DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE DANS LE PACIFIQUE ÉQUATORIAL : ÉVOLUTION DE L'ÉCOSYSTÈME

J. A GUEREDRAT, R. GRANDPERRIN et C. ROGER

Océanographes de l'O.R.S.T.O.M. - Nouméa (Nouvelle Calédonie)

Résumé

Des prélèvements de zooplancton et de micronecton ont été effectués de nuit tout le long de l'équateur dans le Pacifique, à l'aide d'un filet conique dans la couche 0-200 m et d'un chalut pélagique Isaacs-Kidd entre 0 et 300 m.

L'analyse des Poissons, Euphausiacés et Copépodes de ces récoltes a permis l'étude de la biocénose du système des courants équatoriaux du Pacifique, où s'observe d'est en ouest une évolution régulière des caractéristiques physico-chimiques, dynamiques et biologiques. L'étude synthétique de l'écosystème a été conduite en utilisant la diversité spécifique comme expression numérique de la structure des trois taxocénoses.

On a évalué l'incertitude sur l'estimation de la diversité obtenue à partir de petits échantillons, par comparaison à des collectes analogues recueillies en stations fixes au cours de deux autres croisières équatoriales ; on conclut que, en dépit de cette incertitude, l'évolution longitudinale et temporelle de l'indice de Shannon, $I = -\sum_{i=1}^{n} p_i \log_2 p_i$, *traduit celle des taxocénoses étudiées. Par ailleurs, l'analyse par la méthode de raréfaction de Sanders a montré que l'emploi de deux chaluts de tailles différentes n'a pas d'incidence significative sur l'estimation de la diversité spécifique.*

A cause des biais que peuvent introduire les sous-estimations des nombres d'espèces récoltées ou retenues pour l'analyse des peuplements étudiés, la diversité s'est révélée être principalement l'expression de sa composante liée à la modalité de distribution des individus en espèces ; malgré une forte corrélation entre les valeurs de I, ε *et* I/I *max., c'est donc cette dernière expression qui a été considérée comme la plus représentative.*

Pour les trois taxocénoses, la diversité est faible à l'est, puis croît vers l'ouest, pour enfin diminuer légèrement au-delà de 160° W-180°. Cette évolution rend compte assez fidèlement de celle des principales caractéristiques de l'environnement, telles que l'élévation de la température, l'intensification de la thermocline et son enfoncement, l'affaiblissement de la divergence et à la limite sa disparition temporaire, la diminution des teneurs en sels nutritifs, la raréfaction du macrophytoplancton, et enfin la décroissance du taux de chlorophylle a. *D'est en ouest, la diversité spécifique traduit également l'augmentation du pourcentage de prédateurs mise en évidence dans la population de Copépodes, cette évolution de la structure trophique, ainsi que la décroissance de la biomasse des différents taxa, indiquant une élévation du degré de maturité de la biocénose.*

Abstract

Zooplankton and micronekton samples have been collected by night along the equator in the Pacific Ocean, with a plankton net in the 0-200 m layer, and with an Isaacs-Kidd midwater trawl in the 0-300 m layer.

Examination of the fishes, euphausiids and copepods from these samples allows us to study the biocenose of the Pacific Equatorial Currents System, where a regular evolution of the physico-chemical and biological characteristics is observed from East to West. The study of the ecosystem as a whole has been conducted through the use of the specific diversity as numerical expression of the communities structure.

The uncertainty of the measure of the specific diversity obtained from small samples has been estimated by

Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., vol. X, n° 1, 1972 : 57-69.

comparison with similar collections gathered during other equatorial cruises; it is concluded that, despite this uncertainty, the evolution of the Shannon's index : $I = -\sum_{i=1}^{n} p_i \log_2 p_i$ *represents that of the taxocenoses studied. On the other hand, an analysis by the Sanders' method of rarefaction has shown that the use of two different sizes of trawl has no significant influence on the value of the specific diversity obtained.*

Because of the possible bias introduced by under-estimation of the number of species collected or considered for the study, specific diversity as here used, expresses mainly the type of distribution of individuals into species; for that reason, despite a strong correlation between I, ε *and I/I max, this last expression has been considered as the most representative one.*

For the three taxonomic groups, the specific diversity is low in the East, increases roughly to the West and finally decreases slightly beyond 160°W-180°. This evolution is indicative of the change of the main environmental characteristics, such as the increase of temperature, the strengthening and sinking of the thermocline, the weakening of the divergence and even its temporary disappearance, the diminution in nutrient salt concentrations, macrophytoplankton and chlorophyll a *contents. From East to West, the increase of specific diversity also conformes to the rise of the percentage of predators observed in the copepods population; this evolution of the trophic structure, as well as the decrease of the biomass in the different taxa, suggests an elevation of the degree of maturity of the biocenoses.*

INTRODUCTION.

Au cours de la croisière transpacifique « ALIZÉ » qui s'est déroulée de novembre 1964 à mars 1965 le long de l'équateur, des Iles Galapagos au 160 °E, le navire océanographique « CORIOLIS » du Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa effectua, entre autres prélèvements, des récoltes de zooplancton et de micronecton (fig. 1). Les propriétés physico-chimiques, notamment la profondeur du contre-courant de Cromwell et l'intensité de la divergence équatoriale, évoluant fortement d'est en ouest, leurs variations entraînent de profondes modifications dans la richesse et la composition spécifique de la flore et des différentes faunes. Les répartitions, le long de la radiale, des Poissons épi — et mésopélagiques, des Euphausiacés et des Copépodes ont déjà fait l'objet de diverses analyses zoogéographiques, biologiques et écologiques (GRANDPERRIN et RIVATON, 1966; GRANDPERRIN et LEGAND, 1967; ROGER, 1967 a, b et c; GUEREDRAT, 1971 a). Nous les reprenons ici en étudiant l'évolution de l'ensemble de l'écosystème dans le Pacifique le long de l'équateur.

1. — MATÉRIEL.

Les Copépodes ont été récoltés à l'aide d'un filet conique ordinaire de 1 mètre de diamètre à l'ouverture et de maille n° 000 (vide de maille compris entre 0,9 et 1,0 mm). Les Euphausiacés et les Poissons l'ont été, dans les premières stations, avec un chalut pélagique Isaacs-Kidd de 10 pieds (IKMT 10) (ISAACS et KIDD, 1953) puis, à partir de la station 8, avec un chalut Isaacs-Kidd de 5 pieds (IKMT 5). Les prélèvements ont été effectués par traits obliques parcourant environ 6000 mètres, et échantillonnant de la manière suivante : pour le chalut, la couche 0-300 mètres, chaque soir, 2 heures après le coucher du soleil; pour le filet conique, la couche 0-200 mètres, 3 heures après le coucher du soleil.

La numération des Poissons et des Euphausiacés a porté sur la totalité de chaque récolte alors que celle des Copépodes n'a été réalisée que sur des sous-échantillons obtenus à l'aide du diviseur FOLSOM (MC EWEN *et al.*, 1964). Au total, 113 espèces de Poissons ont été prises en considération, seuls quelques rares individus indéterminés ayant été éliminés. Ces 113 espèces n'étaient représentées à aucune des stations simultanément, la station la plus riche en espèces n'en comptant que 27 et la

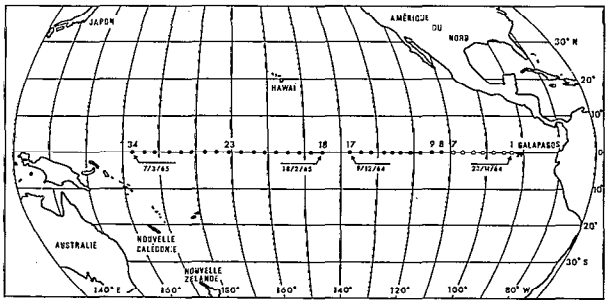

Fig. 1. — Croisière « ALIZÉ » : localisation des prélèvements :

○ chalut Isaacs-Kidd 10 pieds et filet conique.

