

W. BOUR
S. FRONTIER
D. PETIT

ZOOPLANCTON

D'UNE BAIE EUTROPHIQUE TROPICALE

- 1 - Indications préliminaires**
- 2 - Méthodologie des prélèvements**
- 3 - Situation écologique de la baie**
- 4 - Cycle annuel des poids secs**
- 5 - Etude statistique de la microdispersion**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

DOCUMENTS SCIENTIFIQUES DU CENTRE DE NOSY-BÉ

Document n° 24



novembre 1971

Centre ORSTOM de Nosy Be
(Madagascar)

Document n°24
novembre 1971

ZOOPLANCTON D'UNE BAIE EUTROPHIQUE TROPICALE

(Baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar)

par

William BOUR, Serge FRONTIER, Didier PETIT (*)

avec la collaboration technique de MOULA FIDALY Fazléahasse (**)

(*) Océanographes biologistes de l'ORSTOM, Centre ORSTOM de Nosy Be,
B.P. 68, Nosy Be, Madagascar.

(**) Technicien au Centre ORSTOM de Nosy Be.

Ce Document est constitué de textes provisoires rédigés dans l'intention de faire le point sur une série de travaux en cours. Ces textes sont destinés à être repris dans des revues spécialisées après maturation, et éventuellement adjonction de résultats supplémentaires.

ZOOPLANCTON D'UNE BAIE EUTROPHIQUE TROPICALE
 (Baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar)

=====

S O M M A I R E

=====

	<u>pages</u>
1 - INDICATIONS PRELIMINAIRES, par S. FRONTIER	1
1-1 ⇨ Cadre de l'étude	1
1-2 - Bibliographie des travaux concernant la baie d'Ambaro ...	3
1-3 - Programme d'étude du zooplancton	6
Annexe : stations fixes des quadrillages 1968-69	7
2 - METHODOLOGIE DES PRELEVEMENTS, par D. PETIT et W. BOUR	8
2-1 - Le filet "Lucifer"	8
21-1 - Description	9
21-2 - Manoeuvre	9
21-3 - Performances	9
213-1 - Tenue de l'appareil en pêche	9
213-2 - Vitesse de l'eau à l'entrée du filet	10
21-4 - Calcul de l'erreur sur le volume filtré	12
2-2 - Le filet Clarke-Bumpus	12
22-1 - Description	12
22-2 - Manoeuvre	13
22-3 - Performances	13
223-1 - Contrôle de la profondeur d'immersion	13
223-2 - Rendement de filtration	15
22-4 - Calcul de l'erreur sur le volume filtré	18
2-3 - Le filet à neuston	19
2-4 - La "luge à plancton"	20

	<u>pages</u>
Bibliographie	21
Annexe : mesure de la vitesse du bateau	23
3 - SITUATION ECOLOGIQUE DE LA BAIE D'AMBARO : ETUDE D'UNE RADIALE	
COTE-OCEAN, par S. FRONTIER, W. BOUR, D. PETIT	25
3-1 - Conditions écologiques	26
31-1 - Profil bathymétrique	26
31-2 - Hydrologie	26
3-2 - Etude des profils d'abondance de quelques taxons	29
- Cténaïres	29
- Chaetognathes	29
- Mollusques	31
- Crustacés	32
- Oeufs de Poissons	34
3-3 - Discussion	34
Bibliographie	38
4 - CYCLE ANNUEL DES POIDS SECS, par D. PETIT et S. FRONTIER	39
4-1 - Mesure du poids sec d'un échantillon de plancton	39
41-1 - Principe de la méthode	39
41-2 - Sources d'erreurs expérimentales, et palliatifs	40
412-1 - Traitement des échantillons entre	
la récolte et la mise en étuve	40
412-2 - Dessiccation, et obtention du poids sec	41
41-3 - Particularités méthodologiques adoptées pour	
notre étude	42
413-1 - Choix du support de filtration	42
413-2 - Filtration sans rinçage. Définition	
d'un "poids sec sans sel"	44
413-3 - Isolement des échantillons	45
41-4 - Protocole opératoire	45
41-5 - Précision de la mesure	46
4-2 - Traitement des données numériques	47
42-1 - Cartographie des densités planctoniques	47

	<u>pages</u>
42-2 - Calcul de la quantité totale de plancton dans la baie ou dans une de ses zones	48
4-3 - Résultats	
43-1 - Cartographie des densités de plancton	50
43-2 - Cycle annuel de la quantité de plancton en baie d'Ambaro	50
4-4 - Conclusions	52
Bibliographie	53
Annexe : poids secs de zooplancton (mg/m^3)	54
 5 - ETUDE STATISTIQUE DE LA DISPERSION DU PLANCTON .. <i>par S. FRONTIER</i> ..	 55
5-1 - Note terminologique	55
5-2 - Justification du modèle probabiliste	57
5-3 - Analyse statistique d'une série de récoltes : méthode générale	63
53-1 - Hypothèses de l'analyse de la variance	63
53-2 - Stabilisation de la variance. Loi de Taylor ...	65
53-3 - Etude des transformations $(\log(x+1))^p$. Loi de Taylor généralisée	69
5-4 - Etude d'une série de 32 récoltes successives en un même point (16/10/68, station 10)	72
54-1 - Présentation de l'expérience	72
54-2 - Corrélation globale moyenne-variance	74
54-3 - Corrélation moyenne-variance dans des conditions plus spécifiques	77
54-4 - Corrélation moyenne-variance dans des conditions moins homogènes d'échantillonnage	78
5-5 - Opération "carré magique" (7/7/1970)	79
55-1 - Présentation de l'expérience	79
55-2 - Corrélation moyenne-variance en une station ...	80
55-3 - Corrélation moyenne-variance sur un carré de 1 mille et sur le carré de 7 milles	81
5-6 - Etude d'une série de 10 récoltes en un même point (2/1/1969, station AMB 29)	82
5-7 - Conclusion	84
Bibliographie	87
Annexe : table des transformations $\log^{1,5}$ et \log^2	89

Z O O P L A N C T O N D ' U N E B A I E

E U T R O P H I Q U E T R O P I C A L E

(Baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar)

1 - INDICATIONS PRELIMINAIRES -

par

S. FRONTIER

1-1 - Cadre de l'étude.

L'océan tropical apparaît, dans l'état actuel de nos connaissances, essentiellement comme un milieu en équilibre, caractérisé par un faible niveau de sels nutritifs et de biomasse, et montrant des variations saisonnières peu déphasées l'une par rapport à l'autre et de faible amplitude (FRONTIER, 1971)(*). Font exception les zones côtières, recevant le produit du drainage des continents, et les zones d'"upwelling", qui se caractérisent par des valeurs de production élevées et sujettes à des fluctuations saisonnières marquées. La présente étude se situe dans une perspective à long terme visant à la compréhension des mécanismes de production de matière vivante dans le premier de ces deux types d'écosystèmes eutrophiques : l'écosystème néritique tropical.

(*) Seasonal variability in the biology of the eastern Indian Ocean.
Prepr. meeting Kiel 1971 "The biology of the Indian Ocean", multigr.

La baie d'Ambaro, d'une superficie de 850 km² environ, est une des baies profondes qui entaillent sur toute sa longueur la côte nord-ouest de Madagascar et constituent un biotope très individualisé (carte 1). Ces baies sont isolées de l'influence océanique directe grâce à un large plateau continental, siège de phénomènes de mélange entre les eaux néritiques et les eaux océaniques, et jouant le rôle de tampon. Elles sont à fond vaseux ou sablo-vaseux. Leur côte est en grande partie occupée par une mangrove très développée (large de 7 km par endroits). Elles reçoivent en saison humide un apport d'eau douce extrêmement abondant qui est à l'origine d'un enrichissement en sels nutritifs, matières organiques, oligoéléments.

Se superposant à une circulation extrêmement complexe due aux vents périodiques et aux marées, il s'établit en saison humide une circulation générale de type "estuaire", et en saison sèche une circulation "anti-estuaire" moins accusée que la précédente. Ce régime rend compte de phénomènes périodiques de déplacement, parallèlement à la direction côte-océan, de la zonation de peuplements planctoniques caractérisant la masse d'eau néritique. L'étude de la circulation générale et celle du cycle annuel des sels nutritifs ont été récemment publiées (PITON et MAGNIER, 1970, 1971).

Au total, l'écosystème étudié est eutrophique dans son ensemble, tenant sa richesse presque exclusivement des apports terrigènes, et soumis à des variations saisonnières accusées. Ajoutons qu'une importance économique lui est conférée par la présence de populations exploitables de crevettes Penaeides, montrant un maximum de densité en baie d'Ambaro et un autre au large de Majunga.

Les observations à la mer réalisées dans le cadre du programme "Baie d'Ambaro" (fin 1967 à fin 1969) ont consisté en l'exécution de quadrillages serrés, répétés le long de cycles annuels et de cycles nycthémeraux avec une périodicité variant avec les impératifs propres à chaque discipline participante. Ces quadrillages ne peuvent, en fait, être séparés d'une étude d'ensemble du plateau continental dans un rayon d'une cinquantaine de milles autour de Nosy Be, entreprise en 1963, et dont le programme "Baie" constitue la continuation logique. Des séries complémentaires de récoltes ont donc été effectuées dans le but de raccorder la description de la baie au reste de l'aire étudiée. D'autres séries, enfin, ont été étudiées dans le cadre d'une étude

statistique de l'échantillonnage, indispensable au caractère quantitatif de l'étude écologique que nous nous proposons de réaliser.

L'objectif étant descriptif dans un premier stade, mais finalement analytique, l'orientation donnée aux travaux dans les différentes disciplines peut se définir comme suit :

Etude du milieu physico-chimique : description détaillée, dans l'espace et dans le temps, de l'évolution des caractères physiques et chimiques de l'eau; bilan de l'eau et des sels nutritifs; climatologie; courantologie. Bathymétrie, sédimentologie.

Etude du peuplement vivant : variations qualitatives et quantitatives, dans le temps et dans l'espace, à diverses échelles d'observations, des peuplements planctoniques, benthiques et nectoniques. Productivité de l'eau et du sédiment. Chaînes alimentaires. Facteurs écologiques. Communautés biologiques. Etude de la composition chimique globale et de la composition en acides gras le long des chaînes alimentaires.

Etude des crevettes d'intérêt économique (Penacides) : biologie et comportement des populations larvaires, juvéniles et adultes. Dynamique des stocks.

Méthodologie, portant essentiellement sur l'échantillonnage et sur l'erreur statistique liée au prélèvement discontinu d'échantillons, et à la surdispersion des organismes dans leur milieu naturel.

1-2 - Bibliographie des travaux concernant la baie d'Ambaro.

Les travaux parus (au moins en partie) dans le cadre du programme "Baie d'Ambaro" sont indiqués par un astérisque.

ANGOT (M.) 1965 - Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro près de Nosy-Bé. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 3 (4): 5-18.

BINET (D.) et DESSIER (A.) 1968 - Zooplancton de la région de Nosy-Bé. III) Premières données sur les Copépodes. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 6 (3/4): 3-26.

- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), LABOUTE (P.) 1968 - Résultats des chalutages (crevettes et poissons) en baie d'Ambaro (côte N-W). Mars 1965 - Février 1967. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°2, multigr. 57 p.
- CHABANNE (J.) et PLANTE (R.) 1969 - Les populations benthiques (endofaune, crevettes penacides, poissons) d'une baie de la côte nord-ouest de Madagascar : écologie, biologie et pêche. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 7 (1) : 41-72.
- * CHABANNE (J.) et PLANTE (R.) 1970 - La pêche au chalut des crevettes Penacides sur la côte ouest de Madagascar. Méthodes utilisées dans l'étude de la pêcherie. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°14, multigr. 25 p.
- * CHABANNE (J.) et PLANTE (R.) 1971 - Etude des rendements de la pêche au chalut des crevettes Penacides sur la côte nord-ouest de Madagascar de 1966 à 1970. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°23, multigr.
- CROSNIER (A.) 1965 - Les crevettes Penacides du plateau continental malgache : état des connaissances sur leur biologie et leur pêche en septembre 1964. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 3 (3) supplément, 158 p.
- * DANIEL (J.), DUPONT (J.), JOUANNIC (C.) 1970 - Etude de la relation entre le carbone organique et l'azote dans les sédiments de la baie d'Ambaro. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°16, multigr. 20 p.
- FRONTIER (S.) 1970 - Zooplancton de la région de Nosy-Bé. IV) Plancton de surface aux stations 3, 4, et 11. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 8 (2) : 3-18.
- FRONTIER-ABOU (D.) 1969 - Composition globale du muscle de quelques poissons comestibles de la côte malgache. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 7 (1) : 3-18.
- FRONTIER-ABOU (D.) 1969 - Données numériques sur 31 espèces de poissons comestibles de la région de Nosy-Bé : mensurations, composition globale du muscle blanc, valeurs caloriques, corrélations. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°8, multigr. 74 p.

- * FRONTIER-ABOU (D.) 1970 - Dosage de l'azote sur 60 échantillons de sédiment superficiel de la baie d'Ambaro. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°15, multigr. 16 p.
- * LE RESTE (L.) 1970 - Biologie de Acetes erythraeus (Sergestidae) dans une baie du N.W. de Madagascar (Baie d'Ambaro). Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 8 (2) : 35-56.
- * LE RESTE (L.) 1970 - Contribution à l'étude du rythme d'activité nocturne de Penaeus indicus et de Parapenaeopsis acclivirostris (Crustacea Decapoda Natantia). Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 8 (3) : 3-10.
- * LE RESTE (L.) 1971 - Rythme saisonnier de la reproduction, migrations et croissance des postlarves et des jeunes chez la crevette Penaeus indicus H. Milne-Edwards. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., sous presse.
- * MAGNIER (Y.) et al 1970 - Résultats des observations physico-chimiques en baies d'Ambaro et d'Ampasindava, de juin 1969 à février 1970. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°17 multigr. 66 p.
- PICHON (M.) 1966 - Note sur la faune des substrats sablo-vaseux infralittoraux de la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 4 (1) : 79-94.
- * PITON (B.), PRIVE (M.) TERAY (A.) 1969 - Résultats des observations physico-chimiques en baie d'Ambaro de janvier 1968 à juin 1969. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°5, multigr. 55 p.
- * PITON (B.) et MAGNIER (Y.) 1970 a - Distributions horizontales et verticales de quelques propriétés physiques et chimiques en baie d'Ambaro. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°19, multigr. 29 p.
- * PITON (B.) et MAGNIER (Y.) 1970 b - Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 9 (2) : 43-60.
- * PITON (B.), MAGNIER (Y.) 1971 - Le cycle annuel des sels nutritifs et des pigments dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. Ann. Univ. Madagascar, sous presse.
- * PLANTE (R.) et PLANTE-CUNY (M.R.) 1971 - Premiers résultats de l'étude des populations du Macrobenthos et des Diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (Madagascar). Ann. Univ. Madagascar, 8 : 245-253.

1-3 - Programme d'étude du zooplancton.

Le programme de prélèvements d'échantillons zooplanctologiques a compris l'exécution des séries de récoltes suivantes :

13-1 - Antérieurement au programme "baie d'Ambaro" proprement dit, des prélèvements mensuels à 2 et 10 m ont été effectués à la station 3 (limite extérieure de la baie) pendant près de trois ans, ainsi que, de façon plus sporadique, près de côte (station 3A et zone de chalutage 3B) (carte 2).

13-2 - Antérieurement au programme aussi, un double cycle annuel en baie d'Ambaro a été réalisé dans le but d'étudier les larves et formes jeunes des crevettes Penaeides et Sergestides exploitables : stations 3a, 3b, 3c, 3d, 3e la première année, 3b et 3d la seconde (carte 2).

13-3 - Une radiale de 11 à 16 stations (traits verticaux fond-surface) joignant le fond de la baie d'Ambaro au talus continental, a été exécutée à cinq époques de l'année différentes dans le but de situer écologiquement la baie dans le plateau continental (carte 2).

13-4 - Trois cycles nyctéméraux à la station 3 et un à la station MIB 29 (traits horizontaux à différentes profondeurs).

13-5 - Trois quadrillages de la baie, d'environ 25 stations, en 1967 et 1968 (traits horizontaux de surface).

13-6 - Vingt quadrillages de 44 stations en 1968-69 (traits obliques fond-surface et récoltes de neuston); poids secs en une station sur deux (carte 3; liste des stations en annexe).

13-7 - Quelques séries de récoltes ont été destinées à l'étude statistique de la microdispersion du plancton.

Les méthodes de récolte sont exposées dans le chapitre 2 du présent document.

Annexe : stations fixes des quadrillages 1968-69.

Stations ("stations hydrologie": référence aux documents de PITON et al., 1969, et MCGUIER et al., 1970).	Longitude sud	Latitude est (Greenwich)	Fond (m.)
AMB 1 (station hydrologie 1)	13°14'	48°32'	18
AMB 2	13°14'	48°33,5'	30
AMB 3 (station hydrologie 2)	13°14'	48°35'	32
AMB 4	13°14'	48°37'	28
AMB 5 (station hydrologie 3)	13°14'	48°39'	19
AMB 6	13°13,5'	48°41,5'	25
AMB 7 (station hydrologie 4)	13°13'	48°44'	14
AMB 8	13°12,5'	48°45,5'	10
AMB 9 (station hydrologie 5)	13°11,5'	48°46'	5
AMB 10 (station hydrologie 6)	13°13'	48°46'	5
AMB 11 (station hydrologie 7)	13°15'	48°46'	5
AMB 12	13°15'	48°45'	10
AMB 13 (station hydrologie 8)	13°15'	48°44'	16
AMB 14	13°15'	48°43'	19
AMB 15	13°14,5'	48°41'	25
AMB 16 (station hydrologie 9)	13°16'	48°41,5'	22
AMB 17	13°16,5'	48°43'	16
AMB 18 (station hydrologie 10)	13°17'	48°44'	10
AMB 19	13°18'	48°44,5'	9
AMB 20 (station hydrologie 11)	13°18'	48°45'	5
AMB 21 (station hydrologie 12)	13°20'	48°44'	5
AMB 22 (station hydrologie 13)	13°21'	48°43'	5
AMB 23	13°20'	48°42,5'	7
AMB 24 (station hydrologie 14)	13°19'	48°42'	10
AMB 25	13°18'	48°41,5'	14
AMB 26	13°16,5'	48°40,5'	16
AMB 27 (station hydrologie 15)	13°18'	48°40'	17
AMB 28	13°20'	48°40'	12
AMB 29 (station hydrologie 16)	13°21'	48°40'	10
AMB 30	13°22'	48°40'	7
AMB 31 (station hydrologie 17)	13°23'	48°40'	5
AMB 32	13°23'	48°38'	6
AMB 33 (station hydrologie 18)	13°23'	48°36'	5
AMB 34	13°22,5'	48°36'	6
AMB 35	13°21,75'	48°36,5'	8
AMB 36 (station hydrologie 19)	13°21'	48°37'	10
AMB 37	13°19'	48°37,5'	10
AMB 38	13°17'	48°38,5'	13
AMB 39 (station hydrologie 20)	13°16'	48°38'	10
AMB 40	13°17'	48°36'	14
AMB 41 (station hydrologie 21)	13°18'	48°34'	18
AMB 42	13°19,5'	48°32,5'	18
AMB 43 (station hydrologie 22)	13°21'	48°31'	10
AMB 44 (station hydrologie 23)	13°17'	48°31'	20

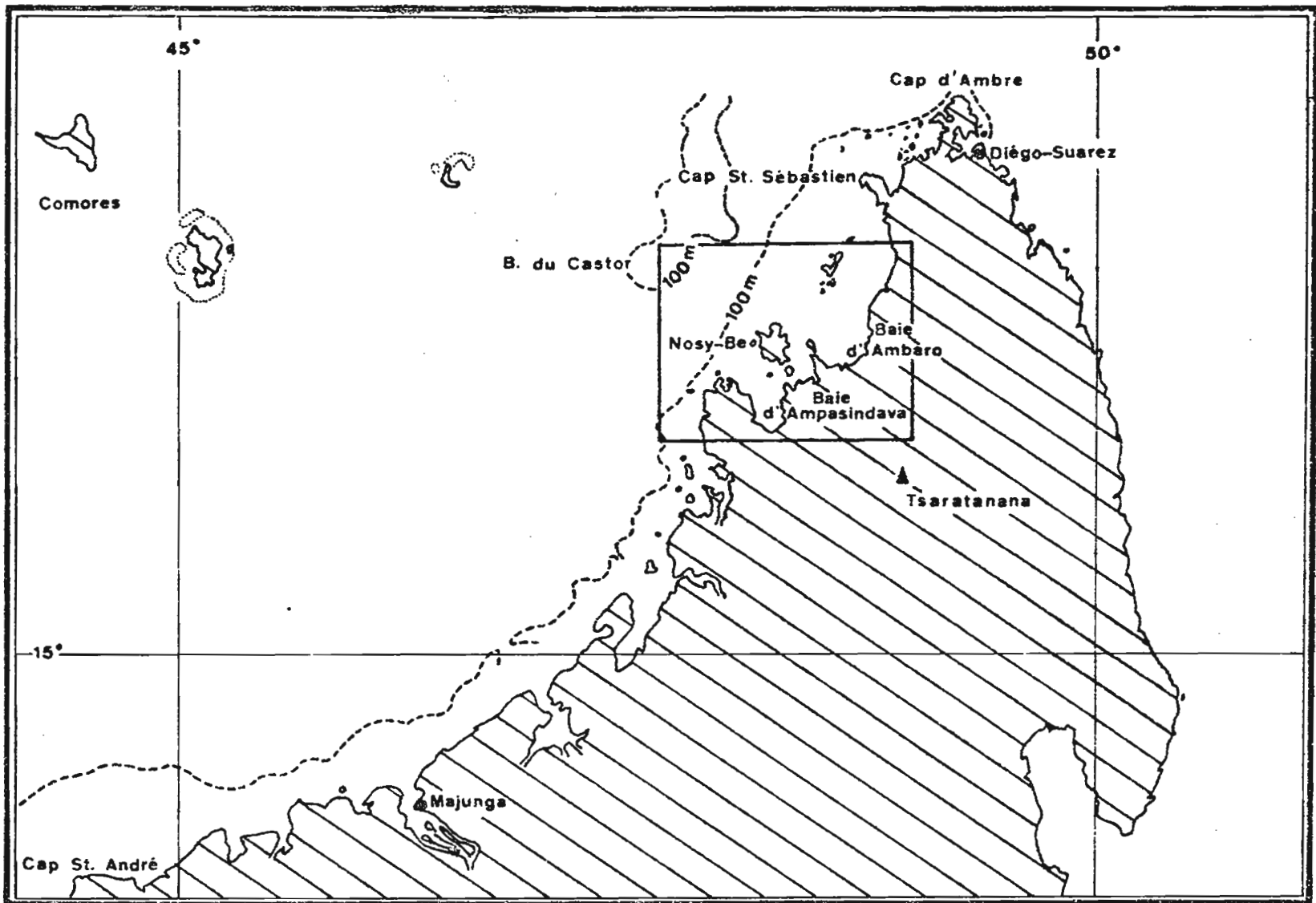


Fig.1-1

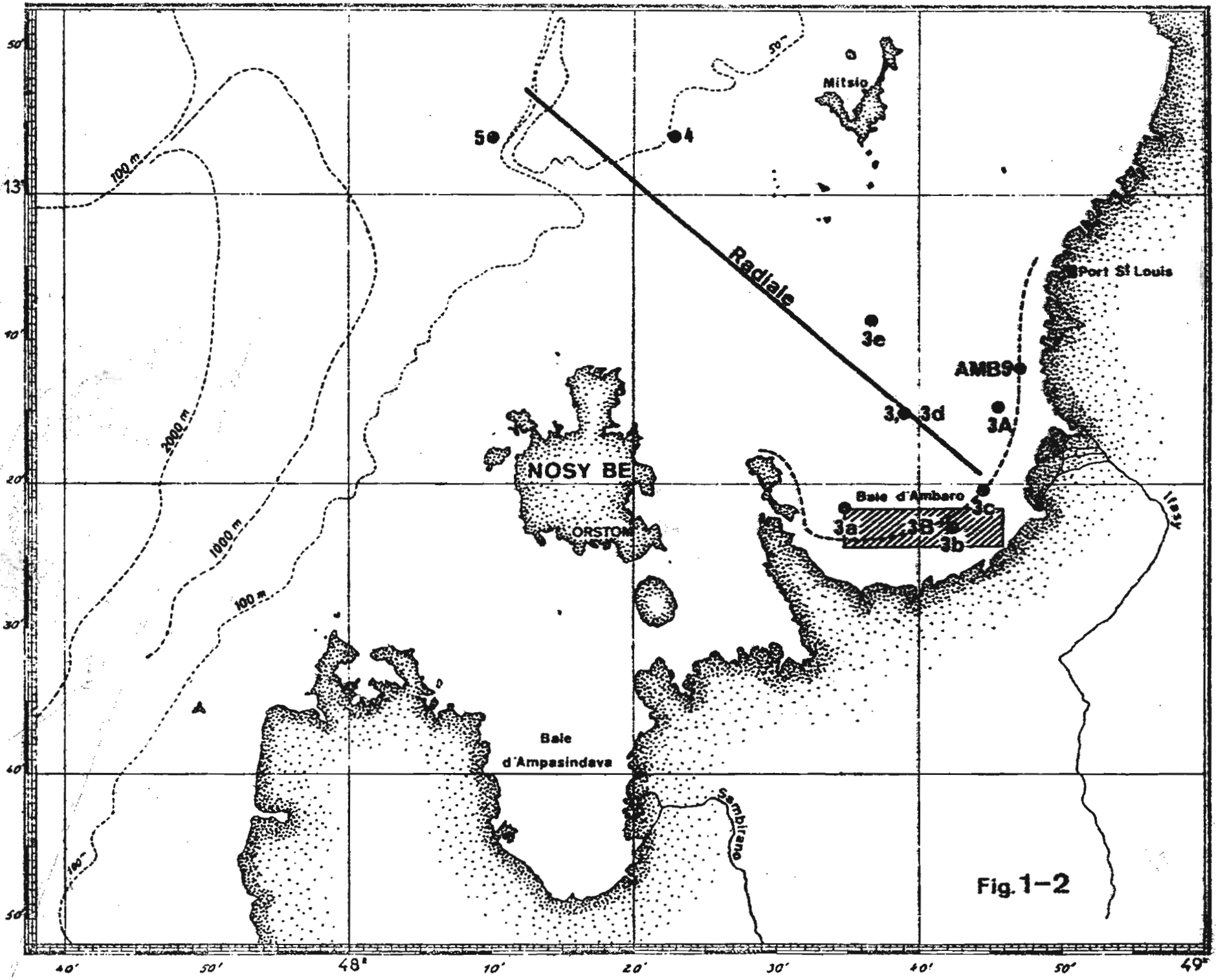
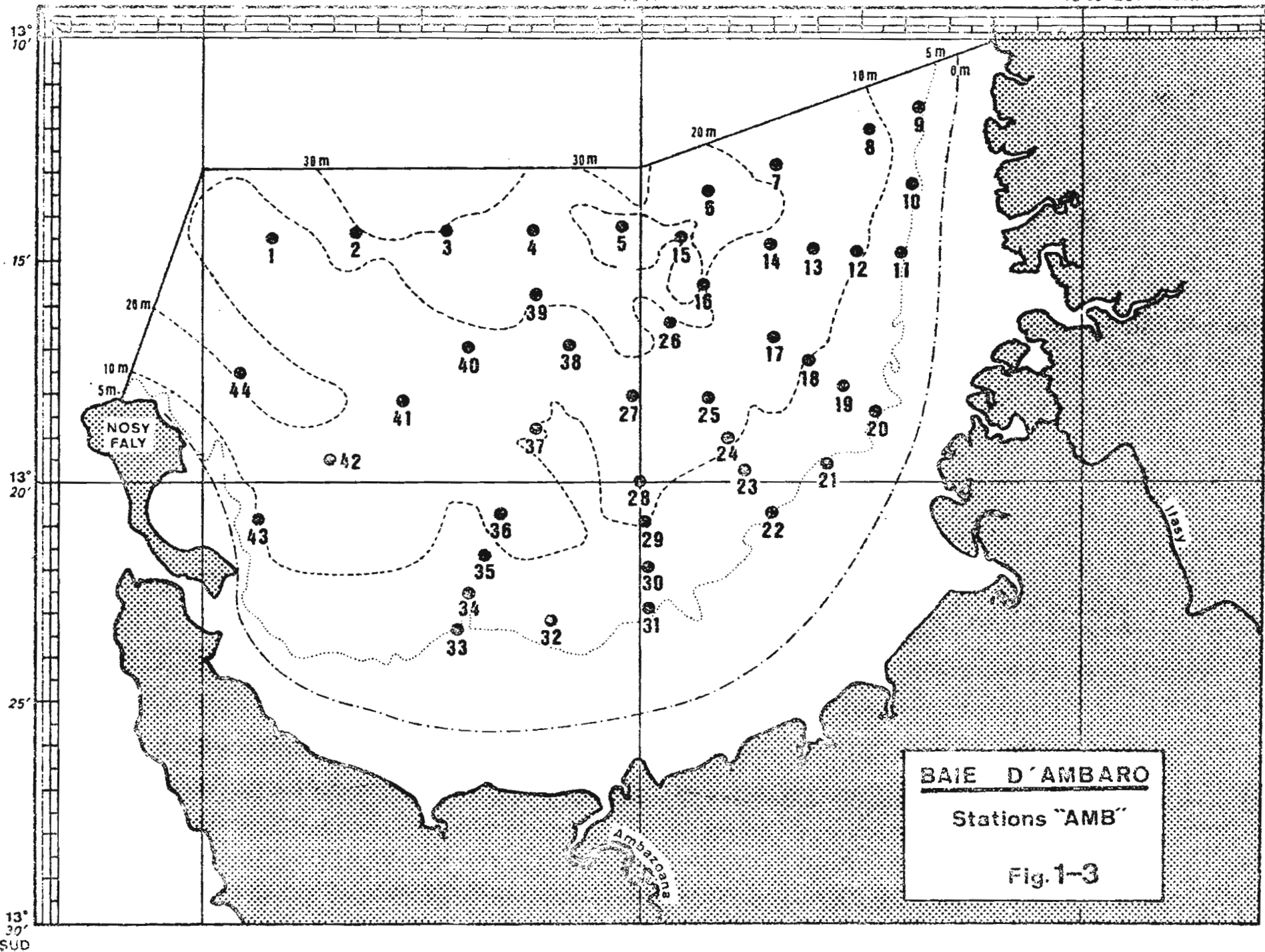


Fig. 1-2

40°30'

05°10'

03°50' EST Greenwich



2 - METHODOLOGIE DES PRELEVEMENTS -

par

D. PETIT et W. BOUR

L'étude entreprise étant fondée essentiellement sur la description détaillée de variations d'abondance planctonique, il a été nécessaire de mettre au point des méthodes d'échantillonnage aussi précises que possible, compte tenu des moyens matériels mis à notre disposition.

L'élaboration d'une méthodologie quantitative a débuté en 1966. Les études ont porté sur deux points : le prélèvement des échantillons et le traitement statistique des données recueillies. Ce chapitre concerne le premier aspect; le second sera traité essentiellement aux chapitres 4 et 5.

Deux filets ont été utilisés en baie d'Ambaro pour effectuer des prélèvements "quantitatifs" : le filet "Lucifer", et un filet de type "Clarke-Bumpus" de 30 cm de diamètre. L'un et l'autre ont été étudiés du point de vue de leurs performances (rendement de filtration, précision, fidélité).

D'autre part deux types d'engins ont été construits dans le but d'étudier les milieux liminaires : un filet à neuston (prélèvement au niveau de l'interface eau-air) et une "luge" (prélèvements dans le voisinage immédiat du fond). Pour ces deux appareils la rigueur de l'échantillonnage est incertaine, de sorte que les résultats seront considérés comme quantitatifs.

2-1 - Le filet "Lucifer".

Mis au point lors d'un travail destiné à étudier la dynamique des populations du genre Lucifer, ce filet a fait l'objet d'un exposé détaillé (PETIT et al., 1969) dont nous reprendrons ici l'essentiel.

21-1 - Description. Filet fermant, de forme cônica, long de 190 cm, d'un diamètre d'ouverture de 65 cm. La partie filtrante (nylon BLUTEX n°8, vide de maille = 180 μ), de 115 cm de long, est précédée d'un manchon tronc-cônica en toile à voile, sur lequel est fixée la corde d'étranglement. Les caractéristiques de ce filet, d'après "Zooplankton sampling" (UNESCO, 1968) sont les suivantes : B = 0,41; R = 1,1 (*). En pêche horizontale l'appareil est gréé sur un cercle d'ouverture équipé d'un dépresseur et d'un lest de 12 kg; une bouée profilée est reliée à la partie supérieure du cercle, assurant la stabilité de l'engin.

21-2 - Manoeuvre. La vitesse de pêche est de 1 m/sec.

En pêche verticale l'appareil est utilisé comme un "Discovery".

En pêche horizontale : le navire avançant au ralenti maximum, le filet et la bouée sont largués; la corde de traction (câble de nylon de 6 mm), lovée préalablement sur le pont, se dévide sans résistance, de sorte que le filet ne pêche pratiquement pas pendant la descente. La longueur de câble mouillé doit être égale à deux fois la profondeur désirée plus 5 mètres (longueur mesurée sans tension). Le début du trait est compté à partir du moment où le câble se tend. Celui-ci fait alors avec l'horizontale un angle de 22°; il s'allonge durant la traction d'environ 20%. La fermeture est commandée par un messenger qui, glissant le long du câble, va percuter le déclencheur, libérant l'anneau de traction. Le câble de nylon se rétracte brusquement, entraînant la corde d'étranglement, qui ferme le filet au niveau du tronc de cône antérieur, pratiquement sans perte de récolte.

21-3 - Performances.

213-1 - Tenue de l'appareil en pêche. La profondeur de pêche et la stabilité de l'attelage ont été contrôlées en plongée jusqu'à 30 m. Le plan de l'ouverture du filet fait avec la verticale un angle d'environ 5°.

(*) B (porosité) = $\frac{m^2}{(d+m)^2}$, où m est le vide de maille et d l'épaisseur du fil;

R (rapport de surface ouverte) = s/S, avec s = partie ouverte de la surface filtrante (s = a B, a étant la surface filtrante) et S = surface de l'entrée du filet.

213-2 - Vitesse de l'eau à l'entrée du filet. Rendement de filtration.

Dans le but d'obtenir une valeur approximative du rendement de filtration, des séries de mesures de flux ont été effectuées pendant des pêches de durées diverses. Des courantomètres TSK (*) de 8 cm de diamètre ont été placés en plusieurs endroits du plan du cercle d'ouverture (cf. PETIT et al., fig. 2). Il a ainsi été possible d'établir une image approximative des vitesses de l'eau aux différents points de l'entrée du filet (ibid., fig. 4). La surface gauche représentant les vitesses est coupée suivant une courbe d'allure parabolique par le plan correspondant à la valeur moyenne de la vitesse, qui est de 0,465 m/sec pour une vitesse de trait de 1 m/sec. La vitesse de l'eau est supérieure à la valeur moyenne à l'intérieur de cette courbe, et inférieure à l'extérieur. Il apparaît que la zone de turbulence et de flux diminué, dû à la présence de la patte d'oie (FRANTZ et HERON, 1965), est - sans doute par l'effet du dépresseur - déportée vers le haut de l'ouverture. Le courantomètre situé à l'extérieur du filet indique une vitesse de 1,20 m/sec (ce qui confirme l'existence du refoulement d'entrée).

Les résultats obtenus avec des durées de trait variant entre 1 et 5 minutes montrent tout d'abord, une variabilité notable. Le tableau suivant donne les coefficients de variations (s/m, exprimés en %) caractérisant les mesures aux divers emplacements de l'entrée du filet. Pour les données relatives à l'extérieur du filet, comme la vitesse moyenne est de 1,20 m/sec quand celle du navire (supposée constante d'un trait à l'autre) est de 1 m/sec, la variabilité est rapportée au 1/6 de l'indication du courantomètre - fraction supposée représentée le refoulement.

(*) Tsurumi-Seiki, Yokohama.

Tableau 1 : 100 s/m.

durée de trait	centre de l'ouverture	bas de l'ouverture	haut de l'ouverture	extérieur (refoulement)
1 minute	11,27	30,06	73,95	8,79
2 minutes	16,78	29,15	35,62	16,14
3 minutes	3,37	10,26	43,36	9,89
4 minutes	11,62	6,38	6,88	8,70
5 minutes	3,56	2,92	9,98	8,82

On constate que la variation liée au trait est importante surtout pour les traits de 1 et 2 minutes à l'intérieur du filet, faible pour les traits de 3 et 4 minutes. Il n'y a pas de corrélation entre moyenne et variance; d'autre part les variations données par les différents courantomètres pour un même trait sont indépendantes entre elles. A l'extérieur du filet la variabilité, rapportée au refoulement ($=1/6$ de la vitesse moyenne), ne paraît pas dépendre du temps de traction et est du même ordre de grandeur que celle du volume filtré pour des traits supérieurs à 3 minutes. On retiendra d'une part le coefficient de variation moyen donné par les courantomètres intérieurs, pour les traits de 3 à 5 minutes (durées de trait utilisées au cours du programme) : 10,93% ; d'autre part le coefficient de variation moyen à l'extérieur du cercle (refoulement), pour l'ensemble des durées de trait : 10,47%. Ces deux valeurs sont voisines, ce qui était à prévoir puisque les phénomènes de refoulement et de filtration sont complémentaires.

Il faut en outre signaler qu'une diminution de flux à l'entrée du filet apparaît à partir de 5 minutes de trait, ce qui, compte tenu de la vitesse du bateau et du coefficient de filtration, correspond au passage de 50 l. d'eau par cm^2 de surface filtrante. Cette baisse du pouvoir de filtration du filet est à attribuer au colmatage (*).

(*) La vitesse de colmatage varie évidemment avec la nature du plancton, donc en particulier avec la période de l'année. Les expériences relatées ici ont été menées en période de richesse planctonique, et représentant donc des conditions de colmatage important.

En conclusion, les récoltes les plus précises seront obtenues par traits de 4 minutes, à la vitesse de 1 m/sec. Pour ces traits le rendement moyen de filtration sera de 46,5% si on rapporte le volume filtré à l'ouverture de filet, ou d'environ 100% si on le rapporte à l'ouverture de la partie filtrante (diamètre : 45 cm) - ce qui traduit un effet "d'entonnoir" exercé par le tronc de cône antérieur.

21-4 - Calcul de l'erreur sur le volume filtré. Le coefficient de variation sur le volume d'eau traversant la surface d'entrée du filet peut se déduire de celui sur le volume traversant un courantomètre. Nous admettrons que ce dernier est de l'ordre de 11% (en majorant légèrement les données précédentes). Supposons que la surface d'entrée soit entièrement occupée par des courantomètres de même type, en nombre égal au carré du rapport des diamètres : $N = (65/8)^2$. Puisque les variations au niveau des différents courantomètres sont indépendantes, le coefficient de variation du volume filtré sera égal à celui donné par un courantomètre individuel, divisé par N (*), soit $(8/65) \cdot 11\% \neq 1,35\%$. Supposons de plus que le rendement de filtration calculé et la connaissance exacte du temps et de la vitesse de trait donnent une estimation sans biais du volume filtré; ce dernier est alors connu, au seuil de signification de 5%, avec une vitesse du bateau, qui est de l'ordre $\pm 10\%$, d'où une incertitude globale sur le volume de l'ordre de $\pm 12,7\%$.

2-2 - Le filot Clarke-Bumpus.

22-1 - Description. L'appareil employé est dérivé de celui décrit par PAQUETTE et al. (1961). C'est un appareil à double déclenchement (ouverture et fermeture) par messagers. Il comprend un bâti composé de deux parties articulées suivant un axe horizontal : (1) un câble fixé sur le cadre de traction, et contenant le système de déclenchement; (2) un cylindre rigide sur lequel

(*) Il s'agit de l'estimation de la variabilité des volumes filtrés à partir de celles des données débitométriques et non de l'erreur sur l'estimation du volume filtré à partir d'une donnée débitométrique.

est fixée la poche filtrante (nylon Blutex XXX n°8, vide de maille 180 μ), tendue entre quatre tiges métalliques solidaires du cylindre. Deux paires de dépresseurs sont fixées sur la seconde section. Le cylindre antérieur est fermé par une porte, mobile autour d'un axe vertical, et contient un débitmètre occupant la totalité de la section. Le diamètre d'ouverture est de 30 cm. La poche filtrante est longue de 102 cm. Les caractéristiques du filet d'après "Zooplankton sampling" (cf. ci-dessus p. 9) sont donc : B : 0,41; K = 2,8.

22-2 - Manoeuvre. Le filet est utilisé en traits horizontaux et obliques. Pour des raisons exposées plus loin, le débitmètre et parfois le système de fermeture ont été supprimés lors des récoltes du programme.

L'appareil est fixé sur un câble d'acier de 6 mm enroulé sur le treuil de chalut, et lesté d'un poids de 15 kg environ. Il est mis à l'eau au ralenti maximum, du bateau (1,80 m/sec en moyenne). Le câble est mouillé "à la demande" mais, en raison de la résistance présentée par le treuil, le filet filtre à la descente s'il n'est pas fermé. S'il descend fermé, un premier messenger devra l'ouvrir lorsqu'il aura atteint l'immersion désirée; un second messenger le fermera en fin de pêche. Le câble fait avec la verticale un angle de 40 à 60°, fonction de l'immersion atteinte.

Pour les traits obliques fond-surface au-dessus du plateau continental, l'appareil est débarrassé du débitmètre et de la porte. Il est envoyé jusqu'à proximité du fond, puis immédiatement viré, au ralenti maximum du treuil, jusqu'en surface. La vitesse de l'engin par rapport à l'eau est de 1,2 m/sec à la descente et de 2,5 m/sec à la remontée. Lorsque l'épaisseur d'eau est inférieure à 8 m, on double le trait sans remonter le filet à bord.

22-3 - Performances.

223-1 - Contrôle de la profondeur d'immersion. La loi de variation de l'angle du câble de traction avec la verticale, en fonction de la longueur filée (le navire avançant au ralenti maximum) a tout d'abord été déterminée. La profondeur atteinte a été calculée en supposant le profil du

câble rectiligne (ce qui est réalisé pour de petites longueurs); un abaque a ainsi été établi, donnant la longueur de câble qu'il convient de mouiller pour obtenir une immersion désirée.

L'acquisition d'un bathykimographe (*) a permis ultérieurement un contrôle de la profondeur réellement atteinte.

L'appareil est d'abord étalonné. La variation de longueur n'est linéaire qu'entre 5 et 35 m, une graduation du papier enregistreur représentant 1 m d'immersion. La portion 0-5 m et la portion 35-40 m sont toutes deux représentées par deux graduations. Le ressort est complètement écrasé à 40 m. Il n'y a pas d'hystérésis.

Une série de traits effectués avec des longueurs de câble croissantes confirme le résultat du calcul jusqu'à une immersion d'environ 30 m. Au delà, les profondeurs atteintes sont supérieures de 4 à 8 m à la valeur calculée (fig. 1) : le profil du câble devient concave vers le bas. On doit en conclure que lors d'un trait oblique fond-surface par plus de 30 m de fond, le filet est maintenu au-dessus du fond dans la partie inférieure de son trajet par le frottement du lest contre le sédiment; la couche d'eau la plus profonde se trouve donc légèrement suréchantillonnée par rapport aux couches supérieures.

L'enregistrement de traits comprenant des paliers à diverses immersions (fig. 2) montre que le filet n'atteint qu'en 20 à 30 secondes sa profondeur d'équilibre, après être descendu environ deux mètres plus bas (ce qui est compréhensible - puisque la vitesse de l'appareil par rapport à l'eau est plus faible à la descente qu'à la remontée - mais indique que l'action des dépresseurs est insuffisante).

Enfin, l'enregistrement de traits obliques fond-surface suivant la méthodologie exposée ci-dessus (filtration à la descente et à la remontée) montre la régularité et la reproductibilité du trajet parcouru par le filet (fig. 3).

(*) Marine Advisers Inc. La Jolla, Californie.

223-2 - Rendement de filtration. Le rendement de filtration est déduit de la comparaison entre le trajet indiqué par le débitmètre placé à l'entrée de l'appareil, et celui calculé d'après la durée du trait.

La mesure de la vitesse du bateau est exposée en annexe à ce chapitre. Pour étalonner le débitmètre, une série de traits a été effectuée à des vitesses variées, le long d'un trajet balisé de 200 m, l'appareil étant privé de sa poche filtrante. Dans l'intervalle des vitesses testées (1,25 à 2,5 m/sec) le nombre de tours par seconde du débitmètre apparaît proportionnel à la vitesse, à une constante additive près (fig. 4). La corrélation trouvée est très hautement significative. La fraction de variance du nombre de tours due à l'erreur statistique est égale à 0,015, de sorte qu'au seuil 5% une variation inférieure à 0,096 tours par seconde n'est pas significative, donc une variation de vitesse inférieure à 0,094 m/sec (soit de 5,2% de la vitesse moyenne 1,8 m/sec) n'est pas décelable.

Le débitmètre étant étalonné en l'absence de poche filtrante (*), l'indépendance du comportement de filtration vis à vis de la profondeur de poche est testée grâce à une série de 35 traits obliques fond-surface effectués par fond de 10 à 40 m. On constate (fig. 5) que le nombre de tours indiqué par le débitmètre est proportionnel à la distance parcourue par le filet, à une constante additive près. La corrélation trouvée est très hautement significative; pour le nombre de tours, la fraction de variance non due à la régression est encore égale à 1,5% dont on déduit qu'une variation inférieure à 17,75 tours n'est pas significative au seuil 5%, donc qu'une variation d'environ 16 m sur la distance parcourue (soit 7,3% d'un trajet de 218 m) n'est pas décelable. Une série indépendante de 16 expériences sur un trajet oblique de 218 m en moyenne fournit aussi un coefficient de variation $2 \text{ s/m} = 8\%$. La variabilité est un peu plus forte que précédemment; mais les deux sortes d'expériences diffèrent non seulement par le gréement de l'appareil (porte absente lors de la première expérience), mais par la manoeuvre (trajet variable pour la première expérience, fixe pour la seconde), de sorte qu'il est difficile à ce stade d'évaluer l'action du filet sur la fiabilité de la méthode.

(*) 55 litres par tour d'hélice.

Le rapport des indications débitométriques pour un même trajet de l'appareil, effectué avec et sans poche filtrante, donnera le coefficient de filtration de celui-ci. Il faudra toutefois tenir compte du refoulement dû au bâti (cadre, porte et débitmètre lui-même), qui ne sont pas négligeables. YENTSCH et DUXBURY (1956) ont montré en effet, pour un Clarke-Bumpus de 13 cm de diamètre, que le châssis muni d'un débitmètre n'accepte pas la totalité de l'eau qu'il rencontre, mais en refoule environ 6%. Nous avons constaté qu'en outre la porte, même ouverte, a un effet appréciable sur le refoulement à l'entrée du filet. Sur un trajet balisé de 200 m, le nombre de tours indiqués par le débitmètre avec porte, puis sans porte, passe de 241,5 (moyenne sur 17 observations) à 218 (moyenne sur 16 observations), soit une diminution de flux d'environ 10% - les deux intervalles de variation ne se chevauchant pas. Une autre série d'observations permet de comparer les diverses variabilités obtenues, sur un trajet horizontal de 200 m, avec et sans porte, avec et sans poche filtrante :

Tableau 2

		nombre de mesures	nombre de tours moyens	s^2	2 s/m
sans poche	sans porte	15	242,4	28	4,5 %
	avec porte	17	218,0	38	5,9 %
avec poche	sans porte	15	217,5	16	4,1 %
	avec porte	6	174,0	216	19 %

Bien que la dernière expérience ait comporté peu de mesures, on peut conclure qu'une variabilité accrue coïncide avec la présence simultanée du système de fermeture et de la poche filtrante : la présence de la porte provoquerait une turbulence affectant la filtration. En l'absence de porte, la présence du filet n'augmente pas la variabilité du flux, qui reste dans une proportion à peu près constante de la colonne d'eau se présentant à l'ouverture de l'appareil. Cette proportion est de l'ordre de 90%.

