dispersion, on appliquera, selon la valeur de x , successivement X_3 , $\log(x + k/2)$, puis $\log x$. Ce procédé s'applique au cas général (k supé-

(1) Cette expression est équivalente à l'expression $1/\beta \sinh^{-1} \beta \sqrt{x}$ donnée par BARNES, dans laquelle β est égal à $1/\sqrt{k}$, dont elle ne diffère que d'une constante multiplicative $1/\beta$.

(2) Expression que l'on déduit de la formule générale en appliquant l'approximation de la liaison moyenne-variance $s^2 \sim 1/k(m + k/2)^2$ (cf. p. 203 et fig. 1). On a $\int \frac{dm}{1/\sqrt{k}(m + k/2)} = \sqrt{k} \ln(m + k/2)$, d'où l'on aboutit à l'expression mentionnée.

rieur à 5). Lorsque k est compris entre 2 et 5, nous avons vu que la seconde expression peut être appliquée directement. Pour k < 2, on utilisera log (x + 1), pour tenir compte des valeurs nulles de x et par simplification.

On voit que sous sa forme X₃, la transformation sinus hyperbolique inverse devient plus facilement utilisable. Notons que, pratiquement on peut très rapidement négliger la constante 0,375 et utiliser X₃

sous la forme $\log \left(\frac{\sqrt{x} + \sqrt{x+k}}{2} \right)^2$. Dans le tableau ci-dessous, sont reportés, pour une gamme de variation de k couvrant les valeurs communément observées, les nombres transformés selon l'expression X₃, jusqu'à une valeur limite telle que X₃ et log (x + k/2) ne diffèrent pas de plus de 0,0005. Dans une certaine mesure, le choix de cette limite est arbitraire, et dépend du degré de précision souhaité.

TABEAU II

Nombres transformés selon l'expression X₃. Le tableau se lit de gauche à droite : pour chaque valeur de k les nombres de 0 à 9 sont sur la première ligne, les nombres de 10 à 19 sur la seconde, et ainsi de suite, sauf pour k = 16 et 25 à partir de x = 59.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	k
0	-0,050	0,290	0,472	0,599	0,697	0,777	0,844	0,902	0,954	log. (x + 1)	2
0	0,199	0,411	0,583	0,687	0,770	0,589	0,899	0,951	0,997	1,039	4
10	1,077	1,112	1,145	1,175	1,203	1,229	1,254	1,278	1,300	1,322	
20	1,342	1,362	1,380	log. (x + k/2)	log. (x + 2)						
0	0,348	0,545	0,665	0,756	0,830	0,891	0,945	0,992	1,035	1,074	6
10	1,109	1,142	1,173	1,201	1,228	1,253	1,277	1,299	1,321	1,341	
20	1,360	1,379	1,397	1,414	1,430	1,446	1,462	1,476	1,491	1,504	
30	1,518	1,531	1,543	1,556	1,568	1,579	1,591	log. (x + 3)			
0	0,538	0,691	0,787	0,861	0,922	0,975	1,021	1,062	1,100	1,134	10
10	1,165	1,195	1,222	1,248	1,272	1,295	1,317	1,338	1,357	1,376	
20	1,394	1,412	1,428	1,444	1,460	1,475	1,489	1,503	1,516	1,529	
30	1,542	1,554	1,566	1,578	1,590	1,601	1,611	1,622	1,632	1,642	
40	1,652	1,662	1,671	1,680	1,689	1,698	1,707	1,715	1,723	1,732	
50	1,740	1,747	1,755	1,763	1,770	1,778	log. (x + 5)				
0	0,717	0,838	0,916	0,976	1,027	1,071	1,110	1,145	1,177	1,207	16
10	1,234	1,260	1,284	1,307	1,329	1,349	1,369	1,387	1,405	1,422	
20	1,439	1,455	1,470	1,485	1,499	1,513	1,526	1,539	1,551	1,564	
30	1,575	1,587	1,598	1,609	1,620	1,630	1,640	1,650	1,660	1,669	
40	1,678	1,688	1,696	1,705	1,714	1,722	1,730	1,738	1,746	1,754	
50	1,762	1,769	1,776	1,784	1,791	1,798	1,804	1,811	1,818	1,825	
	63	68	73	78	83	88	93	98	106	log. (x + 8)	
	1,850	1,880	1,908	1,934	1,958	1,982	2,004	2,025	2,056		
0	0,890	0,988	1,050	1,100	1,151	1,178	1,210	1,240	1,268	1,293	25
10	1,317	1,339	1,359	1,380	1,398	1,416	1,434	1,450	1,466	1,481	
20	1,496	1,510	1,524	1,537	1,550	1,562	1,574	1,586	1,597	1,608	
30	1,619	1,630	1,640	1,650	1,660	1,669	1,679	1,688	1,697	1,706	
40	1,714	1,723	1,731	1,739	1,747	1,755	1,762	1,770	1,777	1,785	
50	1,792	1,799	1,806	1,812	1,819	1,826	1,832	1,839	1,845	1,851	
	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	
0	1,857	1,914	1,964	2,009	2,050	2,087	2,121	2,153	2,183	2,210	
5	1,887	1,940	1,987	2,030	2,069	2,105	2,137	160	170	log (x + 12,5)	
								2,236	2,261		