● chalut Isaacs-Kidd 5 pieds et filet conique.

Station 8 : pas de chalut Isaacs-Kidd.

Stations 1 et 23 : pas de filet conique.

TABLEAU I

Effectifs des différentes espèces de Poissons capturées aux chaluts pélagiques Isaacs-Kidd de 5 et 10* pieds au cours de la croisière « ALIZÉ »

Stations	Effectifs par espèce **																											Total	I	$\frac{I}{I_{max}}$ %	ε %
1*	662	56	44	30	21	14	12	10	8	8	8	5	4	4	2	1	1	1	1	1								893	1,68	42	26
2*	228	61	36	31	18	12	11	4	4	2	1	1	1	1	1													412	2,21	64	56
3*	237	100	40	17	10	9	9	8	8	8	8	6	5	3	1	1	1	1	1	1	1	1						476	2,51	62	45
4*	66	64	16	9	8	8	8	4	4	4	3	1	1	1	1	1												199	2,72	74	74
5*	142	40	31	12	6	5	4	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1											253	2,18	63	56
6*	85	66	24	10	9	9	8	5	3	3	2	1	1	1	1													228	2,59	74	74
7*	80	42	24	21	16	10	5	5	5	4	4	3	2	1	1	1												224	2,93	78	81
9	14	6	5	4	3	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1									50	3,64	85	57
10	9	7	3	2	2	1	1	1	1																			27	2,64	83	96
11	15	10	5	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1														44	2,96	78	79
12	4	4	3	3	2	2	2	1	1	1																		23	2,97	89	111
13	20	4	4	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1											47	3,14	77	73
14	7	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1																	19	2,97	86	101
15	5	3	3	3	2	2	1	1	1	1																		22	3,09	93	119
16	15	5	4	3	3	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1												44	3,33	83	72
17	3	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1													24	3,78	97	133
18	34	6	4	4	3	3	2	2	1	1	1																	61	2,35	68	63
19	8	5	4	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1				54	4,29	94	117
20	7	4	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							37	4,06	93	116
21	8	7	5	5	3	3	2	2	1	1	1	1	1	1														41	3,39	89	107
22	19	10	7	6	5	5	4	4	3	3	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1						81	3,79	85	91
23	12	9	7	6	4	4	4	3	3	3	3	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	78	4,24	89	102
24	16	9	7	7	5	5	4	4	4	3	3	3	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1					84	4,01	89	102
25	8	6	6	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				54	4,19	91	112
26	5	4	3	3	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1									36	4,00	94	123
27	13	4	4	3	3	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1											43	3,49	85	95
28	20	9	9	3	2	2	2	2	1	1	1	1	1															54	2,86	77	78
29	11	6	4	3	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1								44	3,76	87	98
30	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1									32	4,09	96	61
31	7	4	3	2	2	1	1	1	1	1	1																	24	3,07	89	62
32	18	8	7	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1									52	3,28	77	46
33	4	1	1	1	1	1	1	1	1																			12	2,91	92	118
34	2	2	1	1	1	1	1	1																				10	2,92	97	134

* IKMT 10.

** Les noms des 113 espèces de Poissons n'ont pas été reportés. (Ils figurent dans GRANDPERRIN et RIVATON, 1966).

TABLEAU II

Effectifs des différentes espèces d'Euphausiacés capturées aux chaluts pélagiques Isaacs-Kidd de 5 et 10* pieds au cours de la croisière « ALIZÉ »

Stations	*Thysanopoda tricuspidata*	*Thysanopoda monacantha*	*Thysanopoda aequalis*	*Thysanopoda pectinata*	*Thysanopoda cristata*	*Thysanopoda orientalis*	*Nematobrachion flexipes*	*Nematobrachion boopis*	*Nematoscelis microps*	*Nematoscelis gracilis*	*Nematoscelis tenella*	*Stylocheiron elongatum*	*Stylocheiron maximum*	*Stylocheiron abbreviatum*	*Euphausia diomedae*	*Euphausia paragibba*	*Euphausia eximia*	*Euphausia gibboides*	Total	I	$\frac{I}{I_{max}}$ %	ε %
1*	0	0	0	0	0	0	48	0	0	48	0	0	0	0	0	0	3 008	1 264	4 368	1,03	52	62
2*	0	0	0	0	0	0	48	0	0	32	104	0	0	0	8	0	1 664	232	2 088	1,07	41	42
3*	0	0	0	0	0	64	512	0	0	352	224	0	0	32	128	0	24 896	1 088	27 296	0,62	21	22
4*	0	8	0	0	0	48	176	0	0	48	88	0	40	0	128	0	3 120	144	3 800	1,15	36	30
5*	0	0	0	0	0	16	352	0	0	336	304	0	64	0	192	0	11 424	1 024	13 712	1,02	34	31
6*	0	0	8	0	0	40	896	0	8	296	152	0	0	0	96	0	8 544	384	10 424	1,06	34	28
7*	8	4	0	0	0	0	96	0	4	36	32	0	4	0	132	0	4 932	132	5 380	0,62	19	18
9	1	0	1	0	0	1	35	0	1	9	12	0	4	0	1	0	896	7	968	0,54	16	15
10	0	0	1	2	0	1	60	0	1	1	5	0	0	0	0	0	585	24	680	0,77	24	22
11	1	0	3	0	0	0	12	0	0	0	6	0	0	0	0	0	933	45	1 000	0,45	17	27
12	9	0	1	2	0	0	24	0	0	5	9	0	1	1	9	4	1 330	0	1 395	0,40	11	14
13	0	0	1	1	0	0	13	0	1	3	2	0	0	0	37	2	558	16	634	0,77	23	20
14	1	0	2	2	0	1	12	0	0	0	4	0	0	0	37	1	183	5	248	1,36	41	32
15	17	1	0	0	0	0	6	0	3	1	0	0	0	0	9	0	40	5	82	2,17	72	75
16	17	0	6	0	0	3	12	0	4	0	0	0	0	0	11	1	277	4	335	1,12	35	29
17	13	2	4	1	0	0	1	0	5	6	0	0	0	1	133	4	17	3	190	1,74	49	36
18	2	4	1	1	0	0	0	0	3	8	0	0	0	0	395	1	0	0	415	0,38	13	19
19	1	3	2	0	0	0	0	0	6	11	2	0	0	2	120	3	0	1	151	1,29	39	30
20	54	1	2	0	0	0	0	0	2	23	5	0	0	1	58	10	0	0	156	1,13	67	64
21	5	3	1	0	0	0	0	0	5	9	0	0	0	1	30	5	0	0	59	2,23	75	79
22	9	2	1	0	0	0	0	1	16	28	7	0	1	4	1 800	19	0	0	1 888	0,40	12	14
23	31	7	5	1	0	1	0	0	15	22	7	0	0	2	234	31	1	0	357	1,88	53	40
24	6	2	4	0	0	0	0	1	8	14	4	0	0	2	141	13	2	0	197	1,68	48	37
25	3	1	2	0	0	0	0	0	7	18	6	0	0	3	41	14	0	0	95	2,42	77	81
26	13	4	1	0	1	0	0	0	12	18	15	0	0	3	141	9	0	0	217	1,90	57	48
27	14	6	7	1	1	2	0	0	12	50	21	1	0	5	75	15	0	0	210	2,74	74	71
28	39	2	10	1	0	0	0	0	2	13	4	1	1	3	83	31	0	0	190	2,37	66	58
29	11	2	4	0	0	2	0	0	5	25	6	2	0	0	90	17	0	0	164	2,17	65	60
30	8	4	11	0	2	2	0	0	9	22	5	4	0	2	65	8	0	0	142	2,65	74	72
31	4	3	3	0	1	2	0	0	7	37	15	5	0	0	256	17	0	0	350	1,54	45	34
32	7	3	4	0	1	1	0	1	7	25	3	4	1	0	87	16	0	0	160	2,28	62	50
33	4	3	16	2	0	0	0	0	4	15	10	1	1	1	474	4	0	0	535	0,84	23	17
34	5	2	5	1	1	2	0	2	2	10	7	4	2	1	50	3	0	0	97	2,67	68	59

* IKMT 10.

plus pauvre 8. Les effectifs totaux sont reportés dans le tableau I. 18 espèces d'Euphausiacés ont été reconnues, leur nombre par station variant de 15 à 4 (tableau II). Pour les Copépodes, seules 13 espèces ont été retenues, celles-ci représentant approximativement 80 % de l'effectif total de chaque récolte. Elles figurent presque toutes dans chacun des échantillons (tableau III).