Le tableau suivant résume l'ensemble des résultats, en indiquant le rendement de l'appareil (quantité d'eau traversant l'appareil / quantité d'eau se présentant devant l'ouverture) en présence ou en l'absence des trois éléments : débitmètre, porte, poche filtrante.

(la présence d'un des trois éléments considérés est indiqué par un X dans la colonne correspondante, son absence par un 0).

Tableau 3

			Rendement par rapport à la colonne d'eau échantillonnée	Rendement par rapport à l'admission par un chassis sans débitmètre ni porte ni poche filtrante
0	0	0	100 %	106 % (*)
X	0	0	94 % (*)	100 %
X	0	X	84,6 %	90 %
X	X	0	84,6 %	90 %
X	X	X	76,2 %	81 %
0	0	X	90 %	95 %

(*) : d'après YENTSCH et DUXBURY

Pour les traits obliques fond-surface, le Clarke-Bumpus était débarrassé de son débitmètre et de son système de fermeture. Le rendement de filtration dans ces conditions est pris égal à 90%. La régularité de fonctionnement de l'appareil, constatée tant du point de vue de sa trajectoire que de celui de son comportement de filtration, nous autorise à calculer sur cette base les volumes d'eau filtrés. Pour les récoltes effectuées dans le cadre du programme "baie d'Ambaro", ces volumes n'ont jamais excédé 24 m^3 , ce qui correspond au passage de 48 l d'eau par cm^2 de surface filtrante. Cette quantité est inférieure à celle correspondant à l'apparition du colmatage pour la maille utilisée (cf. ci-dessus p. 11) (*).

Pour les traits horizontaux à des profondeurs définies, avec porte et éventuellement avec débitmètre, il y aura lieu d'adopter l'une des valeurs de rendement indiquées dans le tableau 3.

22-4 - Calcul de l'erreur sur le volume filtré. Le volume filtré est donné par la formule :

$$v = F.S.k.V.t \quad (1)$$

ou, sous forme logarithmique :

$$\log v = \log F + \log S + \log k + \log V + \log t \quad (2)$$

où : F est le rendement de filtration;

S est la surface d'ouverture du filet ;

k.V est la vitesse réelle du bateau (V étant la vitesse indiquée par le courantomètre TSK utilisé, et k un facteur de correction soumis à une erreur d'estimation : cf. Annexe, p. 23).

t est le temps de pêche.

On suppose S, V et t connus sans erreur. On a donc :

$$s^2(\log v) = s^2(\log F) + s^2(\log k) \quad (3)$$

(*) Le colmatage peut cependant avoir lieu rapidement si le filet est traîné dans un "bloom" de Cyanophycées; mais ces concentrations phytoplanctoniques sont localisées dans les 2 ou 3 m superficiels, ils affectent donc peu les traits obliques.

L'erreur sur k a été estimée à $\pm 9\%$: $k = 0,84$, d'où $\log k \in (1,8785; 1,9657)$. On assimilera ce dernier intervalle $\pm 2s(\log k)$, d'où $4s = 0,0872$; $s = 0,0218$; $s^2 = 0,000382$.

D'autre part $F = n_2/n_1$, n_1 étant le nombre de tours qu'indiquerait le débitmètre sur un certain trajet en l'absence de la poche filtrante, et n_2 le nombre de tours pour le même trajet avec la poche filtrante. n_1 est supposé connu sans erreur, puisque l'erreur sur l'estimation du trajet réel est contenue dans l'erreur sur la vitesse du navire, donc sur k . On a donc : $s^2(\log F) = s^2(\log n_2)$. Les expériences ayant servi à établir le tableau 2 (pour lesquelles l'incertitude sur la distance est nulle) donnent $s^2(\log n_2) = 0,000062$.

Finalement $s^2(\log v) = 0,000382 + 0,000444$, d'où un intervalle de confiance $\pm 2s(\log v) = \pm 0,04214 \approx \pm \log 1,10$. L'intervalle de confiance sur v sera donc sensiblement : $(0,91 v ; 1,10 v)$, soit $(v - 9\% ; v + 10\%)$.

2-3 - Le filet à neuston.

23-1 - Description.(fig.6) Inspiré des modèles décrits par DAVID (1965), BIERI et NEWBURY (1966), cet appareil se compose d'un cadre d'ouverture rectangulaire de 60 cm de large sur 36 cm de hauteur, soutenu par deux flotteurs profilés. La poche (nylon BLUTEX XXX n°8, de 180μ de vide maille) mesure 1,85m de longueur, dont 1,40 m pour la partie filtrante. La patte de traction est fixée à l'extrémité antérieure des flotteurs.

23-2 - Manoeuvre. La traction se fait latéralement au bateau grâce à un tangon de 3 m, au ralenti maximum (1,80 m/sec). La mise à l'eau a lieu le navire en marche, et ne présente aucune difficulté. Le temps de pêche est de 1 ou 2 minutes. En fin de pêche l'appareil est remonté à bord par le travers grâce à une élingue fixée au cadre.

23-3 - Performances. La position des flotteurs est telle que le cadre n'est pas entièrement immergé pendant le trait, du moins par mer calme. L'appareil est donc supposé filtrer une épaisseur de 10 à 20 cm d'eau sous la surface. On rapportera les récoltes à la surface échantillonnée (connue en fonction de la vitesse du bateau et du temps de pêche, avec une imprécision de

l'ordre de $\pm 10\%$). Il est impossible de connaître le volume filtré - qui varie en particulier avec l'état de la mer.

2-4 - La "luge à plancton".

24-1 - Description (fig.7). Appareil dérivé du modèle décrit par BEYER (1958), repris par HOLME (1964). Une poche de 1,60 m de long, dont 1,35 m pour la partie filtrante (même nylon que pour les filets précédents), est tendue dans un cadre comprenant essentiellement une sole de tôle relevée vers l'avant, et des arceaux grâce auxquels la "luge" prend d'elle-même la position de pêche quelle que soit la position dans laquelle elle tombe sur le fond. L'appareil pèse 150 kg.

L'ouverture du filet est rectangulaire, de 70 cm sur 50, et située à 50 cm du fond.

Des essais de construction par l'atelier du Centre d'un système d'ouverture et de fermeture, se sont soldés par un échec et ont été abandonnés (*).

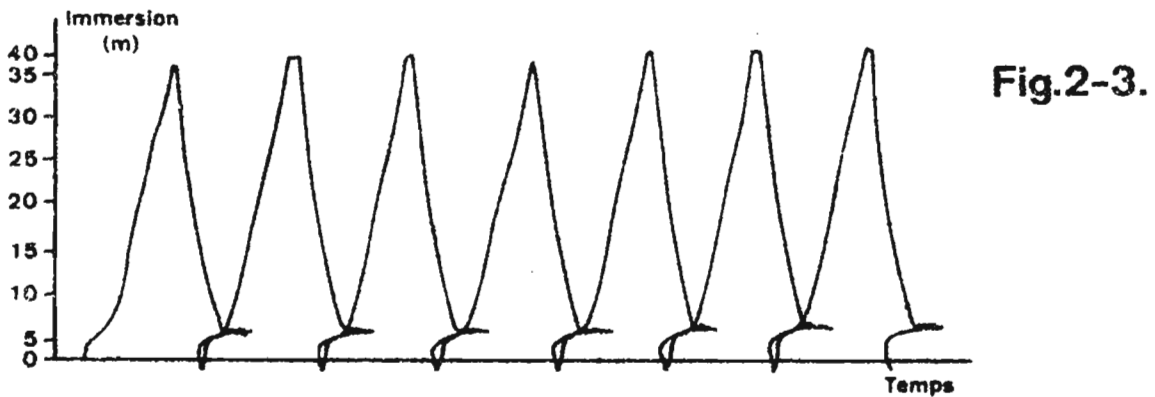
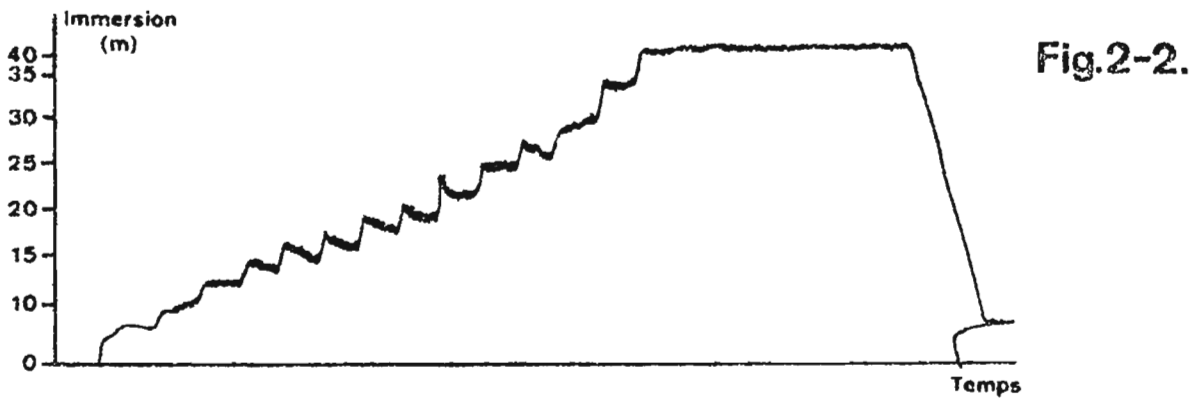
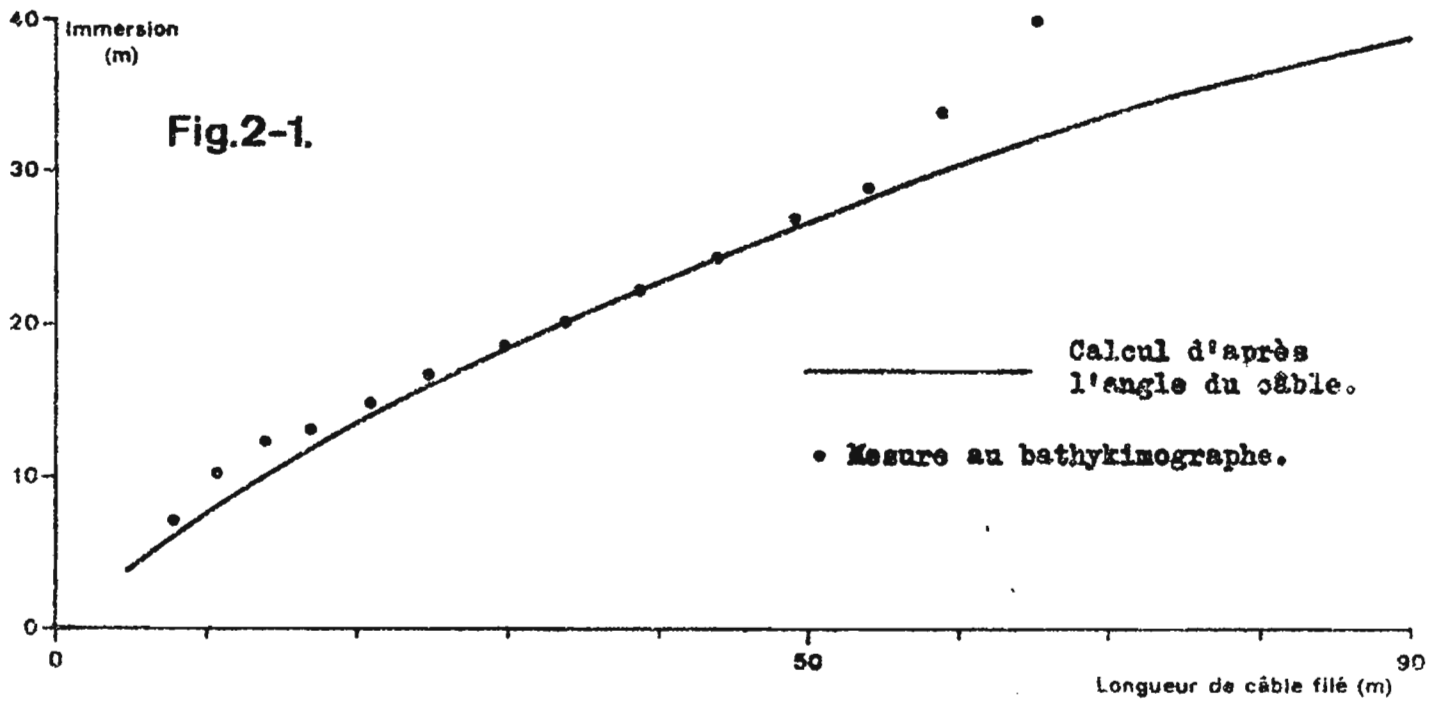
24-2 - Manoeuvre. La "luge" est mise à l'eau, navire en marche (ce qui évite l'envasement de l'appareil). Elle est traînée 2 minutes à la vitesse d'environ 1 m/sec, et remontée non fermée en fin de pêche. Les récoltes n'ont donc qu'une valeur qualitative.

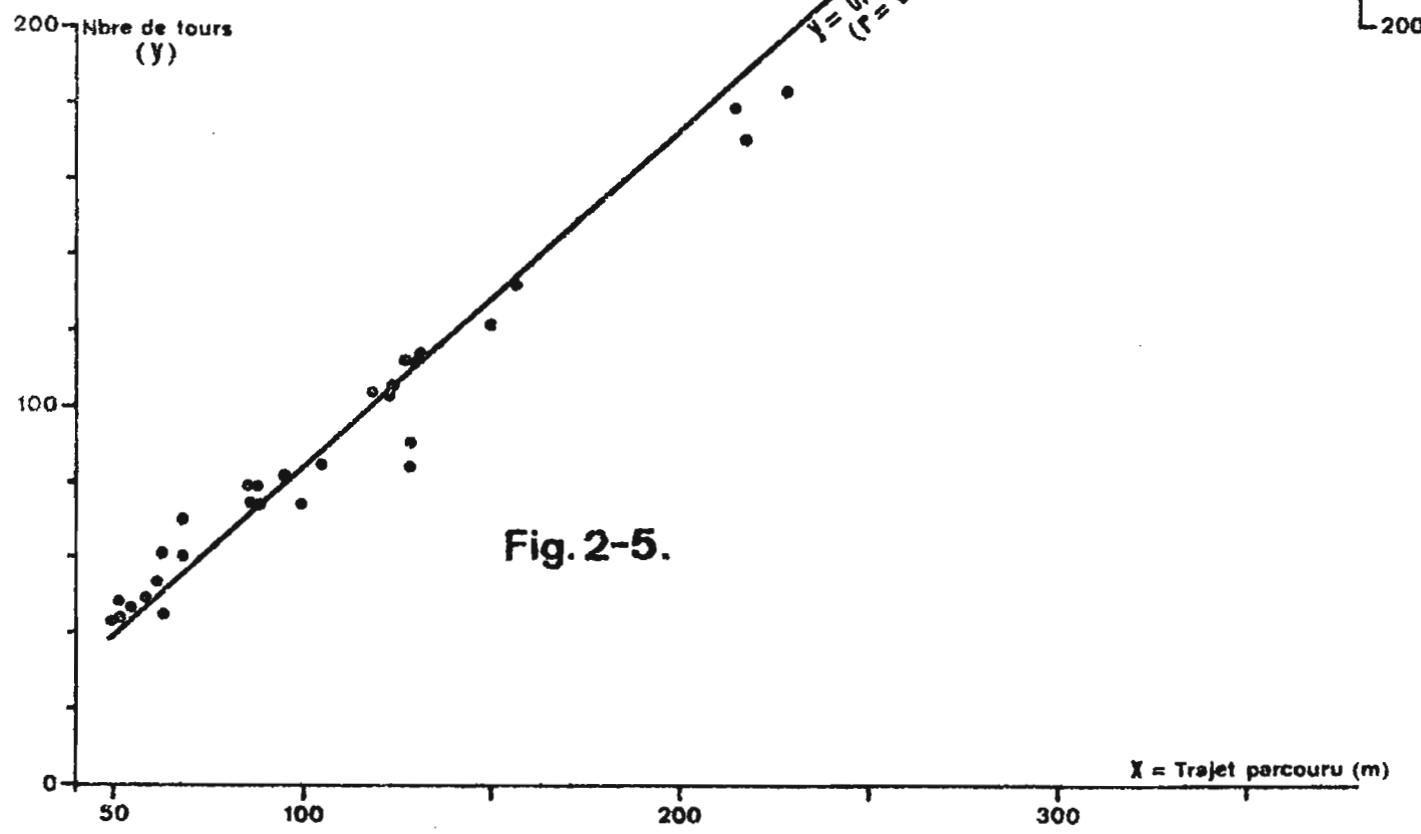
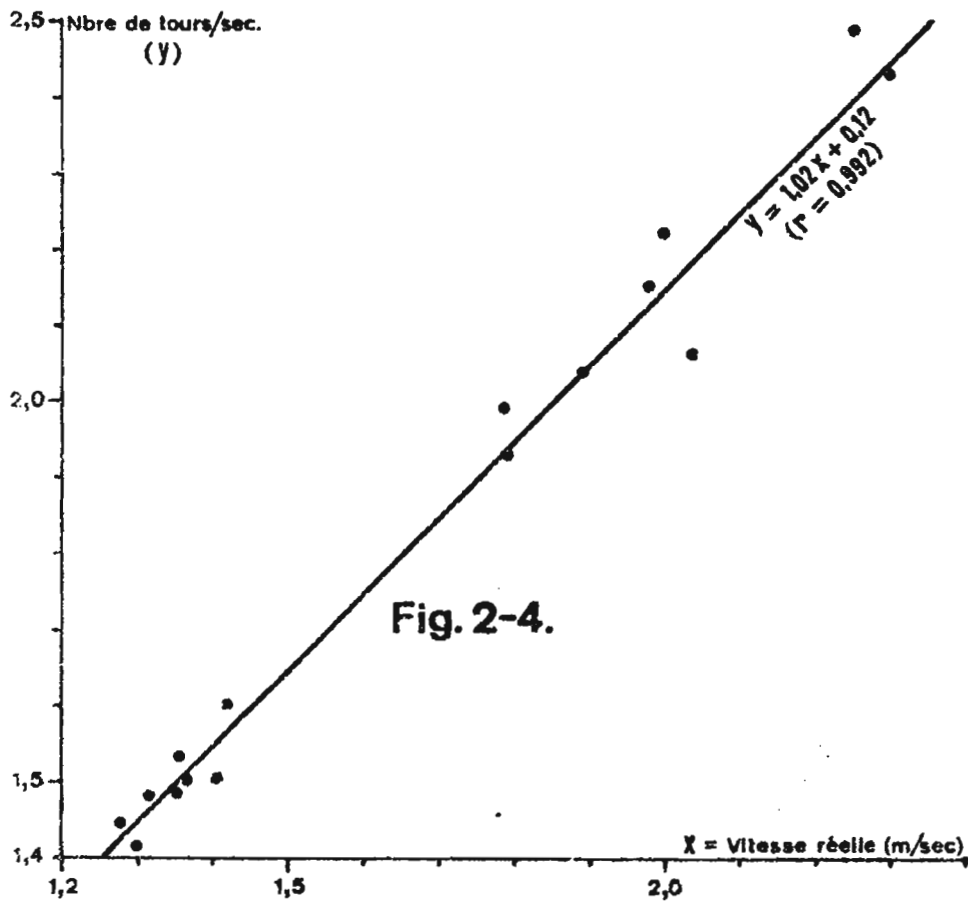
(*) Ces essais ont été repris et menés à bien par M. BHAUD, à la Station océanographique de Banyuls (BHAUD, com. pers.).

B I B L I O G R A P H I E

- BEYER F., 1958 - A new bottom-living Trachymedusa from the Oslo Fjord. Nytt Mag. Zool. 6 : 121-143.
- BIERI R. et NEWBURY T.K., 1966 - Booby II. An quantitative Neuston sampler for use from small boats. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 13 (5) : 405-410.
- BOSSANNYI J., 1951 - An apparatus for the collection of plankton in the immediate vicinity of the sea bottom. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 30 (2) : 267-270.
- DAVID P.H. (1965) - The Neuston net. A devise of sampling the surface fauna of the ocean. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 45 (2) : 313-320.
- FLEMINGER A., CLUTTER R.I., 1965 - Avoidance of towed nets by Zooplankton. Limn. Ocean., 10 (1) : 96-104.
- HERON A.C. et KERR J.D., 1968 - Properties of gauzes in relation to loss of organisms through plankton nets. Austr. J. Mar. and Fresh. Res., 19 (1) : 57-64.
- HOLME N.A. (1964) - Methods for sampling the benthos. Adv. Mar. Biol. 2 : 171-260 ("luge" : p. 189).
- LE RESTE L., 1968 - Contribution à l'étude des Eucarida et plus particulièrement des Euphausiacea et des Natantia dans la région de Nosy-Bé. Rapport multigr. 64 p.
- PAQUETTE R.G. et FROLANDER H.E., 1957 - Improvement in the plankton sampler. J. Cons. perm. int. Explor. Mer. 22 (3) : 284-287.
- PAQUETTE R.G., SCOTT E.L. et SUND P.N., 1961 - An enlarged Clarke-Bumpus plankton sampler. Limn. Ocean. 6 (2) : 230-233.
- PETIT D., BHAUD M., BINET D., BOUR W., DESSIER A., FRONTIER S., LABOUTE P., 1969 - Le filet "Lucifer". Description, Manoeuvre, Performances. Centre ORSTOM de Nosy-Bé. Doc. n°9, multigr. 16 p.
- FRANTER D. J., 1963 - Comparaison of zooplankton biomass determination by Indian Ocean Standard Net, Juday Net and Clarke-Bumpus sampler. Nature 198 (4866) : 1179-1180.

- TRANPETER D. J., et HERON A.C., 1965 - Filtration characteristics of CLARKE-BUMPUS samplers. Aust. J. Mar. and Fresh. Res., 16 (3) : 281-291.
- TRANPETER D. J., 1966 - The australian CLARKE-BUMPUS sampler and calibration tank. Div. of Fish. and Ocean., CSIRO, Technical paper n°19, 16 p.
- TRANPETER D. J., 1967 - A formula for the filtration coefficient of a plankton net. Aust. J. Mar. fresh. Res., 18 (1) : 113-121.
- TRANPETER D. J. et HERON A.C., 1967 - Experiments on filtration in plankton nets. Aust. J. Mar. Fresh. Res., 18 (1) : 89-112.
- TRANPETER D. J., KERR J.D et HERON A.C., 1968 - Effects of hauling speed in zooplankton catches. Aust. J. Mar. and Fresh. Res., 19 (1) : 65-75.
- UNESCO, 1968 - Zooplankton Sampling - Monographs on Oceanographic methodology n° 2, 174 p.
- YENTSCH C.S. et DUXBURY A.C., 1956 - Some of the factors affecting the calibration number of the Clarke-Bumpus quantitative plankton sampler. Limn. Ocean., 1 (4) : 268-273.





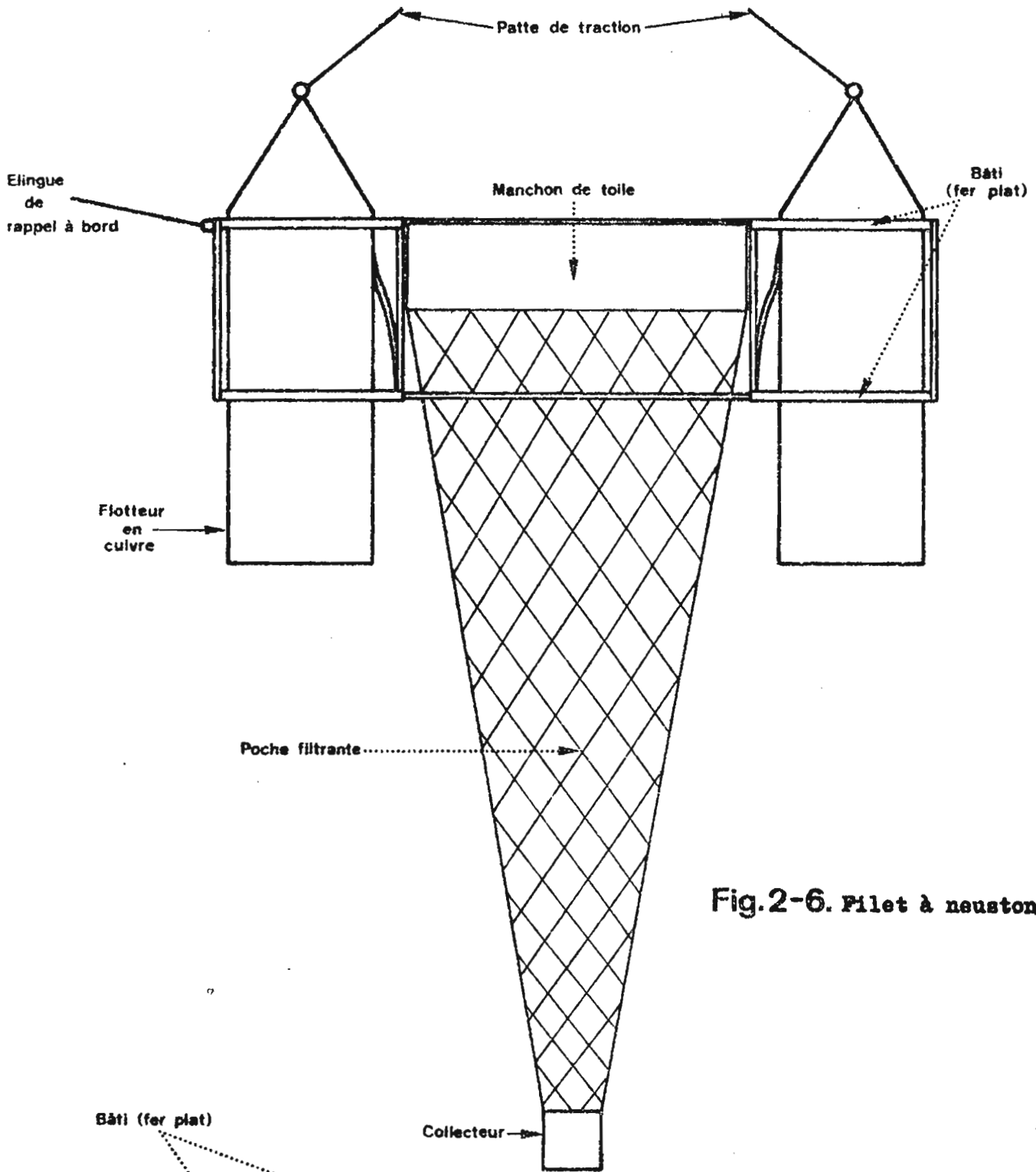


Fig.2-6. Pilet à neuston.

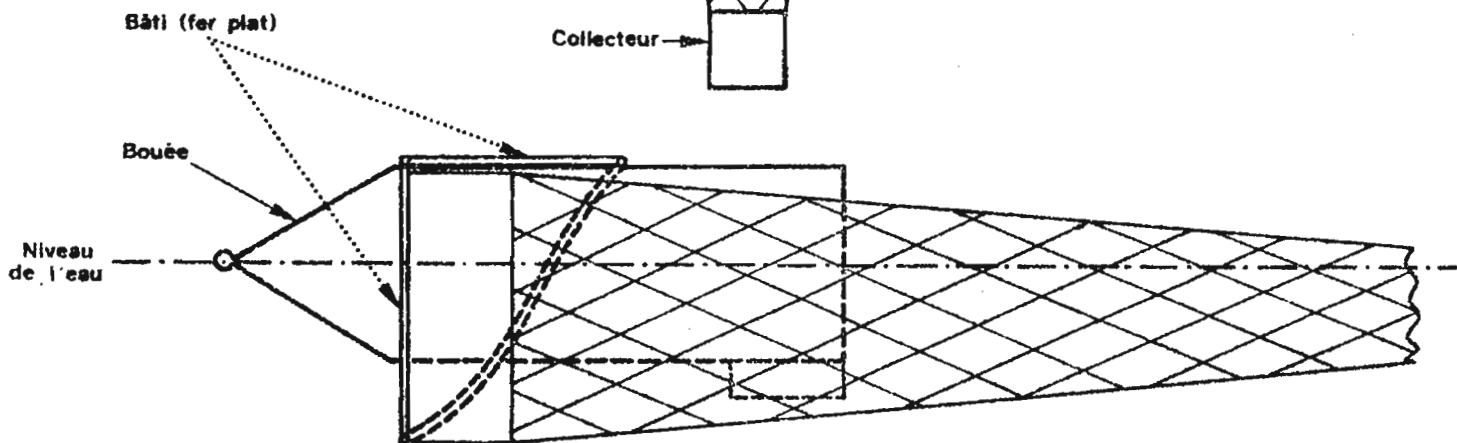
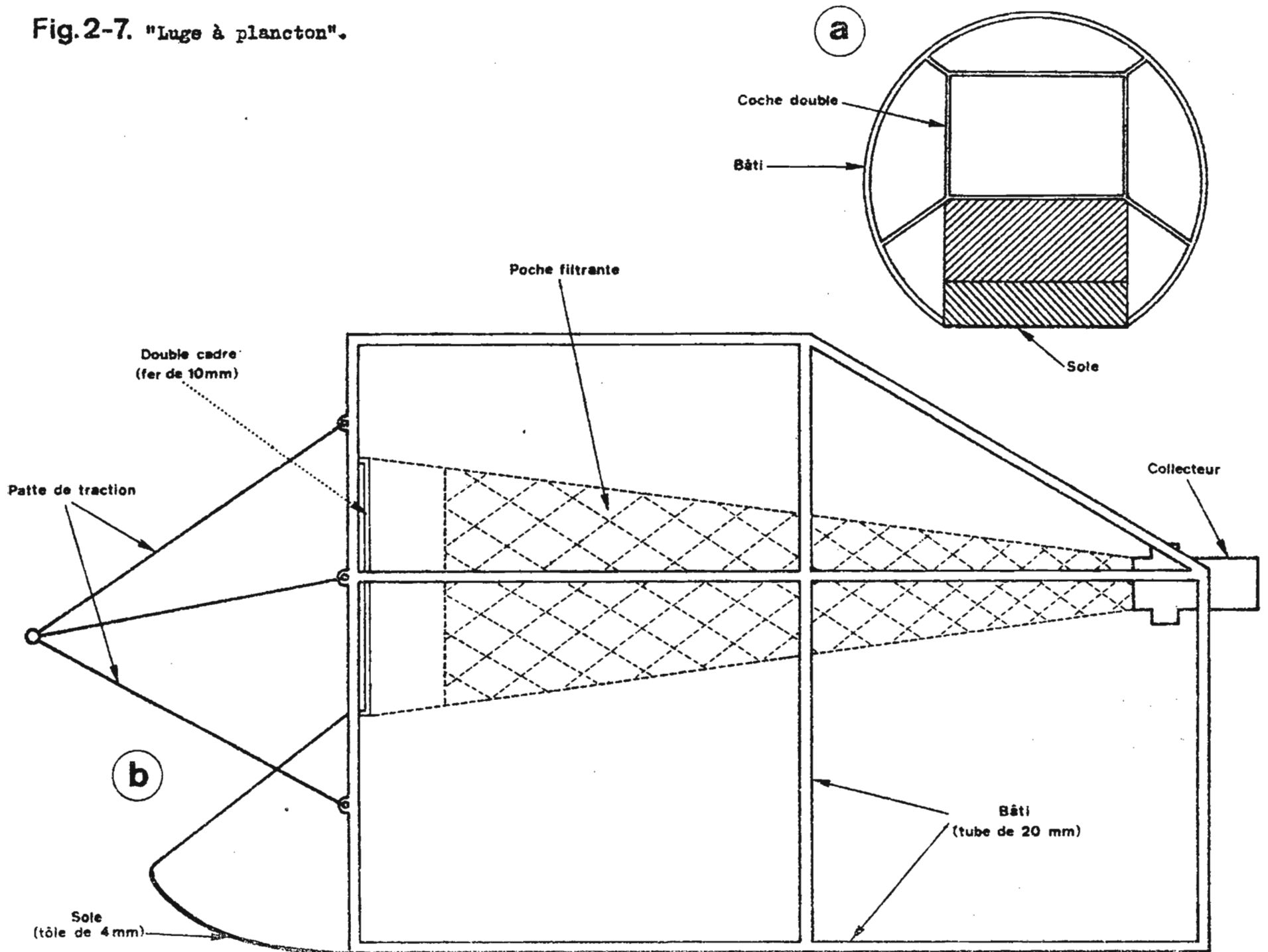


Fig.2-7. "Luge à plancton".



A N N E X E

Mesure de la vitesse du bateau

Le calcul des trajets des traits obliques a été effectué à partir d'une mesure de la vitesse du bateau, effectuée lors de chacun d'entre eux. Cette vitesse est obtenue au moyen d'un courantomètre TSK immergé en surface pendant une durée fixe (30 secondes).

Pour l'ensemble des sorties la vitesse donnée par le courantomètre est comprise entre 1,55 et 2,40 m/sec dans 95% des cas. Cet intervalle dépasse celui pour lequel est établie la courbe d'étalonnage fournie par le constructeur. Nous avons donc procédé, après la fin du programme de récoltes à un nouvel étalonnage à partir d'un trajet balisé de 200 m. Le nombre de révolutions par seconde est supérieur à celui indiqué par la droite d'étalonnage initiale et son extrapolation. Les deux pentes ne sont pas significativement différentes : l'intervalle de confiance à 5% de la pente de la droite (2) est, au seuil 5% : (6,45; 8,39) et comprend donc la valeur 6,6 donnée par le constructeur.

La nouvelle droite d'étalonnage correspond à deux séries de mesures effectuées à 5 jours d'intervalle, à des vitesses comprises entre 1,8 et 2,3 m/sec. Les deux nuages de points obtenus sont décalés, le test t indiquant une différence significative à 1% des rapports $\frac{\text{mesurée}}{\text{vitesse}} / \text{vitesse réelle}$.

On conclut de ces observations que le comportement du courantomètre TSK se modifie avec le temps (sans doute par l'usure des pignons), et d'autre part varie quelque peu avec l'état de la mer.

Les vitesses inférieures à 1,55 m/sec n'ayant été réalisées au cours du programme que dans 2,5% des cas, on retiendra le coefficient de correction calculé en comparant les données courantométriques obtenues entre 1,8 et 2,3 m/sec avec l'indication de la courbe d'étalonnage initiale. La valeur moyenne du rapport $k = \text{vitesse réelle} / \text{vitesse indiquée}$ par le courantomètre est égale à 0,84 avec un intervalle de confiance de $\pm 3\%$. Pour les vitesses inférieures à 1,6 m/sec, le coefficient k est sous-estimé d'environ 6%. On peut donc admettre une erreur d'au plus 9% en prenant dans tous les cas $k = 0,84$.

3 - SITUATION ECOLOGIQUE DE LA BAIE D'AMBARO :

ETUDE D'UNE RADIALE COTE-OCEAN

par

S. FRONTIER, W. BOUR, D. PETIT

Ce chapitre est essentiellement consacré aux résultats d'une radiale SE-NW, de 11 à 15 stations, reliant le fond de la baie d'Ambaro, au talus continental à la latitude des îles Mitsio (cf. chapitre 1 du présent document, carte 1). Cette radiale a été répétée à cinq époques différentes de l'année - malheureusement aussi en des années différentes : 3 janvier 1970, 9 mars 1967, 11 mai et 30 août 1966, 1er décembre 1970.

Il a été constaté lors d'études antérieures (FRONTIER, 1970) que d'une année sur l'autre peuvent se produire des décalages, d'un mois parfois, entre les dates d'apparition des différents phénomènes saisonniers dont sont le siège les peuplements planctoniques, ainsi que des variations significatives d'abondance du plancton à époques correspondantes. Ainsi en 1970, l'arrivée des pluies a été assez tardive, de sorte que la radiale de décembre traduit la situation trouvée généralement en novembre, caractérisée par le maintien de caractères de saison sèche sur la moitié externe du plateau.

Cependant en dépit de l'hétérogénéité dans les dates, les observations recueillies le long de la radiale récapitulent assez bien une partie des caractéristiques saisonnières et écologiques du secteur étudié, et vont nous permettre de situer le biotope de la baie d'Ambaro par rapport à l'ensemble du plateau continental.

Les échantillons ont été obtenus par traits verticaux fond-surface au filet "Lucifer", à l'exception de ceux de la radiale du 1/12/70 lors de laquelle ont été effectuées des récoltes obliques (fond-surface également) au filet Clark-Bumpus de 30 cm de diamètre. La méthodologie des prélèvements est exposée dans le second chapitre du présent rapport.

3-1 - Conditions écologiques.

31-1 - Le profil bathymétrique est reproduit figure I. Au large d'un platier de vase dû aux arrivées d'eau douce réparties sur tout le pourtour de la baie, la pente est faible et à peu près régulière sur la première moitié du talus, la profondeur moyenne passant de 20 à 25 m. Sur la seconde moitié le fond est irrégulier, variant entre 25 et 70 m en raison de l'existence de massifs coralliens et de canyons peu profonds (DAMIEN et al., en préparation). La limite extérieure du plateau est marquée par un relèvement important dû à la présence d'un récif barrière immergé, au delà duquel le fond tombe presque verticalement à plusieurs centaines de mètres. Le sédiment est vaseux et sablo-vaseux dans la première moitié, sableux et entrecoupé de blocs coralliens dans la seconde.

31-2 - L'hydrologie n'a malheureusement pas été étudiée complètement lors des 5 radiales. Toutefois les connaissances obtenues par ailleurs sur l'océanographie physique de la région de Nosy-Bé (ANGOT et GARLAND, 1963, 1965; ANGOT, 1965; PITON et MAGNIER, 1970) nous autorisent à décrire les conditions hydrologiques au-dessus du plateau continental en termes de stratification; celle ci est assez bien traduite par la comparaison entre salinité de surface et salinité de fond (fig. II).

La température et la salinité en surface et au voisinage du fond ont été mesurées en chaque station lors des radiales de janvier, mars et août, et les températures et salinité de surface seulement, lors de la radiale de mai. Les données manquantes (hydrologie près du fond en mai, hydrologie complète en décembre) peuvent être approchées à l'aide de données obtenues les autres années, en des stations comparables du point de vue de la proximité de la côte et du talus continental (stations 2, 3, 4 et 5 de 1963, MIB 9 de 1969). Les études menées depuis 1963 dans la région de Nosy-Bé montrent en effet une assez grande régularité dans la périodicité saisonnière des conditions hydro-climatiques.

Les résultats, portés sur la figure II, traduisent le régime hydrologique du secteur, tel que le décrivent PITON et MAGNIER (1970). En saison humide (décembre à avril) d'importants apports d'eau douce provoquent la formation en surface d'une couche d'eau dessalée, s'étendant au delà du talus continental. Il s'établit alors, sans doute sur l'ensemble du plateau, une circulation "estuaire". L'intensité maximale du phénomène se situe en baie d'Ambaro, le passage de l'eau fortement diluée à l'eau modérément diluée du reste du plateau étant assez brutal.

Aux intersaisons (mai, et novembre-décembre) la stratification est nettement moins accusée, et apparaît surtout dans la moitié interne de la baie.

En saison sèche on constate l'homogénéité presque parfaite de la couche d'eau néritique, tant verticalement qu'horizontalement, les conditions hydrologiques rencontrées sur le plateau étant les mêmes que celles du proche large. Fait exception une frange côtière dans laquelle, sur une épaisseur très faible, l'eau se trouve sursalée par suite d'une évaporation intense. Ce dernier phénomène induit une circulation de type "anti-estuaire" faible, sans doute localisée à la baie.

Le processus d'homogénéisation verticale est quasi-permanent toute l'année, et dû en grande partie aux coups du vent (PITON et MAGNIER, 1970). Mais en saison humide la stratification est maintenue par l'arrivée permanente d'eau douce en surface. En saison sèche l'homogénéité de la masse d'eau s'établit progressivement à partir du voisinage du talus (mai) jusqu'à proximité de la côte (septembre). Cette homogénéisation est alors due non seulement aux mouvements verticaux, mais aussi à une pénétration d'eau océanique sur le plateau, ainsi que le démontrent les variations du peuplement planctonique. Le plateau continental est ainsi vidé d'une partie de l'eau douce qu'il avait accumulée durant la saison humide. Ce phénomène est probablement en relation avec les changements de direction du courant du large, parallèle à la côte en saison humide, et qui tend à lui devenir perpendiculaire en saison sèche (DONGUY et PITON, 1969).

L'évolution hydrologique annuelle en quelques stations diversement éloignées de la côte et du talus continental peut être récapitulée à partir de données plus serrées dans le temps, portées sur les diagrammes T/S de surface et de fond (fig. III a à d) : station AMB 9 d'après les données de PITON et al. 1969, MAGNIER et al. 1970; stations 3, 4 et 5 d'après les données d'ANGOT 1963, 1965.

Le graphique de la station 3, située à la limite extérieure de la baie d'Ambaro (fig. III b), illustre l'alternance entre :

- une saison humide et chaude, caractérisée par des dessalures importantes en surface (maximales en février et mars), peu importantes au contraire au voisinage du fond.

- une saison sèche et fraîche pendant laquelle la colonne d'eau est homogène avec une salinité de 35 ‰, supérieure de 0,4 à 0,5 ‰ seulement à la salinité trouvée près du fond au maximum de la saison humide.

Par rapport à ce graphique moyen on observe deux tendances selon que l'on se dirige vers la côte ou vers le large.

La station AMB 9 (fig. III a), située très près de la côte, par 5 m de fond, montre en saison humide des caractères analogues à ceux de la station 3. Par contre la saison sèche s'en distingue puisqu'on observe en début de saison (mai-juillet) une dessalure persistante, et en fin de saison (octobre-novembre) la sursalure signalée plus haut.

A l'inverse, la dessalure de surface caractéristique de la saison chaude s'estompe quand on se dirige vers le large (station 4 et 3 : fig. III c et d); à 50 m d'immersion on n'observe pratiquement que des oscillations thermiques, dont l'amplitude peut atteindre 5°C.

Ces variations hydrologiques observées sur un an en quatre stations complètent ainsi les profils sommaires établis le long de la radiale côte-talus continental à cinq époques de l'année.

