

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : 17501. et 1

Cote : B

## Copépodes planctoniques du lagon de Nouvelle-Calédonie: facteurs écologiques et associations d'espèces

D. Binet

Antenne O.R.S.T.O.M., Centre Océanologique de Bretagne; B.P. 337, F-29273, Brest cédex, France

### Abstract

*Planktonic copepods in the lagoon of New Caledonia: ecological factors and species assemblages*

In the southwestern part of the lagoon of New Caledonia (South Pacific Ocean), a plankton sampling programme was conducted from February 1978 to April 1979. During 11 cruises, 5 stations in the open sea and various bays were sampled at approximately monthly intervals. A transect of 3 stations (mid lagoon, near-reef and barrier-reef channel) visited each fortnight, completed the sampling programme. The copepods collected were identified to the specific level, counted and the 52 most abundant species analysed for seasonal and regional variations. Cruise and transect data, dealt with separately, were analysed as follows: (a) Correspondence analyses (reciprocal averaging) of qualitative and quantitative copepod counts were made; these revealed the relationships between species and between samples by means of factorial design. After computation of factorial axes, the barycentres of different sets of samples were projected as reference points (zero weight) in the factorial space; these reference points, characterizing different stations and sampling times, facilitate ecological interpretation. (b) Species partition was achieved by two successive methods: non-hierarchical, followed by hierarchical classification. Between-species distance was computed from their co-ordinates on the factorial axis. (c) The clusters of species obtained were plotted in the factorial planes to assess ecological preferences. Then, clusters from cruise and transect data sets were compared to improve the copepod classification. The main ecological factors appear to be (i) spatial patterns, (ii) seasonal temperature cycle, (iii) changes in wind force and direction. Different populations inhabit the open sea, near-reef, mid-lagoon, shallow and deep-bay waters. *Acartia australis* outnumbers all other species in the reef vicinity. *A. amboinensis* is the most abundant in the deep, fjord-like bay. *Canthocalanus pauper*, *Paracalanus parvus*,

*Bestiola* sp., *Centropages orsinii*, *A. bispinosa* are characteristic of shallow bays. In the factorial structure produced by correspondence analysis, certain seasonal barycentres appear close to some station barycentres: summer close to mid-lagoon, winter close to open sea, and spring close to near-reef barycentres, respectively. This may be explained by the seasonal dynamics of the lagoon water. After the heavy summer rainfalls, freshwater runoff carries mid-lagoon plankton towards the open sea; conversely, during the winter westerly gales, oceanic species enter the lagoon through the barrier-reef channel or above the reef with the swell breakers. In October, the surface-layer current induced by the strong trade wind carries large swarms of *A. australis* out to the open sea. Finally, the variations of plankton populations and biomass in the lagoon seem to be governed by the direction of water flow across the reef channels. Enrichment factors are terrestrial sediment wash-out after rainfall and, probably, trade wind-induced upwelling. Therefore, the more or less steady state of the lagoon's plankton biomass may result from the fact that enrichment factors are also exportation factors. Reciprocally, the entry of plankton-poor oceanic water cannot increase the plankton biomass in the lagoon.

### Introduction

L'engouement des scientifiques pour le milieu corallien a valu de nombreuses études ponctuelles sur le zooplancton des milieux récifaux et lagunaires. Mais rares sont les publications portant sur un cycle annuel de la fraction holoplanctonique. Depuis l'expédition de la Grande Barrière australienne (Russell, 1934; Russell et Colman, 1934; Farran, 1936, 1949), on ne compte guère dans le Pacifique que les travaux de Renon (1978) sur le lagon de Tahiti et de Gerber (1981) sur celui d'Eniwetak. Les études de Moore et Sander (1976) et Sander et Moore (1978) aux Antilles et celles de Gaudy (1967), Binet et Dessier (1968)

à Madagascar, portent sur les copépodes de milieux coralliens également, mais hors du Pacifique.

Au sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie, le récif barrière laisse place à un vaste lagon dont l'originalité tient à la nature des terres qu'il entoure et au système des passes qui le relie à l'océan (Fig. 1). Montagneuse, découpée en baies et presqu'îles, la partie sud de la Nouvelle-Calédonie est très arrosée. Des trois baies échantillonnées, les deux premières, la baie de Saint Vincent et la baie de Dumbéa, sont encombrées d'alluvions apportées par les rivières qui s'y jettent, tandis que la dernière, la baie du Prony, est profonde et dépourvue de cours d'eau important. Le reste du lagon, d'une profondeur moyenne de 20 m est semé de nombreux récifs et flots coralliens. Les communications avec l'océan se font, au sud-est, à travers un semis de récifs, au sud-ouest, par les quelques passes qui entaillent le récif barrière.

La variété des faciès coralliens est notoire. Elle est tellement forte qu'elle imprime sa marque aux peuplements méroplanctoniques susjacents (Sale *et al.*, 1976, 1978; Alldredge et King, 1977). C'est peu surprenant puisque ce plancton démersal vit sur le fond pendant la journée (Hobson et Chess, 1979; McWilliam *et al.*, 1981). Mais les animaux holoplanctoniques comme les Copépodes pélagiques sont-ils aussi sensibles à cette influence benthique?

L'amplitude des variations thermiques en surface, entre les moyennes du mois le plus chaud (février: 27 °C) et du mois le plus froid (août: 21 °C) est relativement

importante pour la zone tropicale (Fig. 2). Les plus fortes précipitations ont lieu en été (janvier à mars), au passage des dépressions tropicales. Durant les mois suivants, et jusqu'en septembre, les pluies sont généralement moins abondantes et surtout moins violentes. Puis, elles deviennent rares au printemps, période de l'étiage. Enfin les vents, dont le plus fréquent est l'alizé de sud-est, déterminent pour une large part la circulation à l'intérieur du lagon et les échanges avec le large. (Jarrige *et al.*, 1975). Aux accores du récif ouest, l'alizé peut entraîner un upwelling, en particulier durant le printemps austral où ce vent atteint sa force maximale, tandis que dans les eaux peu profondes, l'agitation peut gagner le fond et remettre en suspension des particules sédimentées.

### Matériel et méthodes

#### Données

Elles proviennent de deux cycles de récolte, effectués entre février 1978 et avril 1979. Les 11 campagnes «Lagon» comptaient 5 stations échelonnées de la baie du Prony à celle de Saint-Vincent, visitées environ une fois par mois, tandis que les 26 radiales «Phare» ont permis d'échantillonner toutes les deux semaines, 3 stations, de Nouméa à la barrière récifale (Fig. 1). Les caractéristiques des stations sont données dans le Tableau 1. Chaque station comprenait un trait horizontal de 10 mn, vers 8 à 10 m de profondeur (5 m à la station du récif) à la vitesse de 2 à 3