2. — TRAITEMENT DES DONNÉES.

Pour traduire la structure de la biocénose et étudier l'évolution de l'écosystème, nous utiliserons la diversité spécifique. L'indice de diversité que nous avons retenu est l'expression de SHANNON (1948) qui tient compte à la fois du nombre d'espèces et de leurs effectifs respectifs (indices d'espèces et de domi-

TABLEAU III

Effectifs des différentes espèces de Copépodes capturées au filet conique au cours de la croisière « ALIZÉ »

Stations	*Pleuromamma xiphias*	*Pleuromamma abdominalis*	*Pleuromamma quadrungulata*	*Eucalanus sublenuis*	*Eucalanus attenuatus*	*Eucalanus elongatus*	*Rhincalanus cornutus*	*Rhincalanus nasutus*	*Euchaeta marina*	*Euchaeta media*	*Eucalanus subcrassus*	*Euchaeta concinna*	*Undeuchaeta plumosa*	Total	I	$\frac{I}{I_{max}}$ %	ε %
2	0	7	21	3 689	578	7	592	153	28	7	7	341	0	5 430	1,53	44	34
3	102	146	0	9 930	917	0	44	146	449	131	0	670	0	12 535	1,24	39	43
4	128	352	16	15 168	848	64	0	96	32	0	0	624	0	17 328	0,96	30	26
5	422	595	336	4 435	451	10	67	173	6 662	46	38	1 402	0	14 637	2,15	60	49
6	376	390	111	6 264	960	0	348	0	97	84	0	1 072	0	9 702	1,83	58	52
7	136	523	159	6 441	1 113	0	670	0	2 692	670	0	1 227	11	13 642	2,34	70	67
8	585	1 076	227	2 794	510	0	132	9	14 528	566	0	1 548	47	22 022	1,79	54	45
9	958	1 180	47	2 546	245	0	93	12	7 674	315	0	491	0	13 561	1,98	60	52
10	342	722	141	4 717	275	0	15	0	5 744	112	0	134	15	12 217	1,77	53	44
11	1 416	1 488	56	5 160	184	0	168	0	1 840	240	0	112	48	10 712	2,18	65	60
12	675	3 040	3	5 229	453	0	10	0	110	6	11	26	6	9 569	1,62	47	35
13	907	1 807	72	1 030	554	0	7	0	1 390	396	7	58	36	6 264	2,59	75	75
14	489	1 385	70	1 238	70	0	8	0	516	136	0	43	12	3 967	2,30	69	66
15	636	2 221	56	2 612	77	0	12	0	293	106	0	29	6	6 048	1,92	58	49
16	502	1 720	26	2 883	189	0	51	0	399	399	0	5	82	6 256	2,16	65	60
17	613	967	0	936	374	0	0	0	2 578	94	6	6	113	5 687	2,22	70	69
18	395	1 218	0	270	127	0	50	0	572	118	2	0	49	2 801	2,66	84	98
19	696	1 455	21	237	104	0	125	0	571	292	7	0	104	3 612	2,49	75	76
20	876	1 649	0	280	596	0	88	0	3 636	184	0	0	118	7 427	2,12	71	72
21	1 058	3 285	0	1 114	1 197	0	473	0	6 351	84	42	14	42	13 660	2,20	66	61
22	1 253	3 935	0	429	894	0	338	0	1 394	162	14	14	92	8 525	2,32	70	67
24	1 098	2 492	0	366	1 422	0	380	0	6 125	169	28	0	127	12 207	2,12	67	64
25	911	1 312	0	286	2 183	0	258	0	2 407	27	16	0	150	7 550	2,36	74	77
26	790	1 638	0	185	1 246	0	1 282	0	1 930	0	7	14	135	7 227	2,49	79	85
27	223	1 151	8	353	932	0	624	0	3 376	83	15	0	105	6 970	2,24	71	71
28	282	1 316	0	14	549	0	232	0	2 013	7	35	0	84	4 532	2,08	66	63
29	315	722	8	38	1 160	0	561	0	1 651	31	8	0	31	4 525	2,29	69	66
30	408	776	0	16	1 296	0	272	0	680	24	24	0	56	3 552	2,34	74	76
31	359	930	7	27	1 275	0	359	0	3 532	0	27	0	86	6 602	1,95	61	56
32	415	1 725	0	70	1 753	0	2 570	0	331	14	35	0	253	7 166	2,26	71	72
33	376	451	0	0	286	0	323	0	1 241	11	0	0	90	2 778	2,22	79	89
34	262	517	0	0	350	0	194	0	1 569	7	4	0	80	2 983	2,05	68	69

nance), sans être cependant basée sur des hypothèses de distribution : $I = -\sum_{i=1}^{n} p_i \log_2 p_i$, p_i représentant le pourcentage des individus appartenant à l'espèce i, la somme étant étendue à toutes les espèces. Notons que p_i est l'estimation, à partir de l'échantillon, de la proportion théorique de chaque espèce dans le peuplement, cette estimation étant d'autant meilleure que l'échantillon est de plus grande taille. Or, certains effectifs, notamment ceux des Poissons, sont très faibles, et l'on peut se demander si la diversité calculée sur l'échantillon est une estimation acceptable de celle du peuplement dont il est extrait. Il est donc nécessaire de vérifier si ce matériel convient néanmoins à l'étude que nous nous proposons de faire.

Pour estimer la variabilité de la valeur de la diversité obtenue à partir d'un petit échantillon, on a utilisé le matériel récolté au cours d'une station fixe, effectuée également sur l'équateur pendant la

croisière « CARIDE 5 » (MICHEL *et al.*, 1971); cette station se compose de 6 traits de mêmes caractéristiques que ceux d'« ALIZÉ » (0-300 m de nuit) et ayant fourni des échantillons de tailles comparables (10 à 20 Poissons par trait). Le tableau IV montre que l'intervalle de confiance à 95 % d'un seul échantillon par rapport à la moyenne des diversités obtenues d'après les 6 récoltes est de ± 0,33 bit / individu. Si on postule que la dispersion des organismes du peuplement rencontré à « CARIDE 5 » est du même type que celle des organismes des populations rencontrées lors des stations d'« ALIZÉ » ayant fourni des effectifs comparables, nous pouvons admettre que l'intervalle de confiance défini pour « CARIDE 5 » est applicable aux plus petits échantillons d'« ALIZÉ ».