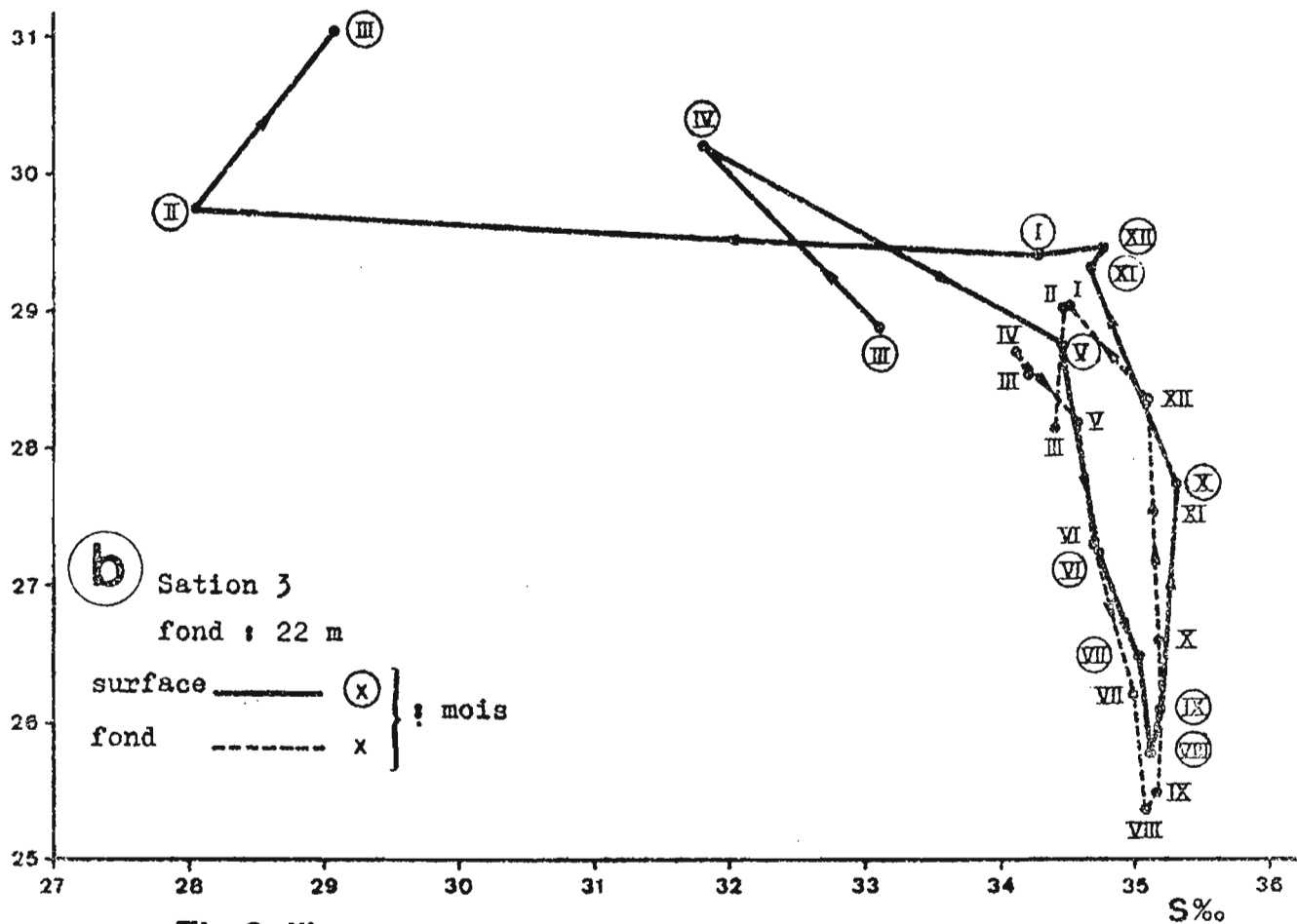
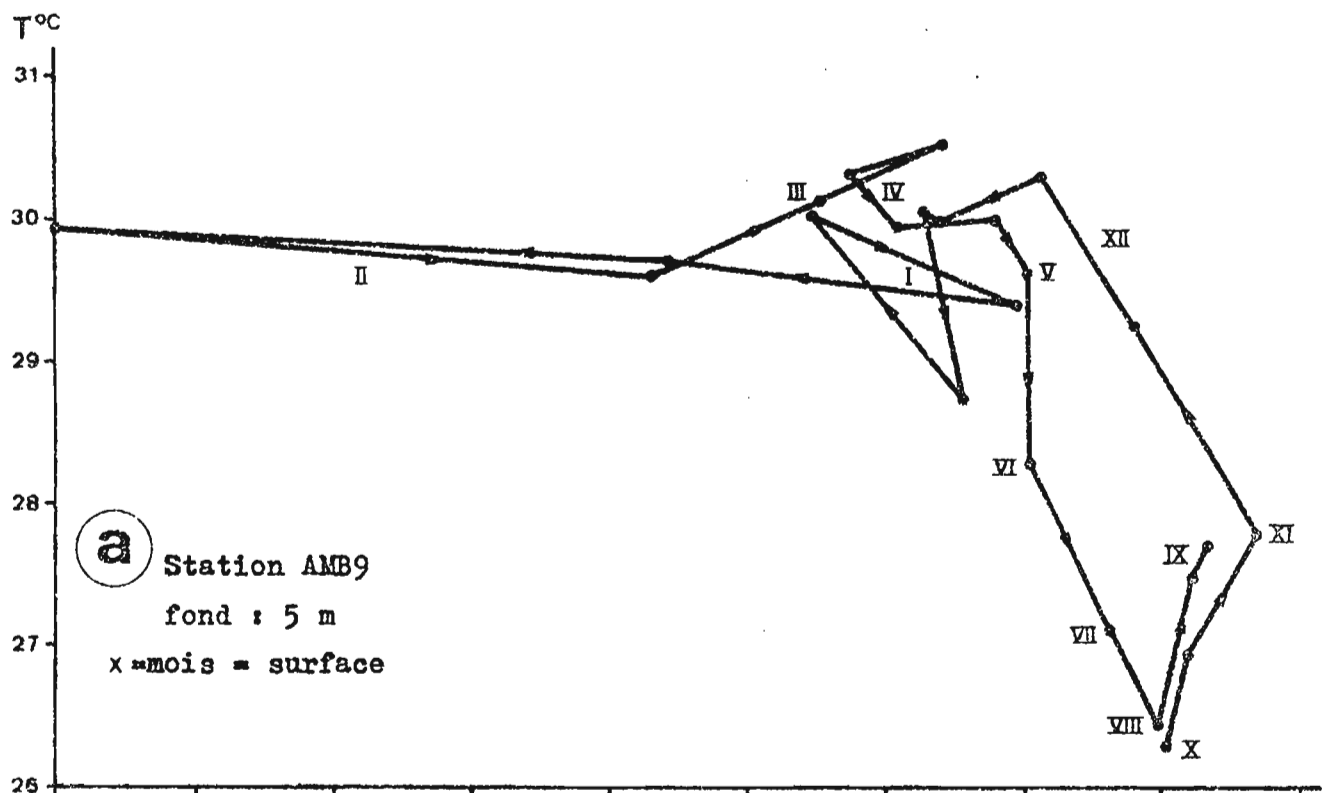
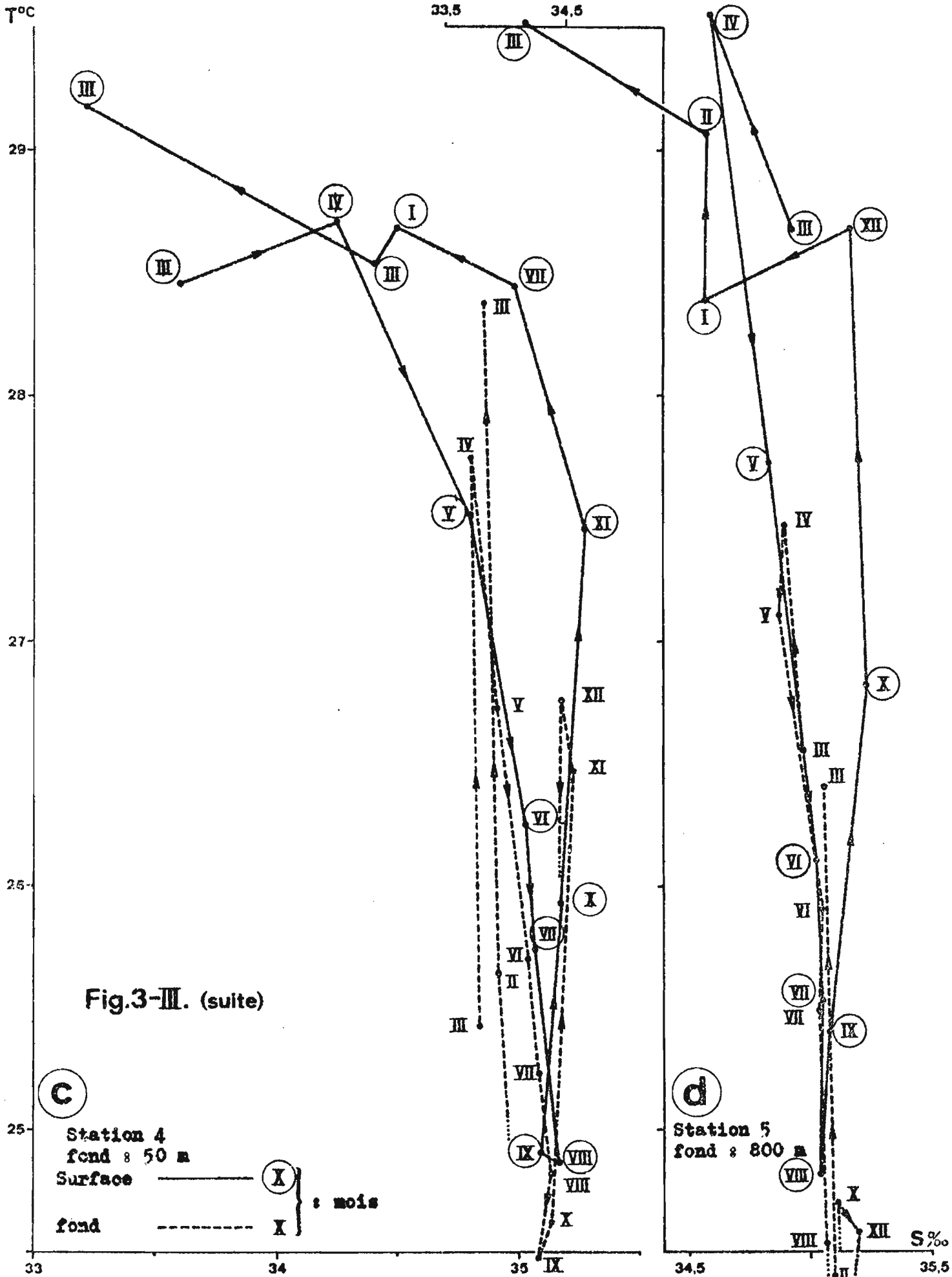


Fig.3-III.



3-2 - Etude des profils d'abondance de quelques taxons.

33 entités zoologiques (taxons, ou stades d'une même espèce) ont été dénombrées dans les différentes récoltes. Chaque effectif a été rapporté à 6 m^3 d'eau filtrée, et représenté sur les graphiques 1 à 25, en échelle \log^2 (cf. chapitre 5 de ce document). Nous commentons ci-après les répartitions spatiales et temporelles observées. (*)

OPTERINIENS

32-1 Cydipoides - Les populations sont moyennement abondantes toute l'année en baie d'Ambaro et un peu au large de cette baie. Elles se développent notablement en fin de saison humide sur l'ensemble du plateau à l'exclusion de la proximité du talus. Les déterminations spécifiques n'ayant pas été effectuées, il n'est pas possible de savoir si ce dernier phénomène est lié à la dérive de surface (circulation "estuaire") maximale en février-mars, ou s'il s'agit du développement saisonnier d'une espèce différente de celle que l'on trouve en baie d'Ambaro.

CHAETOGRAPHES

32-2 - Sagitta enflata GRASSI - Très abondante toute l'année sur l'ensemble du plateau continental, avec généralement un maximum dans la moitié la plus proche de la côte. Raréfaction au maximum d'intensité de la saison sèche.

32-3 - Sagitta neglecta AIDA - Espèce très abondante près de la côte, se raréfiant progressivement vers le large. Le maximum d'abondance sur la partie extérieure du plateau continental a lieu en fin de saison humide, probablement en liaison avec la dérive de février-mars. En août, refoulée par l'homogénéisation de la couche d'eau, l'espèce n'est abondante que dans la moitié interne de la baie d'Ambaro, rare puis absente en dehors de la baie. Au début de la saison humide elle réapparaît sporadiquement sur la moitié extérieure du plateau.

(*) Dans tout ce qui suit, les numéros attribués aux différents taxons correspondent aux numéros des graphiques.

32-4 - Sagitta littoralis DALLOT - Espèce peu abondante. Favorisée par la dessalure, elle est répandue sur le plateau continental en fin de saison humide, pratiquement limitée à la baie d'Ambaro en saison sèche, et sporadique le reste de l'année.

32-5 - Sagitta robusta DONCASTER - Très abondante, répandue en mars sur le plateau continental à l'exception de son quart le plus externe, limitée en août à une population très proche de la côte, et représentée le reste de l'année par quelques individus dispersés.

32-6 - Sagitta ferox DONCASTER - Très abondante en saison humide, sauf au voisinage du talus et de la côte, elle se raréfie à partir de mai, n'étant alors représentée que dans la zone centrale du plateau continental. Elle disparaît presque complètement en août.

32-7 - Sagitta regularis AIDA - Espèce caractéristique des eaux de la pente continentale. Elle n'est notablement représentée que dans la radiale de décembre. Aux autres époques, elle n'est que sporadique et manque dans la partie interne du plateau, sauf en août où quelques individus sont trouvés dans la moitié extérieure de la baie d'Ambaro (ce qui prouve que l'eau du large pénètre, à cette époque, loin sur le plateau).

32-8 - Sagitta minima GRASSI - Répartition spatiale et temporelle voisine de la précédente, l'espèce étant encore plus rare. A noter en août une petite population sur la partie centrale du plateau.

32-9 - Sagitta bedoti BERANECK - Cette espèce est assez abondante dans la radiale de décembre sur la moitié extérieure du plateau, sporadique ou absente par ailleurs.

32-10 - Sagitta bedfordi DONCASTER - Présentée en saison humide, surtout sur la moitié interne du plateau, elle est absente à partir de mai à l'exception de quelques individus capturés non loin du talus.

32-11 - Sagitta pacifica TOKIOKA - Espèce en provenance des eaux du large, présente sur la moitié extérieure du plateau continental pendant la saison sèche et les intersaisons, représentée dans la même zone en saison chaude par quelques individus, et toujours absente de la partie interne du plateau.

32-12 - Krohnitta pacifica NIDA - Espèce néritique constituant une population localisée dans la baie en saison sèche et jusqu'en décembre. Elle se répand à l'extérieur de la baie en fin de saison humide, suite à la dérive de surface de février-mars; d'autre part elle semble raréfiée dans la baie d'Ambaro au coeur de la saison humide. Il apparaît donc, du point de vue de son abondance, une alternance entre la baie et la zone qui lui est immédiatement extérieure.

32-13 - Pterosagitta draco KROHN - Indicatrice d'arrivées d'eau océanique sur le plateau continental, cette espèce se trouve notablement représentée de mai à décembre, d'abord sur la moitié extérieure du plateau continental, puis sur l'ensemble du plateau à exception de la zone la plus proche de la côte. Le reste de l'année quelques individus se rencontrent sur le tiers ou la moitié externes du plateau.

MOLLUSQUES

32-14 - Creseis chierchiae BONS - L'espèce, typiquement néritique, voit son développement commencer en mars : on trouve alors des véligères dans toute la baie d'Ambaro, ainsi que sporadiquement sur l'ensemble du plateau, où elles sont entraînées par la dérive de surface. Le développement maximum a lieu pendant la saison sèche, au cours de laquelle la population est refoulée dans la partie interne du plateau par l'avancée de l'eau homogène; elle atteint alors des densités considérables près de la côte. Au début de la saison humide les véligères disparaissent pratiquement, alors que jeunes et adultes sont encore abondants; ces derniers se maintiennent ensuite, peu abondants, sur l'ensemble du plateau continental, pendant toute la saison chaude.

32-15 - Creseis acicula RANG - La population de véligères apparaît dans la baie pendant la première moitié de la saison humide, et devient considérable (densité moyenne de l'ordre de 1000 individus par m³) à la fin de cette saison. s'étendant alors au delà du plateau continental à la faveur de la dérive de surface; à la même époque la population de jeunes et adultes s'étend aussi sur tout le plateau continental, avec un maximum sur le tiers médian de celui-ci.

Une diminution de densité se manifeste à partir de mai, accompagnée d'un refoulement de la population vers la partie interne du plateau, et jusqu'au milieu de la saison humide l'espèce n'est représentée que par une population modeste en baie d'Ambaro, à quelques concentrations côtières près.

32-16 - Limacina inflata (d'ORBIGNY), L. trochiformis (d'ORBIGNY), et L. bulimoides (d'ORBIGNY) - Ces trois espèces font partie du peuplement du large, mais les profils de la figure 16 ne concernant pratiquement que les deux premières espèces; bulimoides, beaucoup moins tolérante, n'est qu'exceptionnelle sur le plateau (4 individus en août, non loin du talus). Au cœur de la saison sèche les deux espèces principales atteignent la limite extérieure de la baie d'Ambaro à la faveur de l'homogénéisation de la couche d'eau. On constate en décembre leur refoulement par la "néritisation" du milieu, suite aux premières pluies. En saison humide elles pénètrent sur le plateau continental par le courant de fond de la circulation "estuaire", et apparaissent sporadiquement jusqu'au fond de la baie. Elles ne sont quasi-absentes du plateau qu'à l'intersaison de mai.

32-17 - Atlanta gaudichaudi SOULEYET - Présente de façon irrégulière, sur l'ensemble du plateau, toute l'année sauf au milieu de la saison sèche.

CRUSTACÉS

32-18 - Penilia avirostris DAÑA - Espèce typiquement néritique interne, constituant des essaims extrêmement denses près de la côte. La population se développe à partir de la fin de la saison humide (elle dépasse alors les limites de la baie) et se maintient jusqu'au milieu de la saison sèche. Elle se raréfie considérablement en fin de saison sèche et dans la première moitié de la saison humide.

32-19 - Evadne tergestina CLAUDUS - Néritique interne comme l'espèce précédente, mais avec un décalage saisonnier par rapport à cette dernière : la population disparaît presque en saison sèche et réapparaît brusquement, dépassant alors la baie, lors des premières pluies. La radiale de mars montre les plus

fortes densités dans la moitié interne de la baie d'Ambaro, la dérive de surface n'emportant vers le large que quelques individus.

32-20 - Pseudeuphausia latifrons SARS - Espèce néritique externe, présente toute l'année avec des fluctuations d'abondance périodiques (FRONTIER, 1970). La population de Calyptopis est refoulée d'une part en saison humide par l'apparition de l'eau dessalée, d'autre part en saison sèche par les arrivées d'eau océanique; elle est absente de la baie, mis à part quelques individus rencontrés dans sa partie la plus externe au maximum de la saison sèche. Les Furcillia, plus mobiles, ont une répartition plus large : elles pénètrent notablement dans la partie extérieure de la baie d'Ambaro en saison sèche, et s'y maintiennent jusqu'en décembre.

32-21 - Euphausiacés du large - Quelques espèces d'Euphausiacés en provenance du large se rencontrent sporadiquement sur le plateau continental : Euphausia diomedea ORTMANN, E. tenera HANSEN, E. gibboides ORTMANN, Stylocheiron longicorne SARS, S. suhmii SARS, S. microphtalma HANSEN, S. carinatum SARS, S. affine HANSEN. (LE ROSTE, 1969). Ces espèces n'atteignent que la zone externe du plateau; elles ne se récoltent en quantité notable que durant la saison sèche et jusqu'en novembre ou décembre.

32-22 - Lucifer hansenii NOBILI - Espèce néritique interne. Les zoés ne se rencontrent que dans la baie, avec un maximum permanent au voisinage immédiat de la côte. Ces stades larvaires ne présentent pas de variation d'extension au cours de l'année. Les stades Nysis et postlarvaires au contraire, refoulés contre la côte, en saison sèche, s'étendent hors de la baie en période d'abondance maximale (décembre) ou en période de dérive des eaux dessalées (mars). L'absence de Nysis, en août, indiquerait, soit un ralentissement dans le rythme des pontes, soit l'apparition de conditions défavorables à un stade précoce du développement. L'espèce présente donc deux maximums d'abondance, en début et en fin de saison humide.

32-23 - Lucifer "faxonii" (1) BORR.DAILE et Lucifer penicillifer HANSEN -

(.) L'existence de cette espèce à Nosy-Bé est sujette à caution (PEPIT, en préparation). La forme rencontrée présente des caractères intermédiaires entre L. penicillifer et L. hansenii. Nous gardons, néanmoins, provisoirement la dénomination L. faxonii.

La distinction des deux espèces n'a pu être effectuée pour les stades Zoés et Mysis. Populations larvaires et populations adultes semblent avoir la même répartition spatio-temporelle, décalée vers l'extérieur du plateau par rapport à celle de Lucifer hanseni. Leur période d'abondance se prolonge au delà de la saison humide : elles s'étendent sur les deux tiers internes du plateau continental, jusqu'à proximité du talus en mars, d'où elles se trouvent refoulées à partir de mai. Elles ne se raréfient qu'en août; elles sont, alors, localisées à la baie d'Ambaro. Le développement des populations reprend en décembre à partir de la baie.

32-24 - Lucifer typus MILNE-EDWARDS - Espèce du large dont l'abondance sur le plateau n'a aucune commune mesure avec celle des trois autres espèces. Elle est présente sur la moitié externe du plateau continental au coeur de la saison sèche, grâce à des transports de masses d'eau. Elle subsiste encore dans cette zone en décembre, alors que la dessalure superficielle n'est pas encore trop importante, et disparaît en janvier.

POISSONS

32-25 - Oeufs d'Anchois - D'après la clé de DELSLANN (1931), il semble s'agir de l'espèce Stolephorus zollingeri, qui n'a toutefois pas été signalée par FOURMANOIR dans la région. La production d'oeufs maximale a lieu, sur les deux-tiers internes du plateau, durant la saison chaude, avec maximum en mars. On dénombre quelques oeufs en août, un peu plus en décembre, dans la zone interne du plateau. D'autre part la ponte ne semble pas avoir lieu dans la moitié intérieure de la baie d'Ambaro au cours de la saison fraîche.

3-3 - Discussion.

L'étude des profils d'abondance de quelques taxons fait ressortir l'importance, dans la distribution des divers organismes, du gradient reliant l'influence côtière à l'influence océanique. Les conclusions tirées des répartitions le long de la radiale sont recoupées par l'existence des variations

saisonniers des profils, qui traduisent les variations saisonnières d'intensité du gradient. Cependant il faudra examiner, lorsqu'il se manifeste, le cycle annuel propre de l'espèce pour décider de ce qui revient aux déplacements alternatifs du gradient d'influences écologiques, d'une part, et à la biologie de l'espèce d'autre part.

Ces précautions étant prises, plusieurs groupes apparaissent du point de vue des répartitions spatio-temporelles parmi les espèces considérées dans ce travail.

Un premier groupe que l'on pourrait appeler holonéritique (fig. 26 a) montre une répartition s'étendant sur les deux-tiers internes du plateau en saison humide (mis à part un entraînement vers le large en mars); ces espèces subissent en saison sèche un refoulement qui les raréfie ou les fait disparaître dans la moitié externe du plateau. C'est le cas des *Cydippes* (1), de *Lucifer faxoni* et *L. penicillifer* (23), qui semblent se satisfaire des larges variations caractérisant les conditions néritiques mais tolèrent mal l'arrivée d'eau océanique.

Les deux espèces de *Crescis* se rattachent à ce groupe, bien qu'un cycle annuel propre en modifie le schéma. La population de *C. acicula* (15) montre un maximum d'abondance très prononcé au plus fort de la saison humide, et la dérive de surface entraîne alors des quantités importantes de cette espèce jusqu'au delà du plateau continental. Au contraire la population de *C. chierchiai* (14) connaît un développement maximum en saison sèche, époque à laquelle elle est refoulée à l'intérieur de la baie, en sorte qu'au premier examen l'espèce semble peupler préférentiellement l'eau néritique interne.

Un second groupe d'espèces (fig. 26 b) est, lui, réellement lié à la zone néritique interne et même parfois à la proximité immédiate de la côte. Il s'agit de *Sagitta littoralis* (4), *S. neglecta* (3), *Krohnitta pacifica* (12), *Penilia avirostris* (18), *Evadne tergestina* (19), et *Lucifer hansonii* (22). Ces espèces se développent dans la baie, et n'en sortent qu'à la faveur de la dérive de surface en février-mars. Les individus transportés par le courant superficiel se maintiennent parfois sur l'ensemble du plateau continental jusqu'au début de la saison sèche, qui les en chasse jusqu'à la saison humide suivante.

Ici encore des phénomènes saisonniers propres aux espèces modifient parfois le schéma. Ainsi Penilia avirostris montre un maximum d'abondance de mars à mai et Evadne tergestina de décembre à mars. Il se trouve que la radiale exécutée en mars 1967 se singularise par la rareté des Evadne, ordinairement très abondants à pareille époque : la plupart des années, on récolte des Evadne en zone néritique externe puisque leur saison d'abondance coïncide avec l'époque de la dérive de surface vers le large. Au contraire, on n'y récolte pratiquement jamais de Penilia, dont la période d'abondance maxima correspond à celle du refoulement dans les baies du peuplement néritique interne.

Un troisième groupe (fig. 26 c) peut être qualifié de néritique externe. La population de Pseudeuphausia latifrons (20) est localisée à la partie externe du plateau continental et oscille au cours de l'année, refoulée alternativement par l'influence océanique et l'influence côtière. Sagitta ferox(*)(6) et S. bedfordii (10) montrent un schéma analogue masqué par une tolérance plus grande aux deux influences, et par un cycle annuel d'abondance numérique.(**)

Un dernier groupe (fig. 26 d) comprend des espèces en provenance du large, manifestant une certaine tolérance au mélange de leur eau d'origine avec l'eau néritique. Il s'agit de Sagitta regularis (7), S. minima(8) S. pacifica (11), Pterosagitta draco (13), Limacina inflata et L. trochiformis (16), de diverses espèces d'Euphausia et de Stylocheiron (21), et de Lucifer typus (24). Certaines de ces espèces, entraînées en saison fraîche sur le plateau continental, s'y maintiennent jusqu'au début des pluies, d'autres sont plus fugaces, mais toutes constituent de bons indicateurs d'entrée d'eau océanique au-dessus du plateau.

Quelques espèces (2, 5, 9, 17) sont à répartition indifférente, ou difficile à interpréter d'après les graphiques considérés ici.

(*) S. ferox montre en fait une écologie intermédiaire entre celle des espèces néritiques externes et celle des espèces caractéristiques des eaux de la pente.

(**) Notons également la richesse en méropplancton de la zone néritique externe, particularité liée à l'abondance du biotope corallien sur la moitié externe du plateau.

En conclusion, le plateau continental se trouve soumis à cycle saisonnier de conditions hydroclimatiques, se traduisant par une alternance de l'influence des masses d'eau océanique (courant du large parallèle à la côte en saison chaude, perpendiculaire en saison humide), et du drainage terrigène lié aux précipitations de saison chaude. Cette alternance, par les mouvements et les mélanges d'eau qu'elle provoque, également par son action sur la fertilité du milieu, a un rôle déterminant dans l'évolution des peuplements planctoniques. Il conviendrait de pouvoir décrire et évaluer séparément les deux types d'influence. Celles-ci généralement s'enchevêtrent; nous bénéficions toutefois de la présence, le long de la côte nord-ouest de Madagascar, d'une série de baies profondes, recevant en saison humide les produits d'un drainage important du continent, et par ailleurs relativement isolées de l'influence directe du large (en dépit de leur aspect très ouvert). De caractère sub-estuarien pendant une moitié de l'année, ces baies constituent un biotope individualisé, défini par des espèces ne le quittant qu'exceptionnellement, et par d'autres n'y pénétrant pas mais présentes sur le reste du plateau. Cette "zone néritique interne" réalise une expérience naturelle qui justifiait une étude approfondie.

B I B L I O G R A P H I E

- ANGOT H. et GERARD R., 1963 - Hydrologie de la région de Nosy-Bé : mars-avril-mai-juin 1963. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 1 (6) : 255-283.
- ANGOT H. et GERARD R., 1963 - Hydrologie de la région de Nosy-Bé : juillet à novembre 1963. Ibid 3 (1) : 3-29.
- ANGOT H. et GERARD R., 1965 - Hydrologie de la région de Nosy-Bé : décembre à mars 1964. Ibid 3 (1) : 31-53.
- ANGOT H., 1965 - Cycle annuel de l'hydrologie dans la région proche de Nosy-Bé (mars 1963 à mars 1964) Ibid 3 (1) : 55-66.
- BINET D. et DESSIER A., 1968 - Zooplancton de la région de Nosy-Bé. III) Premières données sur les Copépodes. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 6 (3/4) : 3-26.
- DELSMANN H.C., 1931 - Fish eggs and larvae from the Java Sea. I) The genus Stolephorus. Treubia 13 : 217-243.
- DONGUY J.R. et PITON B., 1969 - aperçu des conditions hydrologiques de la partie nord du Canal de Mozambique. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 7 (2) : 3-26.
- FRONTIER S., 1966 - Zooplancton de la région de Nosy-Bé. I) Programme des récoltes et techniques d'étude. II) Plancton de surface aux stations 5 et 10. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 4 (3) : 3-37.
- FRONTIER S., 1969 - Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. J. exp. mar. Biol. Ecol. 3 (1) : 18-26.
- FRONTIER S., 1970 - Zooplancton de la région de Nosy-Bé. IV) Plancton de surface aux stations 3,4, et 11. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 8 (2) : 3-17.
- LE RESTE L., 1969 - Contribution à l'étude du Zooplancton et plus particulièrement des Euphausiacea au large de Nosy-Bé (Madagascar). Cah. ORSTOM sér. Océanogr. 7 (4) : 39-50.
- MAGNIER Y. et PITON B., 1970 - Résultats des observations physico-chimiques en baies d'Ambaro et d'Ampasindava, de juin 1969 à février 1970. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°17, multigr. 56 p.
- PITON B., PRIVE H., TERRY A., 1969 - Résultats des observations physico-chimiques en baie d'Ambaro de janvier 1968 à juin 1969. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, doc. n°5, multigr. 55 p.
- PITON B. et MAGNIER Y., 1970 - Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 9 (2) : 43-60.

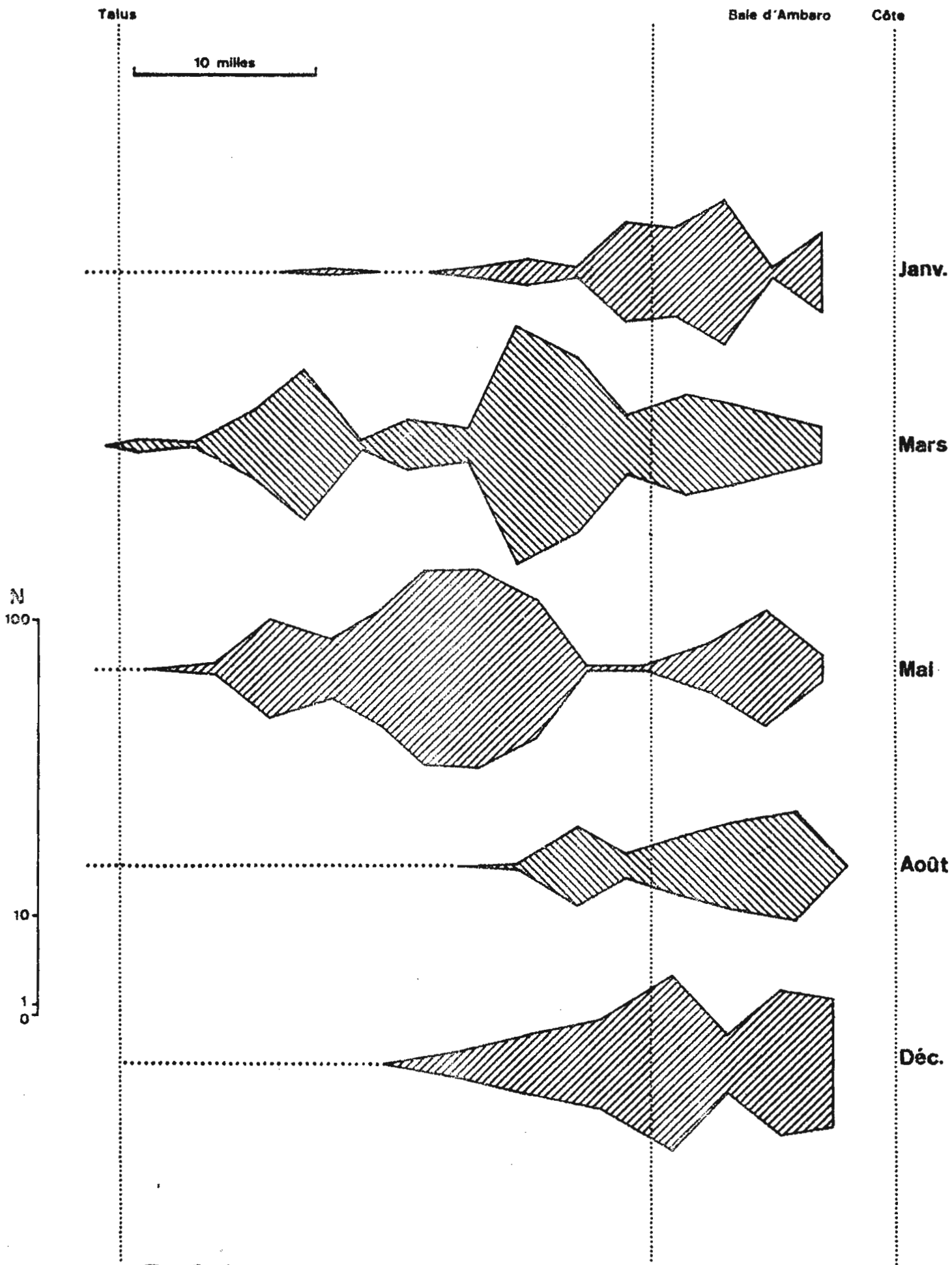


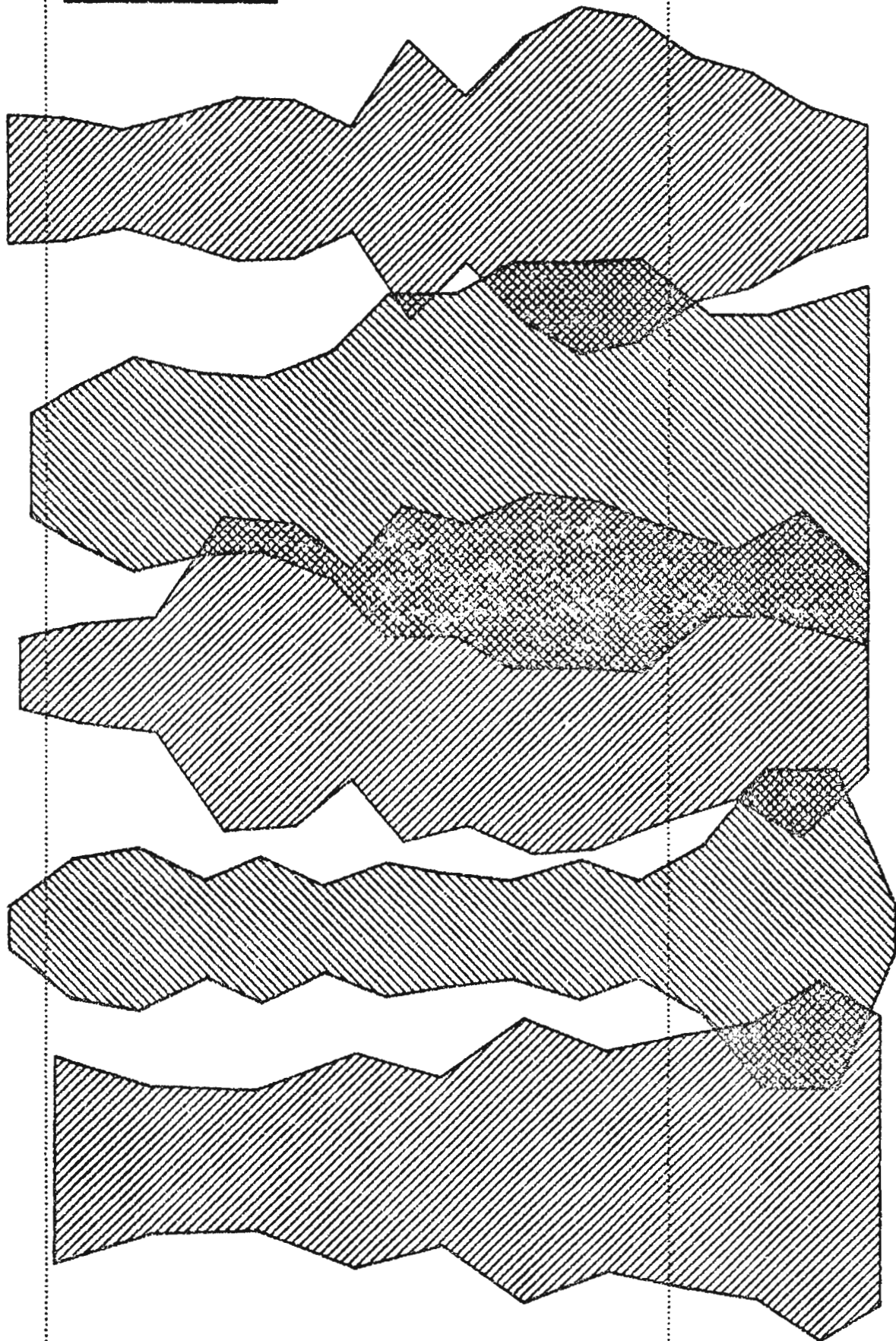
Fig.3-1. Sténaires cylipefidae.

Talus

Baie d'Ambaro

Côte

10 miles



Janv.

Mars

Mai

Août

Déc.

Fig 3-2 - Section en file

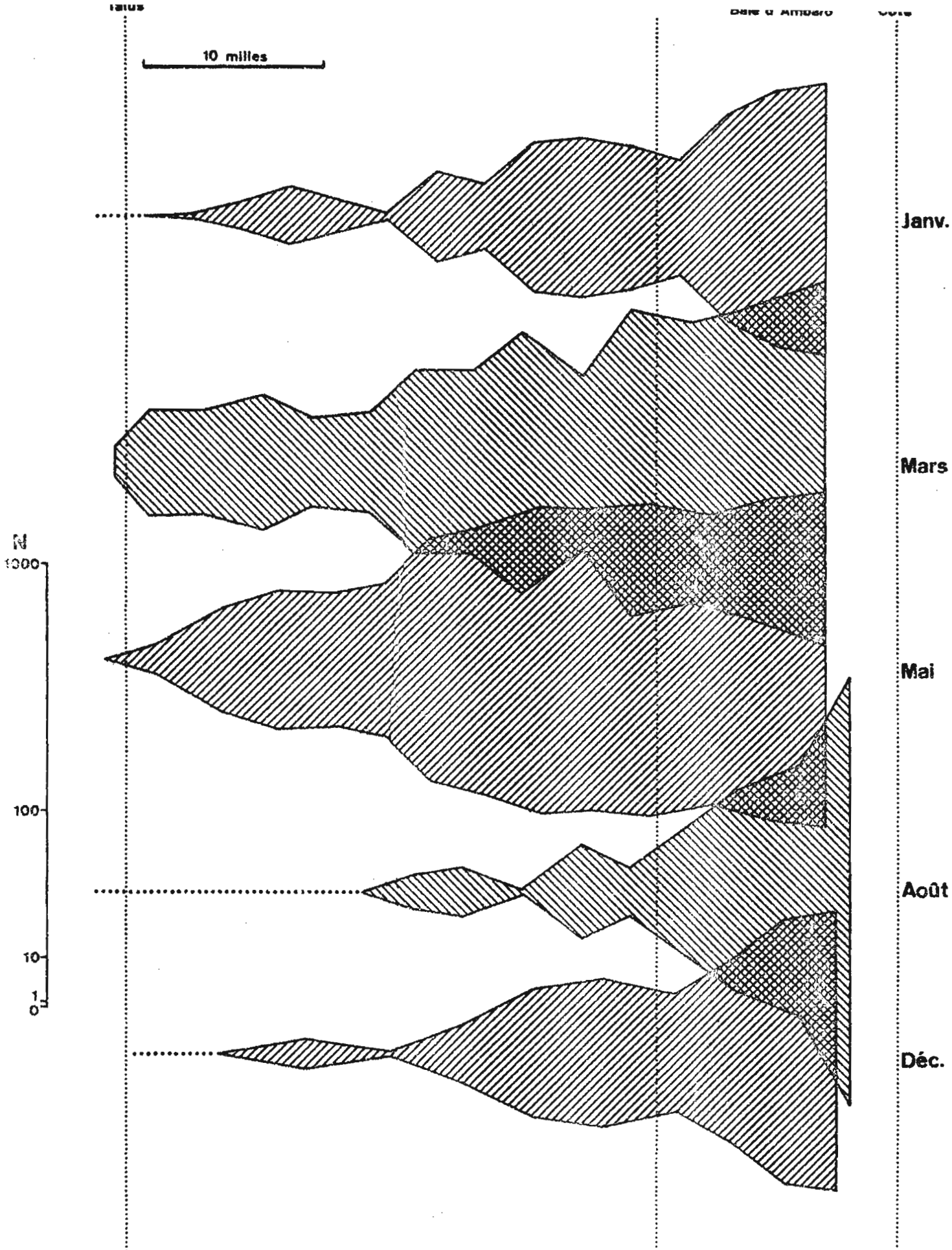


Fig.3-3 - *Sagittis neglecta*.

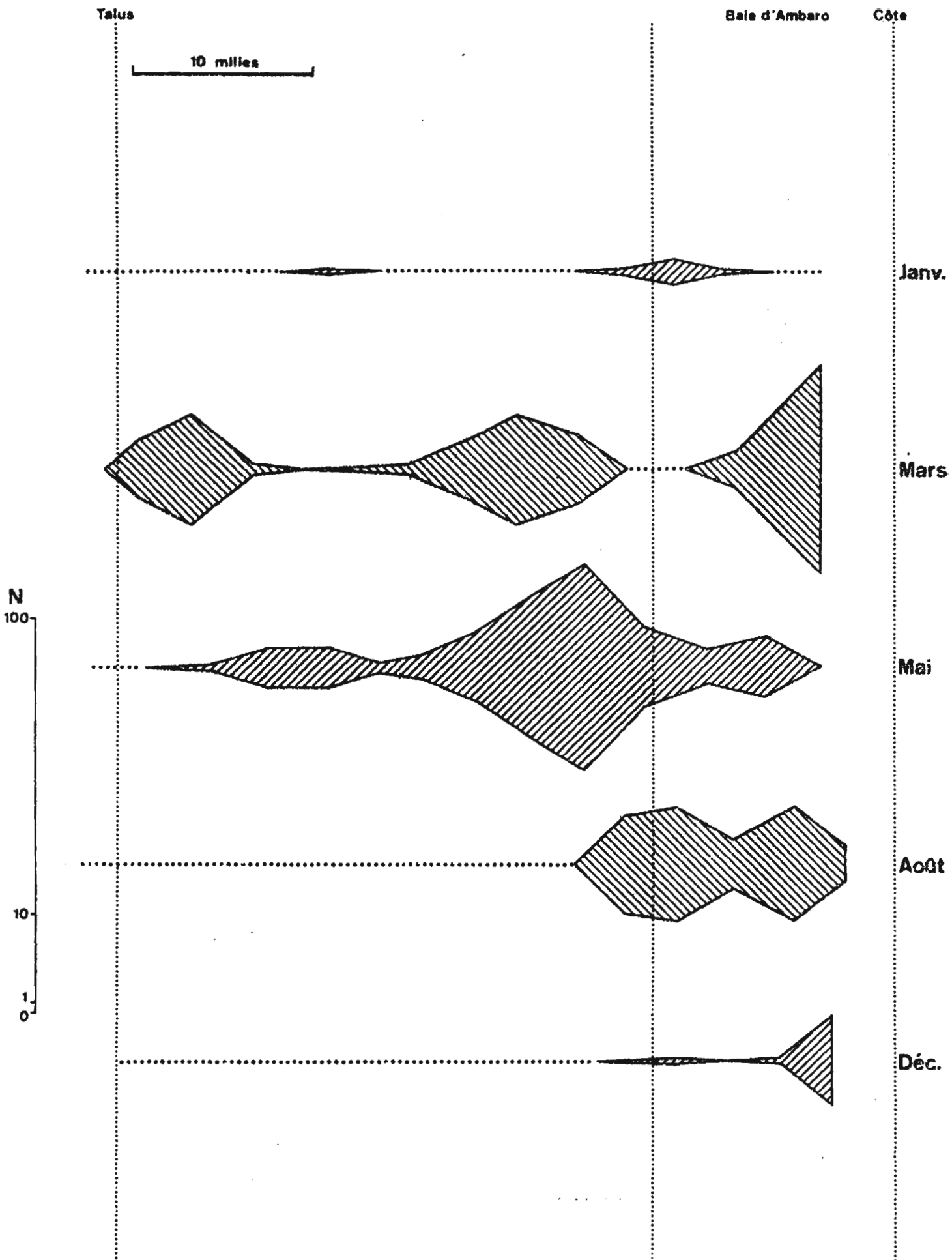


Fig.3-4 - *Sagitta littoralis*;

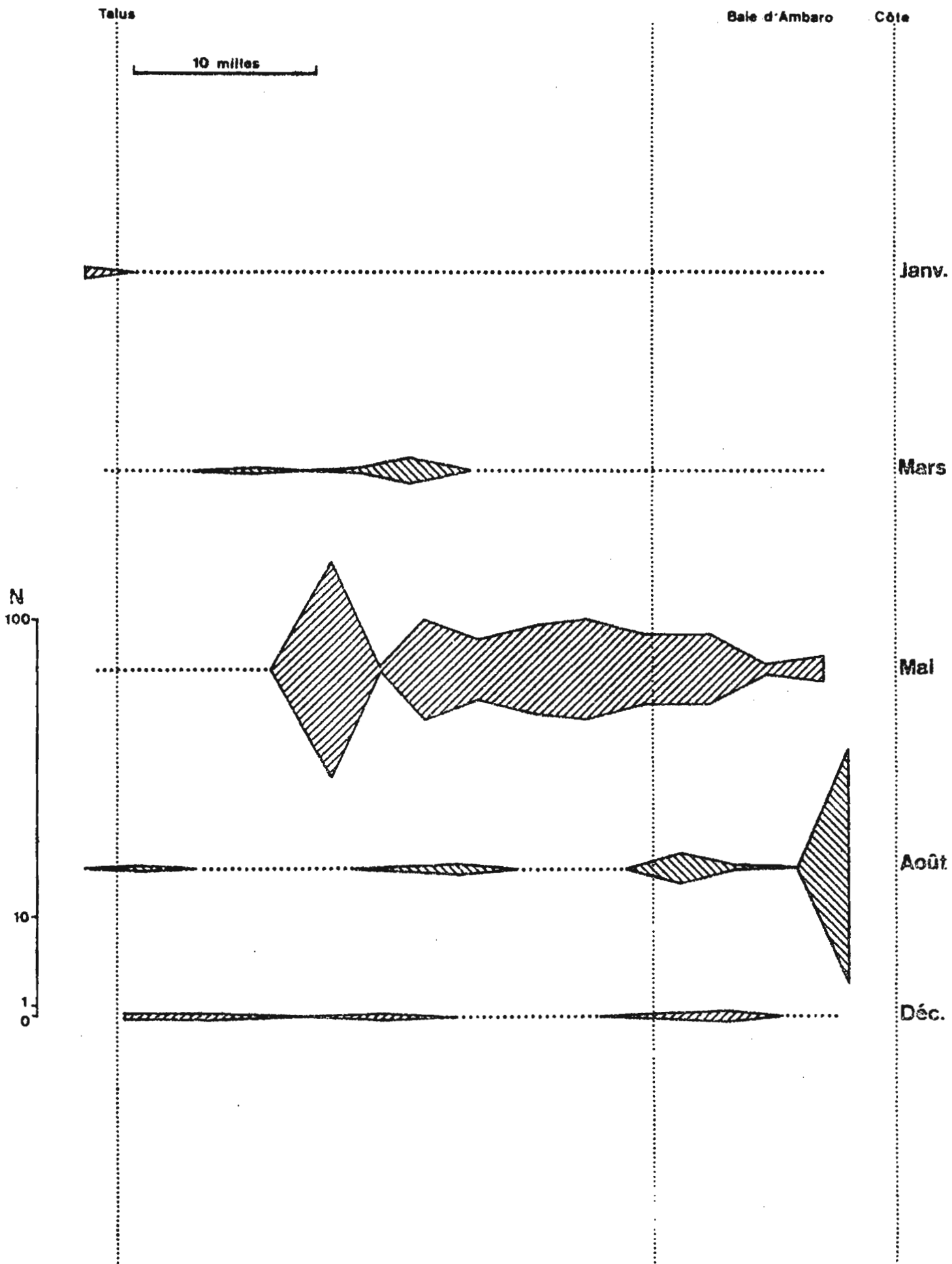


Fig.3-5 . *Sagitta robusta*.

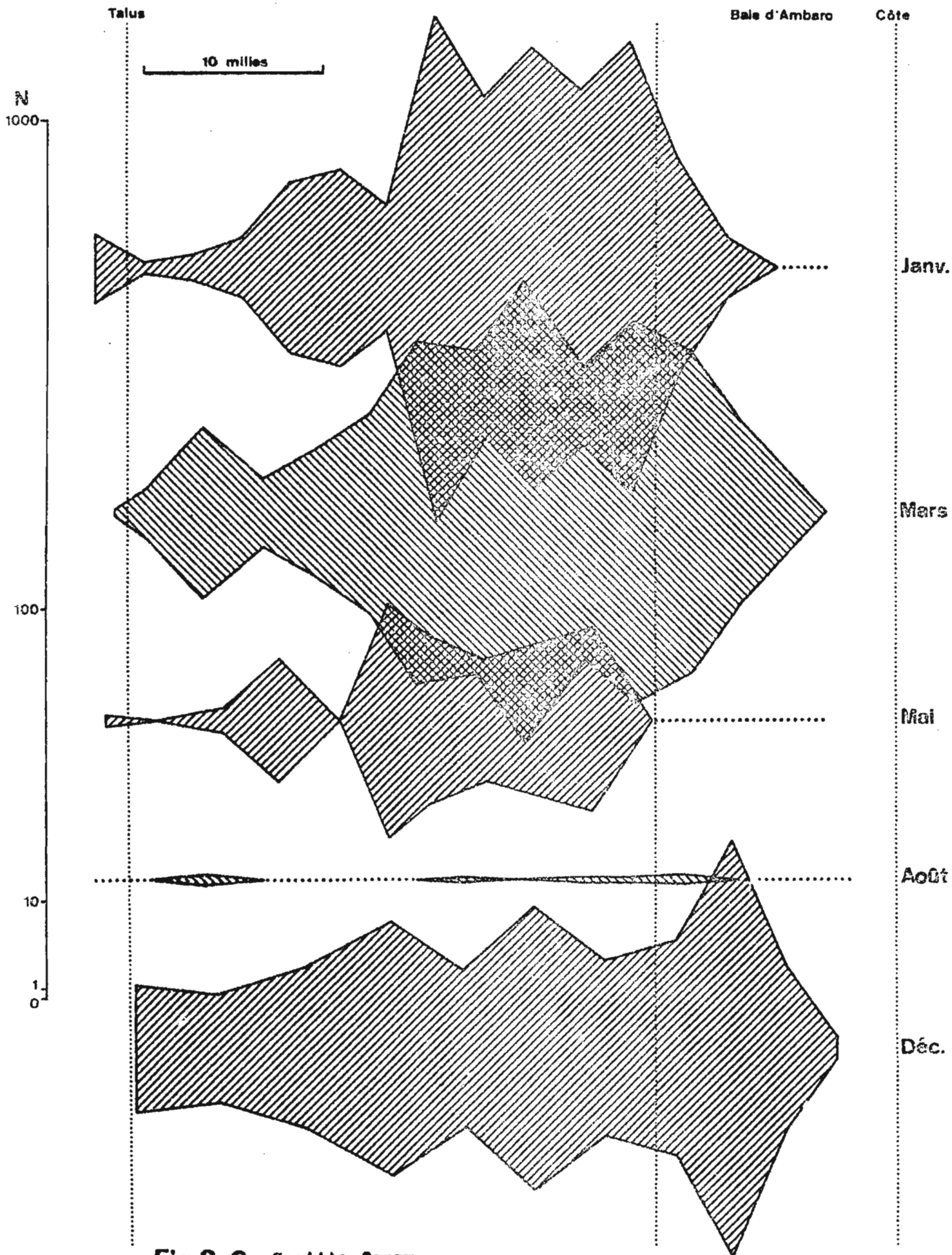


Fig.3-6- *Sagitta ferrox*.