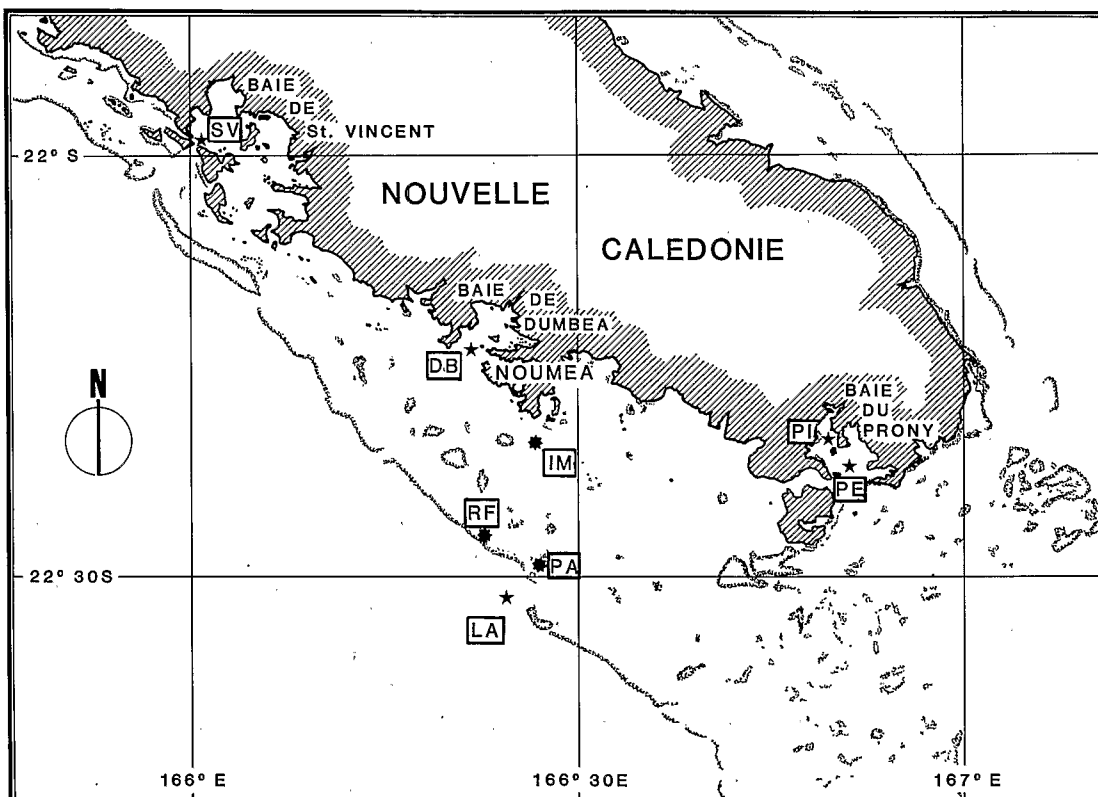
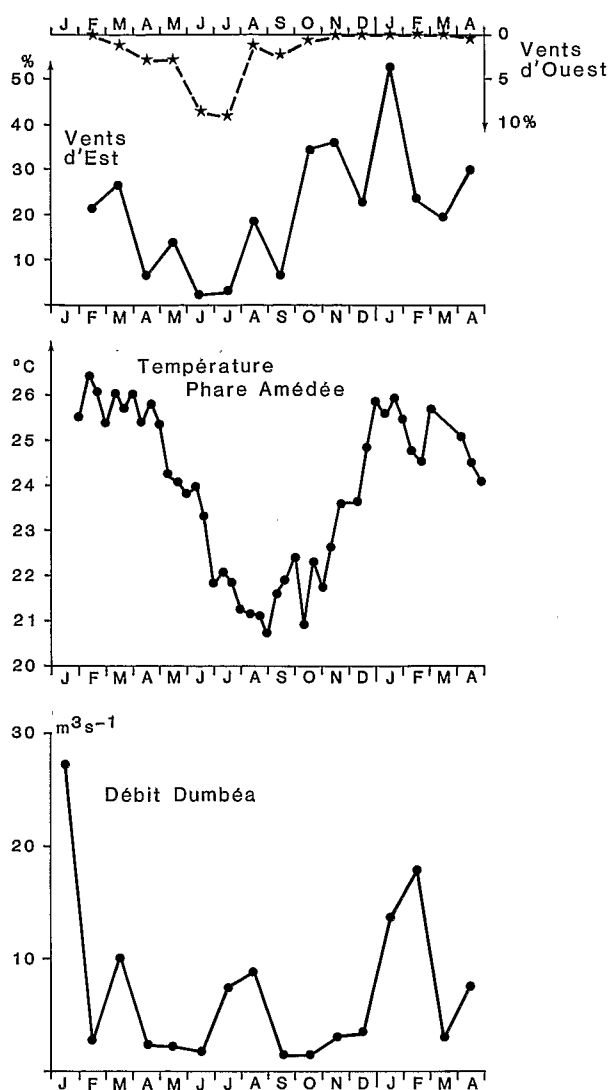


Fig. 1. Extrémité sud de la Nouvelle-Calédonie et localisation des stations. Les stations IM, RF, PA ont été échantillonnées deux fois par mois, les stations SV, DB, LA, PI, PE, une seule fois par mois



noeuds. Le filet, de 0,5 m de diamètre, 2,9 m de longueur et 300  $\mu\text{m}$  d'intervalle de maille, était équipé d'un débitmètre. Le plancton était conservé dans une solution de formol à 5% et les dénombrements spécifiques, sous une loupe binoculaire, portaient sur environ 500 copépodes.

Plus de 120 espèces ont été distinguées. Beaucoup sont très rares, et pour limiter le nombre de valeurs nulles dans les tableaux étudiés on n'a conservé que les espèces dont l'effectif est au moins une fois supérieur ou égal à 3% de l'effectif total de la récolte. On ne garde ainsi que 52 espèces.

#### Traitement

On a effectué une analyse d'inertie afin d'obtenir une ordination des descripteurs et des observations en espace réduit. Puis une classification a permis d'opérer une partition dans ces ordinations.

#### Analyse d'inertie

L'analyse des correspondances a été choisie parce que l'interprétation des résultats y est simplifiée grâce à la dualité des espaces variables et observations (Lebart, 1969; Benzécri *et al.*, 1973; Chardy *et al.*, 1976; Dessier et Laurec, 1978).

Deux séries d'analyse ont été effectuées. L'une porte sur des données qualitatives (présence-absence), l'autre utilise des mesures quantitatives (effectifs des diverses

Fig. 2. Paramètres climatiques de la région de Nouméa. Les données proviennent de la Météorologie Nationale (vents), de la Section Océanographique ORSTOM (température de surface au Phare Amédée), du Service Hydrologique ORSTOM (débit rivière Dumbéa)

Tableau 1. Caractéristiques des stations dont la position est indiquée Fig. 1

Station	Fond (m)	Situation	Heure des récoltes	Périodicité des récoltes
Chenal de l'îlot Maître (IM)	25	Chenal agité, brassé par vent et courant de marée	12 - 14 hrs	} semi-mensuelle
Récif (RF)	10	1 mille de la barrière, nombreux pâtés de corail	10 - 11 hrs	
Phare Amédée (PA)	20	0,5 mille de la passé	9 - 10 hrs	
St. Vincent (SV)	25	Canal entre les îles qui isolent la baie de St. Vincent du lagon	jour	
Dumbéa (DB)	20	Ouverture de la baie de Dumbéa dans le lagon	jour	} mensuelle
Large (LA)	1 000	4 milles au large des passes de Boulari	jour et nuit	
Prony interne (PI)	40	Fond de baie encaissée, type ria	jour	
Prony externe (PE)	50	Ouverture de la baie vers le sud	jour	

espèces). Toutes les espèces ont donc le même poids dans l'analyse qualitative, tandis que chaque espèce retrouve une importance fonction de son abondance dans l'analyse quantitative.

La technique des points-témoins (ou éléments supplémentaires) a été utilisée pour l'interprétation des structures factorielles (Benzécri *et al.*, 1973). On a projeté, en points-témoins, les barycentres de groupes de récoltes effectuées en une même station, ou au cours de la même sortie.

### Classifications

On a utilisé deux types de classification. La première – non hiérarchique – dite des «nuées dynamiques» est due à Diday (*in* Bertier et Bourroche, 1975, et Bourroche et Saporta, 1980). La seconde – hiérarchique – est due à Roux (*in* Benzécri *et al.*, 1973). Les distances entre éléments (espèces ou récoltes) sont calculées à partir de leurs coordonnées sur les premiers axes factoriels.

*Nuées dynamiques.* Etant donné un nombre de classes,  $K$ , arbitrairement choisi, il s'agit de regrouper les individus de sorte que ceux d'une même classe soient le plus semblables et que les classes soient bien séparées au regard de leurs caractéristiques (les coordonnées sur les axes factoriels). Un certain nombre d'individus étalons (6 dans cet exemple), choisis arbitrairement, définissent le noyau de chacune des 6 classes. Une métrique ayant préalablement été choisie, la distance de tous les individus au noyau de cette classe est calculée. Ne sont retenus au sein de chaque classe que les individus les plus proches du noyau, de sorte que l'inertie intra-classe soit minimale. Le calcul est recommencé à partir des nouveaux noyaux définis par les 6 individus les plus proches du centre de chaque classe. Au bout de quelques itérations, la partition ne s'améliore plus: on atteint la convergence. Afin d'éliminer le risque que la partition dépende du choix initial des étalons, on a recommencé l'opération 6 fois, à partir d'autres étalons, choisis aléatoirement. On obtient finalement un certain nombre d'ensembles dont les éléments ne sont jamais dissociés: ce sont les «formes fortes».

Plusieurs essais ont montré que les meilleurs résultats étaient obtenus avec la distance euclidienne, à partir des coordonnées des 5 premiers axes seulement. En calculant les distances inter-éléments à partir d'un nombre plus grand d'axes on ajoute plus de bruit que d'information.