En ce qui concerne les effectifs plus importants, compris entre 20 et 60 individus par station, un raisonnement identique effectué sur les récoltes de la croisière « CARIDE » 1 (REPELIN *et al.*, 1969) permet d'attribuer, dans les mêmes conditions, aux diversités calculées pour chaque station, un intervalle de confiance de ± 0,22 bit/individu (tableau V). Ainsi, il se vérifie bien que la valeur estimée de la diversité du peuplement de Poissons des échantillons est d'autant plus imprécise que les effectifs sont plus faibles. Quand ils dépassent 60, nous admettrons que la diversité calculée sur l'échantillon est une estimation satisfaisante de celle du peuplement.

Malgré ces incertitudes, qui ne sont d'ailleurs vraiment importantes que pour les stations les plus pauvres d'« ALIZÉ », nous verrons qu'il est possible de mettre en évidence l'allure générale de l'évolution de la diversité spécifique du peuplement le long de l'équateur.

Par ailleurs, nous avons signalé que les 7 premiers prélèvements de micronecton ont été effectués à l'aide d'un chalut pélagique Isaacs-Kidd de 10 pieds d'ouverture à la base (IKMT 10) alors que tous les autres l'ont été avec un chalut de 5 pieds (IKMT 5). Si nous avions à décrire, par exemple, l'évolution des biomasses de chaque espèce le long de la radiale, il conviendrait de ramener les 7 récoltes de l'IKMT 10 aux récoltes théoriques qu'aurait collecté, aux mêmes stations, un IKMT 5 utilisé dans des conditions identiques et suivant le même protocole. En supposant, pour simplifier, que le rapport des effectifs totaux soit égal au rapport des surfaces d'ouverture des deux filets, nous aurions pu alors utiliser la « méthode de raréfaction » de SANDERS (1968) pour déterminer, dans l'échantillon réduit, le nombre réduit d'espèces et leur fréquence. En fait, comme notre étude porte sur la diversité spécifique exprimée par l'indice de SHANNON, dans le calcul duquel n'interviennent que les fréquences relatives de chaque espèce, il n'est pas nécessaire de raréfier les 7 premiers prélèvements, d'autant plus que leurs

TABLEAU IV

Indices de diversité obtenus à station fixe durant la croisière « CARIDE » 5 (effectifs compris entre 10 et 20)

N° des traits	216	222	227	231	264	269
Effectifs par espèce	4	3	6	5	10	2
	2	3	2	2	2	2
	2	2	2	1	1	1
	1	2	1	1	1	1
	1	1	1	1	1	1
	1	1	1	1	1	1
		1		1	1	1
		1			1	1
					1	
Totaux....	11	14	13	12	19	10
I.....	2,37	2,84	2,20	2,45	2,40	2,92

moyenne : 2,53
variance s^2 : 0,0820
écart type s : 0,286
t (5 ddl) : 2,571
intervalle de confiance $\pm \frac{ts}{\sqrt{N-1}}$ à 95 % : ± 0,33

TABLEAU V

Indices de diversité obtenus à station fixe durant la croisière « CARIDE » 1 (effectifs compris entre 20 et 60)

N° des traits	54	55	56	60	61	62
Effectifs par espèce	9	7	6	8	17	18
	6	6	5	8	11	10
	3	4	4	4	6	8
	3	3	2	3	4	5
	2	3	2	2	4	5
	2	2	2	2	3	3
	2	2	2	2	2	2
	2	2	2	1	1	2
	2	2	1	1	1	1
	2	2	1	1	1	1
	1	2	1	1	1	1
	1	2	1	1	1	1
	1	1		1	1	1
	1	1		1	1	1
	1	1		1	1	1
		1			1	1
					1	
Totaux....	38	41	29	37	57	61
I.....	3,29	3,73	3,30	3,40	3,29	3,21

moyenne : 3,37
variance s^2 : 0,0372
écart type s : 0,193
t (5 ddl) : 2,571
intervalle de confiance $\pm \frac{ts}{\sqrt{N-1}}$ à 95 % : ± 0,22

TABLEAU VI

Raréfaction pour les Poissons des récoltes de l'IKMT 10 pour passer à l'IKMT 5 et incidence sur l'indice de SHANNON (*rapport des surfaces d'ouverture des 2 filets approximativement égal à 4*)

N° Stations	1		2		3		4		5		6		7	
	O	R	O	R	O	R	O	R	O	R	O	R	O	R
Effectifs observés (O) et Effectifs réduits (R)	662	165	228	57	237	59	66	17	142	35	85	21	80	20
	56	14	61	15	100	25	64	16	40	10	66	17	42	11
	44	11	36	9	40	10	16	4	31	8	24	6	24	6
	30	8	31	8	17	4	9	2	12	3	10	3	21	5
	21	5	18	4	10	3	8	2	6	2	9	2	16	4
	14	4	12	3	9	2	8	2	5	1	9	2	10	3
	12	3	11	3	9	2	8	2	4	1	8	2	5	1
	10	2	4	1	8	2	4	1	4	1	5	1	5	1
	8	2	4	1	8	2	4	1	1	1	3	1	5	1
	8	2	2	1	8	2	4	1	1	1	3	1	4	1
	8	2	1	1	8	2	3	1	1	—	2	1	4	1
	5	1	1	—	6	2	1	1	1	—	1	—	3	1
	4	1	1	—	5	1	1	—	1	—	1	—	2	1
	4	1	1	—	3	1	1	—	1	—	1	—	1	—
	2	1	1	—	1	1	1	—	1	—	1	—	1	—
	1	1			1	1	1	—	1	—			1	—
	1	—			1	—			1	—				
	1	—			1	—								
	1	—			1	—								
	1	—			1	—								
					1	—								
					1	—								
Total (1)	893	223	412	103	476	119	199	50	253	63	228	57	224	56
I observé	1,68		2,21		2,51		2,72		2,18		2,59		2,93	
I réduit		1,67		2,21		2,49		2,67		2,08		2,56		2,90

(1) L'effectif total réduit a été obtenu en divisant par 4 l'effectif total observé.

effectifs totaux sont relativement grands. En effet, on constate qu'entre les indices correspondants aux effectifs observés des Poissons et ceux correspondant aux effectifs réduits (tableau VI), la différence n'est pas significative au seuil de probabilité de 95 % ($0{,}562 < 2{,}447$). A fortiori, il n'est pas non plus nécessaire de réajuster les effectifs, encore plus grands, d'Euphausiacés pour calculer leur diversité. Cependant il est vraisemblable qu'à partir de la station 8, l'utilisation d'un engin ayant une surface d'ouverture plus petite, a dû augmenter les possibilités d'évitement de certains Poissons en particulier, entraînant ainsi un changement dans la faune échantillonnée par rapport à la faune en place. La diversité estimée pour les 7 premières stations serait alors plus significative.

3. — EXPRESSIONS DE LA DIVERSITÉ.

Les valeurs de I obtenues pour les trois taxa sont reportées sur la figure 2. Sur la figure 3 sont représentées les différentes valeurs du rapport $\frac{I}{I_{max}}$, Imax étant la diversité maximale correspondant à une distribution théorique dans laquelle toutes les espèces (n) seraient également représentées : $I_{max} = \log_2 n$. Sur la figure 4 est reportée l'« équitabilité » $\varepsilon = \frac{n'}{n}$ (LLYOD et GHELARDI, 1964) où n est le nombre d'espèces observé et n' le nombre d'espèces correspondant à la distribution de hasard de MAC ARTHUR présentant la même diversité.