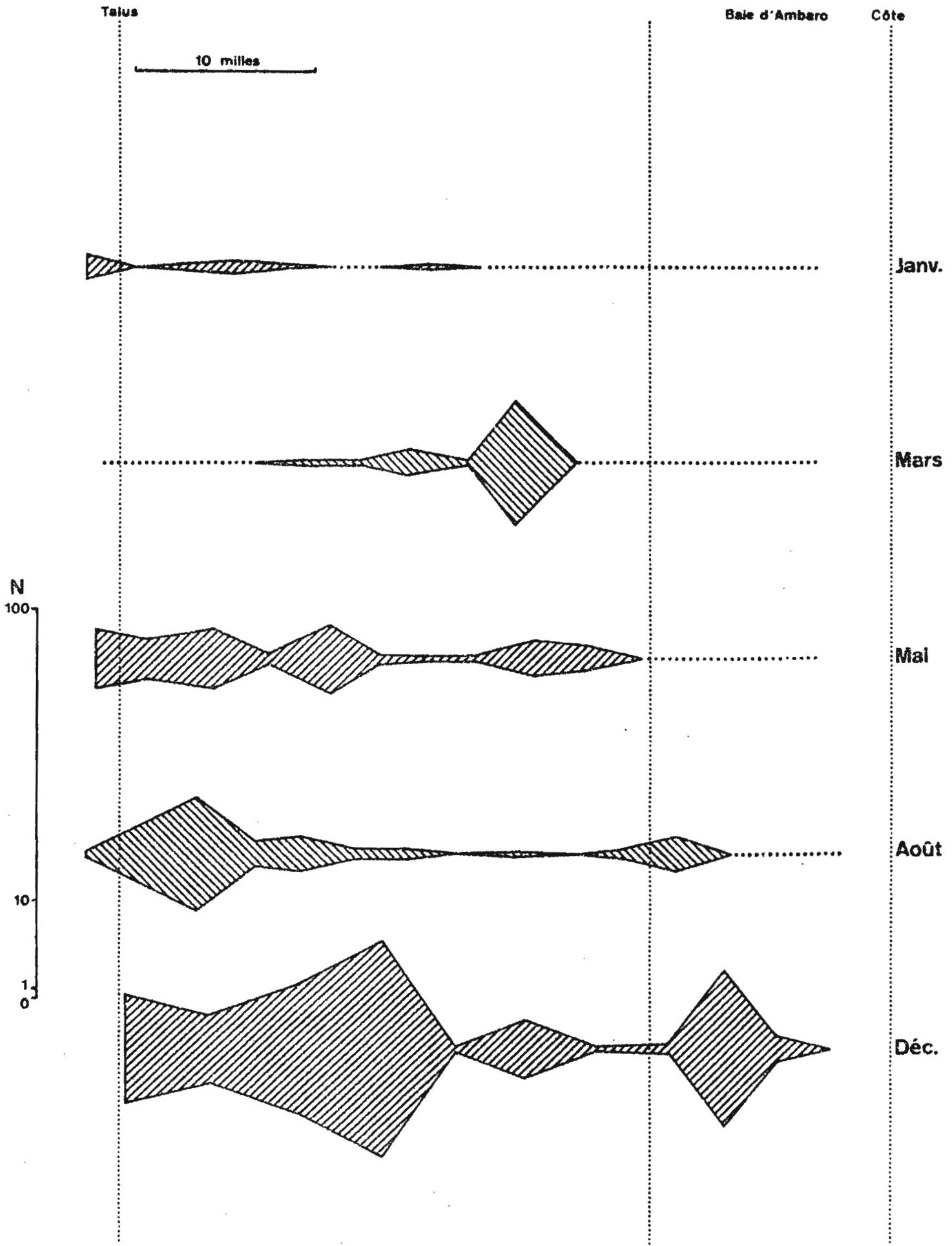


Fig.3-7 - *Sagitta regularis*.

Talus

Baie d'Ambaro

Côte

10 milles

N
100
10
1
0

Janv.

Mars

Mai

Août

Déc.

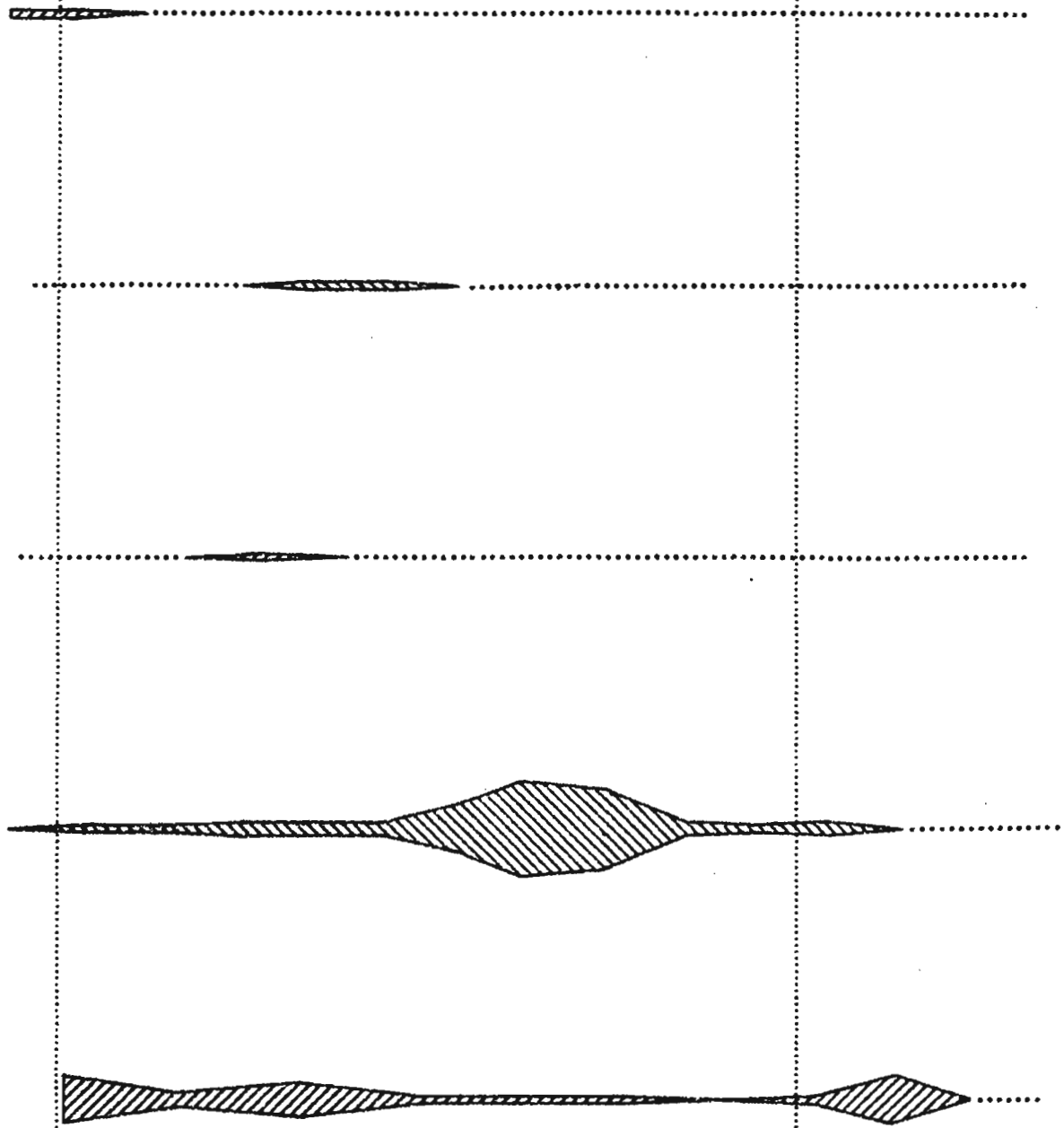


Fig.3-8 - Sagitta minima.

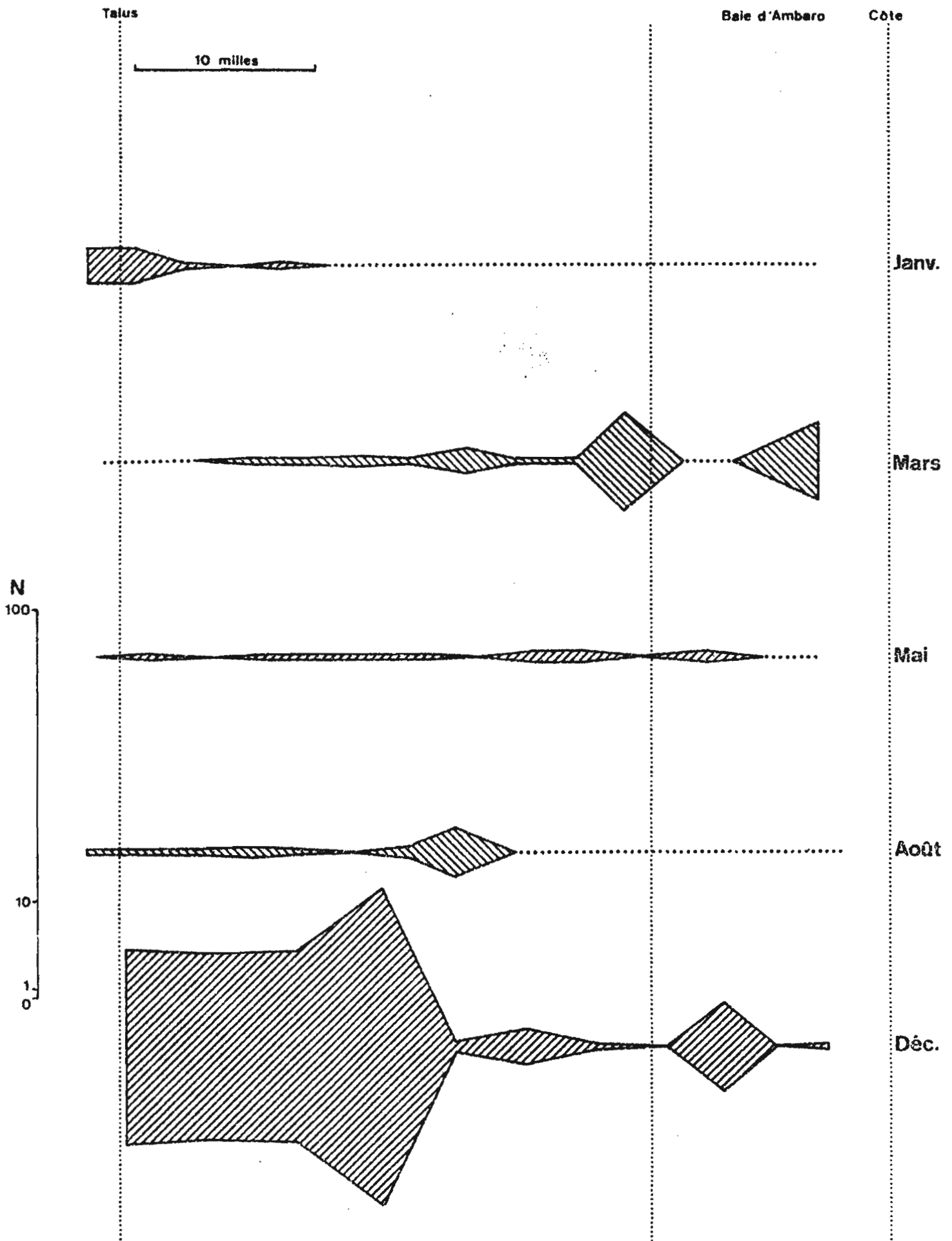


Fig.3-C - Sagitta bedoti.

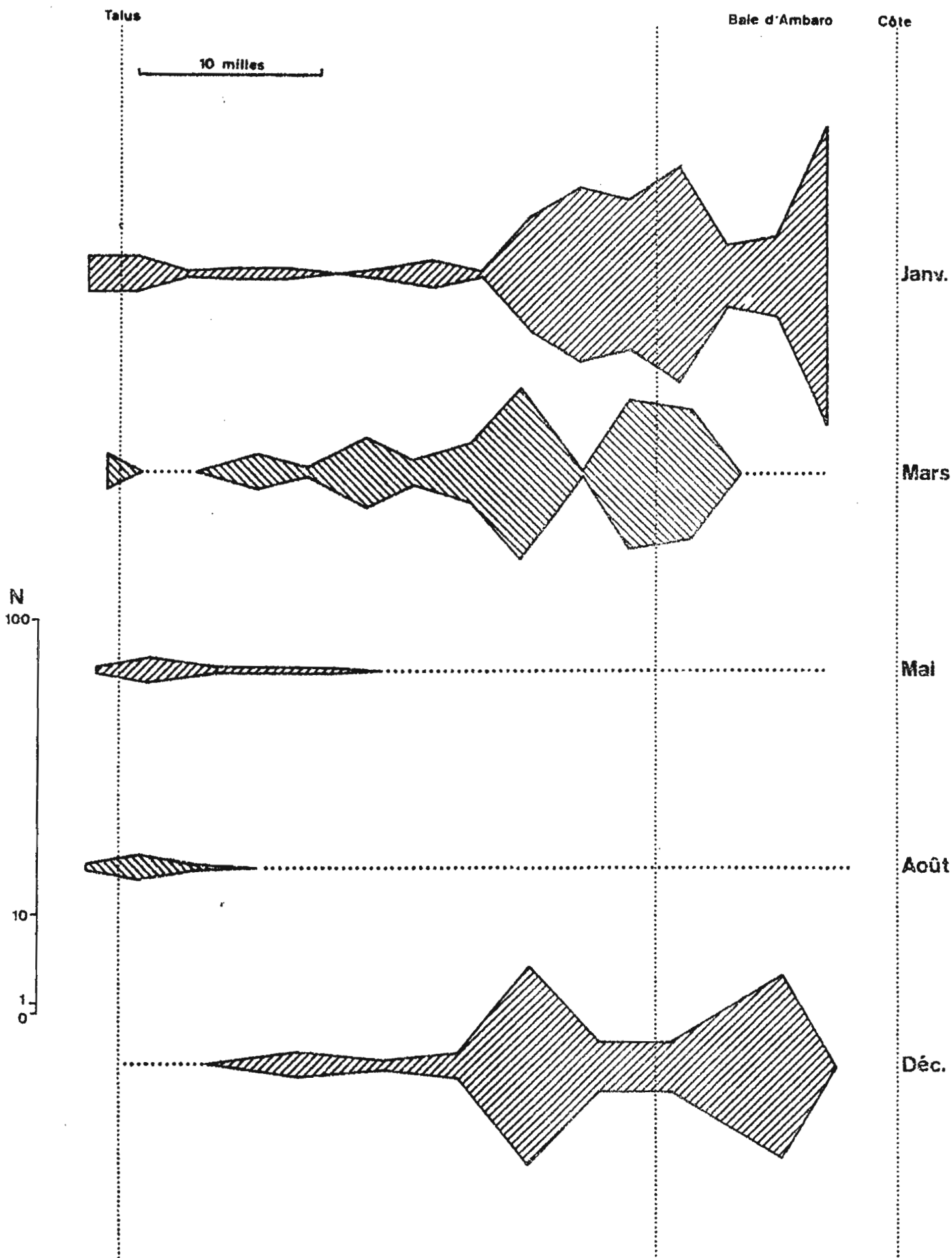


FIG 3-10. - *Sagitta bedfordii*.

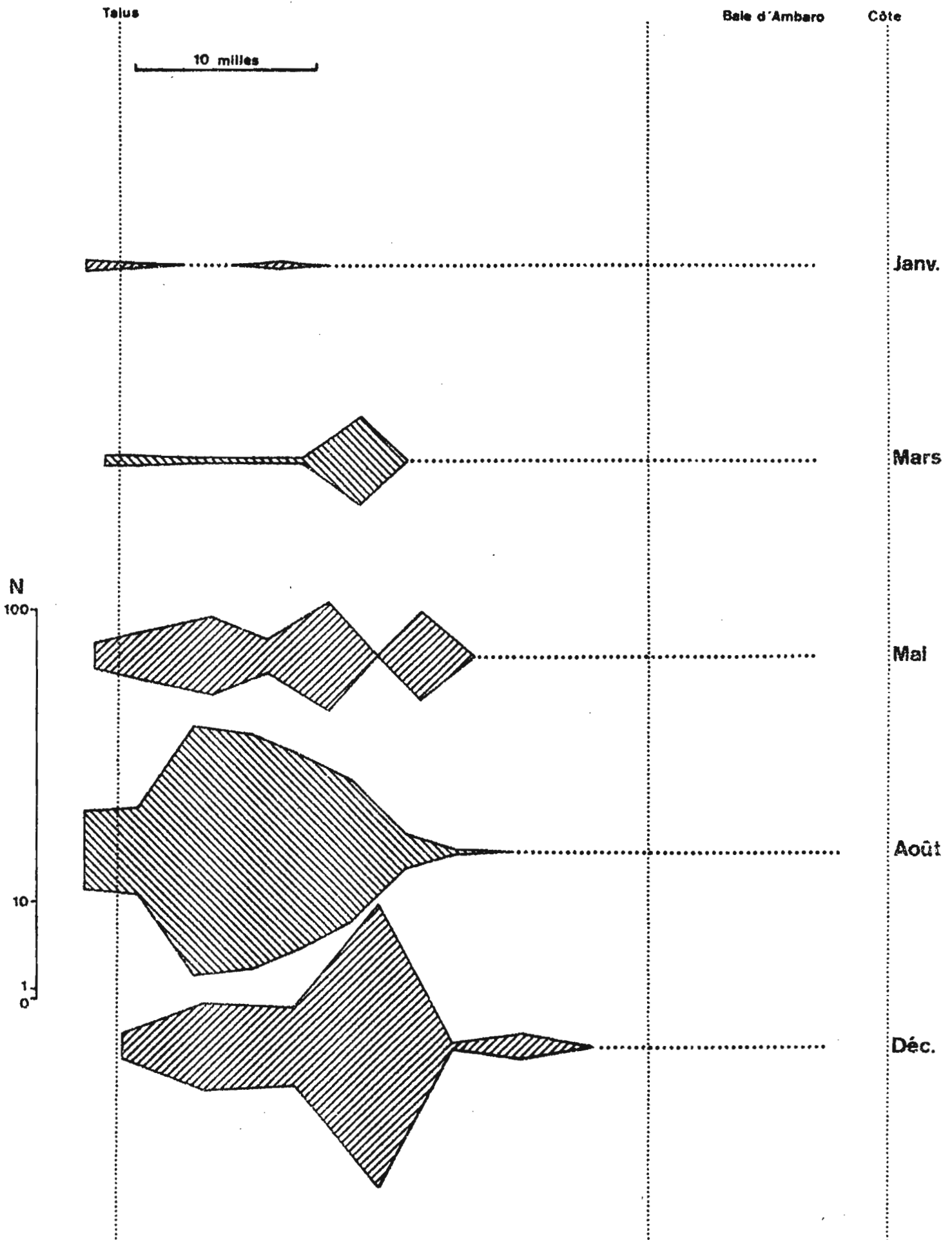


FIG. 3-11 - *Sacitta pacifica*.

Talus

Baie d'Ambaro

Côte

10 milles

N
100
10
1
0

Janv.

Mars

Mai

Août

Déc.

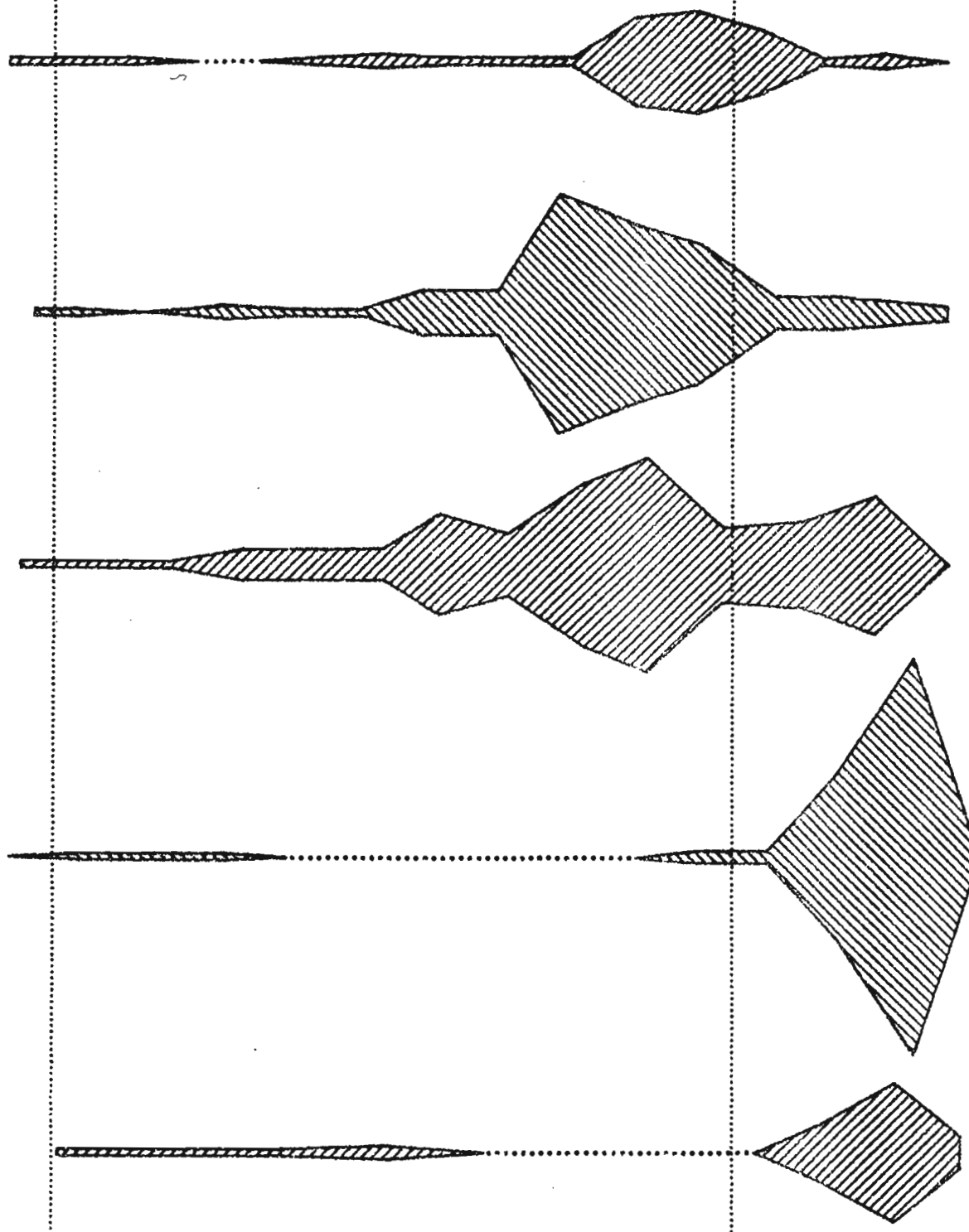


Fig.3-12- *Krohnitta pacifica*.

Talus

Baie d'Ambaro

Côte

10 milles

N
100
10
1
0

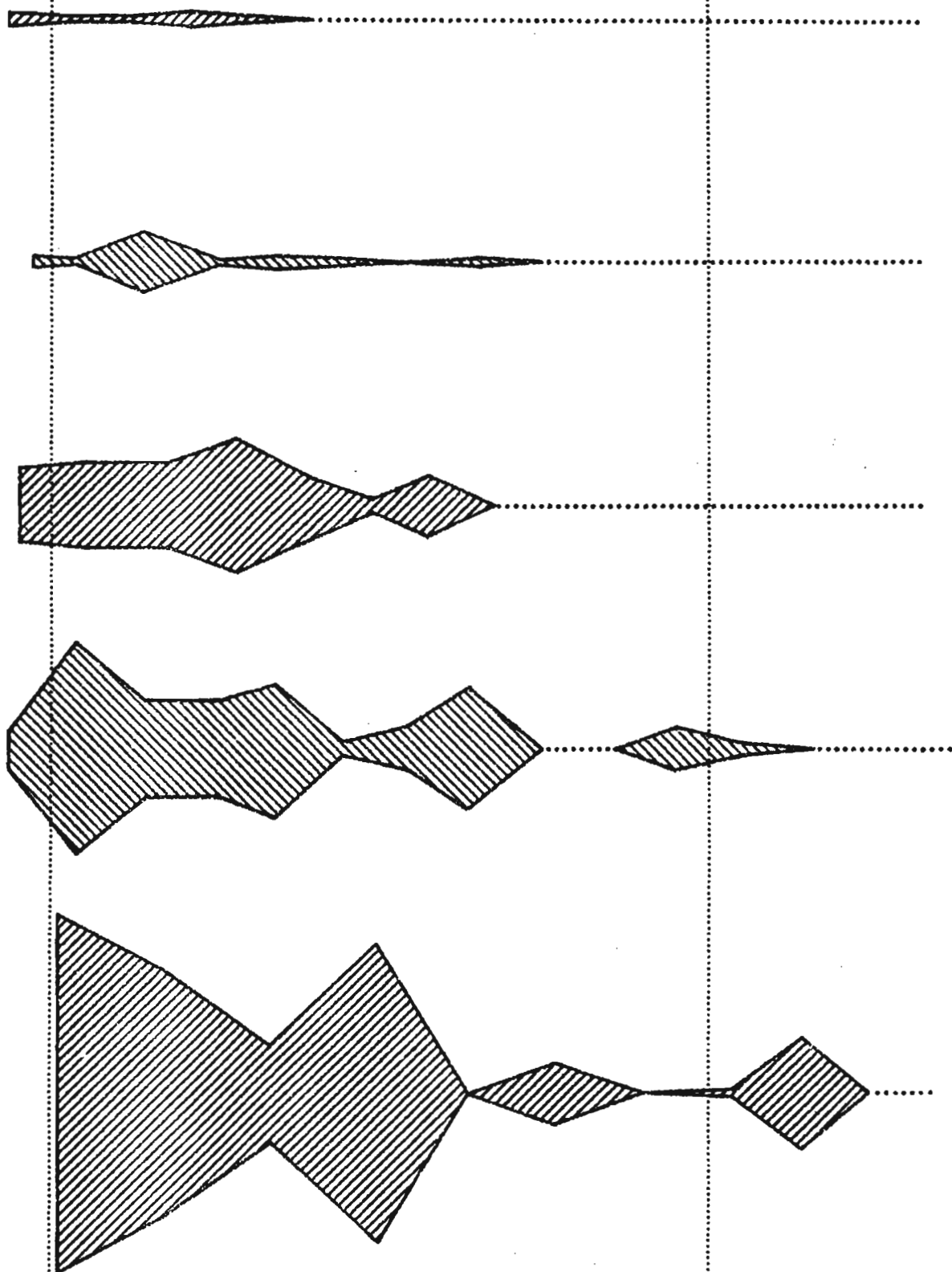
Janv.

Mars

Mai

Août

Déc.



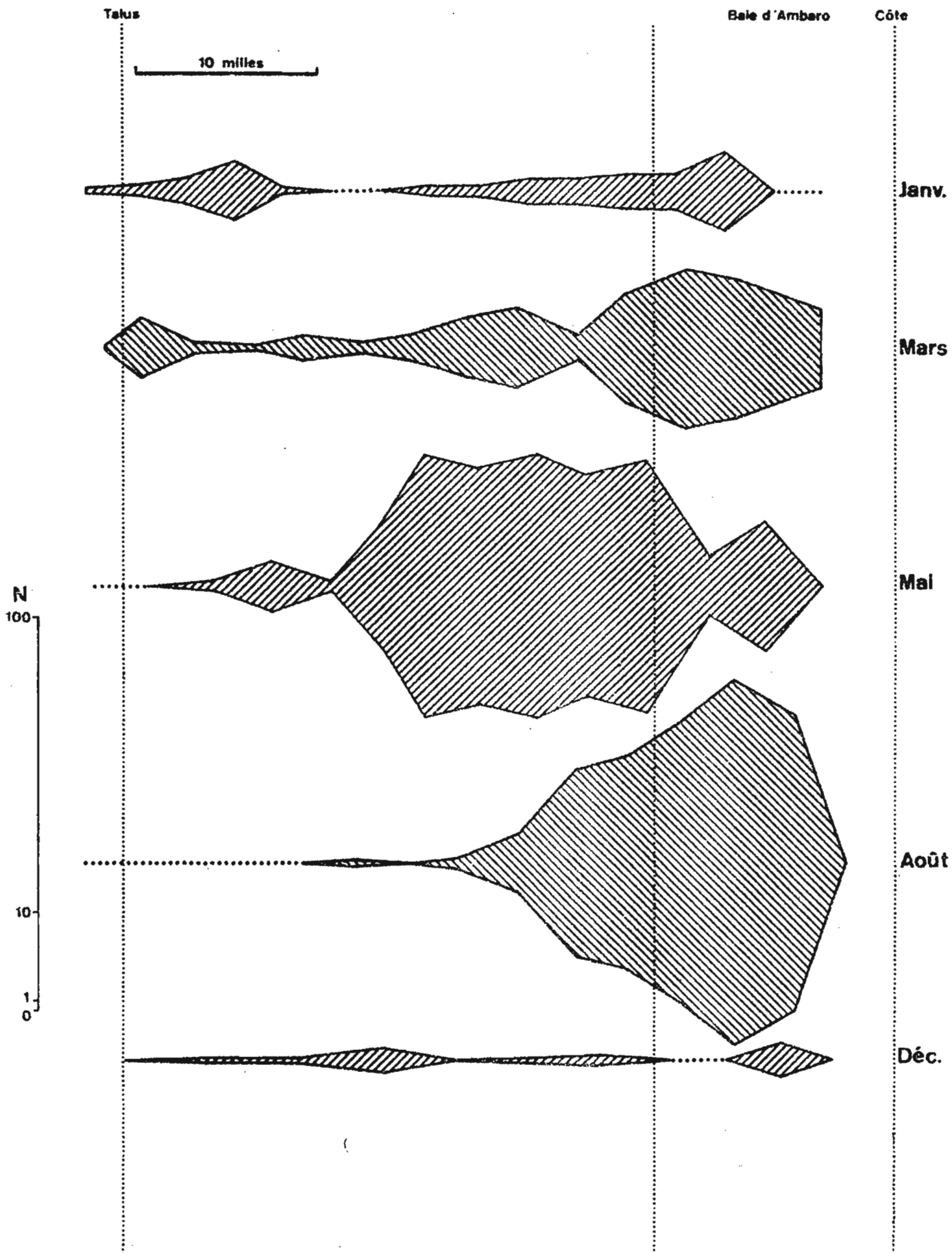


Fig.3-14-a - *Creseis chierchiai*, véligères.

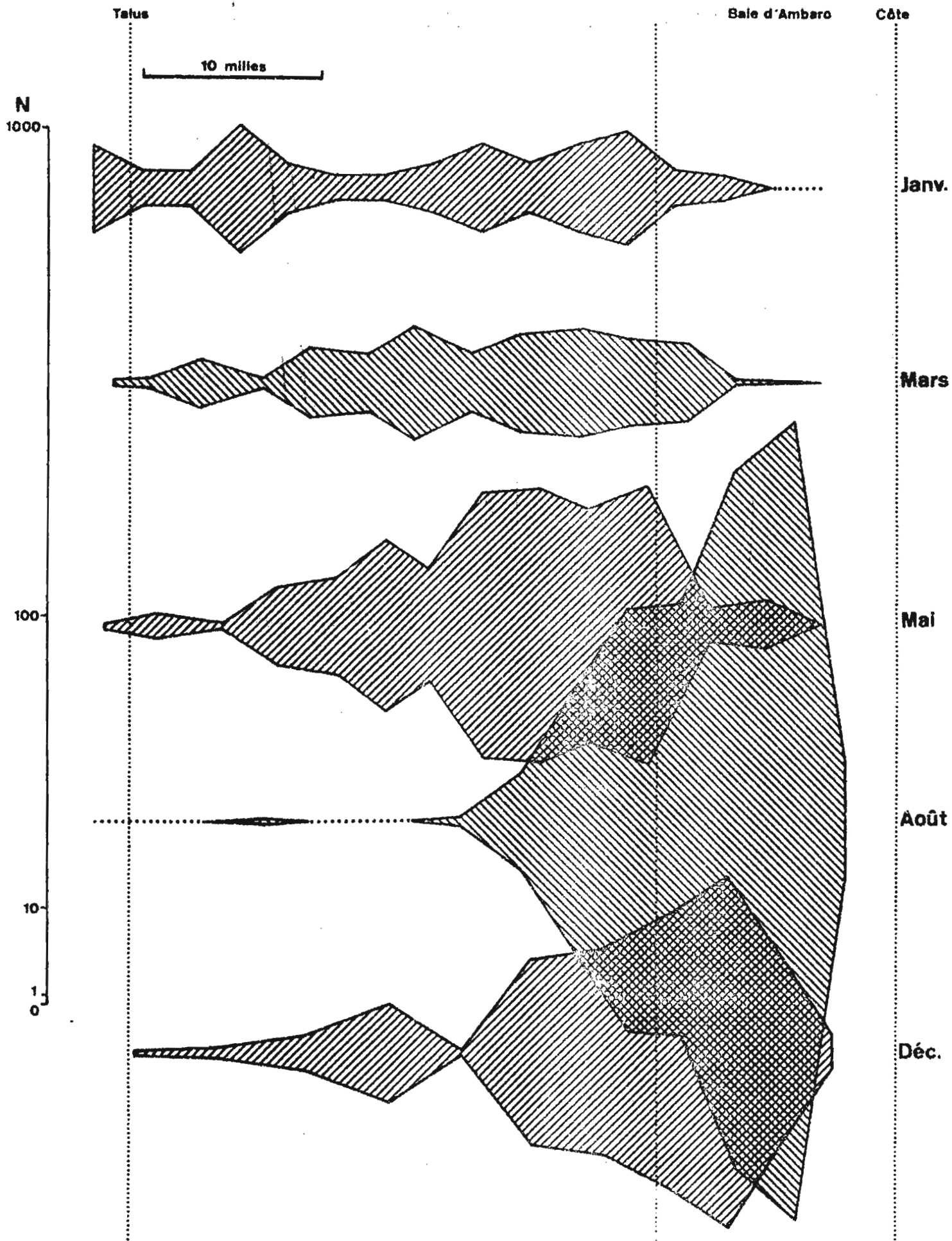


Fig.3-14-b - *Griseis chierchiae*, jeunes et adultes.

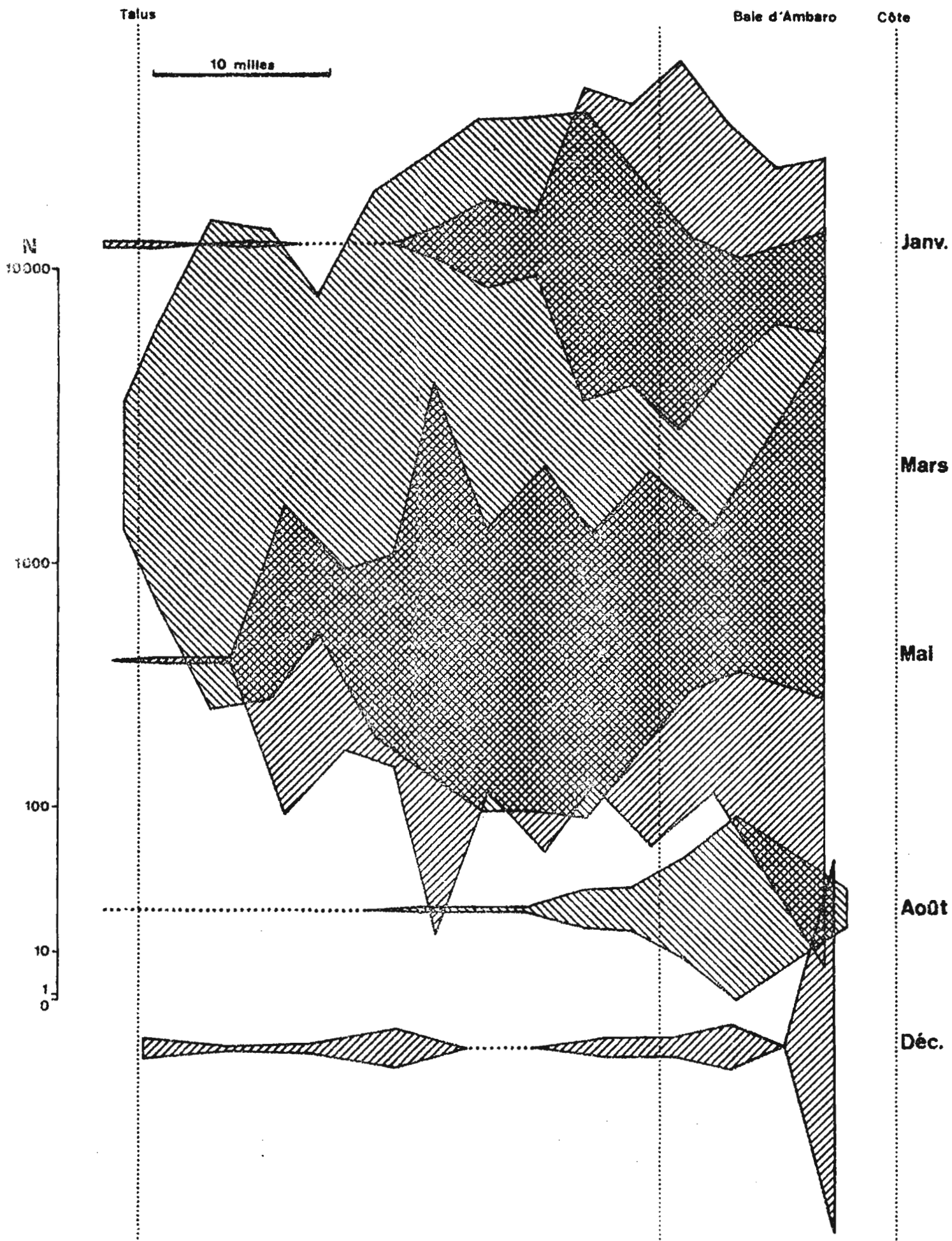


FIG.3-15-a - *Creseis acicula*, véligères.

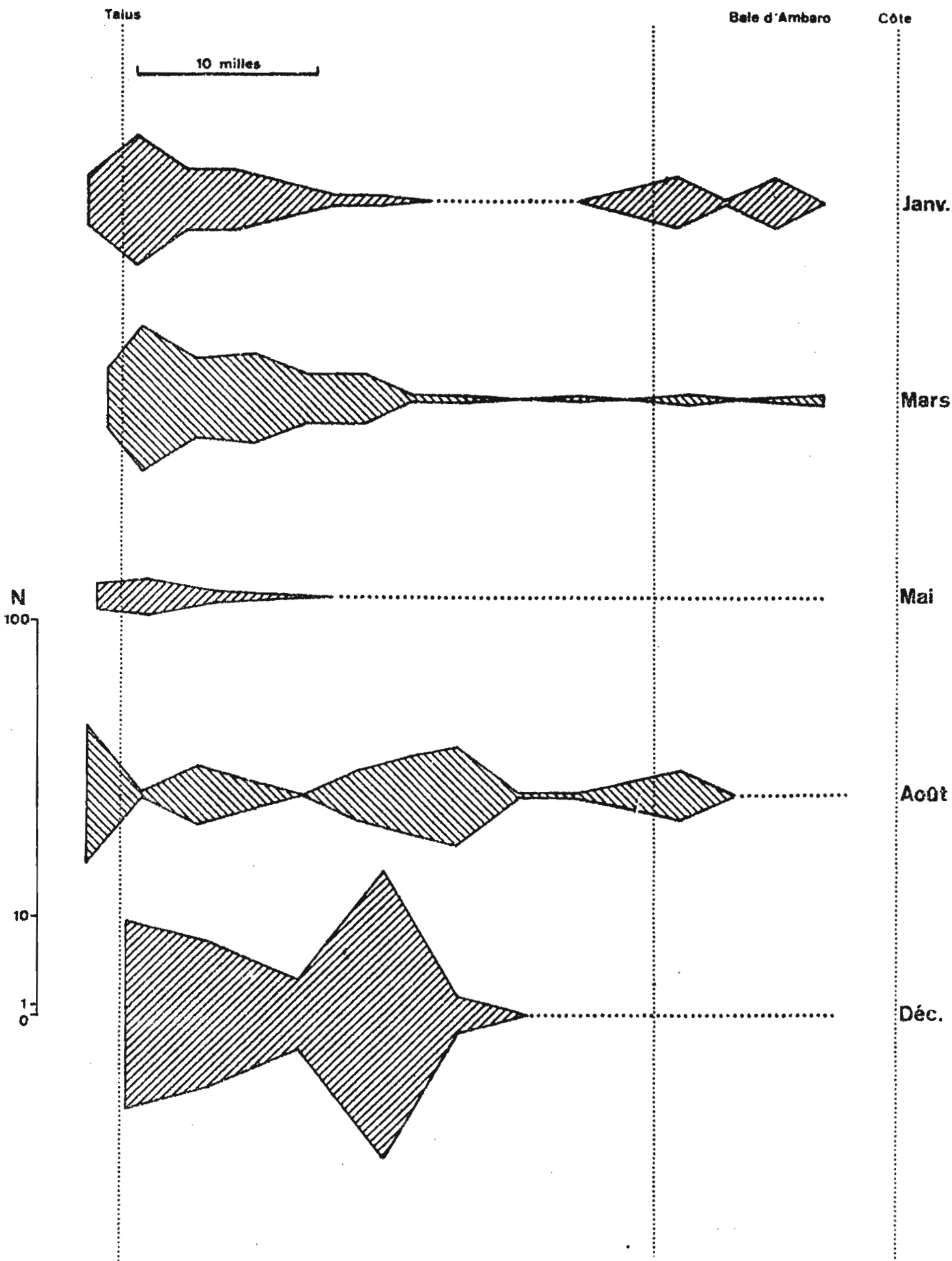


Fig 2-16 - *Imagina inflata*, *trochiformis* et *bulimoides*.

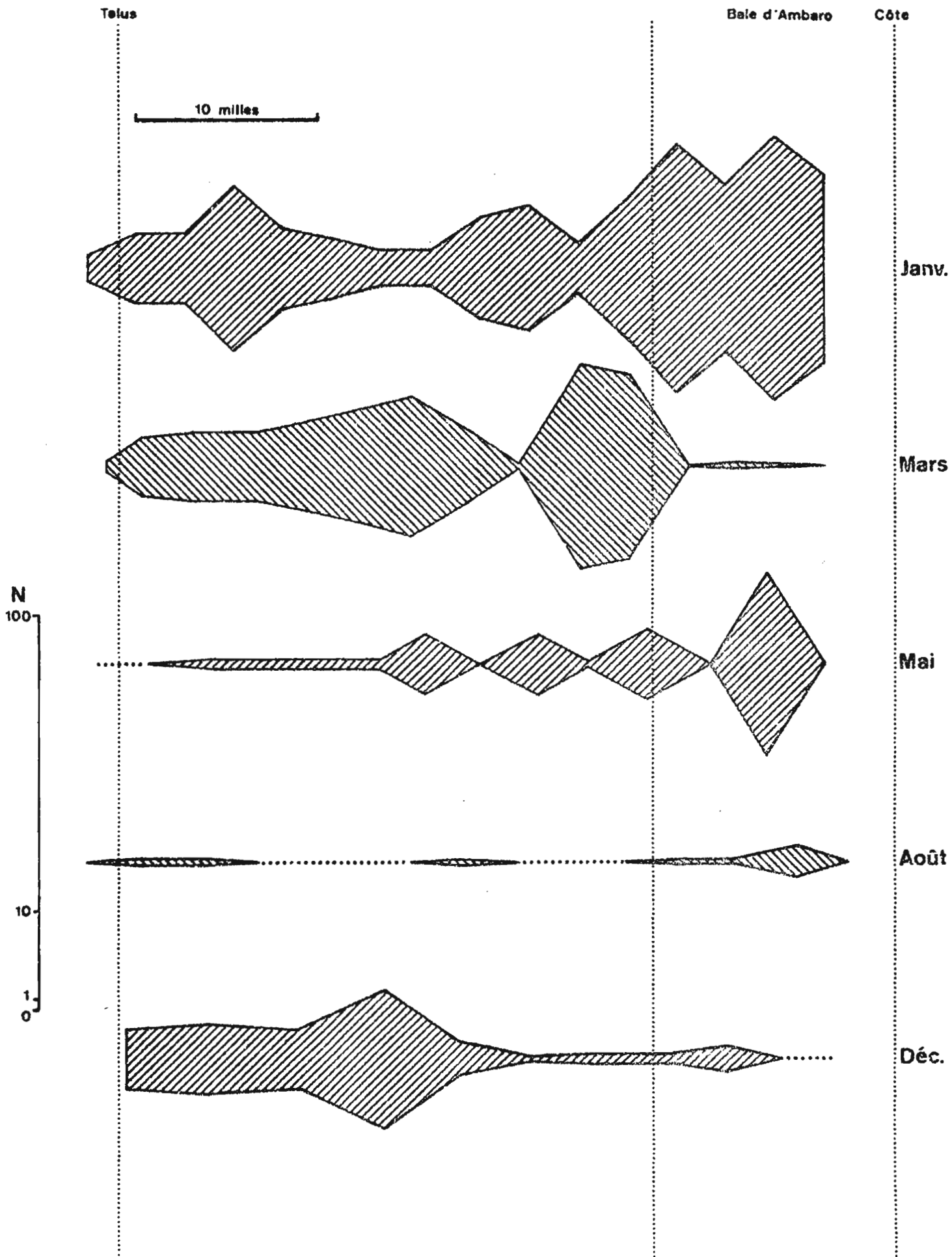


FIG. 3-17. *Atlanta gandiohaudi*.