*Hiérarchie de Roux.* Néanmoins, après cette partition un risque subsiste. D'après Bourroche et Saporta (1980), si le nombre de classes fixé arbitrairement ne correspond pas à la configuration véritable du nuage de points, on peut obtenir des partitions de valeur douteuse. Il faut donc essayer d'autres valeurs de  $K$  ou recourir à des classifications hiérarchiques si la dimension de la matrice à analyser n'est pas trop importante.

Les classifications hiérarchiques, suites de partitions emboîtées les unes dans les autres, représentées sous

forme de dendrogramme, permettent d'apprécier les liens entre les groupes. Suivant le but recherché on peut choisir une partition intermédiaire.

La méthode employée est une classification ascendante hiérarchique. Mais, au lieu de débiter le processus d'agglomération à partir de l'ensemble des éléments, on commence à partir des «formes fortes» issues des nuées dynamiques.

## Résultats

### Interprétation des axes factoriels

#### *Gradient lagon-haute-mer*

L'opposition entre la station du large (ou celle du Phare Amédée, proche de la passe) et les stations de l'intérieur du lagon, apparaît fortement dès le premier axe des analyses qualitatives (Figs. 3 et 4). Le barycentre de la station du récif (RF) a une abscisse nulle sur l'axe I (Fig. 3); il ne contribue donc pas à la définition du gradient lagon-large. Dans l'espace dual des espèces, la projection de ce barycentre correspond à celle d'*Acartia australis*. Cette espèce, toujours présente autour du récif, presque toujours présente aux autres stations également, ne contribue donc pratiquement pas à la définition des structures factorielles, en analyse qualitative.

Il en va différemment en analyses quantitatives, où *Acartia australis* est responsable de 76 et 63% de l'inertie du premier axe des séries «Lagon» et «Phare», respectivement. La projection d'*A. australis* correspond aux barycentres des stations du récif (RF: Fig. 5) et du large (LA: Fig. 6).

En effet, c'est à la station du récif, le 13 octobre, que les plus fortes abondances d'*Acartia australis* ont été observées (1 400 individus  $m^{-3}$ , soit 97% de l'effectif total des copépodes de la récolte. Cette situation, particulièrement originale par rapport aux autres observations est exprimée dès le premier axe et relègue le gradient côte-large au second axe. En analyse quantitative, des essaims monospécifiques très denses peuvent donc masquer des phénomènes aussi nets que l'opposition océanique-néritique.

#### *Opposition jour-nuit*

Tous les échantillons provenant du lagon, et la plupart de ceux recueillis au large, ont été récoltés pendant la journée. Les deux seules pêches effectuées de nuit (entre 19 et 20 hrs), au large, sont responsables de 93% de l'inertie de l'axe II (série Lagon, quantitatif). Elles correspondent à un fort pourcentage de 3 espèces, migratrices notoires: *Pleuromamma piseki*, *P. gracilis* et *P. abdominalis*. A elles seules, elles contribuent pour 67% à l'axe II. Le deuxième axe oppose ces deux seules récoltes nocturnes à la totalité des autres pêches, à cause de leurs effectifs en *Pleuromamma* spp.

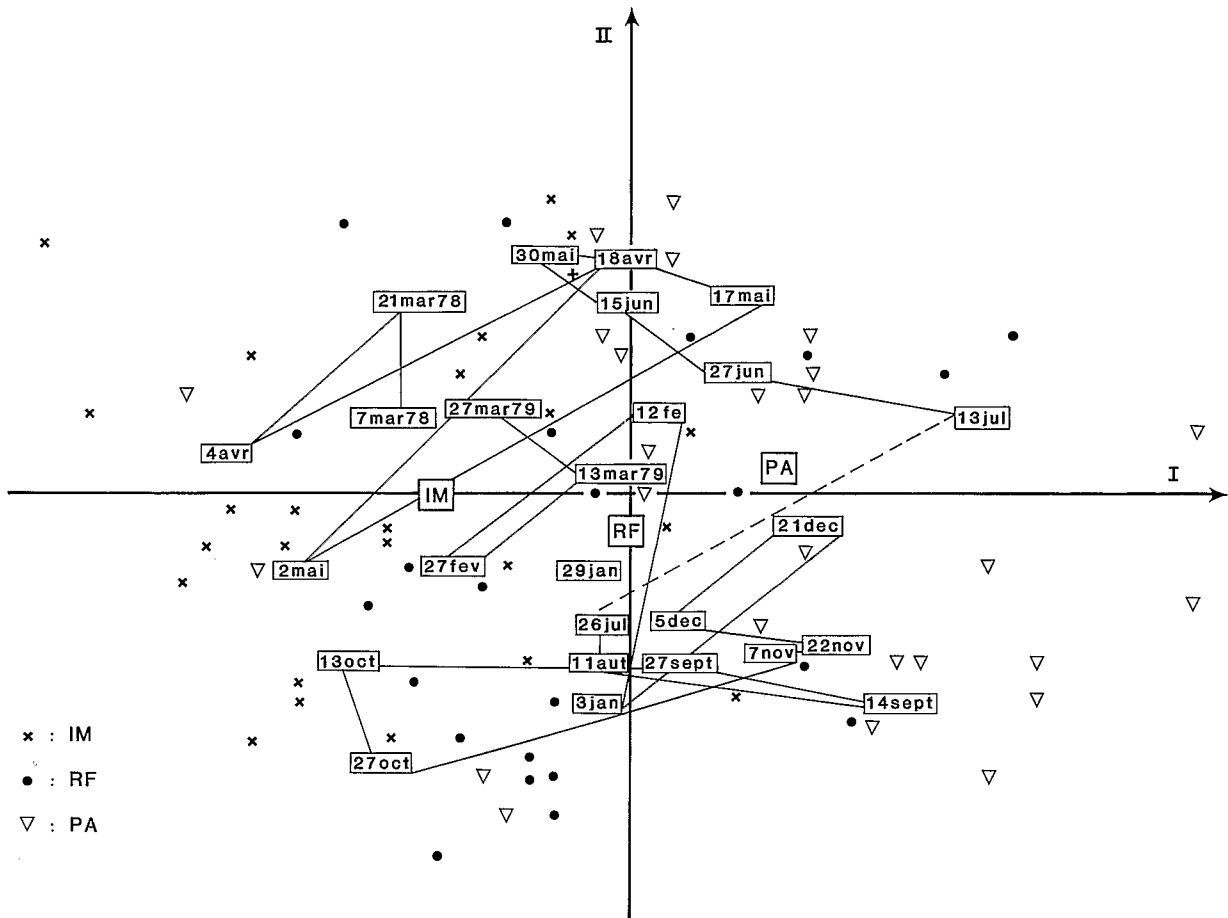


Fig. 3. Analyse des correspondances de la série «Phare» qualitative. Projection des observations dans le plan (I, II). Les barycentres sont encadrés. L'axe I extrait 14,6%, L'axe II 8,6% de l'inertie totale