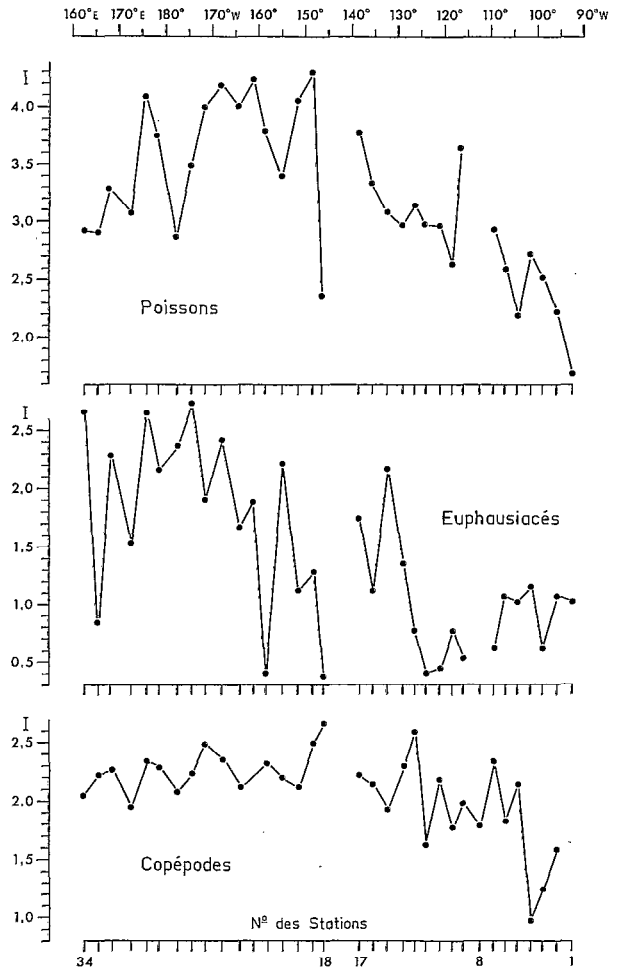

Fig. 2. — Évolution est-ouest de la diversité spécifique : $I = -\sum_{i=1}^{n} p_i \log_2 p_i$ (exprimée en bit/individu) dans le Pacifique le long de l'équateur.

Soulignons que l'expression de l'équitabilité par ε ne signifie nullement que nous attribuons au modèle de distribution de MAC ARTHUR une signification particulière sur le plan écologique, cette distribution est employée ici uniquement comme distribution de référence.

Nous nous proposons de déterminer si l'une de ces trois expressions semble préférable dans le cas de nos échantillons.

MARGALEF (1970) insiste sur le fait que l'indice de diversité d'un peuplement doit rendre compte à la fois du nombre des espèces qui le composent et de leur agencement. Mais cela implique que toutes les espèces aient été capturées. Or, certains de nos prélèvements ne semblent pas remplir cette condition.

— Pour les Copépodes, comme seul un petit nombre d'espèces a été retenu, l'analyse fournit une diversité qui traduit, presque uniquement, l'organisation de la communauté, de telle sorte que l'évolution longitudinale de I est peu différente de celles de $\frac{I}{I_{max}}$ ou de ε. En effet, les corrélations entre I et $\frac{I}{I_{max}}$ d'une part, et I et ε d'autre part sont particulièrement fortes (0,964 et 0,877).

— Pour les Poissons, les prélèvements effectués à l'ouest paraissent insuffisants puisque les espèces collectées sont peu nombreuses et peu représentées; ainsi, l'indice I traduirait mal le double aspect de la diversité, ne pouvant dans ce cas rendre compte de façon satisfaisante de la diversité d'espèce.

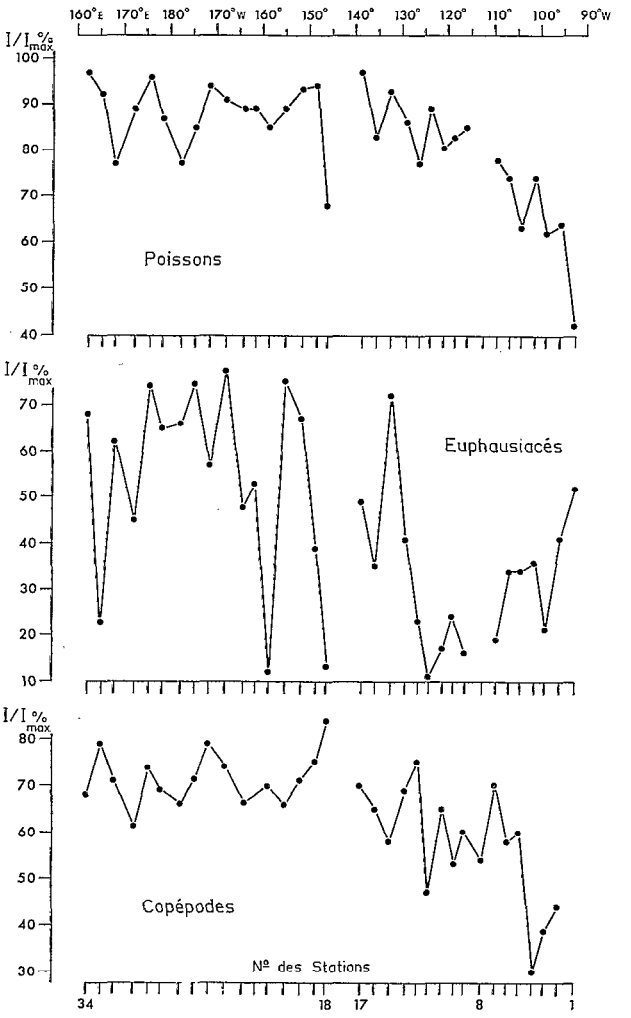

Fig. 3. — Évolution est-ouest du rapport I/I_{max} dans le Pacifique le long de l'équateur.

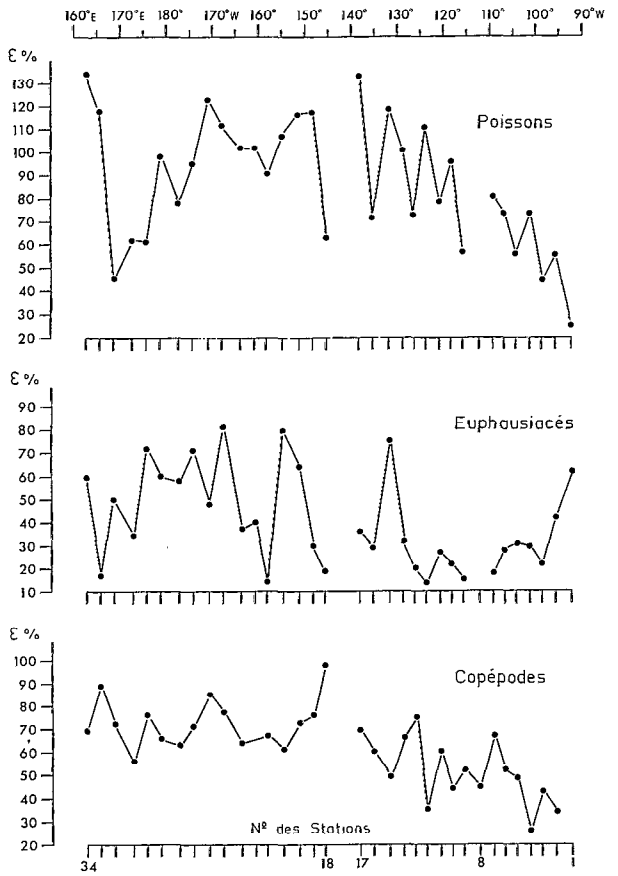

Fig. 4. — Évolution est-ouest de l'« équitabilité » ε dans le Pacifique le long de l'équateur.

— Pour les Euphausiacés, au contraire, il semble que l'échantillonnage ait été satisfaisant dans tous les cas puisque le nombre moyen d'espèces différentes capturées au cours d'une station par rapport au nombre d'espèces réellement en place d'après BRINTON (1962) s'avère au moins aussi élevé à l'ouest qu'à l'est.

Nous ne pouvons donc utiliser I pour les trois groupes.