BIBLIOGRAPHIE

- ANSCOMBE (F. J.), 1950. — Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distribution. *Biometrika*, 37 : 358-382.
- BARNES (H.), 1952. — The use of transformation in marine biological statistics. *J. Cons. internat. Explor. Mer*, 18 : 61-71.
- BLISS (C. I.), FISHER (R. A.), 1953. — Fitting the negative binomial distribution to biological data. Note on the efficient fitting of the negative binomial. *Biometrics*, 9, 1 : 176-200.
- CARMOUZE *et al.*, 1972. — Grandes zones écologiques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. IV, n° 2 : 104-169.
- CASSIE (R. M.), 1962. — Frequency distribution models in the ecology of Plankton and other organisms. *J. Anim. Ecol.* 31 : 62-92.
- CASSIE (R. M.), 1963. — Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. rev.*, 1 : 223-252.
- CASSIE (R. M.), 1971. — Sampling and statistics. In "A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh waters (*IBP Handbook n° 17*). Edmondson (W. T.), Winberg (G. G.). Blackwell Scientific Publication, Oxford, 358 p.
- COMITA (G. W.), COMITA (J. J.), 1957. — Internal distribution patterns of Calanoids Copepods, and a description of a modified Clarks-Bumpus plankton sampler. *Limnol. Oceanogr.*, 2 : 321-336.
- DUSSART (B.), 1970. — Quelques problèmes d'écologie. *Biol. Géol.*, 3 : 245-257.
- FRONTIER (S.), 1973. — Étude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 12 : 229-262.
- FRONTIER (S.), 1974. — Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nossy Bé (Madagascar). Thèse, Univ. Aix-Marseille, et *O.R.S.T.O.M.*, Paris, *multi-gr.*, 268 p.
- GEORGE (D. G.), EDWARDS (R. W.), 1973. — *Daphnia* distribution within Langmuir circulations. *Limnol. Oceanogr.* 18, 5 : 798-800.
- HUTCHINSON (G. E.), 1967. — A treatise on Limnology, vol. II. *J. Wiley & Sons, Inc. New York*, 1115 p.
- MAC NAUGHT (D. C.), HASLER (A. D.), 1961. — Surface schooling and feeding behavior in white Bass, *Roccus chrysops* (Rafinesque) in Lake Mendota. *Limnol. Oceanogr.*, 6 : 53-60.
- STAVN (R. H.), 1971. — The horizontal vertical distribution hypothesis: Langmuir circulations and *Daphnia* distributions. *Limnol. Oceanogr.*, 16 : 453-466.
- TAYLOR (L. R.), 1961. — Agregation, variance and the mean. *Nature*, London 189 : 732-735.