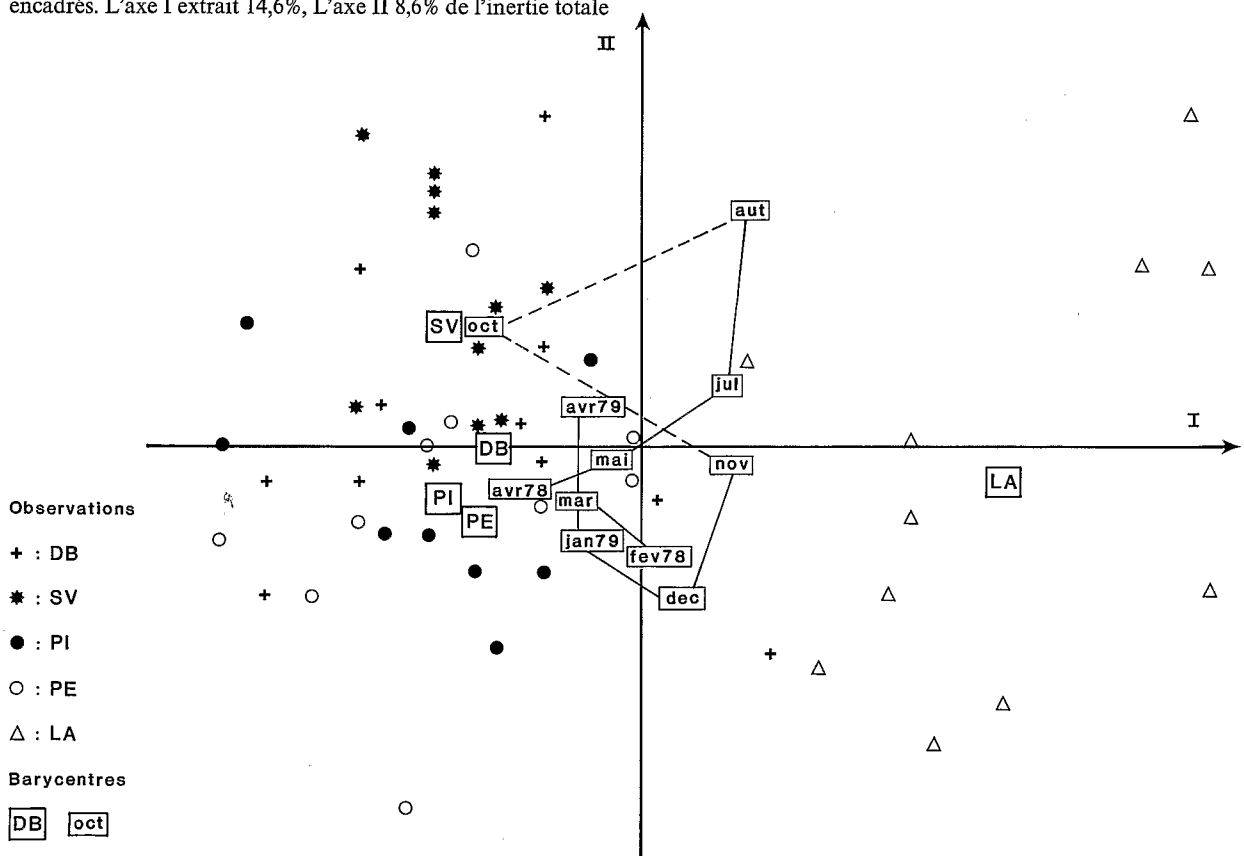


Fig. 4. Analyse des correspondances de la série «Lagon» qualitative. Projection des observations dans le plan (I, II). L'axe I extrait 17,4%, l'axe II 8,7% de l'inertie totale

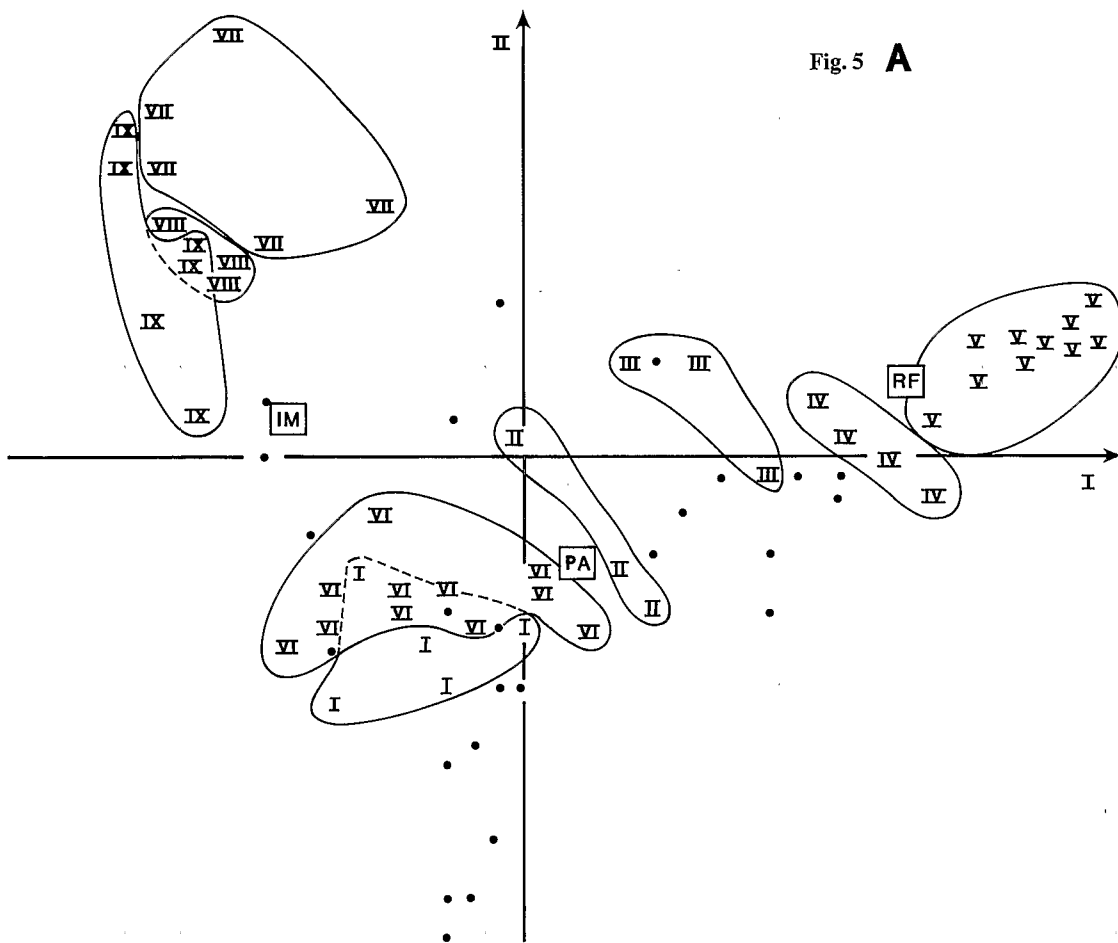


Fig. 5. Analyse des correspondances de la série «Phare» quantitative. (A) Projection des observations dans le plan (I, II); en chiffres romains, les «formes fortes» obtenues par les «nuées dynamiques» (cf. «Résultats»). L'axe I extrait 27,7%, l'axe II 13,3% de l'inertie totale. (B) Projection des espèces dans le plan (I, II); en caractères minuscules, les groupes d'espèces obtenus par les «nuées dynamiques» puis la Hiérarchie de Roux (cf. «Résultats»)

#### Saison chaude, saison froide

La répartition des points-récoltes de l'analyse qualitative de la série «Lagon» (Fig. 4), suggère une signification thermique au deuxième axe. Il existe une très forte corrélation ( $r = -0.85$ ) entre les coordonnées sur l'axe II des 11 barycentres de chaque campagne et la température moyenne de la décade correspondante. Les coordonnées des points-récoltes de la station du large sont aussi fortement corrélés à la température ( $r = -0.73$ ). La corrélation est moins élevée pour les stations du lagon.

Les points-récoltes se répartissent donc sur l'axe 2, comme leurs températures. On vérifie plus rigoureusement la signification thermique de cet axe en corrélant les températures à la contribution des récoltes au 2ème axe. Pour la station du large, la corrélation est un peu plus faible ( $r = -0.59$ ), mais encore significative à 5%.

Les changements de populations planctoniques du proche large, sont donc davantage liés à des variations saisonnières de température qu'à l'intérieur du lagon. Cette séparation entre saisons froide et chaude correspond approximativement à l'isotherme 24 °C.

#### Opposition entre baies du sud et de l'ouest

Dans les analyses de la série «Lagon», on observe (Figs. 4 et 6A) une discrimination entre les baies de Saint-Vincent et Dumbéa d'une part, et celle du Prony d'autre part. Les barycentres des stations interne et externe de la baie du Prony sont très proches en analyse qualitative (Fig. 4). Le passage au quantitatif permet de les différencier (Fig. 6A). Les deux stations contiennent en effet, à peu près les mêmes espèces, mais en proportions différentes. *Acartia australis* domine à la station externe, *A. amboinensis* à la station interne (Fig. 6B). D'autre part, le barycentre de la station externe se projette au milieu d'espèces à affinités plus océaniques (*A. danae*, *A. negligens*, etc.). Le Tableau 2 montre les espèces qui contribuent le plus à l'axe III, donc à l'opposition entre les deux types de baies.