Par ailleurs, DAGET (1970) remarque « qu'il peut y avoir des inconvénients à comparer l'indice de diversité de deux échantillons si le nombre des espèces dans les peuplements dont ces échantillons ont été extraits n'est pas le même ». En tenant compte de cette incertitude aussi bien que de la sous-estimation du nombre d'espèces dans certains de nos échantillons, nous sommes amenés à choisir entre $\frac{I}{I_{max}}$ et ε pour exprimer l'équitabilité. Or, on constate dans le tableau 1 qu'à 13 stations ε dépasse 100 %, c'est-à-dire que dans ce cas on a une distribution plus équitable que celle correspondant au modèle de MAC ARTHUR. Il nous paraît donc préférable de rejeter ce modèle en tant que distribution limite, bien que l'évolution de ε le long de l'équateur soit la même que celle de $\frac{I}{I_{max}}$ et que ces deux séries de valeurs aient comme coefficients de corrélation pour les Copépodes, les Euphausiacés et les Poissons respectivement les valeurs 0,958, 0,956 et 0,807.

Sur les courbes de I/I_{max} il semble que l'on puisse observer d'est en ouest une croissance de l'équitabilité qui se stabilise puis a tendance à décroître en fin de croisière. Cette évolution traduit un certain nombre de phénomènes écologiques dont nous allons maintenant esquisser l'analyse.

4. — RÉSULTATS ET DISCUSSION.

Le système des courants équatoriaux du Pacifique constitue une entité dynamique dont l'évolution, le long de l'équateur, entraîne celle de la population qu'elle renferme. Parmi les facteurs qui définissent l'écosystème et, dont la diversité rend compte d'après les travaux de MARGALEF, nous disposons de données concernant l'environnement physico-chimique, le phytoplancton et certaines caractéristiques du comportement des espèces.

4.1. — L'environnement.

A partir des données d'ISAKOV (1950), AUSTIN et RINKEL (1957), WYRTKI (1966) DESROSIÈRES, LE BOURHIS et WAUTHY (1968), ROTSCHI (1968), ROTSCHI *et al.*, (1967), ROTSCHI et JARRIGE (1968), DESROSIÈRES (1969), LEMASSON et PITON (1969) et HISARD et RUAL (1970), GUEREDRAT (1971 a) a esquissé les principales tendances de l'évolution générale du milieu d'est en ouest (physico-chimie, dynamique et phytoplancton). Nous ne reprendrons pas ici les détails de cette analyse, dont les principales données sont représentées dans les figures 5, 6, 7 et 8; nous en retiendrons seulement les grandes lignes :

— A l'est : température de surface inférieure à 20° C, thermocline peu marquée, divergence et upwelling bien caractérisés; assez fortes concentrations des sels nutritifs dans les couches superficielles; macrophytoplancton de surface très abondant et taux élevé de chlorophylle *a*.

— A partir de 110° W cette situation évolue progressivement vers l'ouest, où l'on constate au-delà de 150° W : une couche isotherme épaisse et chaude (plus de 25° C), une thermocline très nette, une divergence faible pouvant même être remplacée à certaines périodes par une convergence;

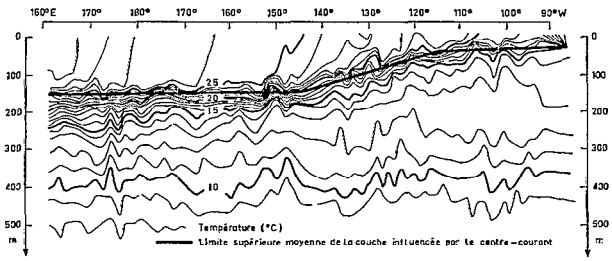

Fig. 5. — Coupe verticale de la température le long de l'équateur (d'après GUEREDRAT, 1971 a).

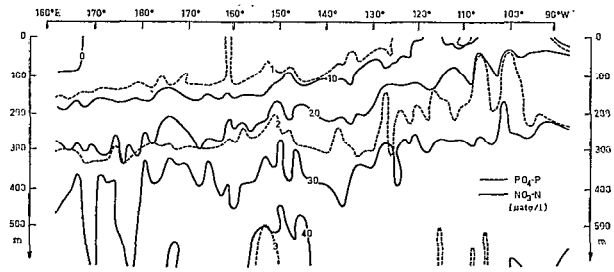

Fig. 6. — Coupe verticale du phosphate minéral et de l'azote sous forme de nitrate dissous le long de l'équateur (d'après GUEREDRAT, 1971 a).

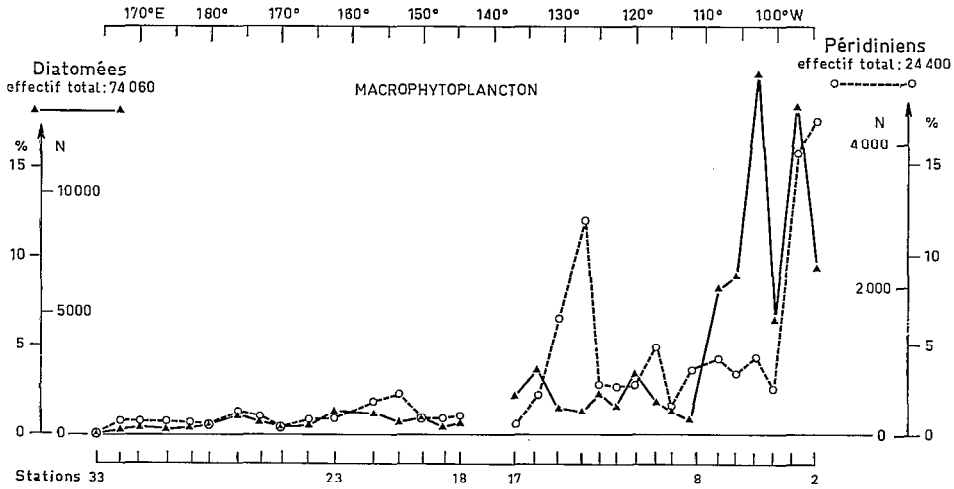

Fig. 7. — Distribution du macrophytoplancton de surface le long de l'équateur (d'après DESROSIÈRES, 1969).

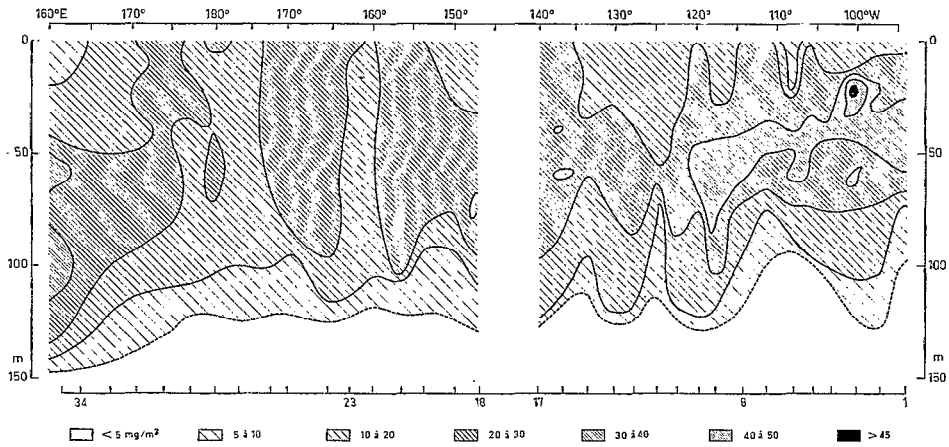

Fig. 8. — Coupe verticale de la chlorophylle *a* le long de l'équateur (d'après DESROSIÈRES *et al.*, 1968).

des teneurs faibles en sels nutritifs; le macrophytoplancton est quasi-inexistant en surface, la chlorophylle *a* moins abondante et distribuée plus profondément.