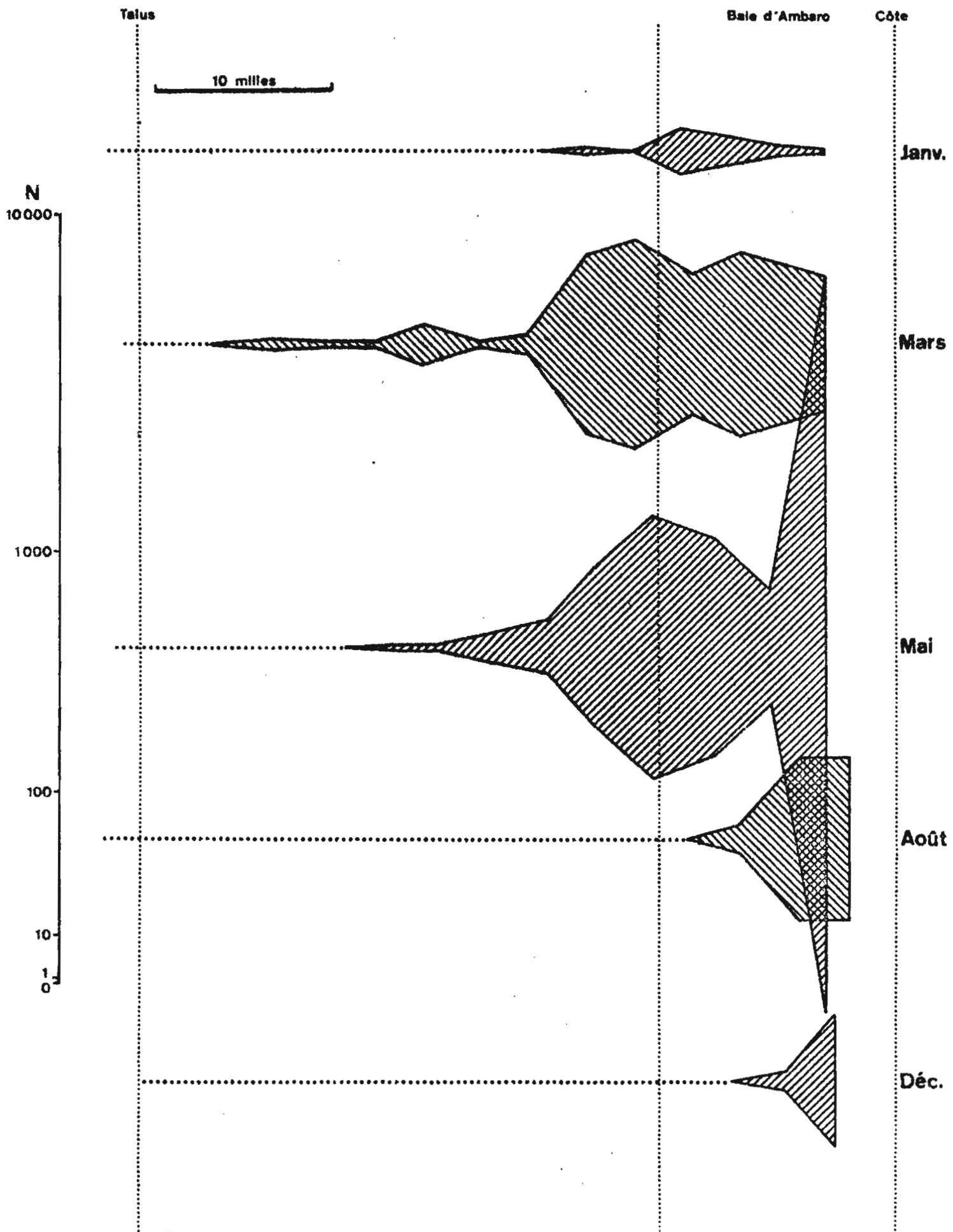


Fig.3-18 - *Penilia avirostris*.

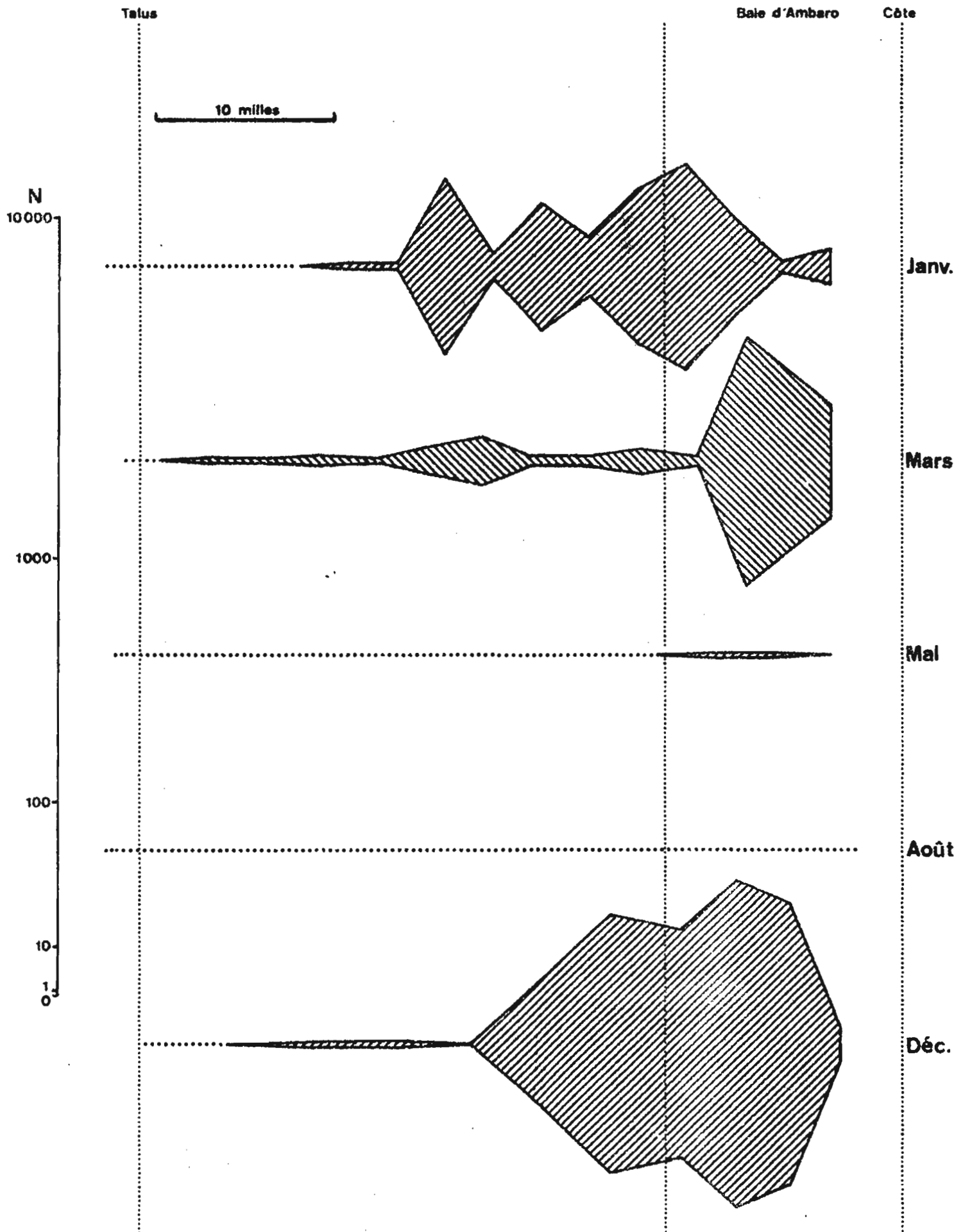


Fig.3-19. *Evadne tergestina*.

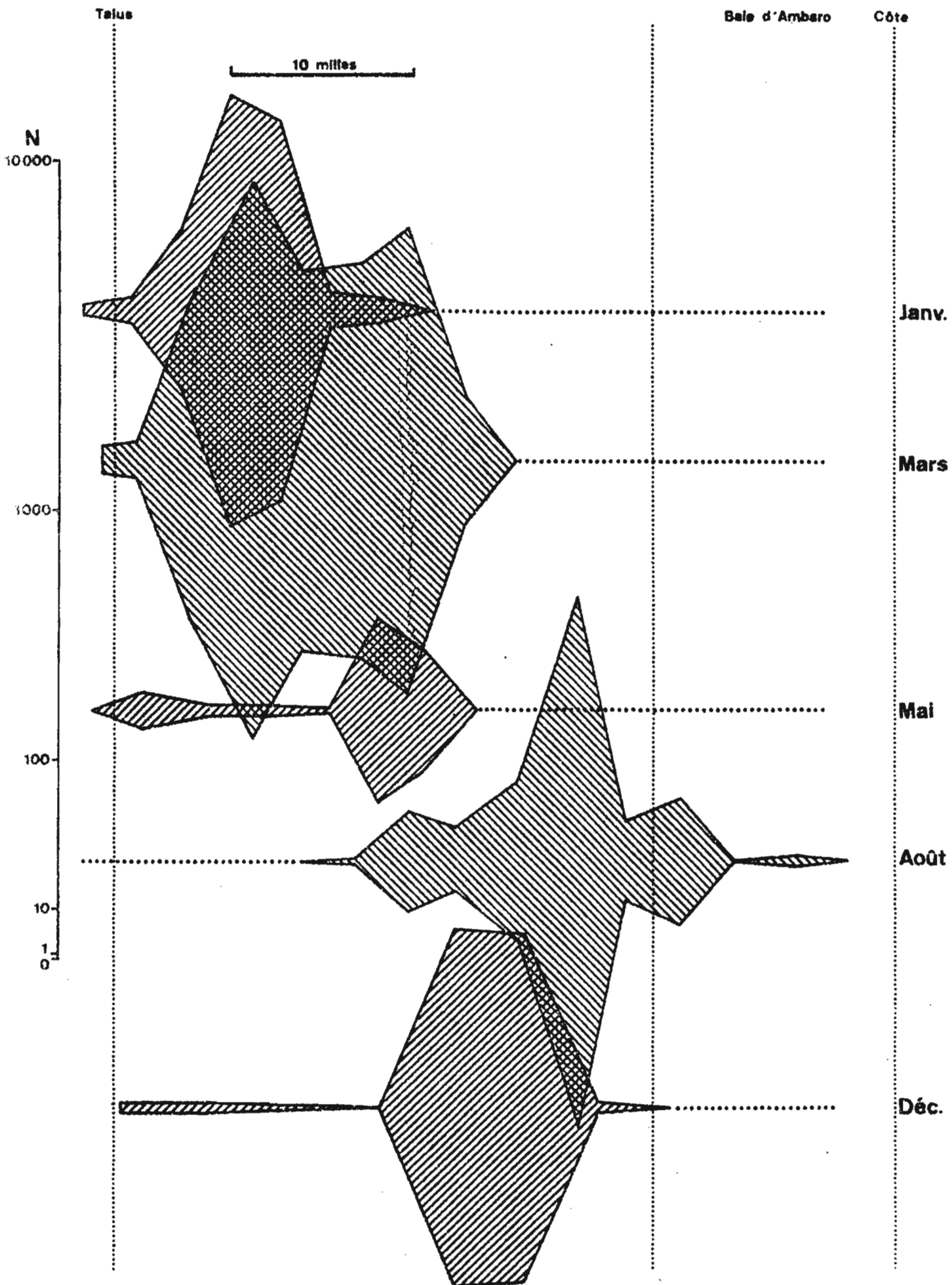


Fig.3-20-a . *Pseudeuphausia latifrons, calyptopis.*

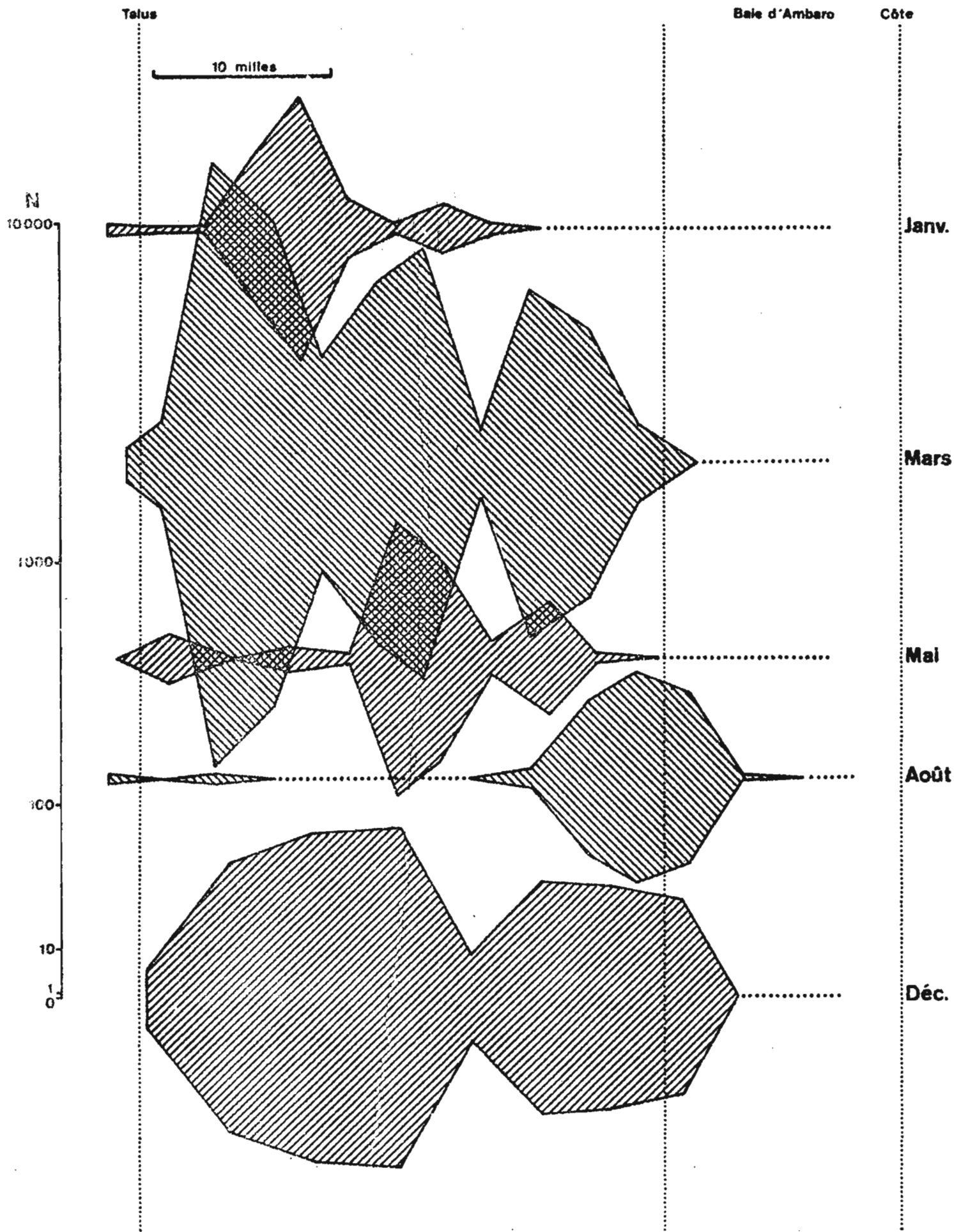


Fig.3-20-b - *Pseudeuphausia latifrons, furcilia*.

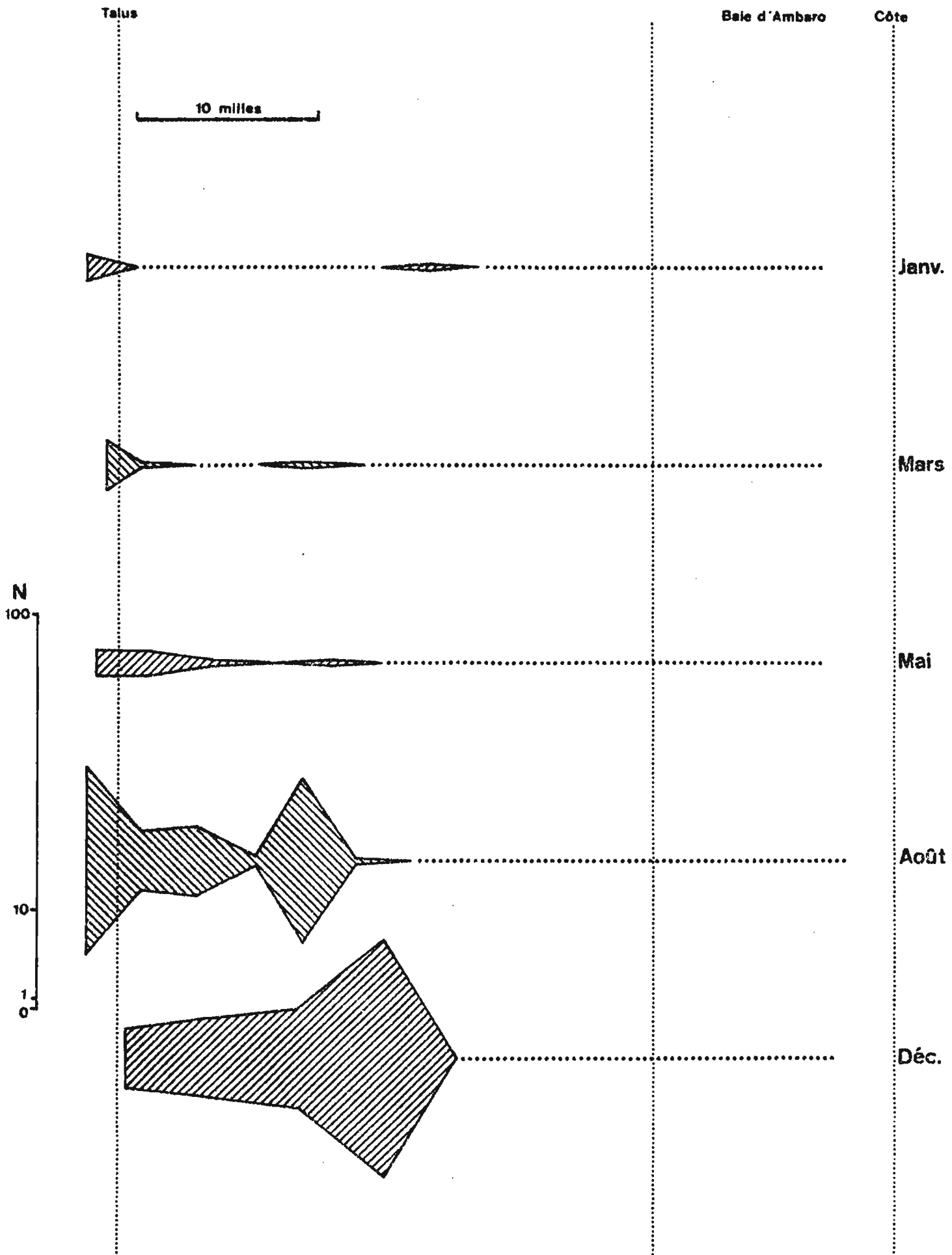


Fig.3-21 - Euphausiacea, espèces du large.

Telus

Baie d'Ambaro

Côte

10 milles

N
10000
1000
100
10
1
0

Janv.

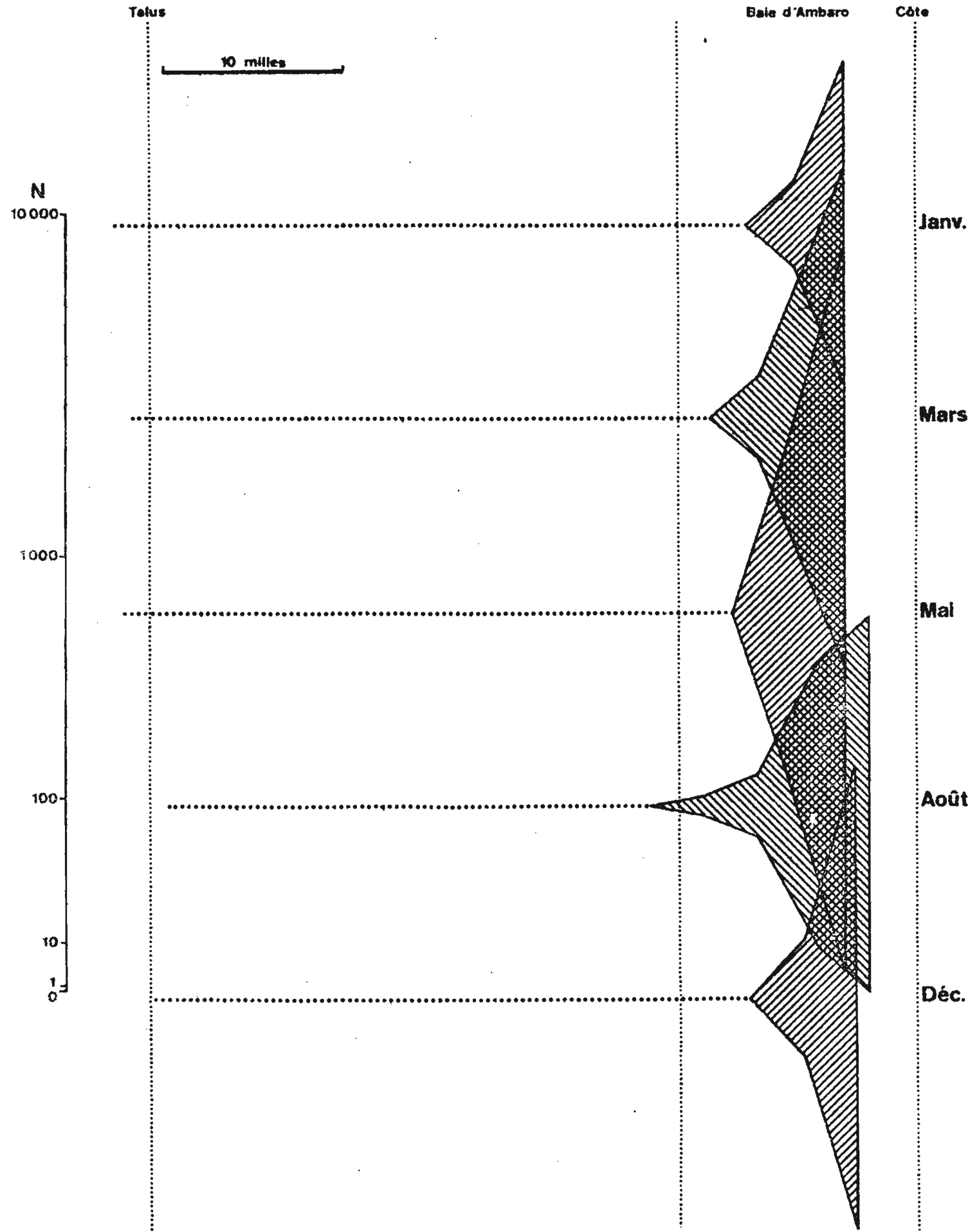
Mars

Mai

Août

Déc.

Fig.3-22-a - *Lucifer hanseni*, soés.



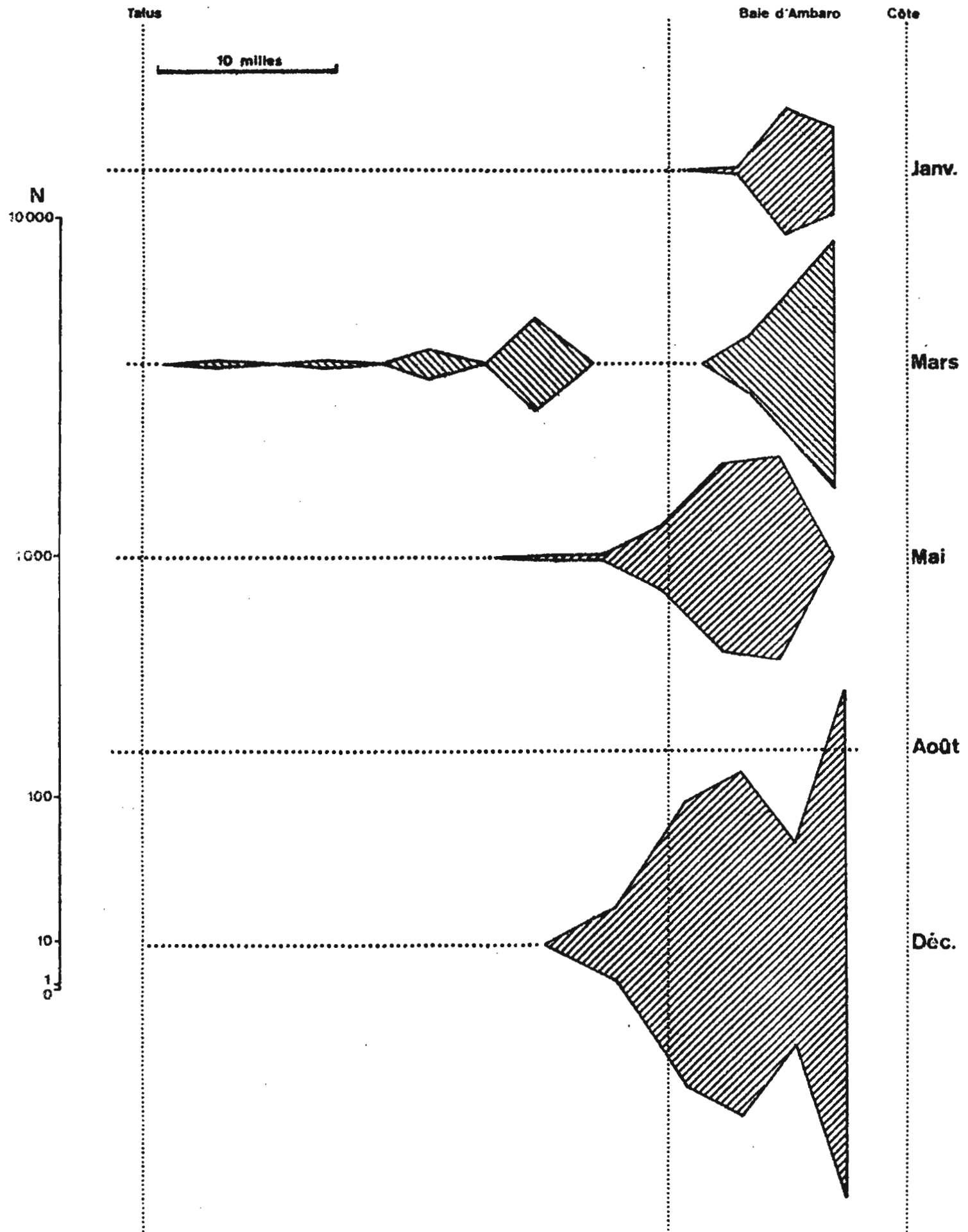


Fig.3-22-b. *Isidippa hawaiiensis* - mois.

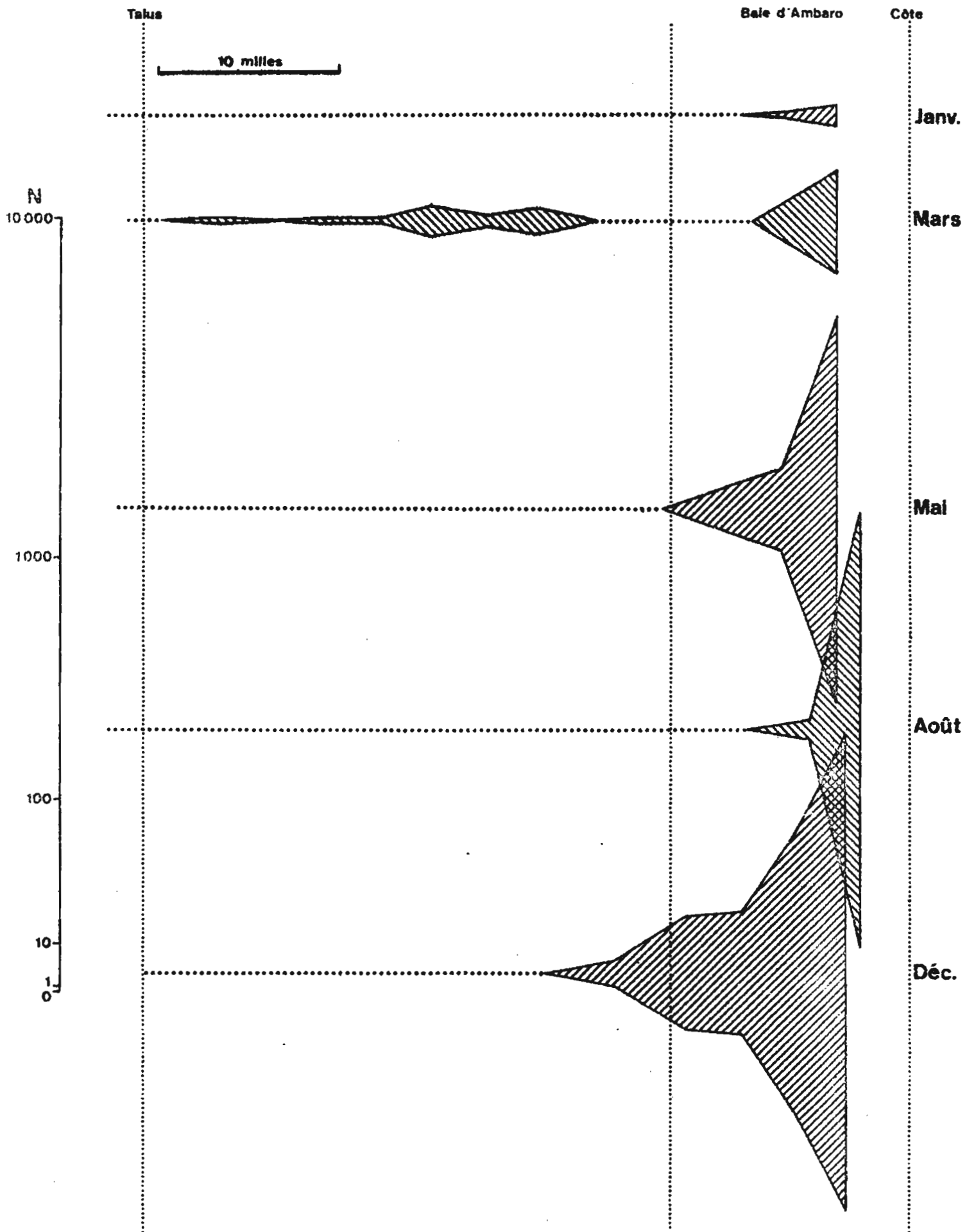


Fig.3-22-c - *Lucifer hansenii*, postlarves.

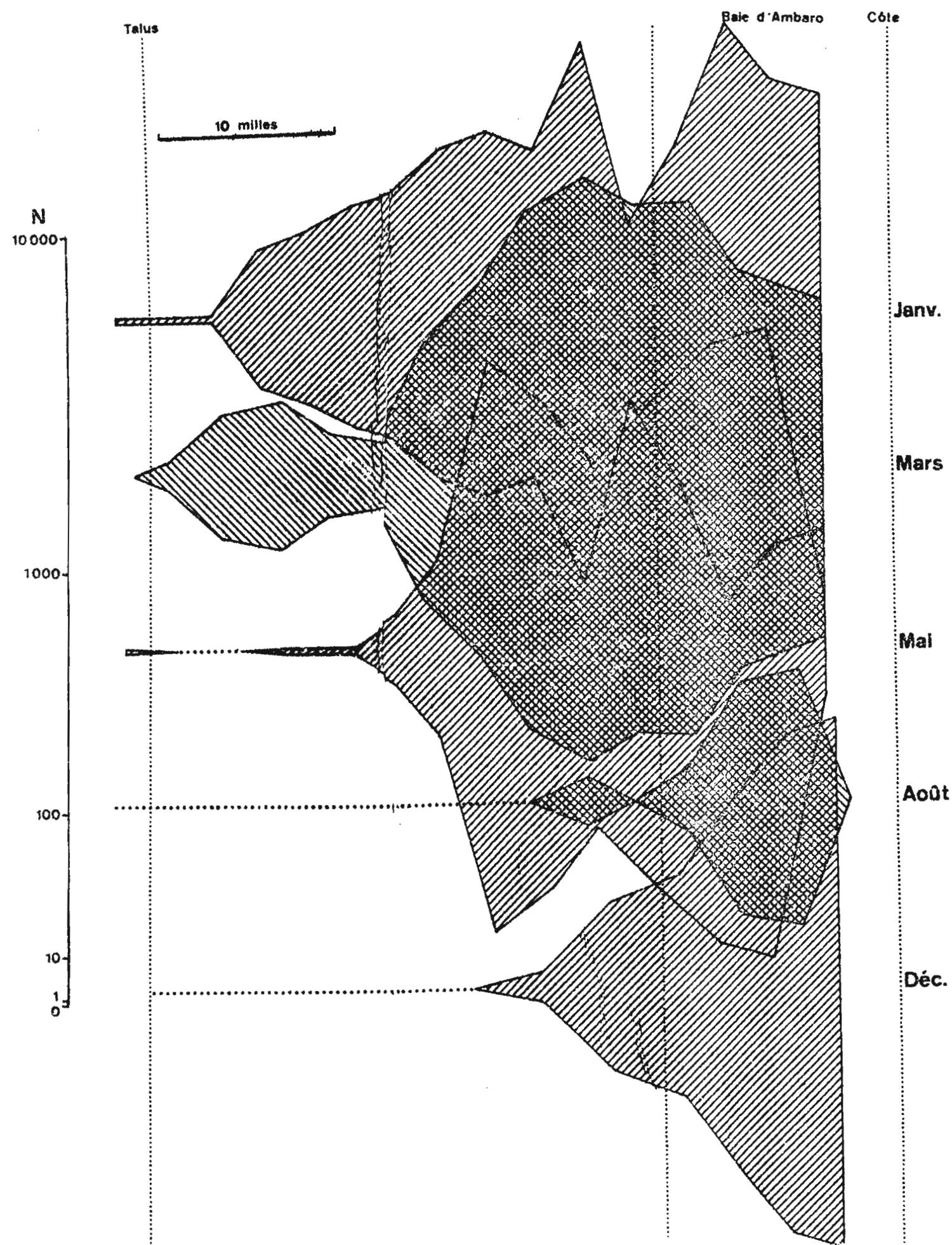


Fig 3-23.a - *Lucifer "faxoni"* et *penicillifer*, zoés.

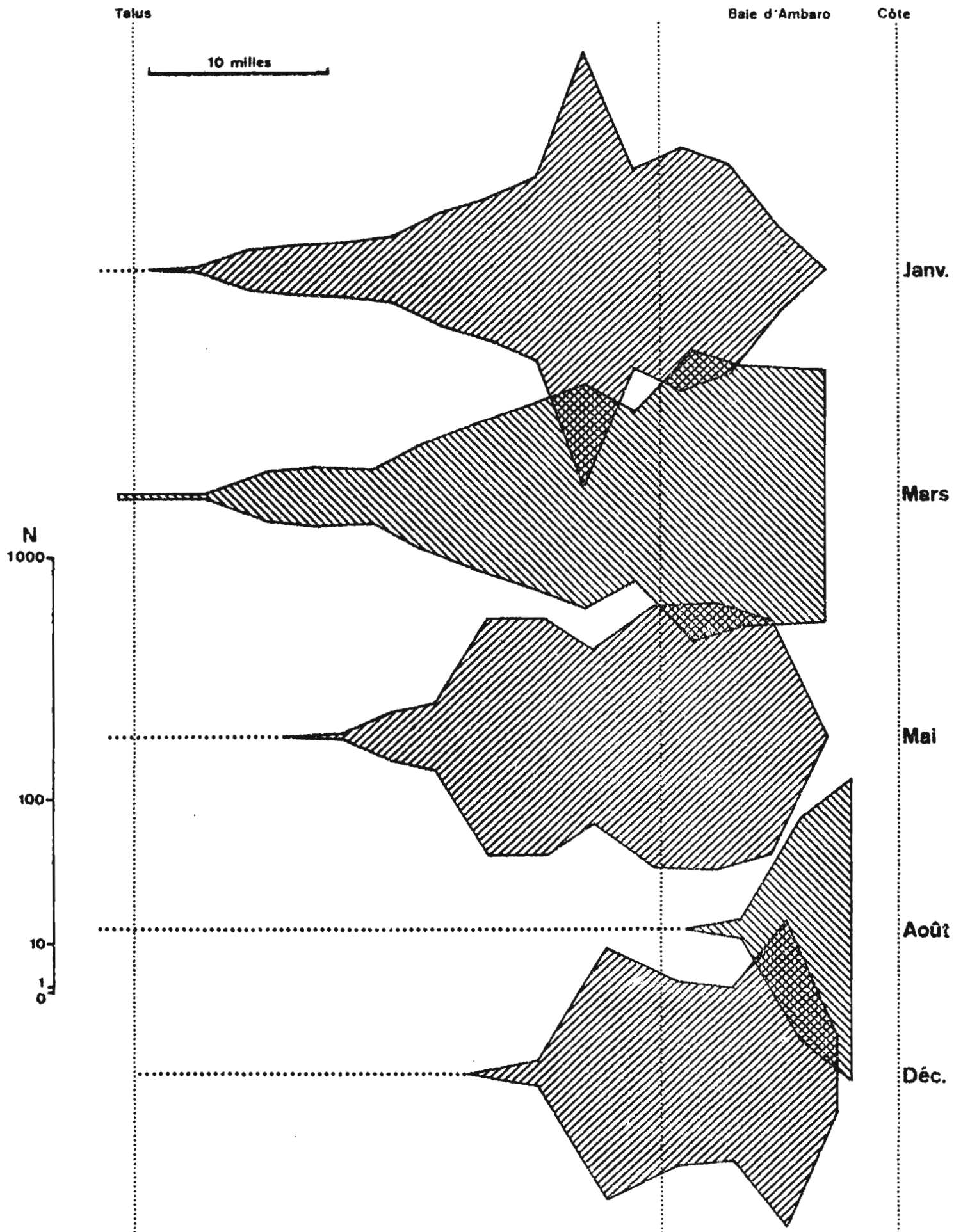


Fig. 3-23-b - Lucifer "faxoni" et penicillifer: mysis.

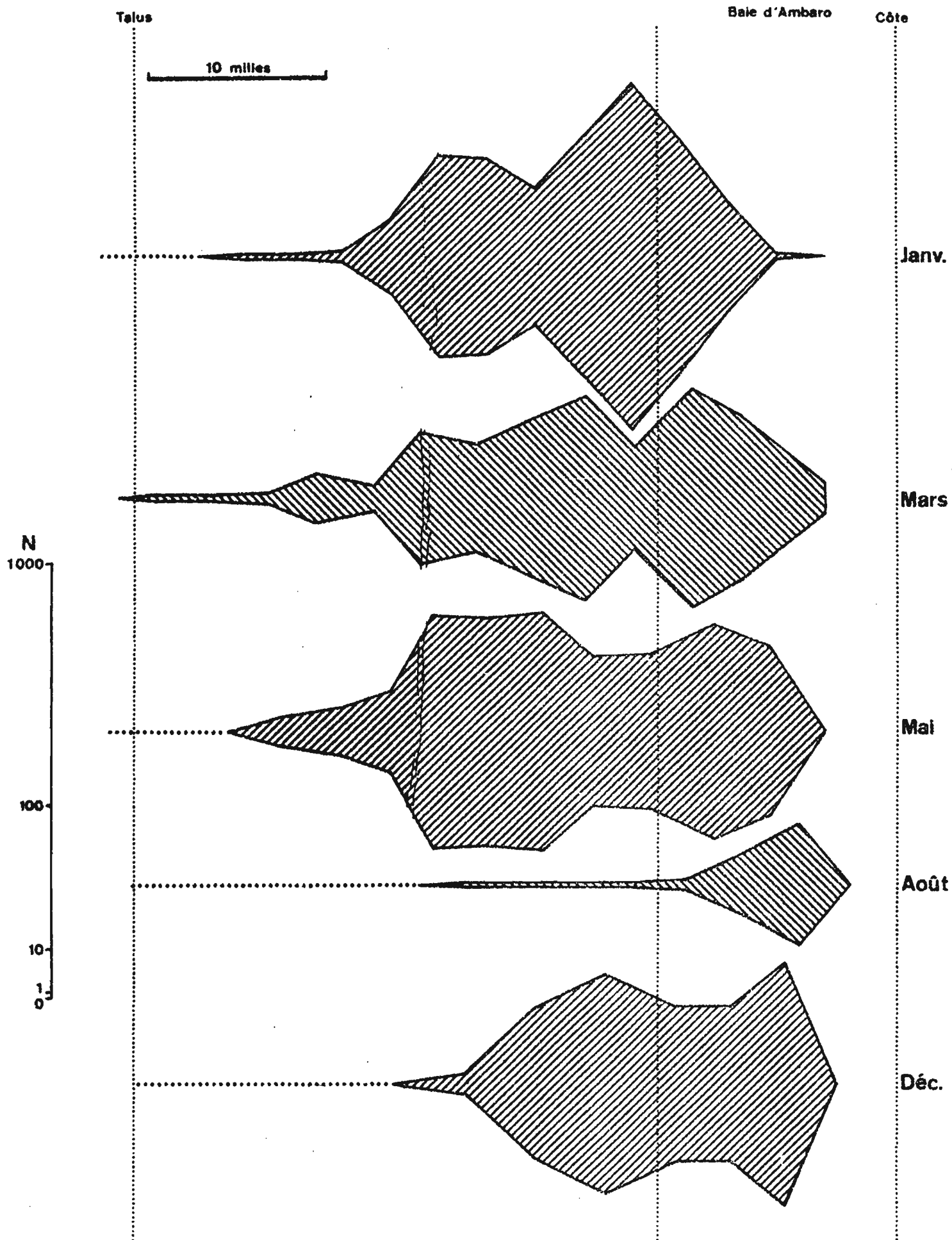


Fig. 3-23.C - *Ineifer panicillifer*, postlarvae.

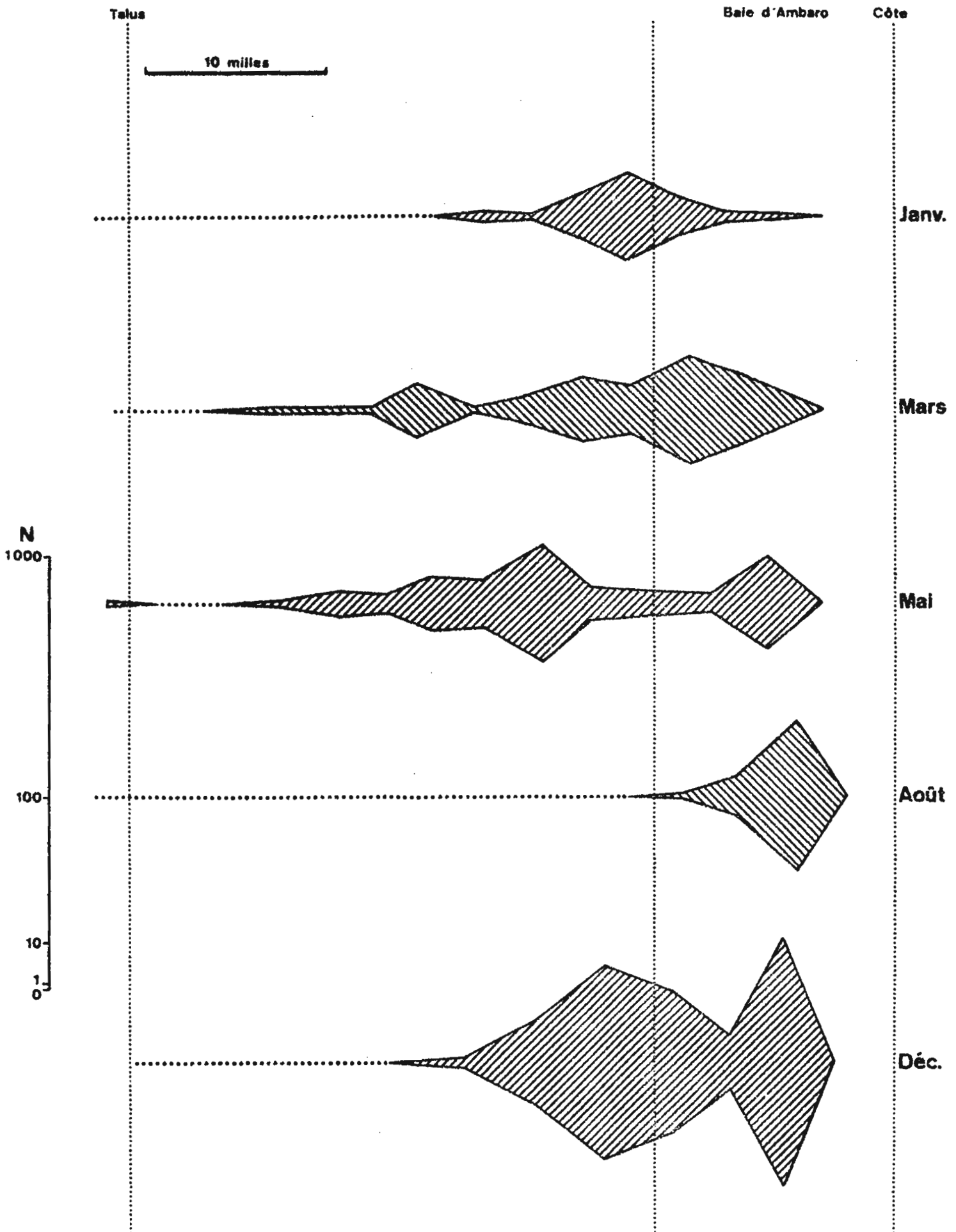


Fig.3-23-d - *Lucifer faxoni*, postlarves.

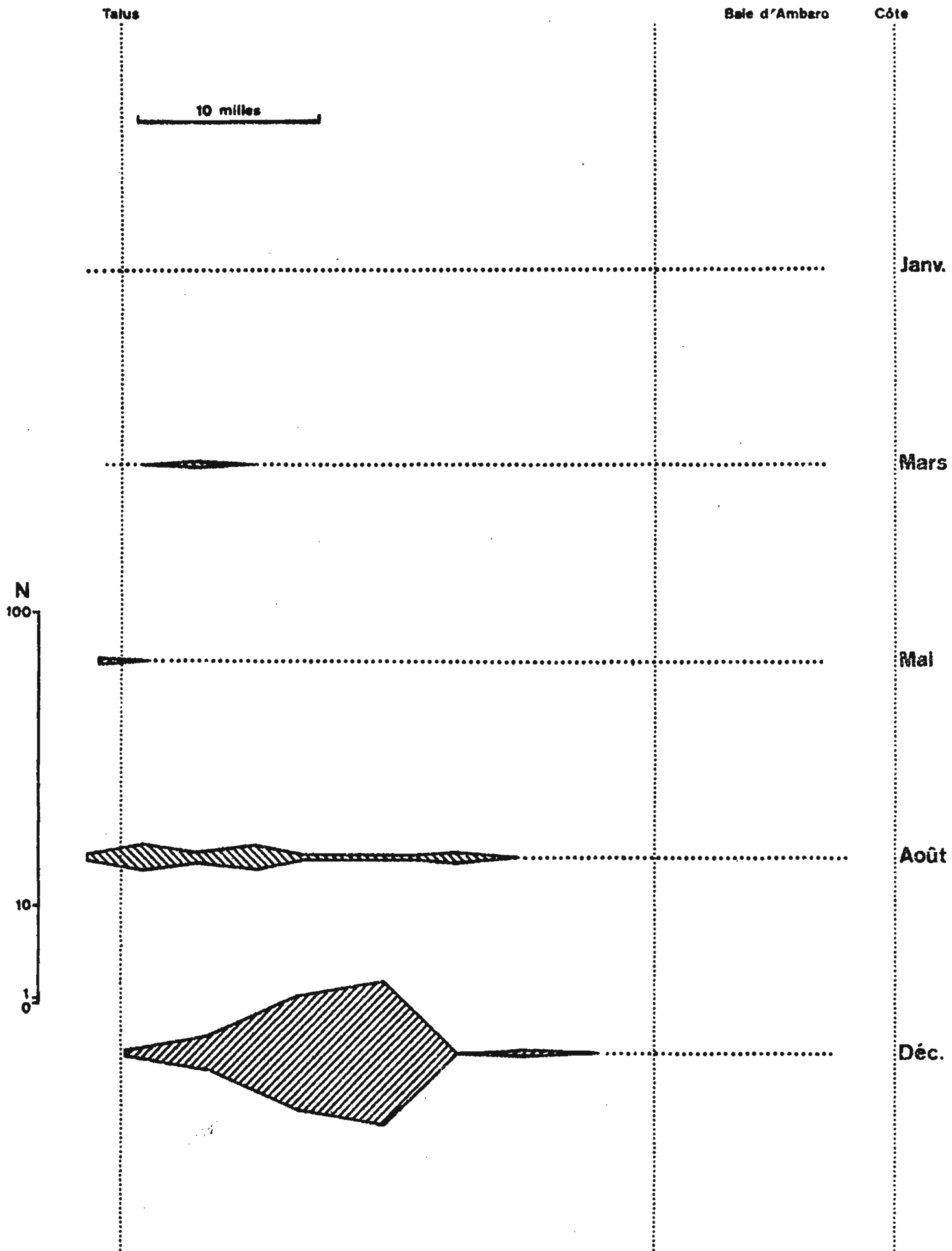


Fig 3-24 - Incifer tvous. tous stades.