#### Vents d'Est, vents d'Ouest

L'analyse qualitative de la série «Phare», montre, dans le plan factoriel (I, II) une opposition entre les barycentres

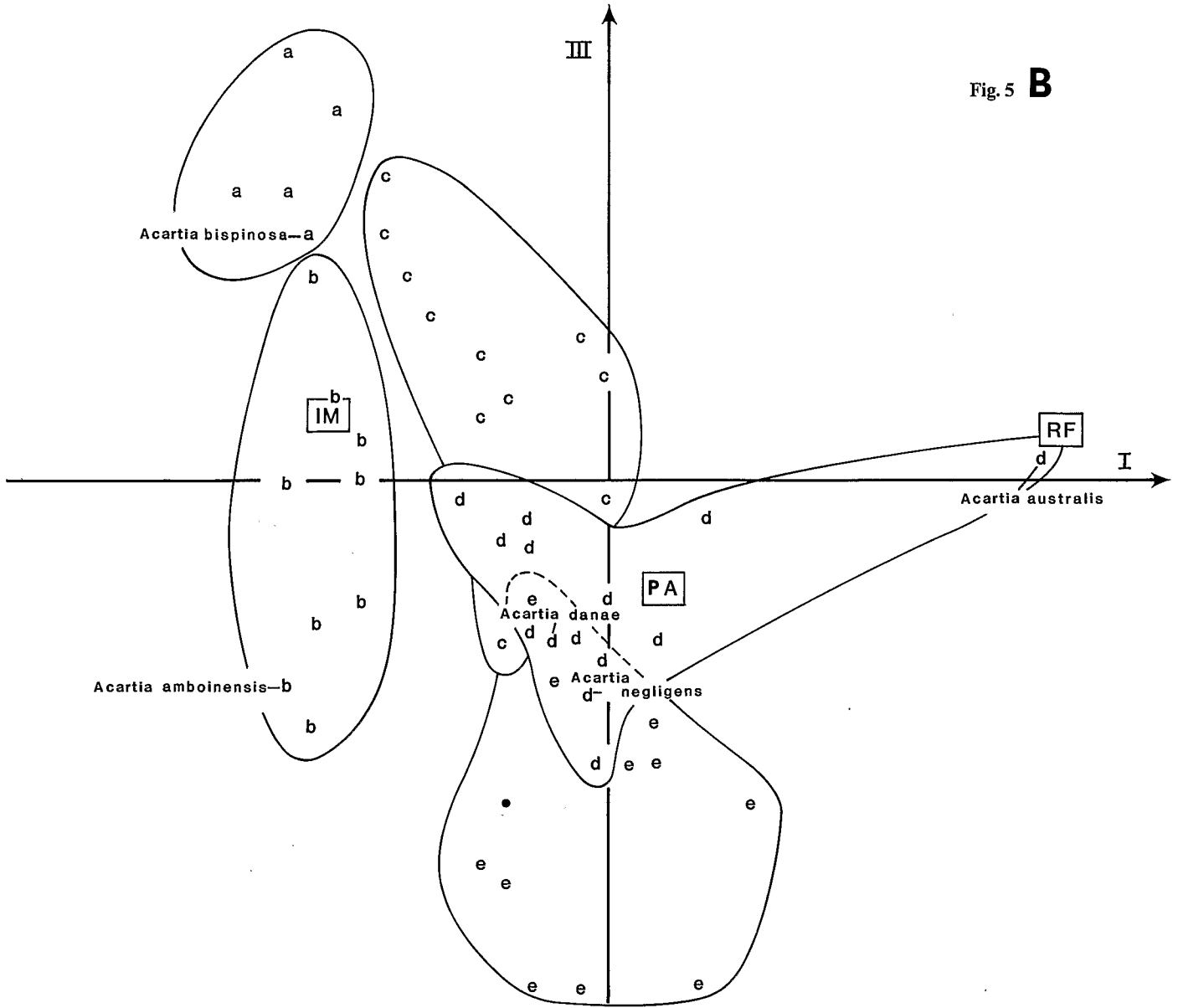


Fig. 5 B

Tableau 2. Principales contributions aux premiers axes de l'analyse quantitative des 52 espèces des campagnes «Lagon» (février 1978–avril 1979), en % de l'inertie de chaque axe, extraite par l'élément considéré (cf. Fig. 6)

Axes	Espèces		Récoltes	
I	<i>Acartia australis</i>	76%	Station large	
			ensemble des récoltes	67%
			récolte du 10 octobre	51%
II	{ <i>Pleuromamma piseki</i>	51%	Station large	
	{ <i>P. gracilis</i>	9%	ensemble des récoltes	99%
	{ <i>P. abdominalis</i>	6%	récoltes du 4 juillet et 28 août	93%
			(les seules récoltes nocturnes)	
III côté > 0	{ <i>Canthocalanus pauper</i>	10%	Station Saint-Vincent	
	{ <i>Paracalanus parvus</i>	9%	ensemble des récoltes	42%
	{ <i>Bestiola</i> sp.	5%	Station Dumbéa	
	{ <i>Centropages orsinii</i>	10%	ensemble des récoltes	20%
	{ <i>Acartia bispinosa</i>	6%		
III côté < 0	<i>Acartia amboinensis</i>	41%	Station Prony interne	
			ensemble des récoltes	27%





des récoltes du 13 juillet et ceux du mois d'octobre (Fig. 3). La comparaison avec la Fig. 2 montre que ces récoltes se situent respectivement pendant des périodes de plus grande occurrence de vents d'ouest ou d'alizés. Dans l'espace factoriel ces récoltes sont assez isolées de celles qui les précèdent ou qui les suivent. Ce qui signifie des changements de faune plus ou moins radicaux. L'examen de l'espace-espèce (non figuré) montre, à l'emplacement du barycentre du 13 juillet, des espèces typiquement océaniques: *Pleuromamma piseki*, *P. gracilis*, *P. abdominalis*, *Clausocalanus parapergens* et, inversement, à l'emplacement du barycentre des récoltes d'octobre, des espèces typiquement lagunaires: *Labidocera pavo*, *Bestiola* sp., *Calanopia* spp. juveniles. L'analyse quantitative (Fig. 5) donne des résultats légèrement différents pour les espèces océaniques, mais, surtout, isole *Acartia australis* près des barycentres d'octobre et de la station du récif. En effet l'explosion numérique d'*A. australis* est caractéristique de ce mois d'octobre, plus particulièrement au récif.

L'opposition entre récoltes de juillet et d'octobre correspond donc à une opposition entre espèces océaniques et lagunaires qui semble liée à une inversion du régime des vents.

Partitions de l'espace factoriel par classifications

La méthode des «nuées dynamiques» appliquée aux coordonnées des analyses multivariées aboutit à un découpage intéressant de l'espace-récolte. Par contre, la méthode, appliquée à l'espace-espèces, aboutit à un nombre important de petits groupes, laissant un grand nombre de points isolés. Il est donc utile d'effectuer ensuite une classification hiérarchique, pour présenter une partition intermédiaire. En reportant les groupements obtenus dans l'espace factoriel, on en déduira leur signification écologique.

Partition des récoltes de la série «Phare»

Pour préciser l'interprétation des variations saisonnières, on a soumis l'ordination des récoltes de la série «Phare» à la méthode des «nuées dynamiques».

Dans le plan factoriel (I, II), il apparaît que les «formes fortes» sont groupées au voisinage des barycentres des 3 stations (Fig. 5 A). A proximité du barycentre de la station Ilot Maître (IM), trois «formes fortes» regroupent des récoltes d'été (forme VII), ou d'automne (formes VIII et IX). Elles proviennent toutes de cette station, à une exception près. Autour du barycentre de la station Récif (RF), à l'autre extrémité de l'axe I, les formes IV et V comprennent des échantillons du récif, plus quelques-uns de la passe, récoltés au printemps, tous caractérisés par une forte dominance d'*Acartia australis*. Enfin, les formes I et VI rassemblent, près du barycentre de la station de la passe (PA), des récoltes de la passe et de l'Ilot Maître, d'automne, d'hiver et du printemps. On constate à nou-

veau les associations des caractères saisonniers et régionaux suivants: estival-lagonaire interne; printannier-récifal; hivernal-chenal.

Classement des espèces

Les partitions de l'espace des variables, des diverses analyses, obtenues par les «nuées dynamiques» aboutissent à des divisions que l'on peut regrouper par une classification ascendante hiérarchique, en quatre ou cinq groupes d'espèces. D'une analyse à l'autre ces groupes présentent de fortes ressemblances, sans être identiques.