Étant donné la durée de la croisière « ALIZÉ », il est probable que les situations hydrologiques décrites à l'est et à l'ouest, diffèrent aussi à cause de variations dues au temps; cependant soulignons que ces deux situations sont celles que l'on retrouve généralement en permanence dans ces deux régions du Pacifique équatorial.

4.2. — Signification de la diversité.

4.2.1. — Environnement et diversité.

A l'est, la diversité est faible pour les trois groupes, puis semble augmenter vers l'ouest en rapport avec l'évolution du milieu que nous venons de décrire. A l'ouest, la diversité est forte mais tend à décroître légèrement en fin de croisière.

La température n'influe sans doute pas directement sur la diversité mais caractérise des masses d'eau dont les paramètres, tels que la circulation verticale et la thermocline, entraînent son évolution. En effet, un upwelling et une divergence sont généralement liés à des diversités moindres que celles qui s'observent dans des zones à eaux stratifiées ou à convergence (Margalef, 1967 a), l'eau stable d'une couche isotherme permettant une progression de l'organisation des peuplements vers une forte diversité (Margalef, 1967 b). La thermocline qui s'affirme vers l'ouest crée un milieu physique hétérogène, abritant, comme le prévoit Margalef (1967 b), une faune plus diversifiée. L'eutrophication de la couche superficielle à partir de la zone profonde se fait uniquement par diffusion verticale et conduit d'après Longhurst (1967) à un système biologique fermé hautement diversifié.

A l'est, le phytoplancton est très abondant et Margalef (1967 b) signale dans ce cas la dominance d'un petit nombre d'espèces animales donc une communauté à faible diversité.

Enfin, la faible décroissance de la diversité qui s'observe à l'extrêmité ouest de la radiale peut être liée à l'instabilité du milieu dans le temps (Pianka 1966) qui se traduit essentiellement par l'inversion des phénomènes de circulation verticale due au régime des vents.

Ainsi, il apparaît que les variations des diverses caractéristiques dynamiques, physico-chimiques et phytoplanctoniques, de même que leurs actions sur les taxocénoses étudiées peuvent être formulées de façon synthétique par l'évolution de la diversité spécifique de ces trois communautés.

4.2.2. — Diversité et maturité.

L'évolution de la diversité traduisant celle du degré de maturité de l'écosystème le long de l'équateur, il y aurait alors une augmentation de cette maturité d'est en ouest, suivie d'une légère décroissance.

A l'est, la situation est simple : les fortes teneurs en sels nutritifs, les concentrations élevées en Chl. *a* et l'abondance de macrophytoplancton déterminent l'installation d'un peuplement constitué d'un maximum d'herbivores (Vinogradov et Voronina, 1962), donc la prépondérance d'organismes de bas niveaux trophiques qui caractérise une communauté jeune (Margalef, 1963 et 1967 b).

A l'ouest, au contraire, on constate une plus grande complexité des phénomènes : les teneurs en sels nutritifs sont faibles, mais les concentrations en Chl. *a* atteignent des valeurs presque aussi élevées qu'à l'est. Or, le macrophytoplancton étant presque absent (du moins d'après nos prélèvements effectués seulement en surface), on est conduit à penser que la production primaire de cette région est surtout le fait de formes microphytoplanctoniques capables d'utiliser de la manière la plus efficiente les faibles ressources en sels (Strickland, 1967). Ce microphytoplancton à son tour, peut être consommé avec plus d'efficacité par des herbivores de petites tailles que par les grandes formes typiques des milieux eutrophiques (Longhurst, 1967); cette meilleure efficience caractérise un écosystème mûr.

En ce qui concerne les niveaux trophiques, nous ne disposons de données suffisantes que pour les Copépodes. A l'est, on observe une très nette prépondérance des herbivores représentés principalement par l'espèce *Eucalanus sublenuis* qui forme à elle seule 45 % de l'effectif total des 5 premières stations. Son abondance décroît ensuite très nettement vers l'ouest, alors que le pourcentage des espèces à plus hauts niveaux trophiques augmente (figure 9).

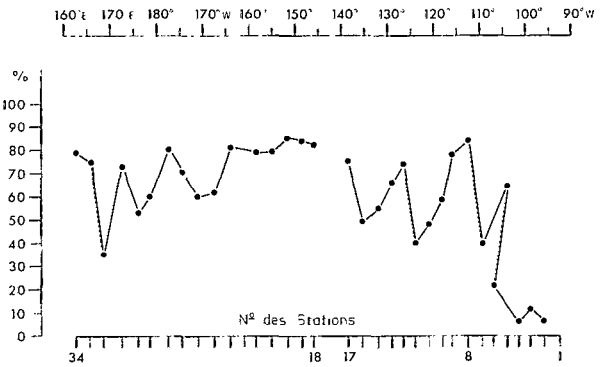

Fig. 9. — Évolution est-ouest du pourcentage des espèces carnivores par rapport à l'ensemble des Copépodes.

Parmi celles-ci, nous pouvons citer les espèces des genres *Pleuromamma* et *Euchaeta* dont les adultes sont essentiellement ou exclusivement des prédateurs (MULLIN, 1966). Dans la population de Copépodes, la corrélation entre le pourcentage de carnivores et la diversité est très forte puisqu'elle atteint 0,66. La courbe de ces pourcentages le long de l'équateur possède une grande similitude avec celle de la diversité et peut être considérée comme une représentation de l'évolution de la maturité de la taxocénose.

On peut penser qu'il en est de même pour la biocénose; en effet, BLACKBURN *et al.* (1970) signalent qu'à l'est l'ensemble du zooplancton serait composé principalement d'herbivores et le micronecton d'un mélange de niveaux trophiques avec toutefois une prédominance de carnivores primaires. Enfin, le fait que tous les taxa présentent une biomasse et une productivité maximales à l'est (REID, 1962; BLACKBURN *et al.*, 1970; etc.), permet également de penser que l'évolution de la maturité mise en évidence pour les Copépodes caractérise la biocénose équatoriale dans son ensemble.

5. — CONCLUSION.

La croisière transpacifique « ALIZÉ » a permis d'observer et de décrire une entité océanique évolutive s'étendant sur près du tiers du globe. La présente étude montre que l'emploi de la diversité spécifique, comme expression numérique de la « structure » de la biocénose, permet d'atteindre une conception cohérente des phénomènes observés et une compréhension générale de l'écosystème. Puisque nos prélèvements s'étalaient dans l'espace et le temps, nous avons mis en évidence l'évolution spatio-temporelle de cet écosystème. Les données physico-chimiques et floristiques de l'environnement ayant été prélevées en même temps que les échantillons faunistiques utilisés pour le calcul de la diversité spécifique, cette expression traduit bien l'évolution spatio-temporelle de l'écosystème. Nous avons montré, dans une étude sur l'Océan Indien, que la diversité spécifique peut rendre compte de variations essentiellement saisonnières (GUEREDRAT, 1971 b). Cependant, dans le cas présent, nous sommes enclins à penser que les variations de la diversité traduisent principalement l'évolution longitudinale de l'écosystème, ceci pour deux raisons principales. D'une part, les variations saisonnières, dans le domaine pélagique du Pacifique équatorial, sont négligeables (VINOGRADOV, 1968), car les rares différences saisonnières signalées par KING et HIDA (1957), ne sont pas statistiquement significatives, alors même qu'il s'agissait d'une des zones où les variations du régime des vents sont plus importantes. D'autre part, il nous faut souligner que les phénomènes dynamiques et les caractéristiques physico-chimiques et floristiques, que la diversité spécifique traduit dans notre étude, sont très précisément ceux que l'on retrouve en quasi-permanence le long de l'équateur à travers l'Océan Pacifique. Ils constituent d'ailleurs l'originalité du système des courants équatoriaux, et ils sont tous les conséquences plus ou moins directes du système des vents alizés qui domine la circulation des eaux superficielles dans cette région.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 3 décembre 1971.