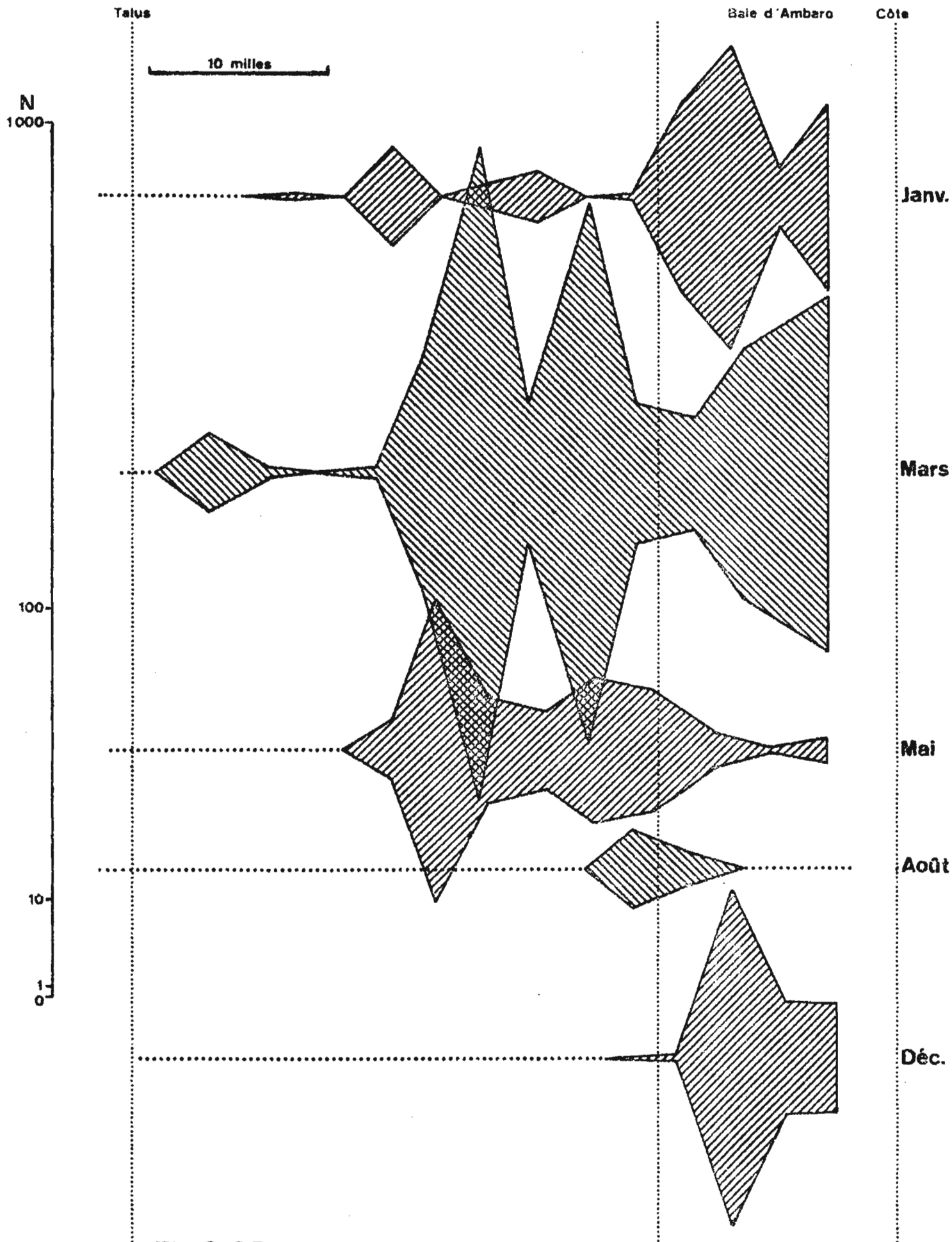


Fig 3-25 - Oeuve d'Anchois.

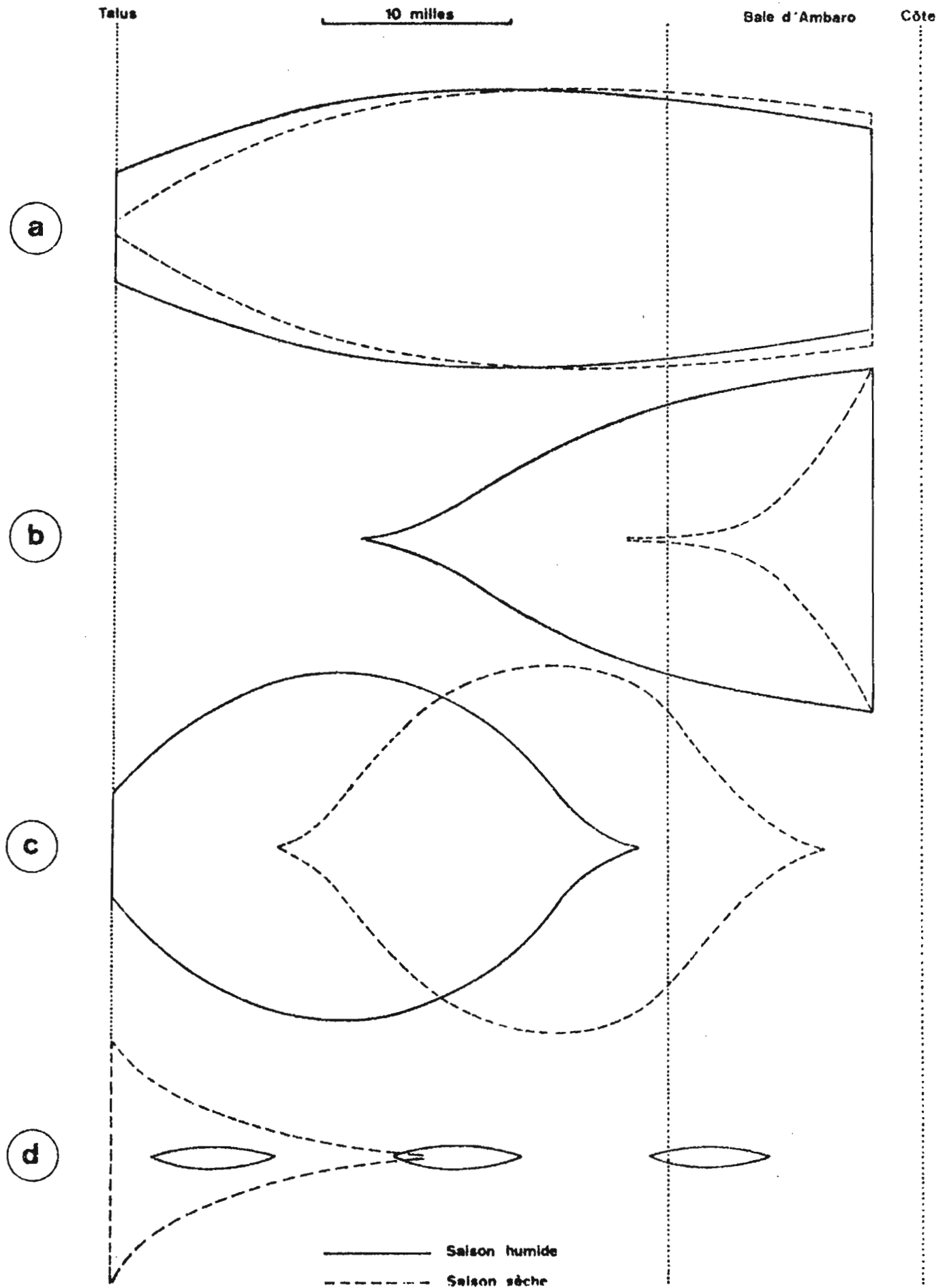


Fig.3-26. Représentation schématique des quatre types principaux de répartition.

4 - CYCLE ANNUEL DES POIDS SECS -

(Année 1969)

par

D. PETIT et S. FRONTIER

4-1 - Mesure du poids sec d'un échantillon de plancton.

41-1 - Principe de la méthode.

L'importance du Zooplancton dans les chaînes alimentaires marines conduit à étudier les variations de sa biomasse en fonction des conditions écologiques.

LOVEGROVE (1966) définit la biomasse d'un échantillon de zooplancton comme le poids de matière vivante, coquilles calcaires incluses, après filtration, lavage à l'eau distillée, et léger séchage sur papier filtre. En fait, aucune méthode ne permet actuellement de déterminer le poids de plancton vivant, réellement disponible dans un volume donné d'eau de mer. Cela tient à deux raisons essentielles :

a - Aucune méthode de récolte de plancton n'est exhaustive. Un échantillon sera donc toujours relatif à une technique de prélèvement.

b - L'importance pondérale de l'eau interstitielle imbibant l'échantillon de plancton n'est pas déterminable exactement (sauf peut-être pour le macroplancton : cf. GRANDPERRIN et MICHEL, 1969), en raison de la perméabilité et la fragilité des parois organiques séparant l'eau ambiante du milieu intérieur des organismes planctoniques. Des séchages partiels ont été tentés (LOVEGROVE) avec des solvants (éther, acétone), par essorage sur papier filtre, ou par dessiccation ("poids semi-secs"), mais aucune de ces méthodes ne garantit l'élimination totale de l'eau d'imbibition, ni l'intégrité des organismes qui en fait se détériorent, avec perte d'eau et de matière organique. En résumé, les organismes commencent à perdre de la matière avant que l'eau interstitielle soit complètement éliminée : on ne peut donc mesurer cette dernière par différence pondérale.

On peut espérer parvenir à des évaluations plus rigoureuses du matériel vivant par la mesure du poids sec : il semble que l'élimination totale de l'eau (qu'elle soit interstitielle ou organique) conduise à des valeurs plus comparables entre elles. En outre la très grande variabilité de la teneur en eau des tissus des animaux planctoniques (*) conduit à accorder, du point de vue de la valeur trophique du plancton, plus d'intérêt au poids sec des organismes qu'au poids frais et au volume.

Cependant la procédure employée influe encore sur les résultats; aussi est-il nécessaire de préciser soigneusement la méthode utilisée. Ce qui suit concerne le protocole opératoire adopté lors des quadrillages de la baie d'Ambaro effectués en 1969 (cf. 1er chapitre, p. 7 : opération 13-6). Le plancton était récolté au moyen de traits obliques du filet Clarke-Bumpus suivant la méthode exposée dans le deuxième chapitre de ce document.

41-2 - Sources d'erreurs expérimentales et palliatifs. Outre l'erreur d'échantillonnage - qui sera traitée dans un article ultérieur - les difficultés pouvant conduire à des erreurs d'estimation se situent à deux niveaux de la manipulation : - traitement des échantillons avant dessiccation;
- dessiccation et pesée.

412-1 - Traitement des échantillons entre la récolte et la mise à l'étuve.

Dans cette phase les risques d'erreurs sont probablement importants et, ce qui est plus grave, impossibles à estimer.

- Conservation du produit à étudier - Tous les procédés utilisant un fixateur chimique conduisent nécessairement à des modifications de la composition organique, donc du poids. L'importance des modifications a été étudiée par AHLSTROM

(*) Voir par exemple LOVEGROVE 1966 tableau 23, p. 461.

THRILLKILL (1963) : elle dépend essentiellement des types d'organismes, et ne peut être déterminée exactement pour un échantillon de plancton total. La congélation ne peut s'appliquer qu'à des échantillons déjà filtrés car elle provoque l'éclatement d'une partie des cellules, de sorte que l'échantillon en présence de liquide conservateur ne pourrait être repris, après réchauffement, sans perte de matière. La lyophilisation seule semble à l'abri de la critique, mais elle exige un équipement important.

- Filtration - Rinçage - La filtration est supposée éliminer au maximum l'eau de mer interstitielle, dont la présence conduirait après séchage à une surestimation du poids de zooplancton en raison de sa teneur en sel. Une filtration puissante et prolongée doit être évitée car elle provoquerait l'éclatement des organismes fragiles, d'où une perte de matière. La technique habituellement utilisée par les auteurs consiste à associer rinçage à l'eau douce et filtration moyennement poussée. Toutefois l'on sait que les membranes vivantes sont très sensibles aux variations osmotiques du milieu : au contact d'un milieu hypotonique les organismes planctoniques, qui se maintiennent en équilibre osmotique avec le milieu, absorberont d'abord de l'eau, parfois au point d'éclater, et dans deuxième temps perdront des électrolytes. Ce double écueil n'a pas été signalé jusqu'à présent, ni à plus forte raison résolu, dans les méthodologies publiées. La technique exposée ci-après (§ 41-2) tente d'éliminer l'erreur due au sel de l'eau interstitielle sans avoir recours au rinçage par un liquide hypotonique.

412-2 - Dessiccation et obtention du poids sec. L'incidence du mode de dessiccation sur le poids sec obtenu a été étudiée par plusieurs auteurs (ex. LOVEGROVE, 1961 et 1966; KREY, 1950). Le séchage en dessiccateur à la température ambiante semble être la meilleure technique car il ne conduit en principe à aucune modification chimique, il a l'inconvénient d'être lent, ce qui le rend inadapté à un programme comportant de nombreuses mesures. Si on fait le séchage en étuve, il doit avoir lieu, pour respecter au maximum le

contenu organique de l'échantillon, à une température inférieure à 80°C et pendant 24 heures au plus. LOVEGROVE (1966) admet que la température de 60°C est préférable, les résultats obtenus ne se distinguant pas de ceux obtenus à la température ambiante avec un dessiccateur. Mais peut-on considérer que des traitements suffisamment peu drastiques pour ne pas altérer le contenu organique, aboutissent à une dessiccation totale de l'échantillon ? En fait, la littérature biochimique (ex. VOTH, 1962) donne acte qu'il n'existe aucune méthode permettant d'extraire de la matière vivante toute l'eau, et seulement l'eau. L'eau des organismes comprend plusieurs "compartiments", correspondant à des conditions d'extraction différentes; l'extraction des derniers compartiments est précédée de celle d'autres constituant que l'eau : problème analogue à celui évoqué à propos de l'élimination de l'eau interstitielle. En pratique, les teneurs en eau et les poids secs/^{sont}définis relativement à un protocole rigoureux d'extraction.

Par ailleurs le mode d'isolement de l'échantillon intervient sur la vitesse de séchage et sur la précision de la pesée. LOVEGROVE constate que le verre est le meilleur récipient (en particulier, le contact surface chauffée - échantillon de plancton permet dans le cas du verre un séchage plus rapide). Au sortir de l'étuve ou de dessiccateur, le plancton et son support doivent rester isolée de l'atmosphère ambiante pour éviter une réhydratation rapide (cf. 412-1 et fig. 8).

41-3 - Particularités méthodologiques adoptées pour notre étude.

413-1 - Choix du support de filtration. Le papier filtre ne convient pas : outre sa fragilité, son comportement pondéral apporte deux sources d'erreur. D'une part le rinçage provoque une perte de poids de l'ordre de 2 à 3%. D'autre part sa grande hygroscopie entraîne des variations de poids au moment de la mesure des poids secs. Nous avons étudié par comparaison le comportement de filtres en nylon (gaze Blutex XXX n°15 de Tripette et Renaud, vide de maille : 82 μ).

Cinq filtres de papier et cinq filtres de nylon de mêmes dimensions ont été posés, puis placés en étuve à 80°C pendant 24 heures. Après 24 heures de

stockage dans un dessiccateur à silicagel à la température ambiante, ils ont été à nouveau pesés, le poids étant noté 30, 60 et 120 secondes à partir de l'ouverture du dessiccateur (fig. 8). On considère que le "poids sec" est le poids obtenu par extrapolation au temps 0 : valeur correspondant, dans le graphique donnant le poids en fonction du temps, à l'intersection avec l'axe des ordonnées de la ligne joignant les trois points-mesures (segments de droite pour le nylon, arc de parabole pour le papier).

Tableau 1 : poids (g) des filtres avant et après séchage.

	P A P I E R					N Y L O N				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Poids avant séchage	1,279	1,288	1,291	1,304	1,370	1,130	1,123	1,111	1,119	1,137
Poids après séchage, temps 0	1,210	1,218	1,227	1,239	1,296	1,102	1,092	1,081	1,097	1,108
% de matière sèche	94,7	97,6	95,1	95,1	94,5	97,6	97,2	97,3	97,8	97,4
Moyenne	97,8%					97,5%				

On conclut de ces résultats que le nylon est moins hygroscopique. Outre une erreur plus faible au moment de la mesure du poids sec, on peut prévoir que le nylon retiendra moins d'eau au moment de la filtration. La réhydratation du nylon à l'air libre a été étudiée en pesant 5 filtres avant et après passage 24 heures en étuve à 80°C puis 24 heures en dessiccateur, à la température ambiante, et en les pesant à nouveau 20 minutes et 3 jours plus tard. On constate (tableau 1 et 2) que le pourcentage de "poids sec" (extrapolation au temps 0) par rapport au poids avant passage à l'étuve, varie d'une expérience à l'autre entre 97,50 et 99,95%. Cette variation est probablement due aux variations de l'hygrométrie ambiante. La réhydratation est lente; sa vitesse doit être proportionnelle au degré d'hydratation de départ. En conclusion, il paraît difficile de définir rigoureusement un "poids sec" du nylon. Néanmoins ce matériau sera préféré au papier.

Tableau 2 : réhydratation du nylon à l'air libre.

Filtres	Poids (g)		% par rapport au poids avant séchage		
	Avant séchage	Après séchage	après séchage	Flacons ouverts ! après 20 minutes!	Flacons ouverts ! après 3 jours
1	92,60170	92,56190	99,957	99,960	99,996
2	90,44100	90,40370	99,958	99,962	99,998
3	90,79300	90,75215	99,955	99,959	99,998
4	91,03960	91,00140	99,958	99,963	99,997
5	88,43970	88,45345	99,959	99,963	99,998

413-2 - Filtration sans rinçage. Définition d'un "poids sec sans sel".

L'estimation du degré d'élimination de l'eau interstitielle comporte un facteur personnel important. Comme nous voulons éviter un rinçage à l'eau douce, et cependant tenir compte de la quantité de sel contenue dans l'eau interstitielle tout en supprimant l'incidence subjective, nous avons déterminé un "poids sec sans sel" en retranchant arithmétiquement du poids sec de l'échantillon desséché sans rinçage, la quantité de sel calculée. On admet a) que la perte de poids de l'échantillon est due exclusivement à la perte d'eau; b) que l'eau des organismes planctoniques, isotonique à l'eau de mer, contient une teneur en sels totaux voisine de celle de l'eau de mer. Dès lors en retranchant du poids de l'échantillon sec un poids de sel calculé d'après la perte d'eau totale, et d'après la salinité de l'eau de mer au lieu de la récolte, on obtiendra un poids voisin de celui de la matière organique sèche de l'échantillon.

413-3 - Isolement des échantillons. Afin d'éviter les corrections du poids rendues nécessaires par l'hygroscopie du filtre et du plancton desséché, l'échantillon est déposé après filtration dans un flacon de verre à fermeture émeri. Les flacons sont introduits ouverts dans l'étuve puis dans le dessiccateur, et à l'ouverture de ce dernier, sont fermés et pesés. On a étudié la stabilité dans le temps du poids sec obtenu par cette méthode, en pesant 10 flacons après dessiccation, puis en les laissant, fermés, trois jours à la température ambiante avant de les peser à nouveau. Les résultats (tableau 3) indiquent une très légère augmentation de poids, suggérant une réhydratation.

Tableau 3 : augmentation du poids (flacon+filtre+plancton sec) avec le temps.

N° des échantillons		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Poids sec	après dessiccation	88.872	90.018	90.903	90.680	90.816	90.965	91.115	91.239	91.384	91.080
(g)	après 3 jours	88.899	90.022	90.908	90.704	90.819	90.978	91.120	91.256	91.387	91.084

41-4 - Protocole opératoire.

Des flacons de Sendtner à fermeture émeri sont lavés, et reçoivent chacun un filtre en nylon. Ils sont mis à sécher ouverts, 24 heures en étuve à 70° puis 24 heures en dessiccateur à silicagel à température ambiante. Ils sont enfin refermés, et aussitôt pesée à 0,1 mg près à l'aide d'une balance Mettler.

L'échantillon de plancton est filtré sous vide aussitôt récolté, rincé avec de l'eau de mer de surface provenant du lieu de la récolte, et dont on note la salinité. Le filtre est ensuite replacé dans le flacon avec lequel il avait été pesé, et stocké à une température de 0 à 4°C jusqu'à l'arrivée au laboratoire. Les flacons sont alors laissés trois à quatre heures à la température ambiante pour s'équilibrer thermiquement. Ils sont alors pesés ("poids humide"), puis placés ouverts dans une étuve à 70°, où ils s'éjourneront 24 heu-

res (*). Ils sont ensuite placés 24 heures en dessiccateur à silicagel à la température de la salle des balances, enfin refermés et aussitôt pesés à 0,1 mg près avec la balance Mettler. La différence entre les deux poids est supposée et représenter la perte d'eau, d'où l'on tire, connaissant la salinité de l'eau de rinçage, la quantité de sel à retrancher du poids sec.

41-5 - Précision de la mesure. Il y a une erreur sur l'estimation de la quantité de sel liée à l'eau extraite. Cette quantité est calculée d'après la salinité de l'eau de surface, avec laquelle l'échantillon est rincé sur le filtre. On peut admettre que les organismes réalisent immédiatement l'équilibre osmotique avec cette eau de rinçage; mais, la pression osmotique du milieu intérieur étant dûe en partie à des électrolytes minéraux, en partie à des matières organiques, ignorer ces dernières revient à surestimer la quantité de "sel" liée à l'eau des organismes, donc à sous-estimer la quantité de matière organique sèche. Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de données sur la composition du milieu intérieur des organismes planctoniques. Des travaux relativement anciens (BOTAZZI, 1897; FREDERICQ, 1904, 1911; DUVAL, 1925) se rapportant à des Invertébrés marins benthiques, établissent que la composition du milieu intérieur est très voisine de celle de l'eau de mer, et pauvre en molécules organiques. Par contre le "liquide tissulaire", s'il est isotonique au milieu intérieur et à l'eau de mer, ne renferme que 1,4 à 2% de sels minéraux, le reste de la pression osmotique étant à attribuer aux substances organiques dissoutes.

Si l'on admet pour la teneur en eau des organismes un ordre de grandeur de 80 à 85%, on constate d'après nos mesures que cette eau constitue environ 1/3 de l'eau totale de l'échantillon, le reste représentant l'eau d'imbibition. Si la proportion de molécules organiques parmi les molécules responsables de la pression osmotique n'est pas négligeable, l'erreur commise doit être relativement importante. Toutefois CUSHING et al. (1958) affirment que pour le zooplancton le poids de matière organique sèche est très peu différent du poids de plancton sec.

(*) Certains échantillons très riches en eau ont dû être maintenus 48 heures à l'étuve pour que soit obtenue une dessiccation comparable aux échantillons ordinaires.

La méthode cependant tire sa validité de sa définition rigoureuse. Bien que l'on ne sache pas exactement ce que représente le "poids sec" calculé, les données seront comparatives et pourront servir à étudier les variations de biomasse zooplanctonique.

Les valeurs obtenues sont ramenées au mètre cube d'eau filtrée. Ce volume est connu avec une précision de l'ordre de 10% (cf. § 22-4, p. 18). Par ailleurs des erreurs de pesée sont possible en raison des variations pondérales se produisant au cours des nombreuses manipulations (cf. ci-dessus tableau 3). Nous n'avons retenu finalement dans les résultats de poids sec qu'une précision de l'ordre du milligramme pour l'échantillon total, du dixième de milligramme pour la valeur ramenée au mètre cube.

4-2 - Traitement des données numériques.

Les valeurs de poids sec considérés ici ont été obtenues au cours de 15 quadrillages effectués en 1969 (cf. chapitre 1 : opération 13-6); 22 stations seulement ont été retenues, à l'exception du quadrillage du 22 janvier pour lequel les mesures de poids sec ont été effectuées aux 44 stations.

42-1 - Cartographie des densités planctoniques. Les densités de poids sec, exprimées en mg/m^3 , sont portées sur la carte des stations. On observe, comme on pouvait s'y attendre, une contagion spatiale, permettant dans chaque quadrillage de classer les stations à l'intérieur d'un réseau d'isoplèthes.

Le tracé de celles-ci est établi suivant la règle habituelle, qui consiste à faire passer la courbe la plus régulière possible par les points de cote ronde, déterminés par interpolation linéaire entre stations voisines. Il s'agit d'une méthode conventionnelle ne présumant pas de la répartition réelle des masses, mais sensée reproduire "l'allure" de cette dernière.

L'expérience montre que les abondances planctoniques varient de façon importante lorsqu'on répète une observation en un point. Une variation du simple au double est fréquemment dépassée, de sorte qu'elle n'est pas significative lors de la comparaison de deux stations : on est assurée de ne pas perdre d'information en choisissant les isoplèthes sur la base d'une progression géométrique de base 2 (*). Nous ne retiendrons pour notre étude que les

(*) L'adoption d'isoplèthes intermédiaires conduit à des tracés contournés, fallacieux car contenant une information trop grande en regard du petit nombre de valeurs englobées.

isoplèthes 50, 100 et 200 mg/m³, les valeurs supérieures ou inférieures étant trop rarement réalisées.

42-2 - Calcul de la quantité totale de plancton dans la baie ou dans une de ses zones. La quantité totale de plancton pourrait être estimée à partir des données de stations, en calculant simplement une densité moyenne, et en la rapportant au volume total de la baie. Procéder ainsi reviendrait à abandonner toute l'information donnée par la contagion spatiale, liée à l'histoire du peuplement et à l'interaction de ses parties (GARDENES et BERNALDEZ, 1970). Nous tiendrons compte de cette information en intégrant les tracés d'isoplèthes. La méthode est analogue à celle consistant à calculer la température moyenne sur une coupe verticale, en intégrant la courbe reliant les points expérimentaux sur le graphique températures/profondeurs. Elle est compliquée par l'existence de trois dimensions spatiales et par le groupement en classes des données.

Chaque carte est traversée par un double réseau : celui des isoplèthes et celui des isobathes. L'intersection des deux réseaux donne un certain nombre de contours fermés caractérisés à la fois par une densité planctonique moyenne et par une profondeur moyenne. Le produit de la profondeur moyenne par la surface enfermée dans le contour (mesurée par planimétrie) est sensiblement égale, à un facteur près, au volume d'eau sous cette surface. En multipliant celui-ci par la densité moyenne on obtient une quantité voisine du poids sec de plancton pour ce volume, et en additionnant les valeurs trouvées pour tous les contours délimités sur la carte, on obtient un poids de plancton total.

Il paraît difficile de faire un calcul d'erreur. En effet, dans l'ignorance de la répartition du plancton à une échelle inférieure à celle définie par le réseau de stations, il est impossible d'évaluer l'erreur sur le tracé des isoplèthes. L'arbitraire d'une telle méthode apparaît encore quand on considère que les quadrillages étaient effectués en un jour et demi (07 h à 17 h, puis le lendemain de 07 h à 12 h), en particulier pendant un cycle de marée complet, de sorte que les cartes d'abondance intègrent des variations spatiales et temporelles. L'erreur de planimétrie est négligeable en regard de ces incertitudes.

Le tracé des isoplèthes dépend de la densité de stations du quadrillage. Le quadrillage de janvier ayant compris 44 stations, deux cartes ont été établies, l'une à partir des 44 données, l'autre à partir des 22 stations retenues lors des quadrillages suivants. Les deux cartes sont reproduites **figure 2**. On constate des différences importantes dans les tracés. Cependant la répartition des masses reste à peu près la même, et la masse totale obtenue par intégration reste du même ordre de grandeur (450.000 tonnes avec 44 stations, 550.000 tonnes avec 22 stations). A la station 19, présente sur la première carte et non sur la seconde, il a été récolté une grande quantité de Creseis acicula, organisme à coquille calcaire; la densité planctonique est considérable : 2000 mg/m^3 . Les stations voisines ne présentant pas ce caractère, il n'a été possible que de porter sur la carte une tache de dimensions arbitraire supposée représenter l'essaim de Creseis. Cette tache ne contribue que dans une proportion de 1/100 à la biomasse totale de la baie.

La densité moyenne d'une zone limitée par deux isoplèthes est prise égale à la moyenne géométrique des deux valeurs définissant les isoplèthes. Pour les zones correspondant à des densités inférieures à 50 ou supérieures à 200 on adopte la moyenne des observations.

La profondeur moyenne pour une zone limitée par deux isobathes donne lieu à deux estimations. Les valeurs correspondant aux deux isobathes se rapportent au zéro des cartes, qui est le niveau des plus basses mers; en y ajoutant le niveau maximum ou minimum du niveau de la mer au cours du quadrillage, on obtient une valeur maximale et une valeur minimale de la profondeur. Y correspondent deux valeurs, respectivement minimale et maximale, de la biomasse planctonique. Les deux valeurs sont portées sur le graphique des variations saisonnières (fig. 6).

On obtient également par planimétrie les densités planctoniques moyennes par zones bathymétriques - indépendantes cette fois du marnage (fig. 7).

4-3 - Résultats. Les résultats (en mg/m^3) sont donnés dans le tableau en annexe.

43-1 - Cartographie des densités de plancton. La considération des cartes de densité planctonique fait d'abord apparaître une hétérogénéité spatiale très générale, ainsi que des figures de contagion spatiale, dans lesquelles il est difficile de discerner un gradient côte-océan. L'hétérogénéité semble liée à l'abondance : elle est en effet plus marquée d'une part en saison humide, d'autre part dans la zone côtière.

Les zones de forte densité planctonique ont pour origine le bord est de la baie en saison humide. Ces zones s'étendent sporadiquement vers le large, à la faveur d'une dérive des eaux dessalées et enrichies. Il semble se produire toutefois des déséquilibres importants, provoquant la quasi-disparition du plancton dans une grande partie de la baie en pleine saison chaude (exemple de janvier, ayant eu lieu après chute d'un mètre de pluie en 3 semaines).

Avec la disparition des pluies, les zones de richesse planctonique se trouvent limitées à la bande côtière (mars-mai), puis disparaissent complètement. En juin et juillet une certaine richesse organique apparaît dans une zone centrale de la baie; il s'agit d'un maximum secondaire de productivité, dont nous reparlerons plus loin. Août et septembre sont uniformément pauvres. L'abondance planctonique réapparaît en octobre près de la côte aux premières pluies.

A ce stade de l'analyse les résultats paraissent quelque peu décevants, l'hétérogénéité spatiale masquant dans une large mesure les processus. L'intégration sur l'ensemble de la baie ou par zones bathymétriques, va nous donner une description plus nette des phénomènes.

43-2 - Cycle annuel de la quantité de plancton en baie d'Ambaro. Les résultats, exprimés en tonnes de poids sec, sont portés sur la fig. 6. Le double graphique correspond aux estimations maximale et minimale du volume d'eau de la baie (cf. 42-2).

Une opposition apparaît d'abord entre les deux saisons : la saison humide est caractérisée par des biomasses élevées, et par une forte instabilité rejoignant l'hétérogénéité spatiale signalée précédemment. La saison sèche est pauvre et plus stable. Juin et juillet se marquent par un maximum secondaire peu prononcé, suivi d'une période de biomasse minimale au coeur de la saison sèche (août-septembre). La reprise de la production en octobre est très brutale.

La figure 7 représente les variations saisonnières de la densité planctonique dans les trois zones bathémétriques : 0-10 m, 10-30 m, plus de 30 m. Il apparaît alors un gradient côte-océan très net. En saison humide comme en saison sèche la densité de plancton est plus forte près de la côte qu'au large. La diminution en fin de saison des pluies affecte les trois zones dans l'ordre de leur éloignement de la côte; l'ordre inverse est réalisé au début de la saison humide suivante, la zone côtière s'enrichissant très fortement dès octobre, et la zone la plus au large au début de décembre seulement.

Le maximum secondaire de saison sèche est également décalé pour les trois zones : il a lieu en mai au large, en juin dans la zone intermédiaire et en juillet près de la côte. De plus, son importance diminue du large vers la côte. On peut dès lors le rattacher au processus d'homogénéisation verticale de la couche d'eau se produisant à cette époque. Il a en effet été montré (PITON et MAGNIER, 1970 b et 1971) qu'à l'époque de la stratification maximale de l'eau du plateau continental (février-mars) de grandes quantités de matériel organique tombent de la surface et sont minéralisées. Des sels nutritifs non utilisés s'accumulent contre le fond dans des poches d'eau isolées par la stratification, et dans lesquelles la teneur en oxygène devient très faible. Au début de la saison sèche l'homogénéisation verticale de la couche d'eau, progressant du large vers la côte, remet en circulation les sels nutritifs accumulés, ce qui donne lieu au développement de "blooms" phytoplanctoniques, suivis de très près par les maxima secondaires du zooplancton.

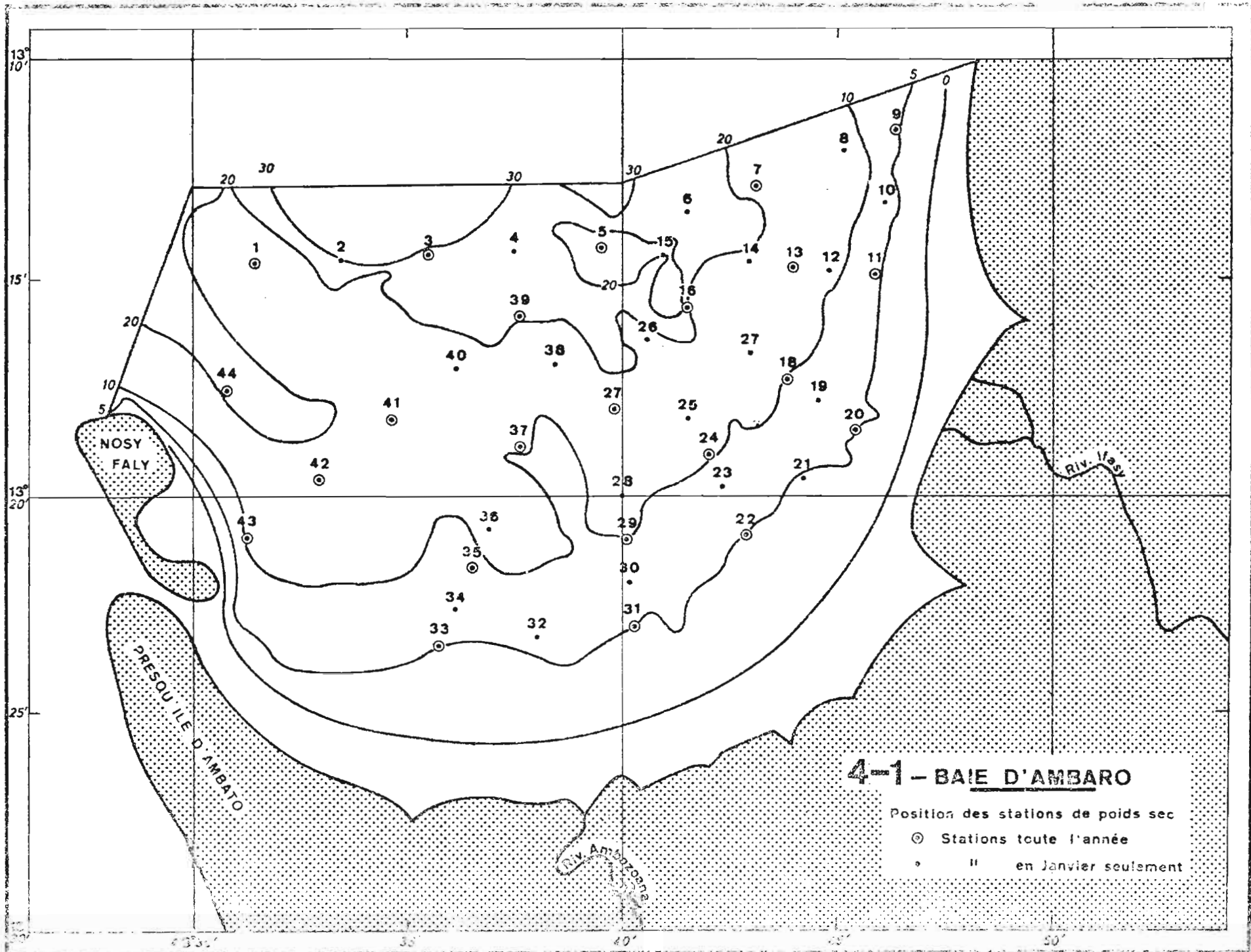
4-4 - Conclusions.

Le cycle annuel de la biomasse zooplanctonique en baie d'Ambaro fait apparaître l'influence prépondérante des facteurs écologiques d'origine continentale, maximaux en saison humide, minimaux en saison sèche. Ainsi qu'il a été indiqué dans le chapitre préliminaire de ce document, la productivité des eaux néritiques est essentiellement liée à l'apport d'éléments d'enrichissement suite au lessivage saisonnier du continent par les pluies. Les maxima secondaires de saison sèche, coïncidant avec des arrivées d'eau du large, ne sont dûs qu'à la reprise d'éléments nutritifs accumulés sur place en saison humide.

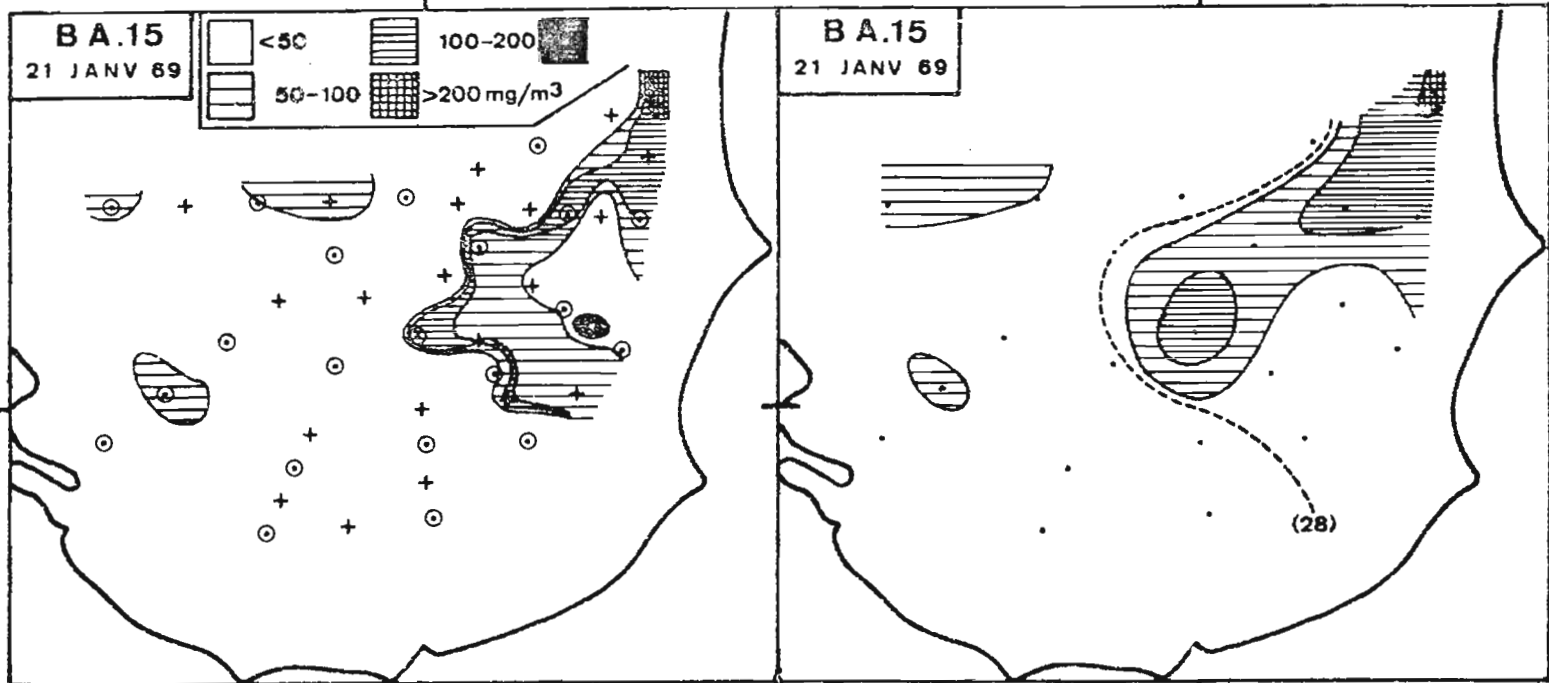
Un point est à souligner : la rapidité de la réponse du peuplement planctonique aux variations affectant les apports nutritifs. La biomasse augmente notablement dès octobre près de la côte, alors que les pluies ont encore été insuffisantes pour altérer l'homogénéité verticale de la couche d'eau - la stratification n'apparaît qu'en décembre (PITON et MAGNIER, 1970 a). L'hétérogénéité spatiale et l'instabilité constatée en saison humide donnent à penser que les populations peuvent disparaître et réapparaître rapidement à la suite des variations du milieu ambiant, qui sont brutales à cette époque de l'année. Il est possible de plus que des déséquilibres trophiques apparaissent, le développement des populations déclenché par l'apparition d'éléments nutritifs étant trop rapide par rapport au taux d'apport alimentaire. Ainsi pourraient s'expliquer de brusques appauvrissements comme celui de janvier, ainsi que l'effondrement de la biomasse planctonique dès que cessent les apports d'eau douce. Seul le peuplement de saison sèche (mis à part les maxima secondaires) semble en équilibre - équilibre réalisé à un niveau très bas. Le milieu néritique rejoint alors les conditions caractérisant l'eau océanique tropicale (cf. chapitre 1, p. 1) conditions par rapport auxquelles l'enrichissement saisonnier intense de la zone côtière apparaît comme un déséquilibre fugace.

B I B L I O G R A P H I E

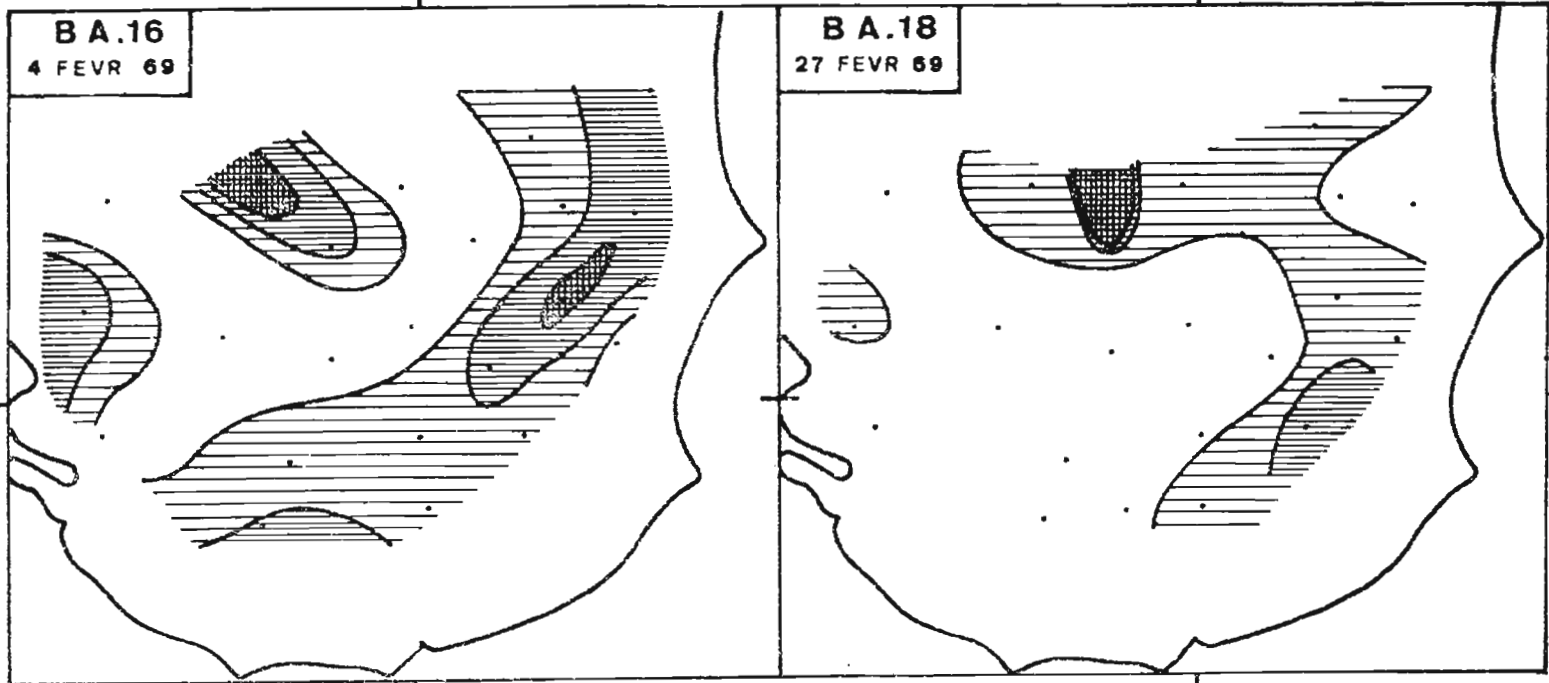
- AHLSTROM E.H. et THRAKILL J.R., 1963 - Plankton volume loss with time of preservation. U.S. Dept. Int. Fish. Wild. Serv., Fish Bull., Rep. n°10 57-73.
- CUSHING D.H., HUMPHREY F., BANSE K. et LAEVASTU T., 1958 - Report of the committee on terms and equivalents. Rapp. Procès Vervaux Cons. Int. Explor. Mer 144 : 15-16.
- DUVAL H., 1925 - Recherches physicochimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. Ann. Inst. Ocean. 2 : 233-403.
- FREDERICQ L., 1904 - Sur la concentration moléculaire du sang et des tissus des animaux aquatiques. Arch. Biol. 20 : 699-730.
- FREDERICQ L., 1911 - Sur la concentration moléculaire des tissus solides chez les animaux aquatiques. Arch. intern. Physiol. 11 : 24-28.
- GARDENES E. et BERNALDEZ F.G., 1970 - Corrélation, régression et interpolation dans l'étude du milieu et des rapports entre organismes et milieu. In : Seminario de ecologia matematica. Inv. Pesq. 34 (1) : 9-22.
- GRANDPERRIN R. et MICHEL A., 1969 - Evaluation des poids humides de micronecton après centrifugation. Mar. Biol. 4 (2) : 139-142.
- KREY J., 1950 - Eine neue Methode zur quantitative Bestimmung des Planktons. Kieler Meeresforsch. 7 (1) : 58-75.
- LOVEGROVE T., 1962 - The effect of various factors on dry weight values. Rapp. et P.V. Cons. int. Explor. Mer., 153 : 86-91.
- LOVEGROVE T., 1966 - The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. In : Some contemporary Studies in marine Science (BARNES, éd.) : 429-468.
- PITON B. et MAGNIER Y., 1970a - Distributions horizontales et verticales de quelques propriétés physiques et chimiques en baie d'Ambaro. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Doc. n°19, multigr. 29 p.
- PITON B. et MAGNIER Y., 1970b - Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 9 (2) : 43-60.
- PITON B. et MAGNIER Y., 1971 - Le cycle annuel des sels nutritifs et des pigments dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. Ann. Univ. Madagascar, sous presse.