*Radiales «Phare».* Au 3ème niveau de regroupement à partir des «formes fortes» on ne distingue plus que 5 groupes (Fig. 7). Les deux premiers groupes, très distincts des autres (Fig. 5 B) sont formés d'espèces typiquement lagunaires. Le groupe «a» correspond à des récoltes de saison froide, le groupe «b» à des prélèvements de saison chaude. Le groupe «c» est un peu moins typiquement

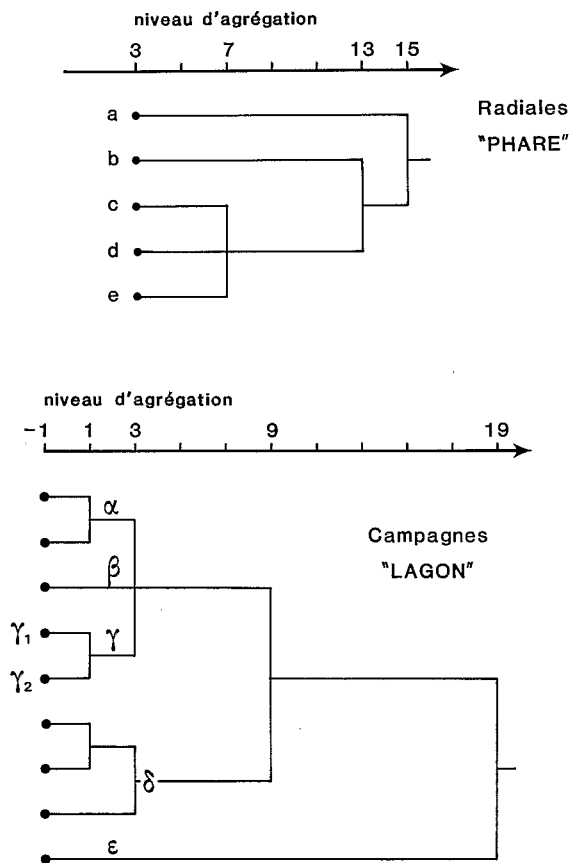


Fig. 7 Dendrogrammes d'agrégation par la Hiérarchie de Roux. Le niveau d'agrégation -1 correspond à la partition opérée sur les espèces par les «nuées dynamiques». Ce niveau n'est pas figuré pour la série «Phare» pour simplifier le schéma. Les lettres désignent des groupes d'espèces issus des partitions des deux lots de données. Série «Phare» - a: espèces lagunaires hivernales; b: lagunaires estivales; c: automnales; d: tropicales superficielles; e: hauturières migratrices. Série «Lagon» - α et β: espèces néritiques externes; γ: lagunaires internes; γ<sub>1</sub>: baies de l'ouest; γ<sub>2</sub>: baie du sud; δ: hauturières superficielles; ε: hauturières profondes

lagonaire, il correspond à des pêches d'automne. Les groupes «d» et «e» sont les plus océaniques, «d» ne contient que des espèces tropicales superficielles (*Undinula* spp. *Paracalanus* spp, *Acartia* spp, etc.), «e» contient des espèces migratrices profondes (*Pleuromamma* spp.).

*Campagnes «Lagon».* Au 3ème niveau d'agrégation (Fig. 7), on ne distingue plus que 3 groupes: espèces hauturières et profondes ( $\epsilon$ ), espèces hauturières et superficielles ( $\delta$ ) et un vaste ensemble d'espèces lagonaires ou péri-insulaires (Fig. 6 B). Ce dernier groupe rassemble la plupart des espèces; il est donc intéressant d'y considérer

les partitions de rang inférieur. Au 1er niveau d'agglomération on distingue 3 groupes supplémentaires, dont deux néritiques externes (station PE: groupes  $\alpha$  et  $\beta$ ) et un typiquement lagonaire (stations SV, DB, PI: groupe  $\gamma$ ). Ce dernier est formé de la réunion de deux «formes fortes»  $\gamma_1$  et  $\gamma_2$  correspondant respectivement aux stations des baies de Saint-Vincent, Dumbéa et à la station interne de la baie du Prony.

Les deux classements obtenus ci-dessus sont axés, l'un sur les variations saisonnières, l'autre sur les variations régionales. En les recoupant on cumule leurs informations. Ces intersections sont exposées dans le Tableau 3.

**Tableau 3.** Classement régional et saisonnier des espèces de Copépodes obtenu par intersection ( $\cap$ ) entre les classifications des radiales «Phare» et des campagnes «Lagon» (voir Figs. 5 B, 6 B et «Résultats») Présentation selon l'ordre systématique

a  $\cap$   $\gamma_2$ : espèces lagonaires, de baies peu profondes, hivernales

*Bestiola* sp.  
*Temora turbinata*  
*Labidocera pavo*  
*Acartia bispinosa*

b  $\cap$   $\gamma_2$ : espèces lagonaires, des baies peu profondes, estivales

*Labidocera minuta*  
*Tortanus gracilis*  
*Onychocorycaeus pumilus*  
*Ditrichocorycaeus lubbocki*

b  $\cap$   $\gamma_1$ : espèces lagonaires, de baie profonde, estivales

*Eucalanus subcrassus*  
*Centropages furcatus*  
*Calanopia* spp. juvéniles  
*Acartia amboinensis*  
*Ditrichocorycaeus andrewsi*

c  $\cap$   $\gamma_2$ : espèces lagonaires, de baies peu profondes, automnales

*Centropages orsinii*  
*Calanopia minor*  
*Calanopia elliptica*

c  $\cap$   $\beta$ : espèce lagonaire externe, automnale

*Clausocalanus furcatus*

c  $\cap$   $\delta$ : espèces lagonaires automnales ou océaniques superficielles

*Acrocalanus monachus*  
*Farranula gibbula*  
*Farranula concinna*

d  $\cap$   $\gamma_2$ : espèces tolérantes, des baies peu profondes au proche large

*Canthocalanus pauper*  
*Paracalanus parvus*  
*Labidocera laevidentata*  
*Acartia australis*  
*Acartia danae*

d  $\cap$  ( $\alpha + \beta$ ): espèces lagonaires externes et océaniques superficielles

*Neocalanus* spp. juvéniles  
*Undinula vulgaris*  
*Undinula darwinii*  
*Paracalanus aculeatus*  
*Oithona plumifera*  
*Oncaea venusta*

(continué sur la page en face)

$d \cap \delta$ : espèces océaniques superficielles

*Calanus minor*  
*Acartia negligens*

$e \cap \delta$ : espèces océaniques

*Ctenocalanus vanus*  
*Lucicutia flavicornis*  
*Oithona tenuis*  
*Oithona fallax*  
*Oncaea media*

$e \cap e$ : espèces océaniques (profondes migrantes ?)

*Clausocalanus parapergens*  
*Pleuromamma piseki*  
*Pleuromamma gracilis*

On peut encore citer les espèces suivantes et les groupes dont elles font partie:

<i>Acrocalanus gracilis</i>	( $c \cap \gamma_1$ ):	} lagonaire externe automnal
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	(c):	
<i>Clausocalanus farrani</i>	(e):	océanique
<i>Euchaeta</i> spp. juvéniles	(e):	océanique
<i>Mecynocera clausi</i>	( $e \cap \alpha$ ):	lagonaire externe-océanique
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	( $c \cap \epsilon$ ):	lagonaire externe-hauturier migrateur

## Discussion

### Facteurs écologiques

On vérifie par le test du «bâton brisé», suggéré par Frontier (1976), que la proportion de variance extraite par les trois premiers axes de toutes les analyses citées, est supérieure à ce qu'on obtiendrait dans un découpage au hasard de la variance totale. Il est donc peu probable que l'on ait attribué un sens à des structures factorielles qui ne relèveraient que du hasard.

Etant donné le plan d'échantillonnage, il est naturel que le gradient côte-large apparaisse sur le premier axe factoriel. Il n'est pas surprenant non plus que la température ait un rôle explicatif dans l'interprétation des résultats d'un échantillonnage annuel. Néanmoins, son importance, fonction de l'amplitude annuelle (6 °C) reste limitée, pour les stations du lagon. Curieusement, c'est à la station du large que le facteur thermique paraît le plus net. Il est probablement l'indicateur indirect de variations d'épaisseur de la couche homogène et du maximum hivernal de chlorophylle qui l'accompagne (Dandonneau, 1982; Dandonneau et Gohin, sous presse). Mais les échantillons de la saison froide, au large, ont été récoltés de nuit, au contraire de toutes les autres pêches. On pourrait donc craindre que cette association des caractères «nocturne» et «hivernal» ne gonfle artificiellement la signification thermique de l'un des axes factoriels. La projection de plusieurs espèces de *Pleuromamma* – migrants notoires – parmi les récoltes nocturnes de saison froide confirmerait cette inquiétude si la prédilection de ces espèces pour la saison froide n'avait été déjà observée au large de la Côte d'Ivoire (Binet, 1978) et en Polynésie (Bourret *et al.*, 1979). La présence de *Pleuromamma* spp. dans les récoltes

hivernales n'est donc pas un artefact uniquement dû à l'heure des pêches.