BIBLIOGRAPHIE

AUSTIN (T. S.) et RINKEL (M. O.), 1957. — Variations in upwelling in the equatorial Pacific. *Proc. 9th Pacif. Sci. Congr.*, 16 : 67-71.

BLACKBURN (M. R.), LAURS (M.), OWEN (R. W.) et ZEITZSCHEL (B.), 1970. — Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.*, 7 : 14-31.

BRINTON (E.), 1962. — The distribution of Pacific Euphausiids. *Bull. Scripps Instn. Oceanogr.*, 8, n° 2 : 51-270.

DAGET (J.), 1970. — *In* Perspectives et limitations de la notion de diversité. *Inv. Pesq.*, 34, n° 1 : 65-72.

DESROSIÈRES (R.), 1969. — Surface macrophytoplankton of the Pacific Ocean along the equator. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 626-632.

DESROSIÈRES (R.), LE BOURHIS (J.) et WAUTHY (B.), 1968. — Mesures de production primaire de la croisière « Alizé » du N.O. Coriolis *O.R.S.T.O.M. Nouméa Océanogr. Rapp.*, 13 (multigr.) : 1-24.

GRANDPERRIN (R.) et RIVATON (J.), 1966. — « Coriolis » : Croisière « Alizé ». Individualisation de plusieurs ichtyofaunes le long de l'équateur. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, IV, n° 4 : 35-49.

GRANDPERRIN (R.) et LEGAND (M.), 1967. — Influence possible du système des courants équatoriaux du Pacifique sur la répartition et la biologie de deux Poissons bathypélagiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, V, n° 2 : 69-77.

GUEREDRAT (J. A.), 1971 a. — Évolution d'une population de Copépodes dans le système des courants équatoriaux

du Pacifique. Zoogéographie, écologie, diversité spécifique. *Mar. Biol.*, 9 : 300-314.

GUEREDRAT (J. A.), 1971 b. — Variations saisonnières de la diversité spécifique des Copépodes de l'Océan Indien le long du 110° E. Symp. : Indian Ocean and adjacent seas, Origin, Science and Resources. Cochin, Inde, 12-18 janv. 1971 (sous-presse).

ISAKOV (I. S.) (Ed.), 1950. — Morskoï Atlas, 2. Izdanié Glavnogo chtaba voennomorskih sil. Moskva, 76 sheets.

ISAACS (J. S.) et KIDD (L. W.), 1953. — Isaacs-Kidd Midwater Trawl. *Scripps Instn. Oceanogr., Oceanographic Equipment Report*, n° 1, 18 p.

KING (J. E.) et HIDA (T. S.), 1957. — Zooplankton abundance in the Central Pacific, pt II. *Fish. Bull. U.S. Fish and Wildlife Serv.*, 118 : 365-395.

LEMASSON (L.) et PITON (B.), 1969. — Le contre-courant de Cromwell et la distribution verticale de quelques propriétés physico-chimiques des eaux équatoriales. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, VII, n° 1 : 73-81.

LLOYD (M.) et GHELARDI (R. J.), 1964. — A table for calculating the equitability component of species diversity. *J. anim. Ecol.*, 33 : 217-225.

LONGHURST (A. R.), 1967. — Diversity and trophic structure of zooplankton communities in the California current. *Deep Sea Res.*, 14, n° 4 : 393-408.

MARGALEF (R.), 1963. — Succession of populations. *Advg. Frontiers Plant. Sci.*, 2, 137-188.

MARGALEF (R.), 1967 a. — El ecosistema. *In:* Ecologia marina : 377-453. Caracas : Fundacion La Salle de Ciencias naturales Caracas.

MARGALEF (R.), 1967 b. — Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 5 : 257-289.

MARGALEF (R.), 1970. — *In:* Perspectives et limitations de la notion de diversité. *Inv. Pesq.*, 34, n° 1, 65-72.

MCEWEN (G. E.), JOHNSON (M. W.) et FOLSOM (T. R.), 1964. — A statistical analysis of the Folsom sample splitter based upon test observations. *Archs Met. Geophys. Bioklim.* : 502-527.

MICHEL (A.), GRANDPERRIN (R.), FRIESS (R.), RIVATON (J.), et VELAYOUDON (H.), 1971. — Croisière Caride 5. Zooplancton-Micronecton. *O.R.S.T.O.M. Nouméa Océanogr.* Rapp., 41, multigr.

MULLIN (M. M.), 1966. — Selective feeding by calanoïd copepods from the Indian Ocean *In: Some contemporary studies in marine Science* : 545-554. Ed. by H. Barnes London : George Allen and Unwin Ltd.

PIANKA (E. R.), 1966. — Latitudinal gradients in species diversity. A review of concepts. *Amer. Natur.*, 100 : 33-46.

REID (J. L.) Jr., 1962. — On circulation, phosphate-phosphorus content, and zooplankton volumes in the upper part of the Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 7 : 287-306.

REPELIN (R.), GUEREDRAT (J. A.), MARTEAU (J.), RIVATON (J.) et VELAYOUDON (H.), 1969. — Croisière Caride 1 : Zooplancton-Micronecton. *O.R.S.T.O.M. Nouméa Océanogr.* Rapp., 35, (multigr.) 64 p.

ROGER (C.), 1967 a. — Note on the distribution of *Euphausia eximia* and *E. gibboïdes* in the Equatorial Pacific. *Pacif. Sci.*, 21, n° 3 : 429-430.

ROGER (C.), 1967 b. — Contribution à la connaissance des Euphausiacés du Pacifique Équatorial. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, V, n° 1 : 29-37.

ROGER (C.), 1967 c. — Considérations sur la biologie des Euphausiacés dans les courants Équatoriaux du Pacifique. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, V, n° 4 : 3-11.

ROTSCHI (H.), 1968. — Remontée d'eau froide et convergence à l'équateur dans le Pacifique occidental. *C.R. Acad.* Sc., Paris (B), 267 : 1459-1462.

ROTSCHI (H.), HISARD (P.), LEMASSON (L.), MAGNIER (J.), NOËL (J.) et PITON (B.), 1967. — Résultats des observations physico-chimiques de la croisière « Alizé » du N.O. Coriolis. *O.R.S.T.O.M. Nouméa Océanogr.* Rapp., 2, (multigr.) 55 p.

ROTSCHI (H.), HISARD (P.), LEMASSON (L.), MAGNIER (J.), NOËL (J.), PITON (B.), et JARRIGE (F.), 1968. — Sur le renforcement d'un upwelling équatorial. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, VI, n° 3-4 : 87-90.

SANDERS (H. L.), 1968. — Marine benthic diversity : a comparative study. *Amer. Natur.*, 102 : 243-282.

SHANNON (C. E.), 1948. — A mathematical theory of communication. *Bull. Syst. tech. J.*, 27 : 379-423.

STRICKLAND (J. D. H.), 1965. — Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. *In: Chemical Oceanography* J. P. RILEY and G. SKIMOW, ed., 1 : 477-610.

VINOGRADOV (M. E.), 1968. — Vertical distribution of the oceanic zooplankton. Academy of Sciences of the USSR. Institute of Oceanography. Izdatel'stvo « Nauka » Moscou 1968, 339 p.

VINOGRADOV (M. E.) et VORONINA (N. M.), 1962. — The distribution of different groups of plankton in accordance with their trophic level in the Indian Ocean. *Rapp. P. v. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 153 : 200-204.

WYRTKI (K.), 1966. — Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 4 : 33-68.