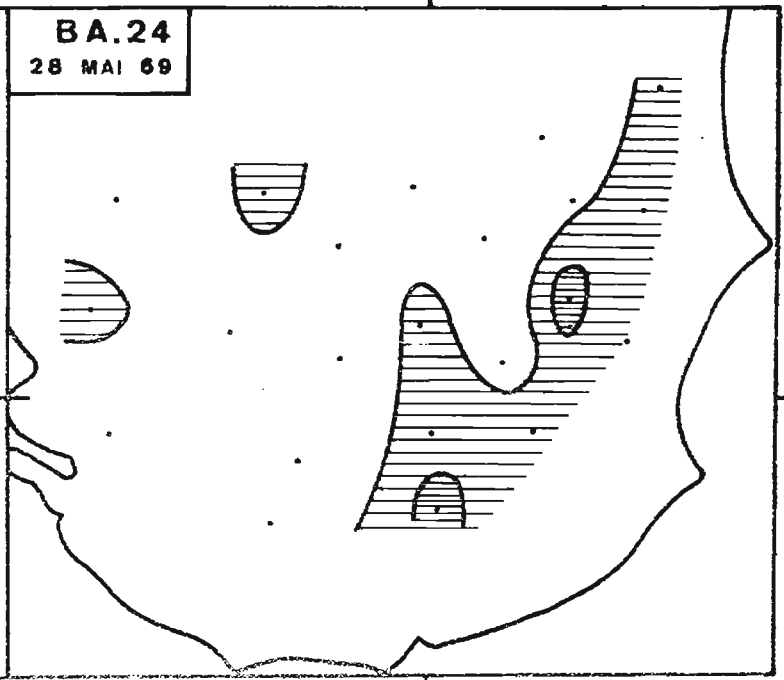
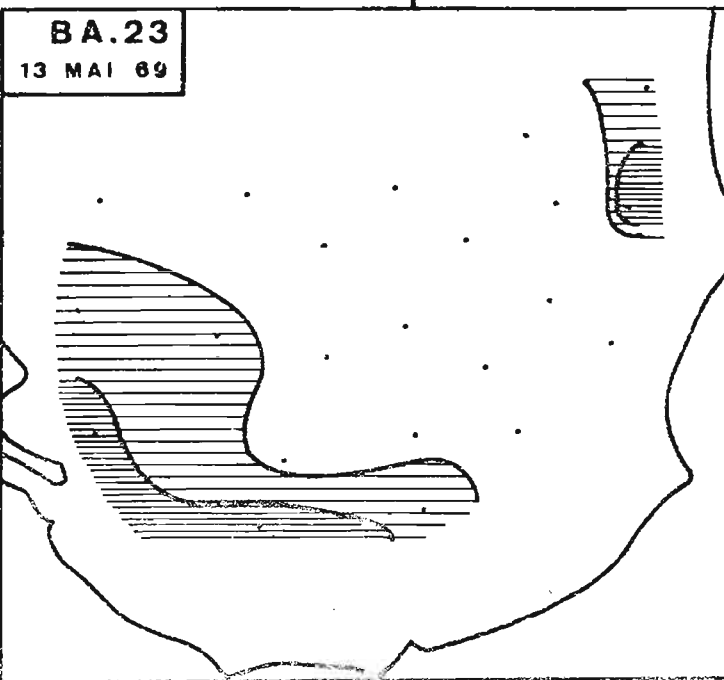
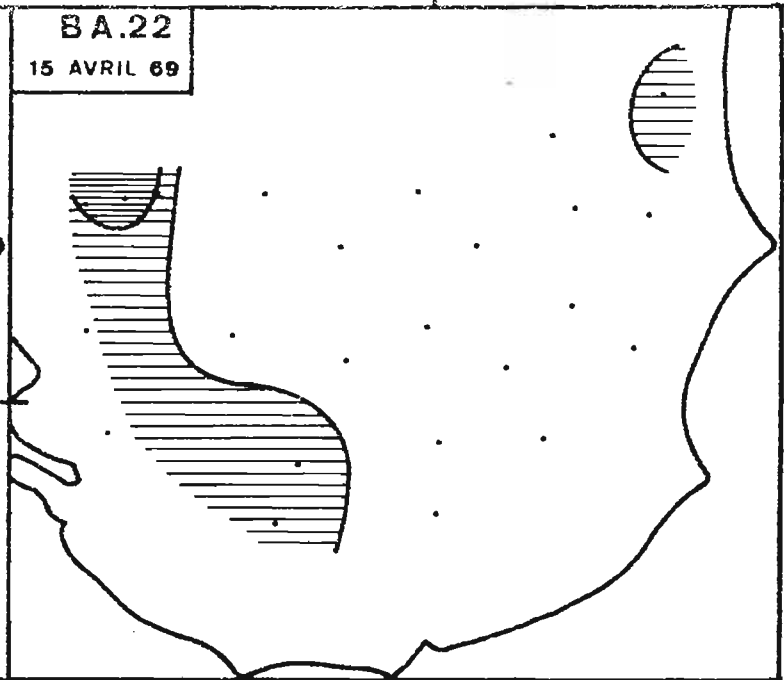
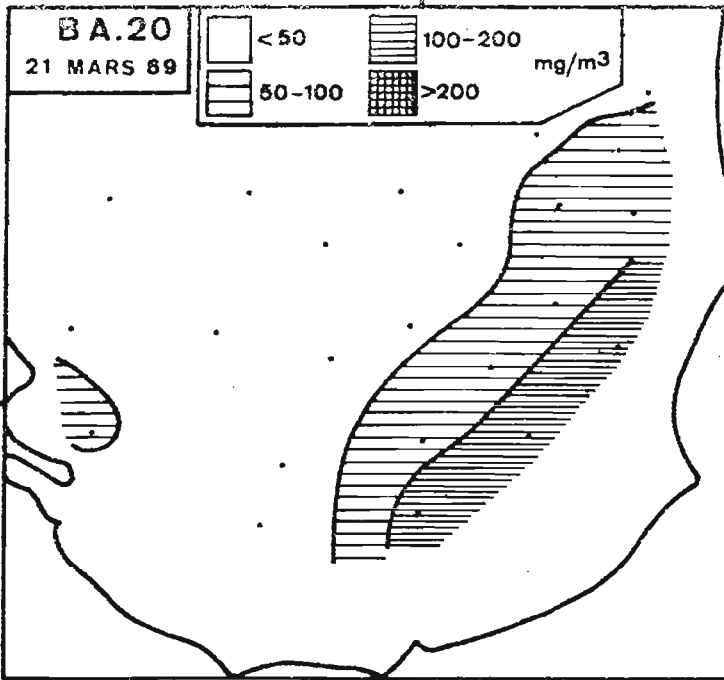
43°40'



4-2

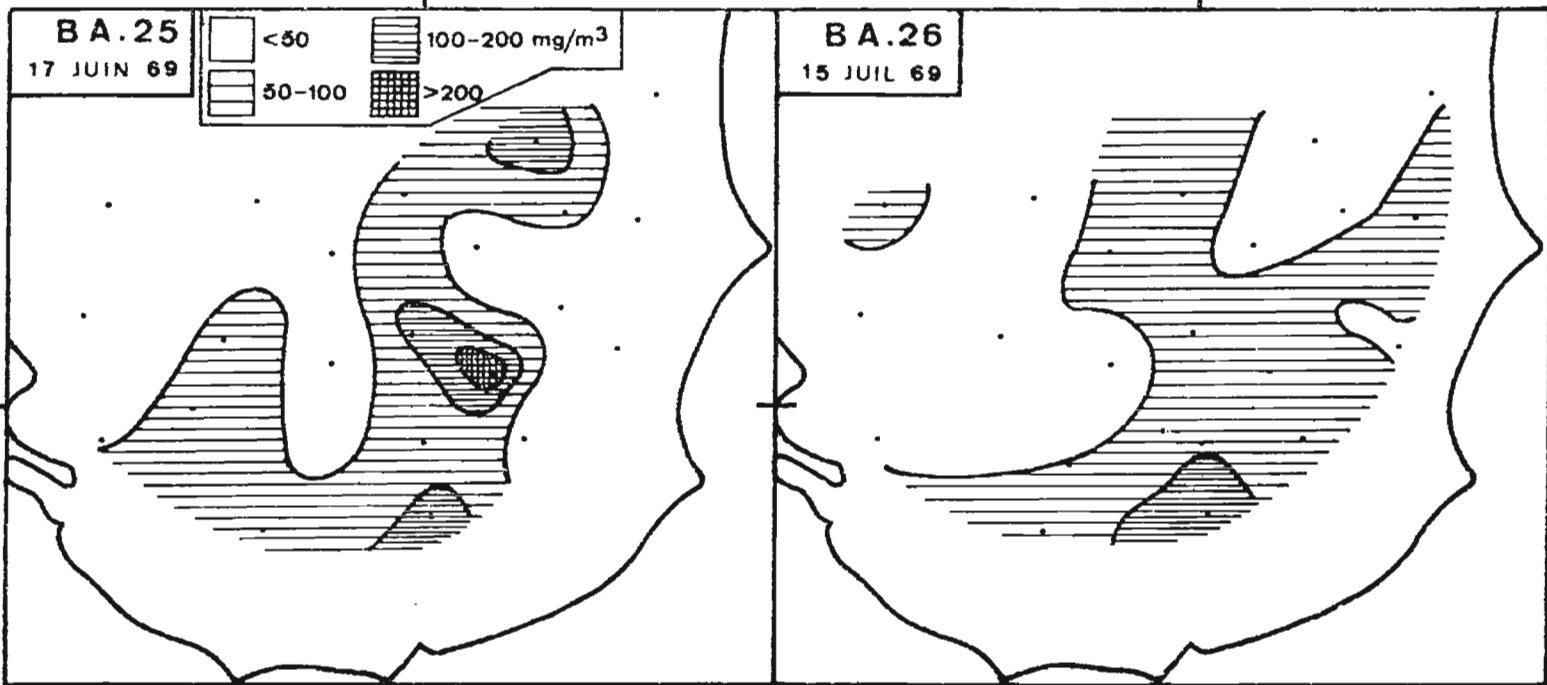


48° 40'

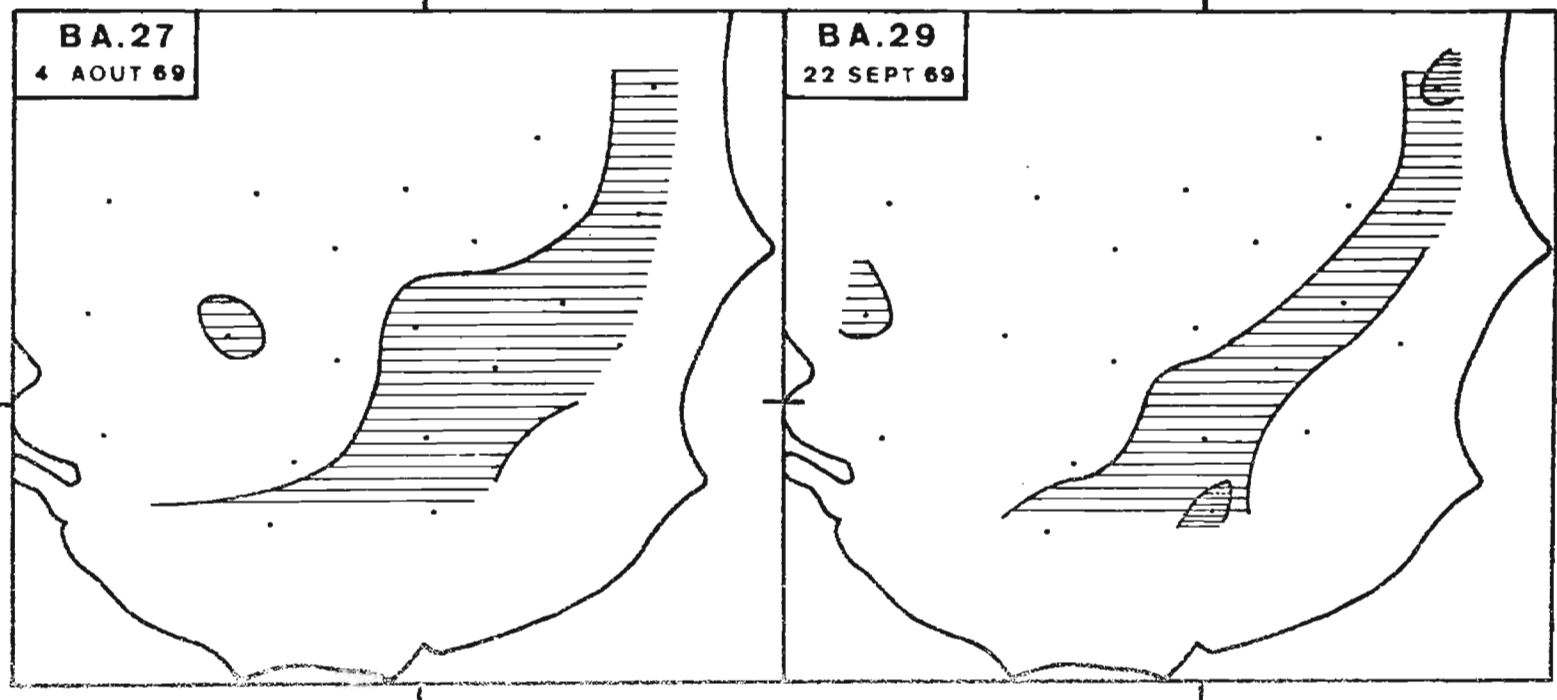


4-3

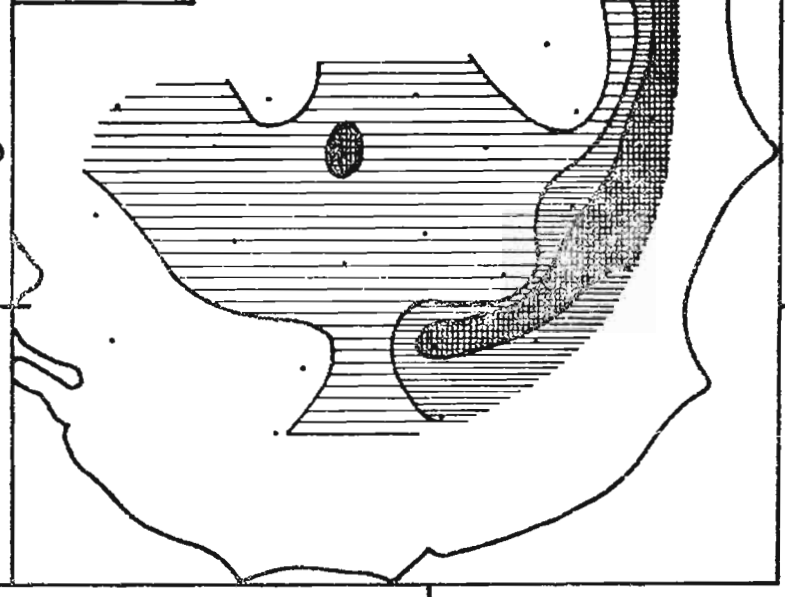
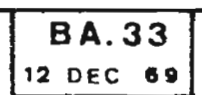
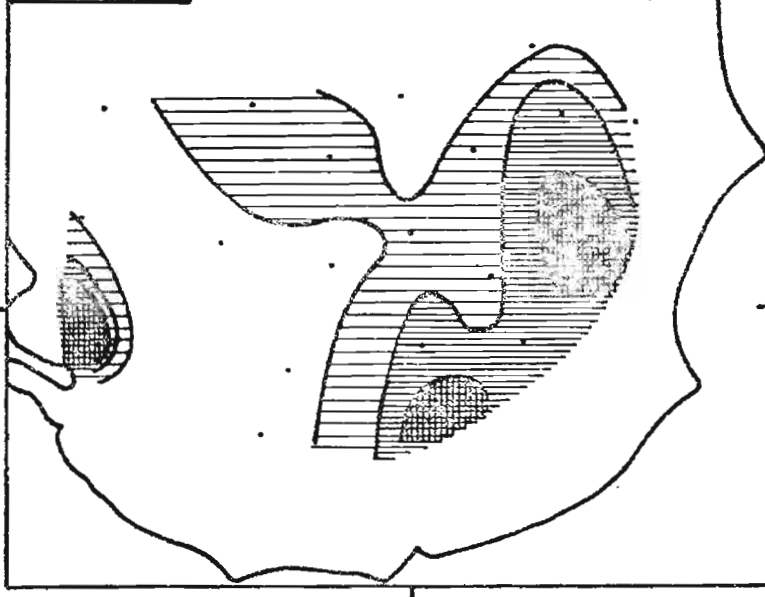
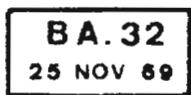
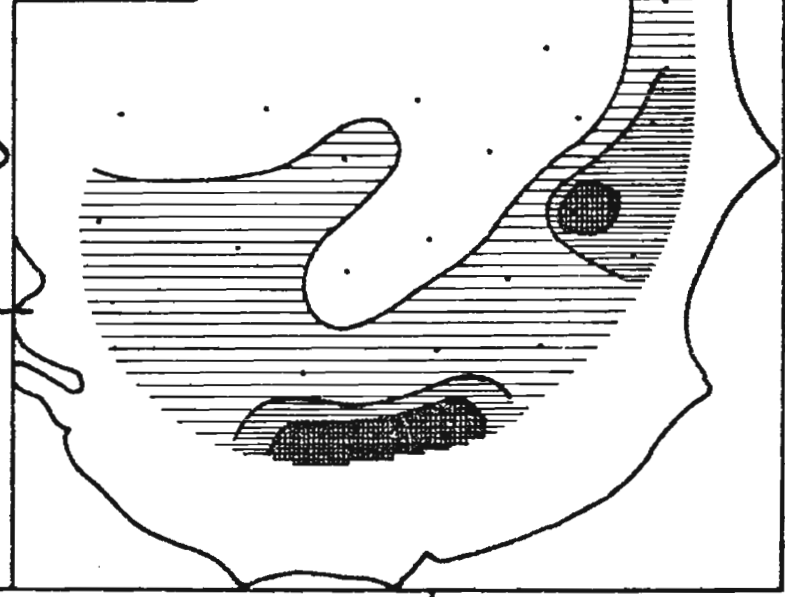
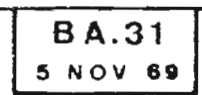
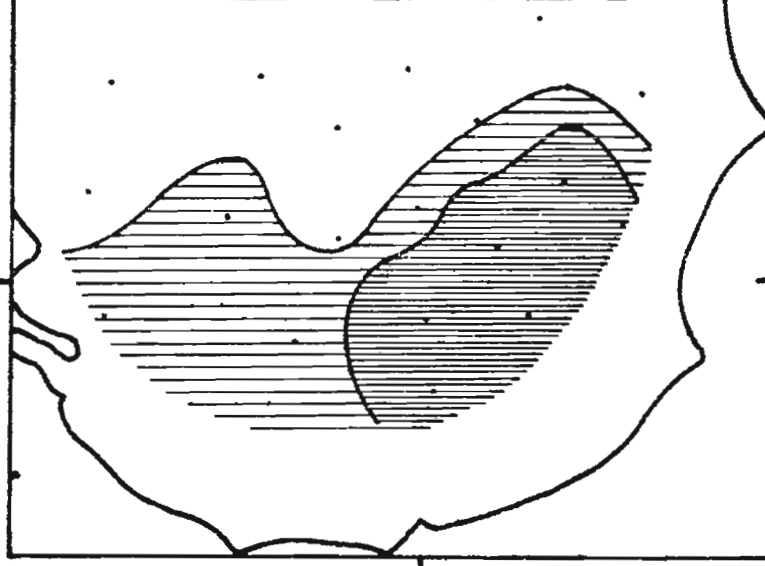
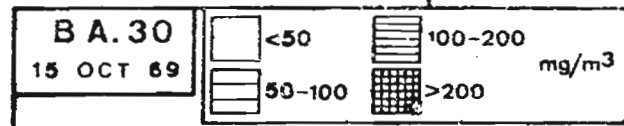
13°
20'



4-4

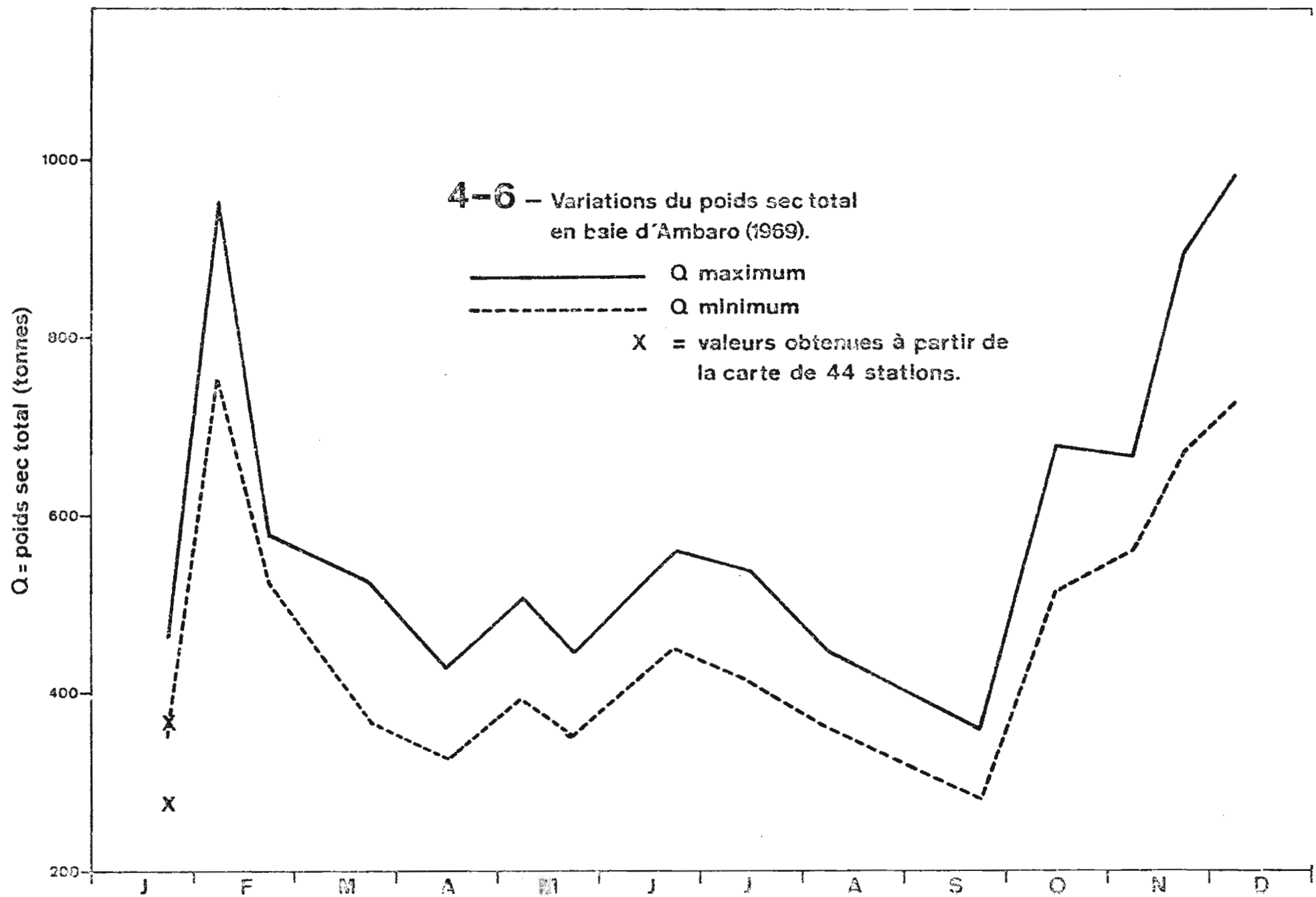


43° 40'

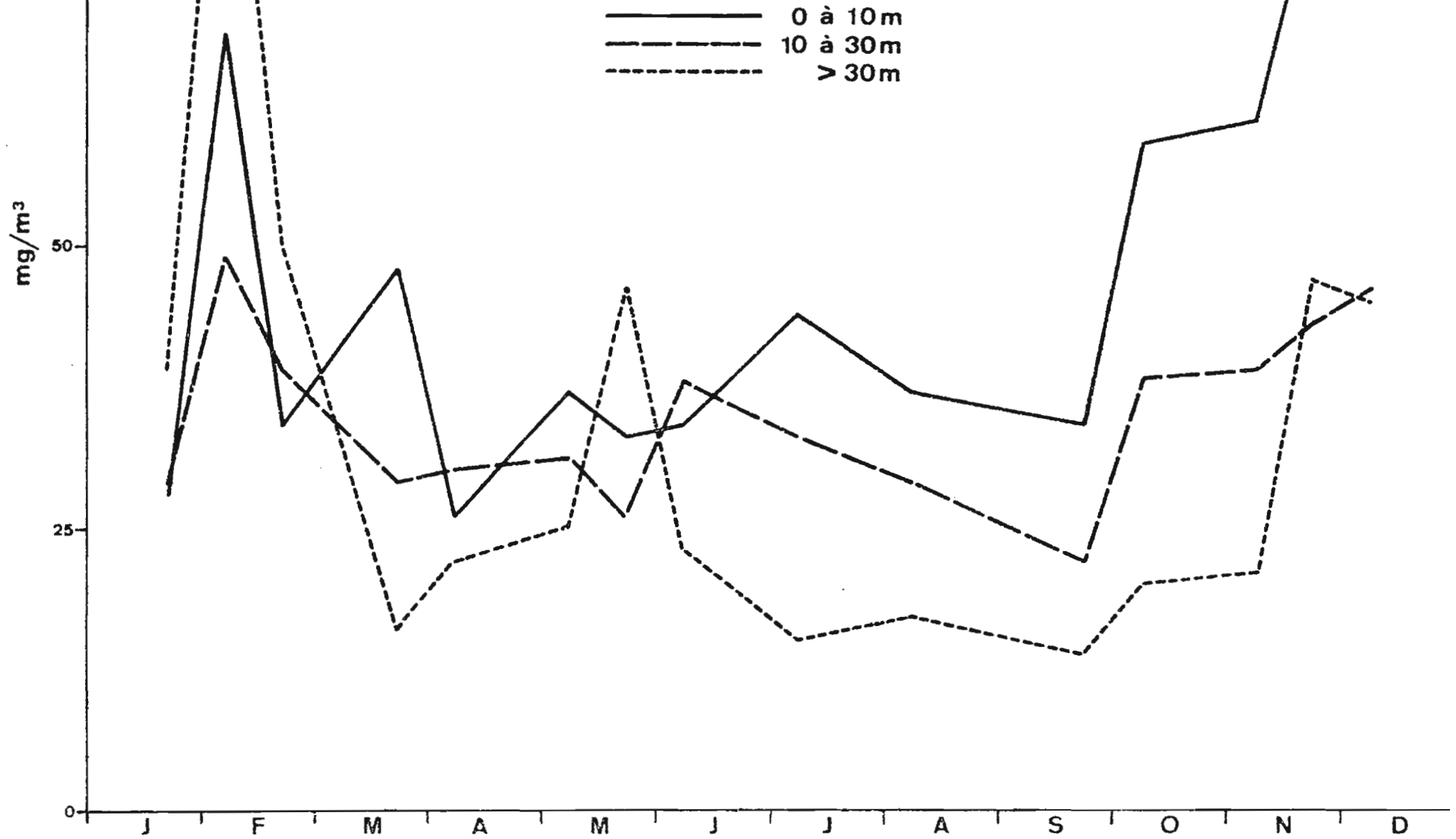


13°
20'

4-5



4-7 – Densité de plancton (mg de poids sec par m³) au cours de 1969 en baie d'Ambaro.



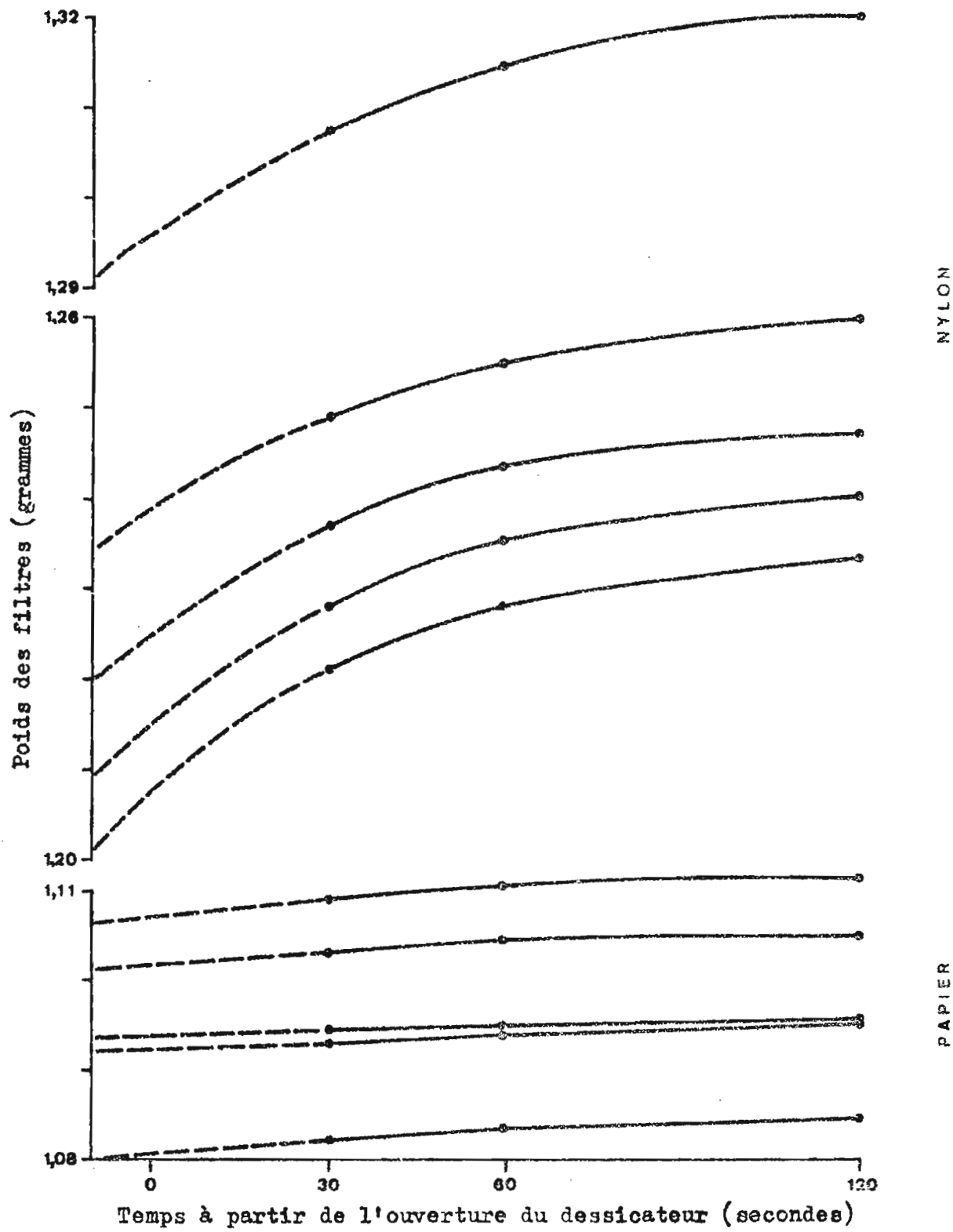


Fig.4-8. - Etude de l'hygroscopie des filtres après séchage 24 h à 80°C.

A N N E X E

Poids secs de zooplancton (mg/m³)

- 1969 -

Date	22	4	27	21	15	13	28	17	15	4	22	15	25	25	12
St.	I	II	II	III	IV	V	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XI	XII
1	37,2	4,3	27,2	22,9	110,1	31,5	15,7	21,5	40,0	18,6	22,9	22,9	21,5	24,3	55,8
2	27,2														
3	35,8	181,6	41,5	17,2	27,2	29,3	48,6	20,0	15,7	15,7	8,6	20,0	17,2	54,3	25,7
4	47,2														
5	8,6	27,2	37,2	24,3	14,3	26,5	15,7	42,9	41,5	20,0	10,0	20,0	27,2	22,9	52,9
6	22,9														
7	17,2	51,5	48,6	15,7	11,4	30,3	17,2	77,2	21,5	24,3	12,9	18,6	21,5	30,0	21,5
8	20,0														
9	695,0	104,4	34,3	30,0	52,9	54,6	45,8	28,6	34,3	47,2	80,1	24,3	45,8	17,2	254,5
10	133,0														
11	78,7	120,1	25,7	62,9	24,3	90,5	32,9	18,6	42,9	55,8	52,9	32,9	80,1	35,8	399,0
12	8,6														
13	95,8	65,8	20,0	57,2	22,9	16,0	28,6	60,1	31,5	22,9	17,2	35,8	20,0	124,4	31,5
14	1,4														
15	24,3														
16	48,6	27,2	34,3	12,9	10,0	17,6	21,5	24,3	22,9	25,7	20,0	34,3	24,3	38,6	41,5
17	21,5														
18	22,9	832,3	60,1	61,5	24,3	3,0	81,5	24,3	35,8	57,2	41,5	101,5	220,2	509,1	133,0
19	2000,0														
20	25,7	27,2	50,1	74,4	28,6	14,9	42,9	4,3	34,3	62,9	31,5	115,8	105,8	316,0	383,2
21	50,1														
22	24,3	61,5	85,8	121,6	18,6	13,7	50,1	34,3	42,9	35,8	22,9	124,4	42,9	97,2	130,1
23	75,8														
24	27,2	84,4	32,9	38,6	14,3	7,9	21,5	354,6	41,5	42,9	38,6	134,4	37,2	52,9	44,3
25	71,5														
26	15,7														
27	130,1	22,9	32,9	27,2	18,6	20,6	50,1	80,1	45,8	65,8	18,6	54,3	32,9	38,6	37,2
28	1,4														
29	17,2	60,1	27,2	51,5	25,7	21,0	57,2	48,6	70,1	64,4	50,1	123,0	60,1	88,7	151,6
30	5,7														
31	10,0	44,3	37,2	81,5	24,3	65,4	123,0	82,9	87,2	68,6	101,5	87,2	161,6	200,2	72,9
32	1,4		32,9												
33	1,4	78,7	25,7	27,2	30,0	73,6	21,5	60,1	64,4	48,6	37,2	47,2	140,1	20,0	34,3
34	11,4														
35	17,2	48,6	25,7	22,9	32,9	32,3	15,7	35,8	35,8	28,6	28,6	52,9	45,8	10,0	25,7
36	20,0														
37	12,9	15,7	18,6	22,9	17,2	21,2	15,7	27,2	31,5	18,6	18,6	32,9	27,2	25,7	42,9
38	1,4														
39	20,0	80,1	150,2	24,3	20,0	25,0	18,6	31,5	42,9	27,2	17,2	25,7	40,0	50,1	121,6
40	1,4														
41	15,7	24,3	30,0	24,3	8,6	47,8	28,6	40,0	31,5	41,5	15,7	38,6	41,5	31,5	52,9
42	48,6														
43	1,4	34,3	27,2	57,2	48,6	96,2	24,3	34,3	32,9	27,2	25,7	51,5	38,6	147,3	25,7
44	20,0	125,8	52,9	31,5	34,3	40,0	34,3	15,7	30,0	25,7	62,9	28,6	44,3	34,3	32,9

5 - ETUDE STATISTIQUE DE LA DISPERSION DU PLANKTON -

par S. FRONTIER

5-1 - Note terminologique.

Dans ce texte, où les considérations statistiques sont nombreuses, nous adopterons pour éviter les ambiguïtés le vocabulaire suivant :

- "répartition" se rapportera aux variations d'abondance réalisant dans l'espace et dans le temps des images qui caractérisent l'influence des facteurs ambiants ou l'évolution biologique générale du peuplement;

- "dispersion" désignera la façon dont les organismes sont disséminés dans leur habitat; les différents types de dispersion seront rapportés à différentes lois régissant l'éloignement ou le rapprochement mutuel des particules vivantes, ou à la dispersion des valeurs caractérisant les facteurs ambiants.

- "distribution" sera utilisé au sens exclusivement statistique du terme, à savoir : soit l'ensemble des couples constitués par une valeur que peut prendre une variable aléatoire, et la probabilité ou la fréquence de cette valeur (distributions discontinues); soit l'ensemble des couples constitués par un intervalle de valeurs possibles de la variable aléatoire, et la probabilité ou la fréquence de cet intervalle (distributions continues); nous n'emploierons pas le terme "microdistribution".

Les répartitions écologiques sont décrites en termes de dispositions dans l'espace et dans le temps ("patterns"), se traduisant souvent par des gradients. La dispersion d'une espèce désigne au contraire sa dissémination indépendamment de tout "pattern" observé. Le nombre d'organismes rencontré dans un échantillon de la masse d'eau étudiée aura un caractère aléatoire, c'est à dire

(*) Le terme anglo-saxon "pattern" (littéralement : patron, modèle) n'a pas d'équivalent exact en français au sens où il est employé dans le langage scientifique. Il évoque l'existence d'une "forme", d'une image non quelconque, d'une disposition discernable dans l'espace, d'une succession dans le temps.

qu'il sera seulement possible d'en prévoir une distribution de fréquences. Une distribution n'existe que dans la mesure où un échantillonnage est effectué; la forme de la distribution dépend à la fois des caractères de la dispersion et de ceux de l'échantillonnage (taille des récoltes, choix des échantillons suivant un plan systématique ou "au hasard").

La statistique usuelle se réfère à des échantillonnages "au hasard" c'est à dire n'introduisant aucune information artificielle au départ (laquelle pourrait se retrouver en fin d'analyse et donner lieu à des interprétations fallacieuses). Elle suppose généralement, de plus, que les échantillons sont de même taille (dans notre cas : que les grandeurs traitées se rapportent à un même volume d'eau filtrée). Pour une même loi de dispersion d'un type d'organismes dans le milieu, il y aura autant de distributions que de valeurs assignées au volume filtré.

Si par exemple nous considérons, dans une phase très étendue par rapport au volume des échantillons, des particules matérielles dispersées "au hasard" (c'est à dire que la probabilité de présence d'une particule en un point ne dépend pas de la présence ou de l'absence d'autres particules dans le voisinage), alors les distributions obtenues suivront une loi de Poisson. Cette loi définit une infinité de distributions de Poisson, chacune déterminée par un paramètre qui est en même temps sa moyenne et sa variance; la grandeur de ce paramètre dépendra à la fois de la densité des particules et du volume de l'échantillon d'eau.

Dès qu'apparaissent des interactions, la probabilité de présence d'une particule en un point est modifiée par la présence ou l'absence d'autres particules dans le voisinage. Les organismes ne sont plus dispersés "au hasard", mais sur-dispersés (s'ils ont tendance à s'attirer mutuellement), ou sous-dispersés (s'ils ont tendance à se repousser). Dans le premier cas on a $\sigma^2 > \mu$, dans le second $\sigma^2 < \mu$, et l'on recherchera une relation entre ces deux paramètres, définissant une famille de distributions susceptible de décrire la dispersion.

5-2 - Justification du modèle probabiliste.

L'importance de la microrépartition (généralement appelée microdistribution) des organismes a été mise en évidence dès les premières tentatives d'application de la statistique à l'écologie "de terrain". Un phénomène très général de sur-dispersion est constaté quels que soient l'ordre de grandeur des tailles d'échantillons et le rapprochement des prélèvements dans le temps et dans l'espace : en d'autres termes, quelle que soit l'échelle d'observation. Des "essaims" de plancton ont été décrits à l'échelle de la dizaine de kilomètres (CUSHING et TUNGATE, 1963) comme à celle du décimètre (CASSIE, 1959; DELLA CROCE, 1959, 1962). Lorsqu'on veut faire coïncider cette sur-dispersion avec des modèles mathématiques, on s'aperçoit que les lois valables aux différentes échelles d'observation ne sont pas les mêmes : dans l'état actuel de l'écologie mathématique, un modèle se rapporte spécifiquement à un ordre de grandeur du volume des échantillons, et à un ordre de grandeur de l'aire prospectée (*).

Quoiqu'il en soit, divers modèles statistiques ont été proposés pour rendre compte des variations d'abondance du plancton obtenues par un échantil-

(*) Partant de cette constatation, COLEBRUCK (1969) conclut qu'aucun modèle mathématique ne pourra jamais embrasser le large éventail de taille des essaims, et conteste alors l'approche statistique des phénomènes. Il n'est cependant pas absurde de penser qu'un modèle pourrait comprendre des "paramètres d'échelle", dont la valeur serait déterminée par le volume des échantillons, leur rapprochement mutuel, et le volume de l'aire échantillonnée; d'autres paramètres, fonctions des premiers, décriraient les distributions obtenues dans des conditions d'observation prescrites. Il faut reconnaître toutefois qu'aucun modèle de ce type n'a jamais été envisagé.

lonnage au hasard ou régulier (*), dans un milieu présentant soit une surdispersion générale, soit un gradient de répartition. Citons les distributions de NEYMAN et THOMAS, binomiale-négative, log-normale.

Cependant, une chose est de déterminer un modèle mathématique approchant la réalité; une autre est d'émettre des hypothèses explicatives pour rendre compte de la dispersion constatée. Deux types de modèles mathématiques peuvent être distingués :

a) Les uns sont empiriques; ils n'ont pour but que de décrire, au moyen d'une expression mathématique concise, une allure de distribution rencontrée dans la nature. La forme analytique du modèle n'a de valeur qu'en tant que fournissant une approximation numérique des phénomènes constatés ou prévus. Dans cette optique la transformation logarithmique, par exemple, ne reflètera aucune hypothèse sur la nature des phénomènes sous-jacents, et sera préférée à un polynôme simplement parcequ'elle est plus facile à manipuler. On ne s'étonnera pas qu'une telle approximation ne soit valable que dans un intervalle limité de valeurs.

(*) Les conditions concrètes dans lesquelles s'effectue l'échantillonnage du plancton permettent de penser que, du point de vue statistique, un échantillonnage régulier, à condition de ne pas suivre un gradient spatial ou temporel déterminé à l'avance, ne s'éloigne pas beaucoup d'un échantillonnage au hasard. En effet, le milieu aquatique est essentiellement mouvant, et des déplacements aléatoires de l'eau ont lieu entre l'instant d'une récolte et l'instant de la suivante. Si l'on pouvait cartographier un quadrillage de stations, en ramenant chaque échantillon d'eau à l'emplacement où il se trouvait, disons, à l'instant de la première récolte, on obtiendrait un réseau irrégulier, chaque point pouvant être considéré comme déplacé au hasard par rapport à sa position initiale. Le problème de l'aléatization de l'échantillonnage, qui inquiète certains statisticiens, est donc en partie résolu naturellement. Rappelons que la méthode des quadrillages réguliers est celle qui, a priori, fournit le plus d'information; l'aléatization n'est utile que pour pouvoir calculer l'erreur d'échantillonnage, et ce, dans des conditions fournissant moins de précision.

b) Une autre méthode de recherche consiste à formuler des hypothèses concernant les phénomènes sous-jacents, et à en déduire par un raisonnement mathématique la forme statistique du phénomène émergent; on compare ensuite aux données expérimentales, en lesquelles on souhaite trouver une confirmation des hypothèses.

Ces dernières étant explicatives, la seconde méthode paraît plus séduisante. Mais elle offre un piège : on peut obtenir une même allure de distribution à partir d'hypothèses différentes. ANSCOMBE (1950) cite par exemple quatre façons différentes d'obtenir une distribution binomiale-négative. Il est donc contestable de prétendre déduire une réalité biologique de la constatation d'une forme de distribution observée au niveau global. Cela n'empêche évidemment pas de rechercher des hypothèses explicatives, qui devront être confirmées par un faisceau de preuves d'un autre ordre.

Quant à l'utilisation de cette méthode à la manière d'une "expérience cruciale", pour décider entre plusieurs hypothèses biologiques aboutissant théoriquement à des distributions différentes, elle se heurte fréquemment à une autre difficulté : celle de distinguer expérimentalement des distributions d'expressions analytiques différentes - à moins de disposer d'un nombre de degrés de liberté hors de proportion avec les possibilités concrètes d'observation. Enfin, on se heurte à la complexité des calculs nécessaires pour déduire un modèle mathématique de distribution à partir d'hypothèses tant soit peu nombreuses.

Toutes ces raisons expliquent la pauvreté de la littérature en modèles mathématiques de distributions dont la forme analytique exprimerait des hypothèses explicatives ainsi que leur agencement en un phénomène global. De nombreux travaux, au contraire, (et dont beaucoup concernent l'écologie) ont pour objet des distributions théoriques, prises comme approximations de distributions constatées expérimentalement. Une difficulté subsistera sans doute encore longtemps : celle, signalée par COLEBROOK, tenant à ce qu'aucun modèle mathématique ne rend compte de la variation des lois de la surdispersion en fonction de l'échelle à laquelle elle est observée. Mais, pour incomplet que soit un modèle limité à une seule échelle d'observation, il permet de décrire un aspect de la réalité.

Deux attitudes se rencontrent chez les écologistes préoccupés par la microrépartition du plancton. Ces deux attitudes relèvent, comme toute, de deux niveaux d'observation des phénomènes.

a) A petite échelle géographique la dispersion, considérée comme une microrépartition, est décrite dans certains de ses aspects spatio-temporels, auxquels on essaie de faire correspondre des variations des facteurs ambiants: on expliquera des concentrations ou des appauvrissements locaux du plancton en fonction de variations de la salinité, de la luminosité etc., comme on le fait à plus grande échelle. CASSIE (1959, 1960) relie la microdispersion aux phénomènes de mélange turbulent des masses d'eau à la sortie d'un estuaire. DELLA CROCE (1962) explique une stratification du plancton sur un mètre d'épaisseur par l'influence de la luminosité et des échanges eau-atmosphère.

b) L'échelle géographique à laquelle sont souvent traités les problèmes écologiques interdit, pour des raisons pratiques, l'établissement d'une microrépartition exhaustive, de laquelle on déduirait les lois de peuplement. Cette microrépartition existe pourtant. L'écologiste se trouve dans la situation, très habituelle dans l'étude scientifique des phénomènes, où l'on pressent l'existence, à une certaine échelle, d'un phénomène global émergent, dû à l'intégration d'un nombre très grand de micro-phénomènes. Alors que la description exhaustive et détaillée du macro-phénomène est possible, elle ne l'est pas pour l'ensemble des micro-phénomènes constituants car l'observateur ne disposera jamais, au niveau microscopique, que d'un échantillonnage fini et partiel. En conséquence il pourra au plus connaître les valeurs possibles des variables et leur assigner des probabilités. Cette situation

contient l'essence même du raisonnement statistique (*).