Le rôle du vent, indirectement mis en évidence lui aussi, est plus intéressant. Les alizés de sud-est soufflent la plus grande partie de l'année. Ils sont les plus fréquents et atteignent les vitesses les plus élevées pendant la saison chaude (Fig. 2). Ils exercent sur l'eau du lagon sud-ouest un effet de chasse au travers des passes et sont de nature à provoquer un upwelling à l'extérieur de la barrière corallienne. Bien qu'elle n'ait pas encore été nettement mise en évidence, c'est en octobre-novembre, lorsque le gradient vertical de densité est le plus faible, que cette remontée d'eau profonde a la plus grande probabilité de se produire. En effet, les eaux superficielles se sont encore peu réchauffées et ne sont pas dessalées par des apports d'eaux douces. Des dépressions, tropicales ou tempérées, interrompent parfois les alizés et peuvent donner lieu à des «coups d'ouest», plus fréquents pendant la saison froide. Ces vents d'ouest, inversent la circulation et tendent à faire entrer de l'eau océanique, par les passes ou par déferlement au-dessus du récif. Il est remarquable que l'analyse factorielle ait montré une coïncidence entre, d'une part le maximum de vent d'ouest et des espèces typiquement océaniques, d'autre part entre un maximum d'alizé et des espèces typiquement lagonaire ou récifales. On peut en voir une confirmation dans les indices de diversité de Shannon ( $H'$ ) de ces récoltes (Binet, en préparation). Le «bloom» d'*Acartia australis* qui se produit en octobre autour du récif ( $H' = 0,2$  bits individus<sup>-1</sup> à la station RF) gagne la passe ( $H' = 0,4$ ) et le proche large ( $H' = 0,5$ ). A l'intérieur du lagon, cette dominance d'*A. australis* est beaucoup moins ressentie ( $H' = 2,4$  bits individus<sup>-1</sup>, station IM). L'extension de la population d'*A. australis* s'effectue donc bien plus vers le large (et l'ouest) que vers l'intérieur

du lagon (plus à l'est), elle semble gouvernée par le renforcement de l'alizé qui, primo, accroît la vitesse de dérive des eaux superficielles et deuxio, crée – vraisemblablement – un enrichissement par remontée d'eaux profondes aux accores du récif. En juin-juillet, la situation est inversée. La fréquence des vents d'ouest est la plus élevée et on peut raisonnablement s'attendre à une entrée d'eau océanique dans le lagon. Dans la passe et près du récif on observe le 13 juillet des diversités parmi les plus élevées de l'année: respectivement  $H' = 5,2$  et  $5,3$  contre  $3,1$  et  $2,1$  en moyenne. A l'intérieur du lagon c'est également à cette date qu'on rencontre le plus grand nombre d'espèces (44 à la station IM, contre 26 en moyenne).

En définitive, l'hypothèse d'une inversion de la circulation, causée par un changement dans le régime des vents, rend bien compte des différences de composition des peuplements entre périodes de vents d'ouest et d'alizés renforcés.

Quant à l'opposition, relevée entre deux types de baies, elle résulte vraisemblablement de la conjugaison de plusieurs facteurs topographiques, bathymétriques, hydrologiques et, vraisemblablement, géo-pédologiques. Les baies de la côte ouest ne débouchent pas directement sur le large, mais sur le lagon. Les échanges avec le large se font par une série de passes au travers du récif: Saint-Vincent, Uitoé, Dumbéa, Boulari. L'ouverture de la baie du Prony, sur la partie sud du lagon n'est séparée du large que par quelques récifs épars. Au fond des baies de Saint-Vincent et Dumbéa se jettent des rivières importantes (Ouenghi, Tontouta, Dumbéa), soumises à de fortes crues. Ces baies sont peu profondes et encombrées d'alluvions. Au contraire, la baie du Prony s'enfonce dans un massif de péridotites, ses berges sont abruptes et la profondeur moyenne importante. La baie se termine en une ria au

fond de laquelle débouchent de petites rivières soumises à une faible irrégularité saisonnière. Le Tableau 4 résume ces différences et montre que les apports terrigènes dans les baies de Saint Vincent et Dumbéa d'une part, dans la baie du Prony d'autre part sont vraisemblablement très différents, quantitativement et qualitativement, et que ces différences ne sont probablement pas étrangères à l'existence de deux peuplements différents de copépodes.

#### Association d'espèces

On obtient, pour les mêmes espèces, deux partitions (une pour chaque série de récoltes). Il est assez facile de déterminer leurs préférences écologiques, en reportant les groupements obtenus dans l'espace factoriel. Or les plans d'échantillonnage de chacune des séries sont orientés, l'un vers les variations saisonnières, l'autre vers les variations régionales. Le recouplement des groupements issus des deux partitions aboutit à une seule partition où les préférences saisonnières et régionales de la plupart des espèces sont exprimées simultanément.

La discussion détaillée du classement obtenu sortirait des limites de cet article. Remarquons seulement qu'il n'y a pas de contradiction flagrante avec les classements de Farran (1936, 1949) des Copépodes de la Grande Barrière australienne ni avec ceux de Binet et Dessier (1968) à Madagascar, bien que ces classements aient été effectués de façon subjective. Malmgrem *et al.* (1978) séparent les espèces indicatrices de saison froide et de saison chaude d'un lagon de Micronésie par une analyse des correspondances. Cependant la différence de température entre les récoltes d'été et celles d'hiver ( $0,7^\circ\text{C}$ ) paraît bien faible pour caractériser des biotopes différents.

**Tableau 4.** Milieu naturel du bassin versant des baies échantillonnées. D'après différentes sources *in* O.R.S.T.O.M. (1981)

	Saint Vincent	Dumbéa	Prony
Profondeur aux stations (m)	25	20	45 – 45
Débit moyen des principales rivières ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ )	23	8	3.3
Irrégularité saisonnière Débit humide/débit sec	5.6	3.2	2.3
Géomorphologie	Collines de roches volcano-sédimentaires (grès, calcaires, rhyolites et schistes) Terrasses alluviales		Plateau de roches ultrabasiques soumis à un processus de dissolution par «Karst péridotitique»
Pédologie	Vertisols	Sols fersialitiques	Sols ferritiques appauvris indurés
Végétation	Sols d'apport alluvial Maquis Savane sèche ou arborée Mangrove		Maquis

C'est d'ailleurs un reproche analogue qui pourrait être fait au présent travail: il eût été souhaitable que les stations des diverses baies soient placées en des sites plus caractéristiques.

#### Schématisation du cycle saisonnier

L'analyse des radiales bimensuelles «Phare» montre trois coïncidences remarquables (Fig. 5 A). Le barycentre de la station médio-lagonaire (IM) se projette au milieu des barycentres des sorties de saison chaude, le barycentre de la passe du Phare Amédée (PA) est au milieu des récoltes de saison froide et le barycentre de la station du récif (RF) correspond au mois d'octobre. Ces trois pôles du plan factoriel correspondent respectivement à des espèces typiquement lagonaires, océaniques et enfin à *Acartia australis*.

Durant la saison chaude, les peuplements lagonaires ne subissent pas l'influence de ceux du proche large. En effet, les fortes précipitations créent un excédent d'eau dans le lagon qui s'évacue par les passes, d'autant plus facilement que les alizés renforcent le courant de sortie. Des espèces néritiques peuvent être entraînées hors du lagon. A partir du mois d'avril les apports d'eau douce diminuent, et les alizés s'affaiblissent. Il est probable que cette exportation diminue et puisse même s'inverser. En juin et juillet, on observe assez fréquemment des vents d'ouest à la faveur desquels de l'eau océanique et du plancton hauturier pénètrent dans le lagon. Enfin, de septembre à novembre c'est l'étiage, les apports d'eau douce sont minimes, le réchauffement superficiel est encore peu sensible. La stratification est donc faible. Les alizés reprennent avec force en octobre et on peut estimer que, le long de la côte ouest, toutes les conditions favorables à un upwelling sont réunies. On observe alors un pullulement d'*Acartia australis* autour du récif, des passes et jusqu'au proche large. L'intérieur du lagon est relativement moins touché par cette explosion.

#### Conclusion

Les données utilisées dans cet article ont été l'objet d'un autre type de traitement, axé sur les indices attachés à la mesure de la diversité (Binet, en préparation). Ces indices ont permis de décrire un schéma de fonctionnement de l'écosystème planctonique, en fonction des stress subis, ou des états d'équilibre ou de maturation atteints par les peuplements.

L'utilisation d'une analyse d'inertie, complétée par deux types de classifications aboutit à des résultats d'une autre nature. En présentant une ordination en espace réduit de l'ensemble des observations, on dégage – indirectement – les principaux gradients selon lesquels les récoltes de plancton s'ordonnent. Cette mise en évidence des facteurs écologiques se fait au vu des projections des observations dans les premiers plans factoriels, compte

tenu des caractéristiques liées aux observations (lieu, date, environnement physico-chimique). La supériorité de l'analyse des correspondances, présentement utilisée, sur les autres analyses d'inertie, est de permettre la représentation simultanée des ensembles observations et variables et donc d'accroître les possibilités d'interprétation. Enfin, l'utilisation conjointe de méthodes de classification permet de délimiter des associations (d'espèces ou de récoltes) selon un critère objectif.

En conclusion, le cycle saisonnier de ce lagon est, au moins autant conditionné par la direction du flux qui traverse les passes que par les variations de température. Le sens du flux dépend de la direction des vents et de l'importance des apports fluviaux, éléments qui déterminent eux-mêmes l'enrichissement en sels nutritifs. L'influence des vents sur les teneurs en sels nutritifs ne se limite pas au seul upwelling des accores; dans les zones peu profondes, la turbulence remet en suspension des particules sédimentées par temps calme. Quant aux apports d'eau douce, ils règlent la distribution des éléments terrigènes et jouent donc vraisemblablement un rôle dans la répartition des communautés spécifiques (baies envasées, recevant les effluents de terrains fertiles ou baie profondément indentée dans un plateau stérile).

Enfin, à l'échelle annuelle une certaine régulation se produit: les facteurs qui causent une exportation de plancton vers le large (alizés, crues), sont également responsables d'un certain enrichissement. C'est peut-être une des raisons de la relative homéostasie du milieu lagonaire interne (Binet, en préparation).

*Remerciements.* Les calculs ont été effectués grâce aux programmes de A. Laurec, mis en oeuvre à l'Antenne ORSTOM du Centre Océanologique de Bretagne par Le Chauve et Corre. Je tiens à leur exprimer ici tous mes remerciements.

#### Littérature citée

- Aldredge, A. L. and J. M. King: Distribution, abundance and substrate preferences of demersal reef zooplankton at Lizard Island Lagoon, Great Barrier Reef. *Mar. Biol.* 41, 317–333 (1977)
- Benzécri, J. P. *et al.*: L'analyse des données. Tome 1. La Taxinomie, 615 pp. Tome 2. L'analyse des correspondances, 619 pp. Paris: Dunod 1973
- Bertier, P. et J. M. Bouroche: Analyse des données multidimensionnelles, 270 pp. Paris: Presses Universitaire de France 1975
- Binet, D.: Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M. Sér. Océanogr.* 16, 19–61 (1978)
- Binet, D.: Essai d'interprétation de la dynamique des peuplements de Copépodes planctoniques du lagon néo-calédonien (Sud-Ouest Pacifique) par les composantes de la diversité spécifique. (En préparation)
- Binet, D. et A. Dessier: Zooplancton de la région de Nosy-Bé. III. Premières données sur les Copépodes. *Cah. O.R.S.T.O.M. Sér. Océanogr.* 6, 3–26 (1968)
- Bouroche, J. M. et G. Saporta: L'analyse des données, 127 pp. Paris: Presses Universitaire de France 1980

- Bourret, P., D. Binet, C. Hoffschir, J. Rivaton et H. Velayoudon: Evaluation de l'«effet d'île» d'un atoll. Plancton et micro-necton au large de Mururoa (Tuamotus), 124 pp. multigraphié. Nouméa: Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer 1979
- Chardy, P., M. Glemarec and A. Laurec: Application of inertia methods to benthic marine ecology: practical implications of the basic options. *Estuar. cstl mar. Sci.* 4, 179–205 (1976)
- Dandonneau, Y.: Recession of chlorophyll poor surface waters during winter in the southwestern Pacific. *Trop. Ocean-Atmos. Newsl. (TO-AN) (Wash., U.S.A.)* 9, p. 4 (1982)
- Dandonneau, Y. and F. Gohin: Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern tropical Pacific (14–22°S, 160–175°E). *Deep-Sea Res. (Sous presse)*
- Dessier, A. et A. Laurec: Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (R. P. Congo). Description mathématique. *Oceanol. Acta* 1, 285–304 (1978)
- Farran, G. P.: Copepoda. *Scient. Rep. Gt Barrier Reef Exped.* 5, 73–142 (1936)
- Farran, G. P.: The seasonal and vertical distribution of the Copepoda. *Scient. Rep. Gt Barrier Reef Exped.* 2, 291–312 (1949)
- Frontier, S.: Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du bâton brisé. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 25, 67–76 (1976)
- Gaudy, R.: Note préliminaire sur la systématique et la répartition annuelle des Copépodes des eaux superficielles de Tuléar (Madagascar). *Recl Trav. Stn mar. Endoume (h. sér)* 6, 71–99 (1967)
- Gerber, R. P.: Species composition and abundance of lagoon zooplankton at Eniwetak Atoll, Marshall Islands. *Atoll Res. Bull.* 247, 1–22 (1981)
- Hobson, E. S. and J. R. Chess: Zooplankton that emerge from the lagoon floor at night at Kure and Midway Atolls, Hawaii. *Fish. Bull. U.S.* 77, 275–280 (1979)
- Jarrige, F., R. Radok, G. Krause et P. Rual: Courants dans le lagon de Nouméa (Nouvelle-Calédonie), 6 pp. multigraphié. Nouméa: Office de la Recherche Scientifique Outre-Mer 1975
- Lebart, L.: Introduction à l'analyse des données. Analyse des correspondances, validité des résultats. *Consommation. Annl. C.R.E.D.O.C. (Paris)* 4, 65–87 (1969)
- Malmgren, B., C. Oviatt, R. Gerber and H. P. Jeffries: Correspondence analysis: applications to biological oceanographic data. *Estuar. cstl mar. Sci.* 6, 429–437 (1978)
- McWilliam, P. S., P. F. Sale and D. T. Anderson: Seasonal changes in resident zooplankton sampled by emergence traps in One Tree lagoon, Great Barrier Reef. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 52, 185–203 (1981)
- Moore, E. and F. Sander: Quantitative and qualitative aspects of the zooplankton and breeding patterns of copepods at two Caribbean coral reef stations. *Estuar. cstl mar. Sci.* 4, 589–607 (1976)
- O.R.S.T.O.M. (Ed.): Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances, 53 pl. Paris: Office de la Recherche Scientifique Outre-Mer 1981
- Rénon, J. P.: Un cycle annuel du zooplancton dans un lagon de Tahiti. *Cah. O.R.S.T.O.M. Sér. Océanogr.* 16, 63–88 (1978)
- Russell, F. S.: The zooplankton III. A comparison of the abundance of zooplankton in the Barrier Reef lagoon with that of some regions in northern European waters. *Scient. Rep. Gt Barrier Reef Exped.* 2, 176–201 (1934)
- Russell, F. S. and J. S. Colman: The zooplankton II. The composition of the zooplankton of the Barrier Reef lagoon. *Scient. Rep. Gt Barrier Reef Exped.* 2, 159–176 (1934)
- Sale, P. F., P. S. McWilliam and D. T. Anderson: Composition of the near-reef zooplankton at Heron Reef, Great Barrier Reef. *Mar. Biol.* 34, 59–66 (1976)
- Sale, P. F., P. S. McWilliam and D. T. Anderson: Faunal relationships among the near-reef zooplankton at three locations on Heron Reef, Great Barrier Reef, and seasonal changes in this fauna. *Mar. Biol.* 49, 133–145 (1978)
- Sander, F. and E. Moore: A comparative study of inshore and offshore copepod populations at Barbados, West Indies. *Crustaceana* 35, 225–240 (1978)

Date of final manuscript acceptance: June 1, 1984.

Communicated by J. M. Pérès, Marseille