(*) Situation exprimée dans "Science et Méthode" par POINCARÉ :

"Vous me demandez de vous prédire les phénomènes qui vont se produire. Si par malheur je connaissais les lois de ces phénomènes, je ne pourrais y arriver que par des calculs inextricables et je devrais renoncer à vous répondre, mais comme j'ai la chance de les ignorer, je vais vous répondre tout de suite. Et, ce qu'il y a de plus extraordinaire, ma réponse sera juste,"

Ce n'est pas une boutade. Il est impossible de suivre en détail les mouvements des molécules au sein d'une masse de gaz. Le physicien "passe outre", et ne retient qu'une image statistique du phénomène, lui permettant par exemple de démontrer qu'une différence de pression d'un milliardième (impossible à déceler expérimentalement) entre deux compartiments mis en communication, a une probabilité de l'ordre de $0, (23 \text{ zéros}) 2^{173}$ de se produire - ce qui équivaut à une certitude sur le macro-phénomène de l'égalisation des pressions.

Ce n'est pas non plus un paradoxe. Le passage de l'incertitude microscopique à la certitude macroscopique s'explique de façon très rationnelle. Il suffit de considérer que le nombre d'états discernables que peut prendre un système physique considéré au niveau macroscopique, est considérablement plus petit que le nombre d'états théoriquement discernables au niveau microscopique. Dans un volume de gaz, une pression et une température données peuvent être réalisées par nombre extrêmement grand de combinaisons distinctes des positions et vitesses moléculaires. Si l'on a aucune raison d'attendre la réalisation d'une de ces combinaisons plutôt qu'une autre, on dit qu'elles sont également probables. (A supposer que les combinaisons élémentaires n'aient pas les mêmes probabilités, le problème se complique pratiquement mais non dans son principe, et le raisonnement est le même). Dès lors, un état macroscopique déterminé sera d'autant plus probable qu'il peut être réalisé indifféremment par un nombre plus grand de micro-états également probables distincts. Ainsi dans l'exemple précédent, seule une différence de pression égale à zéro entre les deux compartiments a une probabilité concrète de se réaliser (probabilité pratiquement égale à 1); la moindre différence non nulle est infiniment peu probable. Cette certitude macroscopique est appelée "loi des grands nombres".

La méthode statistique à trait au cas où les nombres considérés ne sont pas si grands. Si notre masse de gaz ne comprend qu'un millier de molécules, l'égalité des pressions restera encore le phénomène le plus probable, mais des différences de pression non nulles auront une probabilité appréciable d'être observées. Si donc on mesure la différence de pression pour savoir si les deux compartiments sont ou ne sont pas en communication, il faudra savoir qu'une petite différence peut signifier la non-communication, mais qu'elle peut être aussi obtenue fortuitement quand la communication a lieu : c'est un problème nouveau, statistique par définition. On pourrait dire que les lois statistiques sont les lois des "nombres moyens".

Le présent travail se rattache au second point de vue. Lorsque nous nous proposons d'étudier la relation entre la répartition du plancton et certains facteurs écologiques, nous nous heurtons à la constatation suivante. La connaissance en un point de tous les facteurs envisagés laisse subsister une indétermination sur l'état du plancton. Cela est dû au nombre et à la complexité des facteurs déterminants, jouant au niveau "microscopique" défini par l'état du plancton à un instant en un point. Nous ne pouvons les appréhender dans leur totalité. Parmi eux figurent des particularités liées au peuplement dans son ensemble, à son histoire récente, à l'interaction de ses parties, dont nous n'avons pas connaissance. Les causalités sont impossibles à connaître, en tout point, dans leur détail. On peut dès lors considérer un caractère quantitatif comme la somme de deux termes : l'un est déterminé par les facteurs écologiques connus; l'autre, appelé "erreur statistique", correspond aux facteurs inconnus, voire inconnaissables. On peut au plus prévoir un ensemble de valeurs possibles, accompagnées éventuellement de leurs probabilités respectives : en d'autres termes, une distribution statistique. Nous aurons adopté un modèle probabiliste.

Le problème est évidemment d'estimer ces probabilités. Nous y parviendrons de façon expérimentale, en cherchant à décrire les distributions qui apparaissent lorsque, maintenant fixes les paramètres connaissables, nous réitérons les observations.

Dès ce stade il importe de se référer à une échelle d'observation. Cela signifie, non seulement fixer la taille des échantillons, mais aussi la précision avec laquelle sont déterminées les conditions de l'échantillonnage en particulier le lieu et l'instant d'une récolte. Comme il est impossible d'effectuer plusieurs échantillonnages rigoureusement au même instant, on devra admettre que pendant la durée nécessaire à l'exécution d'une série d'épreuves les facteurs écologiques connaissables n'ont pratiquement pas changé (ce qui est d'ailleurs, en principe, contrôlable). Il faut souvent admettre aussi une dérive du bateau par rapport à la masse d'eau échantillonnée pendant le temps que dure la série, de sorte que l'espace d'eau n'est pas, lui non plus, rigoureusement déterminé.

Cependant si l'on se reporte au cadre habituel des études d'écologie planctonique (variations de peuplement à des échelles géographiques, cycles annuels, cycles nycthémeraux ...), les variations spatio-temporelle au cours d'une série de récoltes répétées en une même station apparaissent négligeables. Plus généralement, la précision avec laquelle les conditions doivent être fixées dépend de l'échelle à laquelle on travaille. Comme il va s'agir en fin de compte de comparer entre eux des peuplements distants les uns des autres, il faut que la distribution des erreurs soit définie à l'intérieur d'un domaine d'espace et de temps petit par rapport aux distances entre stations. Ce sont la durée habituelle d'une station, et l'ordre de grandeur de la dérive d'un navire pendant cette durée, qui définiront la "durée nulle" et la "distance nulle" au cours d'un programme de prélèvements. La distribution des erreurs sur cette distance et cette durée décrira une variabilité "de base", impossible à éliminer, à laquelle seront comparées statistiquement les variations entre stations. Cette façon de raisonner paraîtra sans doute évidente à tous les biologistes de terrains. Il nous a paru néanmoins nécessaire de la rappeler, afin de situer très précisément notre étude.

5-3 - Analyse statistique d'une série de récoltes : méthode générale.

53-1 - Hypothèses de l'analyse de la variance.

La statistique classique se fonde sur quatre hypothèses, dites "hypothèses de l'analyse de la variance", qui sont (dans l'ordre indiqué par COCHRAN, 1947) :

- a) l'additivité des effets des différents facteurs;
- b) l'indépendance mutuelle des erreurs;
- c) la constance de la variance des erreurs;
- d) la normalité de la distribution des erreurs.

Les conséquences de la non-satisfaction de ces hypothèses ont été étudiées par HEY (1938) et COCHRAN (1947) : elles se traduisent par une distorsion, souvent importante, des distributions des statistiques σ^2 , F, t, à partir desquelles sont construits les tests de signification. Les probabilités données par les tables usuelles sont alors généralement sous-

estimées, c'est à dire que l'on conclurait au caractère significatif d'un écart plus souvent qu'il n'est justifié.

Il existe des tests de détection de la non-normalité (FISHER, 1954); mais, outre qu'ils n'indiquent comme significatives que des asymétries et des kurtosis prononcées, ils ne fournissent pas d'indication sur la forme réelle des distributions qu'il faudra déterminer par d'autres méthodes. Il est utile de rappeler ici à quel point les conclusions d'un calcul statistique dépendent des hypothèses de départ, formulées ou implicites. La possibilité de déceler une déviation significative par rapport à une distribution théorique, à partir d'un échantillon, dépend de la distribution réelle mais aussi du nombre de degrés de liberté disponibles. Les distorsions sur les tests peuvent être importantes, alors même que la déviation par rapport aux conditions standard n'a pu être affirmée, faute d'un nombre suffisant de degrés de liberté. Rappelons qu'en statistique il n'existe - malheureusement - que des tests d'hétérogénéité, et que le caractère non significatif d'une déviation ne permet pas de conclure à l'homogénéité.

KUTKHUN (1958) en donne un exemple concret : étudiant des séries de comptages planctoniques, il compare les distributions trouvées à la loi de Poisson en calculant le coefficient de sur-dispersion de FISHER : s^2/m . On sait que pour un ensemble de n comptages supposés extraits d'une distribution de Poisson, la quantité $(n-1) \cdot s^2/m$ est distribuée comme un χ^2 à $(n-1)$ degrés de liberté (FISHER, 1954). L'auteur utilise 39 degrés de liberté, de sorte que l'intervalle de confiance sur s^2/m , au seuil 5%, est (0,60; 1,50). Pour une valeur du coefficient de surdispersion compris dans cet intervalle, on est en droit de considérer l'échantillon comme extrait au hasard d'une distribution de Poisson. Mais on peut aussi le rapporter à une distribution binomiale-négative décrivant une surdispersion faible. Les intervalles de confiance sur les effectifs de récoltes, calculés à partir des deux hypothèses, diffèrent notablement :

s^2/m	intervalles de confiance sur les effectifs, au seuil 5%	
	en négligeant la sur-dispersion (loi de Poisson)	en tenant compte de la sur-dispersion (loi binomiale-négative)
1,3	37 - 104	8 - 440
0,9	43 - 119	24 - 204
1,4	203 - 349	80 - 850

On conclut à la nécessité de rechercher les distributions réelles. Ce premier stade atteint, comme on connaît très mal la statistique des distributions ne répondant pas aux hypothèses de l'analyse de la variance, la technique usuelle consiste à chercher une transformation non linéaire qui, appliquée aux données initiales, donne une nouvelle variable satisfaisant aux hypothèses.

53-2 - Stabilisation de la variance - Loi de TAYLOR.

Les statisticiens pensent habituellement que la première condition à réaliser est l'homogénéité de la variance.

Un test d'hétérogénéité de la variance est donné par BARTLETT (1937) : si $s_1^2, s_2^2, \dots, s_k^2$ sont k estimations de la variance, obtenues avec n_1, n_2, \dots, n_k degrés de liberté respectivement, s^2 l'estimation globale obtenue avec $n_1 + n_2 + \dots + n_k = n$ degrés de liberté, et si ces estimations sont homogènes, alors la quantité

$$B = \frac{n \cdot \log s^2 - \sum_{i=1}^k n_i \cdot \log s_i^2}{0,475 \left[1 + \frac{1}{3(k-1)} \left(\sum_{i=1}^k \frac{1}{n_i} - \frac{1}{n} \right) \right]}$$

(logarithmes de base 10) est approximativement distribuée comme un χ^2 à (k-1) degrés de liberté. Nous utiliserons ce test; toutefois la remarque faite plus haut s'impose encore : le test permettra de déceler des hétérogénéités, mais n'affirmera jamais une homogénéité.

Il est difficile de déterminer empiriquement une distribution de fréquences réelle : il est pour cela nécessaire de disposer d'un très grand nombre d'observations, dès lors l'homogénéité des conditions d'échantillonnage est difficile à assurer.

Une particularité des distributions d'abondances d'organismes va nous permettre de simplifier le problème. On constate en effet qu'une grande partie de la variabilité de la variance provient d'une corrélation existant entre moyenne et variance : cela est grand intérêt car il existe une méthode mathématique pour, connaissant la forme de cette corrélation, déterminer une transformation au terme de laquelle la variance devient indépendante de la moyenne. On démontre (cf. par exemple KENDALL et STUART, vol. I, 1963, p. 232, et vol. III, 1968, p. 88) que si une famille de distributions d'une variable x est définie par une relation entre la moyenne et la variance de la forme.

$$\sigma^2 = f(\mu)$$

la transformation rendant la variance indépendante de la moyenne est donnée par

$$g(x) = \int^x (f(t))^{-1/2} dt$$

(l'addition d'une valeur constante ne modifiant pas la variance, la borne inférieure est arbitraire). La relation moyenne/variance peut être approchée statistiquement par le moyen de séries courtes et nombreuses d'épreuves, chacune d'elles réalisant les meilleures conditions possibles d'homogénéité.

Très généralement les dénombrements d'organismes dans des échantillons de même taille montrent une relation de la forme :

$$\log \sigma^2 = a + b \cdot \log \mu$$

ou :

$$\sigma^2 = a \cdot \mu^b$$

Cette règle est connue sous le nom de loi de TAYLOR (TAYLOR, 1953, 1961). On en déduit :

$$g(x) = a \int_1^x t^{-b/2} dt$$

Si $b \neq 2$, on trouve :

$$g(x) = \frac{a}{1 - b/2} (x^{1 - b/2})$$

à une constante additive près. Le facteur multiplicatif n'altère pas l'indépendance de la moyenne et de la variance (puisque $\mu(k \cdot x) = k \cdot \mu(x)$ et $\sigma^2(k \cdot x) = k^2 \cdot \sigma^2(x)$) : on peut donc l'ignorer également. On retiendra :

$$g(x) = x^{1 - b/2}$$

Si $b = 2$:

$$g(x) = \int_1^x \frac{dt}{t} = \text{Log } x \quad ;$$

puisque changer de base de logarithmes revient à multiplier celui-ci par un facteur constant, on conclut à la transformation logarithmique, dans une base quelconque.

Les valeurs de b communément rencontrées dans les séries de comptages d'organismes se situent entre 1 et 3. Si $b = 2$ nous venons de voir qu'on applique la transformation logarithmique; si $b = 1$ on trouve la transformation racine carrée (cas de la loi de Poisson : $\sigma^2 = \mu$); ces deux résultats sont classiques. Pour une pente $b = 4/3$ on appliquera la transformation racine cubique, d'effet intermédiaire. Enfin, des valeurs de b supérieures à 2 se rencontrent pour des populations très sur-dispersées, ce qui conduit à adopter des puissances à exposant négatif (exemple : $1/\sqrt{x}$ si $b = 3$).

Est-il possible de donner une interprétation biologique à la loi de TAYLOR ? CASSIE (1963) remarque que les réponses biologiques à des variations du milieu telle que la température sont exponentielles par rapport à ces variations. Les logarithmes des grandeurs biologiques seront donc en relation linéaire avec les grandeurs mesurant les facteurs ambiants. Si ces dernières sont distribuées normalement avec une variance stable à l'intérieur d'un

domaine homogène, il en sera de même des logarithmes des grandeurs biologiques. Ainsi se trouve interprété le cas où $b = 2$. On constate qu'il est généralement réalisé pour les grands effectifs (mis à part les cas de très forte dispersion - "essaims" - où b est supérieur à 2).

Pour les très petits effectifs on trouve généralement une loi de Poisson ($b = 1$). Une telle loi est réalisée lorsque les organismes sont dispersés au hasard dans la phase acqueuse et si le volume des échantillons est petit par rapport au volume total de la phase (ce qui est toujours vrai dans l'échantillonnage du plancton). Mais l'inverse n'est pas vrai : constater une loi de Poisson revient à ne pas obtenir d'information sur les lois de dispersion, et n'implique pas que les organismes sont dispersés sans loi. Particulièrement, le fait que dans l'échantillonnage du plancton la loi de Poisson ne soit rencontrée que pour les faibles effectifs peut signifier simplement que la loi de dispersion est plus difficilement décelable chez les organismes rares. Une fois de plus, la statistique permettra de prouver une hétérogénéité, mais jamais une homogénéité.

Le cas où b est compris entre 1 et 2 décrit une situation intermédiaire entre la loi de Poisson et la loi log-normale. On pourrait considérer que l'on a à faire à un équilibre dynamique entre les phénomènes biologiques induisant la distribution log-normale, d'une part, et les phénomènes d'homogénéisation dûs aux mouvements turbulents de l'eau, tendant à donner aux organismes une dispersion au hasard, d'autre part. Mais on peut dire aussi que les organismes rares sont dispersés suivant la même loi que les organismes abondants, et que lorsque les échantillons n'en contiennent qu'un petit nombre l'incertitude qui en résulte masque la loi, de sorte qu'on obtient soit une distribution de Poisson, soit une distribution intermédiaire, toutes deux traduisant la perte d'information. L'influence du volume de l'échantillon apparaît avec évidence : s'il est tel qu'un taxon n'y est représenté que par de petits effectifs, on observera rarement autre chose qu'une loi de Poisson. La surdispersion n'apparaîtra que si l'on augmente le volume des récoltes, ou si l'on augmente l'hétérogénéité des conditions d'échantillonnage en espaçant les récoltes.

Quoiqu'il en soit, il s'agit pour nous de pouvoir appliquer les techniques statistiques usuelles, telles que l'analyse de la variance et ses dérivés : on doit donc stabiliser la variance des nombres traités et normaliser leurs distributions. Si l'ordre de grandeur des effectifs dénombrés ne varie pas trop, on constatera un alignement approximatif des points du graphique $(\log m, \log s^2)$ suivant une droite de pente b , dont on déduira la transformation à effectuer. Par contre si l'on traite un grand intervalle de variation de la moyenne, nous obtiendrons une disposition des points donnant une pente égale à 1 pour les petites valeurs, à 2 pour les grandes, et intermédiaire pour les valeurs moyennes. On peut découper l'intervalle de variation de la moyenne en segments à l'intérieur desquels l'alignement des points suit sensiblement une même pente, et appliquer des transformations différentes aux différents segments. Cependant, il serait commode de disposer d'une transformation unique dont l'effet se superposerait, pour chaque ordre de grandeur de la moyenne, à la transformation précédente.

Cette condition est réalisée par une transformation de la forme $(\log x)^p$ (plus précisément $(\log(x+1))^p$, afin de pouvoir utiliser les effectifs nuls), le paramètre p étant à déterminer empiriquement.

53-3 - Etude des transformations $(\log(x+1))^p$. Loi de TAYLOR généralisée.

Dans des travaux précédents (FRONTIER, 1966, 1969), nous avons été amené à introduire la transformation $(\log x)^2$. L'origine de ce choix est purement empirique. On constate qu'appliquée à un large intervalle d'abondance, la transformation logarithme, souvent utilisée en écologie, n'aboutit pas à une stabilisation correcte de la variance, mais surcorrige le phénomène : les grands effectifs ont une variance plus faible que les petits. La transformation racine carrée est insuffisante. La transformation \log^2 se montre intermédiaire dans ses effets.

Il a paru intéressant d'étudier plus généralement l'effet des transformations $(\log(x+1))^p$, p variant. Dans tout ce qui suit, pour faire l'économie d'une parenthèse, la fonction sera notée $\log^p(x+1)$.

Cherchons d'abord quelle doit être la relation entre la moyenne et la variance des x pour que la transformation $\log^p(1+x)$ ait l'effet escompté.

Reprenant les équations du paragraphe précédent, nous voyons que si

$$g(x) = \int \frac{dt}{\sqrt{f(t)}} \quad , \quad (1)$$

alors $f(x) = \frac{1}{(g'(x))^2}$; (2)

La relation moyenne-variance doit donc être de la forme

$$\sigma^2 = \frac{1}{(g'(\mu))^2} \quad (3)$$

Soit donc la fonction : $g(x) = \log^p(x+1)$ (4)

dont nous supposons qu'elle stabilise la variance. La dérivée est :

$$g'(x) = \frac{p \cdot \log^{p-1}(x+1)}{x+1} \quad (5)$$

si l'on est en logarithmes népériens. Si l'on a choisi une autre base :

$$g'(x) = K \cdot \frac{p \cdot \log^{p-1}(x+1)}{x+1} \quad (6)$$

(K = 0,4343 pour les logarithmes de base 10). La relation cherchée sera donc :

$$\sigma^2 = \frac{1}{K^2} \left[\frac{\mu+1}{p \cdot \log^{p-1}(\mu+1)} \right]^2 \quad (7)$$

ou sous forme logarithmique :

$$\log \sigma^2 = 2 (\log(\mu+1) - (p-1) \cdot \log \log(\mu+1)) - 2(\log K + \log p) \quad (8)$$

Le second terme du deuxième membre est constant, et traduit une translation verticale qui n'affecte pas la pente de la courbe pour une valeur donnée de μ . On peut donc l'ignorer, et l'on retiendra :

$$\log \sigma^2 = 2 \log(\mu+1) - (p-1) \cdot \log \log(\mu+1) \quad (9)$$

Cette fonction est représentée figure 1, pour des valeurs de p égales à 1, 3/2, 2, 5/2, 3. La pente de la courbe en un point est donnée par :

$$\begin{aligned} b(\mu) &= \frac{d(\log \sigma^2)}{d(\log \mu)} = \frac{d(\log \sigma^2)}{d(\log(\mu+1))} \cdot \frac{d(\log(\mu+1))}{d(\log \mu)} \\ &= \frac{\mu+1}{\sigma^2} \cdot \frac{d(\sigma^2)}{d\mu} \cdot \frac{\mu}{\mu+1} \\ &= 2 \left[1 - \frac{K \cdot (p-1)}{\log(\mu+1)} \right] \cdot \frac{\mu}{\mu+1} \end{aligned} \quad (10)$$

avec $K = 0,4343$ en logarithmes décimaux. Les variations de la pente en fonction de μ sont représentées figure 2 pour les valeurs de $p = 1, 3/2, 2, 5/2, 3$. Pour une valeur μ_0 variant de 1 pour $p = 1$, à 57 pour $p = 3$, la pente est égale à 1. Au voisinage de ces faibles valeurs, l'effet de la transformation $\log^p(x+1)$ se superpose donc à celui de la transformation racine carrée appliquée dans le cas de la loi de Poisson. μ croissant, la pente augmente et tend asymptotiquement vers 2, d'autant plus lentement que p est grand : on tend plus ou moins vite vers une situation où l'effet de la transformation se superpose à celui de la transformation logarithmique. Ainsi, le modèle répond à la condition cherchée, et il suffira de choisir la valeur de p de telle sorte que la loi de variation moyenne-variance s'ajuste le mieux possible avec les données.

Pour les valeurs de μ inférieures à μ_0 la pente est inférieure à 1; en fait, la fonction passe par un minimum, puis tend vers $+\infty$ quand μ tend vers zéro. Le modèle ne convient pas à gauche de μ_0 ; on le remplacera par le prolongement de la tangente en μ_0 , de pente 1, considérant que la loi de Poisson caractérise les petits effectifs.

Les courbes de la figure 1 ont été définies à une translation verticale près (cf. équations 8 et 9). Il est naturel de choisir chaque courbe de telle sorte que sa tangente de pente 1 ($\mu = \mu_0$) coïncide avec la droite caractérisant la loi de Poisson. On obtient ainsi une famille de courbes, toutes tangentes à la première diagonale, confondues avec elle à gauche du point de contact, et s'en écartant plus ou moins vite à droite. On déterminera p en faisant coïncider l'alignement des points expérimentaux de coordonnées $(\log m, \log s^2)$ avec une des courbes de la famille.

On peut également penser à effectuer sur les données initiales une transformation $\log(x+1)$, puis observer la pente du nuage des points $(\log m, \log s^2)$ obtenus avec les nouvelles données. En application de la théorie exposée au § 53-2, si cette pente est b', la stabilisation de la variance s'obtiendra par la transformation $\log^p(x+1)$, où $p = 1-b'/2$. Mais cette méthode est incertaine, comme nous le verrons sur des **exemples concrets** : en effet, les variances des quantités $\log(x+1)$ sont souvent très dispersées, alors que les moyennes sont stabilisées, de sorte qu'il est difficile d'assigner une pente au nuage de points obtenu.

5-4 - Etude d'une série de 32 récoltes successives en un même point (16/10/1968, station 10).

54-1 - Présentation de l'expérience. 32 traits successifs de deux minutes ont été effectués à l'aide d'un filet "Lucifer" (filet horizontal fermant : cf. chapitre 2 du présent document), sur un trajet de 120 m repéré de façon précise. L'opération complète a duré 5 heures (08h30 à 13h30), pendant lesquelles le peuplement est resté faunistiquement homogène.

Les comptages, effectués sur un quart aliquote de chaque récolte, ont porté sur les 16 catégories zoologiques suivantes :

Sagitta enflata

Acartia amboinensis

Lucifer : protozoés

" : mysis

" : postlarves

" : adultes

Pseudeuphausia latifrons

Evadne tergestina

Penilia avirostris

larves de Décapodes Brachyoures

Atlanta gaudichaudi

Cressis acicula : véligères

" : jeunes et adultes

Creseis chierchiae : véligères

" : jeunes et adultes

Dolioules

Puisqu'il s'agit d'observer des variations de la variance en fonction de la moyenne, il est légitime de se demander si les différentes façons de faire varier la moyenne sont équivalentes. En d'autres termes, trouvera-t-on la même relation si l'on fait co-varier moyenne et variance en faisant varier l'espèce, pour une même série de récoltes, ou le groupe de récoltes (correspondant à des conditions écologiques variées) pour une même espèce?

La première méthode est la plus économique car une seule série de récoltes permet d'obtenir une corrélation. Dans le second cas on est obligé d'effectuer plusieurs séries de prélèvements dans des conditions suffisamment différentes les unes des autres pour que les variations d'ordre de grandeur d'abondance soient appréciables. Dans un premier temps nous associerons les deux méthodes. Au cours de l'exécution de la série de récoltes, les masses d'eau se sont en effet succédées sous le navire, en raison d'un courant décelable; d'autre part la température de l'air et l'éclairement ont varié. La série entière ne répond

donc pas à une homogénéité rigoureuse des conditions écologiques. Nous l'avons subdivisée en 8 groupes de 4 récoltes successives, chaque groupe s'étendant sur une quarantaine de minutes et fournissant 16 points (moyenne, variance) relatifs aux 16 taxons dénombrés. On obtient au total 118 points, car dans 10 cas l'effectif était nul pour les 4 récoltes et il n'a pas été tenu compte de la donnée.

54-2 - Corrélation globale moyenne - variance.

Les 118 points sont portés sur le même graphique, figure 4. On constate partout une forte dispersion des variances, ce qui n'a rien de surprenant puisque chacune d'elle est calculée avec 3 degrés de liberté. Cette dispersion est compensée par le grand nombre de données, dont chacune correspond à des conditions ambiantes homogènes. On remarque que les écarts inférieurs sont plus importants en valeur absolue que les écarts supérieurs. Cela tient à la nature des variables aléatoires utilisées : les deux coordonnées d'un point, moyenne et variance, ne sont pas indépendantes puisque calculées à partir du même ensemble de données. On ne saurait leur appliquer les règles usuelles de l'étude des corrélations.

La corrélation entre variables non indépendantes n'a pas à ma connaissance fait l'objet d'études approfondies. On sait que dans le cas de la loi de Poisson la quantité $(n-1) \cdot \frac{s^2}{m}$, où n est le nombre de données, est distribuées comme un χ^2 à (n-1) degrés de liberté. On en déduit les limites supérieure et inférieure plausibles, au seuil de signification choisi. Nous en avons vu une application au § 53-1 à propos de l'exemple donné par KUTKHUN. Dans l'exemple étudié ici on a n = 4, et l'intervalle de confiance au seuil 5% est donné par :

$$3 \cdot \frac{s^2}{m} = \chi^2_3 \in (0,352 ; 7,815)$$

d'où : $\log s^2 \in (\log m - 0,93 ; \log m + 0,42)$

Les limites sont donc représentées sur le graphique de la fig. 6 par deux droites parallèles à celle caractérisant la loi de Poisson. On constate que l'intervalle est très dissymétrique (il le serait moins pour des valeurs plus grandes de n). Plus généralement, la loi observée pouvant se ramener localement à une expression de la forme $s^2 = a \cdot m^b$, c'est alors la quantité

$$(n-1) \cdot \frac{s^2}{a \cdot m^b}$$

qui est distribuée comme un χ^2_{n-1} ; on aura le même intervalle dissymétrique, ainsi que l'atteste l'importance des écarts inférieurs par rapport aux écarts supérieurs tout le long du nuage de points expérimentaux.

Les points se groupent au voisinage de la droite caractérisant la loi de Poisson (*) pour les valeurs de m petites, puis s'en éloignent rapidement. La comparaison du nuage avec la famille de courbes de la fig. 3 (comparaison réalisable surtout au niveau de la moitié droite du nuage, car pour les petites valeurs de m les points sont fortement dispersés, alors que les courbes sont rapprochées) conduit à adopter une transformation $\log^{3/2}(x+1)$ pour l'ensemble des données. On vérifie aisément ce choix : les figures 5a, b et c représentent les graphiques $(\log m, \log s^2)$ obtenus après transformations $\log(x+1)$, $\log^{3/2}(x+1)$ et $\log^2(x+1)$ respectivement.

On constate dès l'abord une extrême dispersion des variances, rendant malaisée l'estimation de la pente générale du nuage. Il est pour cela nécessaire de visualiser l'axe de chaque nuage de la façon suivante : on définit une zone axiale sur le graphique relatif aux données originales (fig. 4) en traçant deux courbes parallèles à la courbe axiale, de part et d'autre de celle-ci. On reporte ensuite par identification des points la zone ainsi délimitée sur les graphiques correspondant aux transformations. On constate, comme il fallait s'y attendre, que la transformation \log aboutit à une corrélation négative entre moyenne et variance, la transformation \log^2 à une corrélation légèrement positive, et que toute corrélation semble disparaître avec la transformation $\log^{1,5}$.

(*) La loi de Poisson ne correspond pas sur notre graphique à la première diagonale, mais à la droite $Y = X + 0,60$. En effet les comptages ayant été effectués sur des quarts de récoltes et ramenés aux récoltes totales, les moyennes sont multipliées par 4 et les variances par 16, d'où $m = 4 s^2$ et $\log m = \log s^2 + 0,60$.

La variance a donc été rendue indépendante de la moyenne. Peut-elle pour cela être considérée comme homogène? Si nous appliquons le test de BARTLETT (p. 65) avec $k = 118$ estimations de la variance, $n_i = 3$ quel que soit i , $n = 354$, la variance globale s^2 étant trouvée égale à $0,349327$ et $\sum \log s_i^2$ à $-86,336$, on trouve $B = 252,15$. Si les variances sont homogènes B doit être distribué comme un χ^2 . On sait que pour un nombre de degrés de liberté supérieur à 50 on peut admettre que $\sqrt{2\chi^2}$ est distribué normalement avec comme moyenne $\sqrt{2n - 1}$ et comme variance 1. La limite de confiance supérieure (puisqu'on ne considère comme significatives d'une hétérogénéité que les valeurs trop grandes) à 5% est donc égale à $\sqrt{233} + 1,645 \sigma$, soit $16,909$. Or, $\sqrt{2B} = 22,457$: les variances sont hétérogènes.

Si l'on refait le calcul après élimination des 31 points extérieurs à la zone axiale définie ci-dessus, on trouve $\sqrt{2B} = 13,606$, la limite supérieure acceptable étant alors $14,712$. L'hétérogénéité constatée précédemment semble donc être due aux 31 points "extérieurs". Toutefois ces points ont valeur expérimentale, et il serait injustifié de les négliger. On retiendra qu'une hétérogénéité subsiste dans l'estimation de la variance après que celle-ci ait été rendue indépendante de la moyenne.

Il nous reste à constater la normalisation de la distribution des écarts après transformation. Un test "probit" est effectué pour l'ensemble des écarts à la moyenne dans chacun des 118 groupes de 4 données; il est reproduit fig.7. On constate un alignement quasi-rectiligne des points entre les probabilités 5,5 et 98%. A l'extérieur de cet intervalle on observe un certain nombre d'écarts plus grands, en valeur absolue, que ceux prévus par la loi normale. La variance globale de la distribution peut se calculer graphiquement à partir de la partie centrale rectiligne prise comme modèle : la moyenne étant zéro, l'intervalle $(-1,96 s' ; 1,96 s')$ doit correspondre à l'intervalle de probabilités $(2,5\% ; 97,5\%)$. On trouve $s' = 0,4898$, d'où $s'^2 = 0,2399$.

Cette valeur serait celle de la distribution des écarts si les 472 valeurs utilisées étaient indépendantes (à une relation près : celle définis-

sant la moyenne). Mais il y a 118 relations, donc 354 degrés de liberté seulement au lieu de 471. La variance calculée précédemment est une sous-estimation de la variance globale, et doit être multipliée par $\frac{471}{354}$ (*). On trouve $s^2 = 0,3191$. Le calcul direct donnait 0,3493. La différence est due à l'influence des écarts extrêmes, plus importants en valeur absolue que d'après la loi normale, et que nous éliminons dans l'estimation graphique en prenant comme modèle la partie centrale de l'alignement.

54-3 - Corrélation moyenne-variance dans des conditions plus spécifiques.

Qu'observe-t-on en faisant varier les conditions de récolte pour un même taxon, ou les taxons pour un même groupe de récoltes réalisées dans des conditions homogènes?

Pour chaque taxon nous avons un ensemble de 8 points (moyenne, variance), qui généralement se groupent dans une zone du nuage total correspondant à un intervalle assez restreint de moyennes. On devrait s'attendre à ce que l'alignement approximatif d'un ensemble de 8 points se conforme à la pente moyenne de la courbe générale, pour l'intervalle de moyenne observé. En fait la dispersion des variances et la petitesse de l'intervalle des moyennes sont tels qu'il est difficile d'apprécier la régression. Après une transformation $\log^p(x+1)$ sur les données cela devient tout à fait impossible, car les points correspondants à un même taxon constituent une tranche verticale étroite du nuage général (ex. points correspondant à Acartia amboinensis indiqués sur les figures 4 et 5). Les deux espèces de Creseis font exception. Les points fournis par Creseis chierchiae (véligères et formes post-larvaires dénombrées séparément) sont indiqués à titre d'exemple sur les graphiques des figures 4 et 5; on peut se rendre compte qu'il constituent un nuage allongé dans la direction du nuage général, et que l'effet des diverses transformations pour cette espèce s'identifie avec l'effet sur l'ensemble des données.

(*) e étant un écart à la moyenne locale (moyenne de 4 mesures) la variance globale de ces écarts est $\frac{1}{100} \sum_{(100)} \left(\frac{1}{3} \sum_{(4)} e^2 \right) = \frac{1}{300} \sum_{(400)} e^2$, alors que si l'on considérerait les écarts comme indépendants leur variance serait $\frac{1}{399} \sum_{(400)} e^2$.

Si, à l'inverse, on considère l'ensemble des points correspondants aux divers taxons pour un groupe de quatre récoltes, on obtient une corrélation très significative portant sur un vaste intervalle de moyenne, mais la concavité de la ligne de régression n'est plus évidente (faute d'un nombre suffisant de données). On peut ajuster à chacun de ces groupes de 16 points une droite dont la pente, variable aléatoire, prend des valeurs comprises 1,27 et 1,83.

En résumé, le nuage général de points de la figure 4 apparaît composé aléatoirement par des sous-ensembles correspondant soit à un même taxon, soit à un même groupe de récoltes. On pourrait penser que la corrélation moyenne-variance à l'intérieur d'un sous-ensemble peut se caractériser par une pente et donc donner une approximation de la transformation à effectuer. Or cette approximation apparaît très hasardeuse : dans le premier cas la dispersion des variances est trop grande, et l'intervalle des moyennes trop petit, pour que la pente puisse être discernée, sauf exceptions; dans le second cas, le segment de droite construit intéresse un grand intervalle de moyenne, mais présente une pente fortement variable d'un cas à l'autre : la transformation adoptée dans notre cas serait comprise entre la racine cubique et la racine douzième (cette dernière n'étant pas éloignée de la transformation logarithmique), chaque détermination étant fortuite. En conclusion il serait téméraire de vouloir déterminer une relation moyenne-variance, et une transformation stabilisant la variance, à partir d'un trop petit nombre de données.

54-4 - Corrélations moyenne-variance dans des conditions moins homogènes d'échantillonnage.

Si l'on partage la série de 32 récoltes en 4 groupes de 8 récoltes successives (fig. 7), on constate que :

a) Les variances sont bien moins dispersées, chacune d'elle étant déterminée avec 7 degrés de liberté; la loi générale apparaît donc plus clairement.

b) Les variances sont, dans l'ensemble, plus élevées que dans le cas précédent. Comme les petits effectifs suivent toujours la loi de Poisson, il s'ensuit que la partie droite du nuage se trouve déplacée vers le haut. La relation moyenne-variance se trouve donc plus proche de la fonction correspondant à la transformation logarithmique; le nouveau nuage de points semble pouvoir être axé par une courbe correspondant à la transformation $\log^{1,2}$ ou $\log^{1,3}$. Le calcul n'a pas été poursuivi puisque nous voyons, dans cette modification, l'effet de l'hétérogénéité; or notre objectif est de rechercher les propriétés statistiques dans les conditions d'homogénéité maximale.

c) Au niveau d'un taxon, la dispersion de la variance étant plus faible que précédemment pour un même intervalle de moyenne, la relation moyenne-variance apparaît en général nettement. Si l'on joint les points correspondants à un même taxon, on observe que la corrélation s'identifie localement avec la loi d'ensemble. En d'autres termes, il semble indifférent, pour établir la relation moyenne-variance, de faire varier les espèces ou les conditions de récolte. Seul paraît déterminant l'ordre de grandeur de l'effectif dénombré.

5-5 - Opération "Carré magique" (7/7/1970).

55-1 - Présentation de l'expérience. Série de 64 récoltes réparties de la façon suivante : 16 stations disposées en 4 carrés de 1 mille de côté, eux-mêmes situés aux sommets d'un carré de 7 milles de côté (carte fig. 8); en chaque station sont effectués 4 récoltes successives par traits obliques fond-surface du Clarke-Bumpus, suivant la méthodologie exposée au chapitre 2 de ce document. L'opération complète a duré 10 heures 35 minutes (07h15 à 17h50). Le carré de 8 milles chevauche les zones néritiques interne (baie d'Ambaro) et externe ; la plupart des taxons examinés montrent un gradient côte-large très net d'abondance.

Les comptages ont été réalisés sur 3/20 aliquotes de chaque récoltes, et ont porté sur les 11 catégories zoologiques suivantes :

Copépodes

Lucifer : protozoés

" : mysis

" : jeunes et adultes

Evadne tergestina

Penilia avirostris

Sagitta enflata

" : autres espèces

Creseis acicula

" chierchiae

oeufs d'anchois

Quelques taxons supplémentaires peu fréquents ont été éliminés du traitement des données. Les effectifs ont été ramenés à 10 m³ d'eau filtrée.

Par rapport à l'expérience précédente, les conditions spatio-temporelles sont donc diversifiées; au contraire l'homogénéité en un point est un peu meilleure (une série de 4 récoltes consécutives dure 10 à 20 minutes). D'autre part, le volume filtré est mieux contrôlé (cf. chapitre méthodologique).

55-2 - Corrélation moyenne-variance en une station. Les points (moyenne, variance) calculés en chaque station, à partir des 4 récoltes, pour chaque catégorie zoologique, sont portés sur la figure 9. L'allure du nuage de points rappelle celle de l'expérience précédente. Toutefois, en raison peut-être de la meilleure homogénéité des conditions en un point et du meilleur contrôle du volume filtré, les variances sont dans leur ensemble plus faibles. Si l'on admet que la loi de Poisson se réaliserait encore pour les petits effectifs (rares dans cet exemple), alors le nuage de point doit être l'axe' sur une courbe plus basse que celle correspondant à la transformation $\log^{1,5}(x+1)$: en l'occurrence, la loi \log^2 se trouve assez bien réalisée. En appliquant la méthode du § 5-4 on constate que cette transformation stabilise la variance (fig. 10). Le test de BARTLETT aboutit à $\sqrt{2B} = 24,903$ alors que la valeur maximale admissible est 21,10 : la variance reste donc hétérogène après avoir été rendue indépendante de la moyenne. Comme précédemment, on peut se rendre compte que les points

extérieurs à une "zone axiale" empiriquement déterminée, rendant compte de cette hétérogénéité.

La normalité de la distribution des écarts est approximativement réalisée (fig. 11), toutefois on observe une légère kurtosis : les écarts de la partie centrale de la distribution sont plus petits en valeur absolue, à probabilité identique, que ne le prévoit la loi normale. Prenant comme modèle la droite correspondant au meilleur alignement général (et qui coïncide presque exactement avec la distribution expérimentale pour les probabilités 2,5% et 97,5%), on trouve $s'^2 = 0,5249$ (valeur sous-estimant la variance globale des écarts à la moyenne locale), et comme valeur corrigée $s^2 = 0,7026$. Le calcul direct donne $s^2 = 0,6642$. La différence va dans le sens de la kurtosis.

La restriction du nuage de points aux données relatives à une station (11 points-taxons) ou à un taxon (16 points-stations) appellent les mêmes remarques que dans l'exemple précédent. Cependant, chaque taxon étant représenté par deux fois plus de points, l'alignement général de ces derniers est plus facilement observé. On constate alors une coïncidence statistique avec l'allongement du nuage général dans l'intervalle de moyennes concerné (ex. fig. 9 et 10 : indication des points correspondant aux protozoés de Lucifer).

55-3 - Corrélation moyenne-variance sur un carré de 1 mille et sur le carré de 7 milles.

On obtient un point (moyenne, variance) pour un carré d'un mille de côté en choisissant une des quatre récoltes en chacune des quatre stations. Pratiquement, nous avons groupé dans chaque carré les 4 récoltes n°1 de chaque station, puis les 4 récoltes n°2, etc., obtenant ainsi quatre estimations de chaque moyenne et de chaque variance. On obtient un nouveau nuage de 176 points, différent du premier.

On procède de même pour obtenir moyennes et variances sur le carré de 7 milles de côté (on choisit une récolte dans chacun des quatre carrés d'un mille pour obtenir une estimation d'un point (m, s^2)) : on obtiendrait un troisième nuage de 176 points. Nous nous sommes limités, pour chaque station, à une seule des quatre récoltes, obtenant ainsi pour chaque taxon quatre estimations de la moyenne et de la variance soit au total 44 points.

Chacun des nuages de points successivement observés se caractérise par des variances plus grandes, à moyenne égale, que le nuage précédent. Les données calculées sur le carré de 7 milles sont portées sur la figure 12 : les points se situent entre les courbes caractéristiques des transformations $\log^{1,5}(x+1)$. Les données calculées sur les carrés d'un mille réalisent une situation intermédiaire.

Nous pouvons conclure que lorsqu'on augmente l'hétérogénéité des conditions d'échantillonnage, la surdispersion augmente et les distributions obtenues voient leur variance stabilisée par une transformation se rapprochant progressivement de la transformation logarithmique.

5-6 - Etude d'une série de 10 récoltes en un même point (2/1/1969, station AMB 29).

Dans les deux expériences précédentes, une loi globale apparaissait lorsqu'on considérait simultanément un assez grand nombre de points, chacun d'entre eux étant obtenu dans des conditions homogènes et leur ensemble correspondant à des conditions variées. L'étude d'une série unique de 10 récoltes illustre une situation différente.

Dix traits obliques fond-surface sont réalisés successivement en un même point à l'aide du Clarke-Bumpus; l'opération complète dure 1 heure 30 minutes. 18 catégories zoologiques sont dénombrées intégralement dans chaque récolte :

Lucifer hanseni : protozoés 1 et 2
" : protozoé 3
" : mysis 1
" : mysis 2
" : jeunes
" : adultes mâles
" : adultes femelles

Lucifer : autres espèces

Evadne tergestina

Penilia avirostris

Hyperia spp.

larves de Décapodes Brachyoures

Sagitta enflata

Sagitta : autres espèces

Creseis acicula

Calycophores

Cténaires

Dolioules

Le volume d'eau filtrée variait entre 5,3 et 6 m³; les effectifs sont traités sans avoir été ramenés à un volume fixe.

Le graphique (moyennes, variances) pour les effectifs non transformés est reproduit fig. 13. Il est difficile de l'axer sur une des courbes de la fig. 3. Pour hasardeuses que soient des conclusions basées sur un petit nombre de points, il est possible de faire les remarques suivantes : trois points se trouvent au voisinage de la première diagonale (loi de Poisson); 13 points sont assez régulièrement répartis le long d'une droite de pente 1,4; deux points sont situés plus haut.

La transformation $\log^2(x+1)$ donne une stabilisation très satisfaisante pour le groupe central de 13 points. Cependant, si l'on considère l'ensemble des points, le graphique accuse une corrélation positive entre moyenne et variance (fig. 14 a).

A l'inverse, la transformation $\log(x+1)$ aboutit à une indépendance des deux paramètres si l'on considère les 5 points extrêmes, et le point moyen du groupe central : mais alors ce dernier groupe montre pour lui-même une corrélation fortement négative (fig. 14 a).

Il semble que le peuplement planctonique comprenne une superposition de populations présentant des caractéristiques de dispersion différentes. Il est impossible de déterminer la transformation susceptible de stabiliser la variance si l'on ne spécifie pas à quel ensemble de données elle doit être appliquée. Si l'on se limite à un ensemble de populations présentant des caractères de dispersion homogène, la transformation \log^2 convient. Au contraire, la transformation \log s'impose si l'on considère l'ensemble des taxons, c'est à

dire si l'on se place dans des conditions d'hétérogénéité quant à la structure des populations; mais alors la stabilisation sera moins bien réalisée pour le groupe homogène.

Il est impossible, à ce stade, de savoir si les particularités rencontrées ici sont fortuite, ou si elles correspondent à une réalité biologique qui se trouve masquée quand on réunit de nombreuses données obtenues dans des conditions variées (comme dans les exemples 5-4 et 5-5). Il serait prématuré de conclure, mais l'exemple permet peut-être de comprendre les divergences existant dans la littérature.

Nous rejoignons à ce sujet les conclusions d'un récent travail d'IBÁÑEZ (1971). L'auteur compare les résultats de différentes transformations sur les résultats d'une analyse factorielle portant sur 5 espèces et 89 stations. À considérer les quatre premières espèces (zooplanctoniques), les meilleurs résultats sont obtenus avec les transformations $\sqrt[3]{x}$ et $\log^2(x+1)$. La cinquième est une espèce phytoplanctonique constituant un "bloom" : moyenne et variance sont beaucoup plus élevées que pour les quatre espèces précédentes. Si l'on considère globalement l'ensemble des cinq espèces, la transformation \log est la plus satisfaisante; mais alors l'ensemble des quatre premières montre une corrélation négative (fig. 15). L'auteur conclut - et nous le suivons dans cette opinion - que les transformations $\sqrt[3]{x}$ et $\log^2(x+1)$ sont utiles lorsque la surdispersion est modérée; dans le cas contraire il faut adopter la transformation logarithmique. La meilleure solution serait composite = $\sqrt[3]{x}$ pour les espèces à surdispersion modérée et $\text{arsh} \sqrt{x}$ pour l'espèce en essaim.

5-7 - Conclusions.

Au terme de cette étude empirique, la conclusion la plus paradoxale est peut-être l'absence de singularité de la loi fournie par une catégorie zoologique déterminée, par rapport à celle fournie par l'ensemble des données.

Les différences de répartition microgéographiques sur une même zone marine suffiraient à démontrer que les différents taxons envisagés ont des biologies différentes. Or tout se passe comme si, du point de vue de la loi moyenne-variance, ces taxons ne différaient entre eux que par l'ordre de grandeur

de l'abondance numérique.

L'interprétation donnée par CASSIE de la loi log-normale (cf. page 67) est raisonnable. Toutefois lorsqu'on tente ^{de} ~~vérifier~~ la loi par le moyen d'échantillonnages à la mer, on constate qu'elle tend progressivement, les effectifs devenant petits, vers la loi de Poisson. Cette dernière, répétons le, traduit l'absence d'information sur la dispersion spatiale, et non l'absence de loi de dispersion. A supposer que l'on puisse filtrer des quantités d'eau suffisamment grandes pour que les organismes les moins fréquents s'y trouvent néanmoins abondants (à supposer également, que l'on puisse dénombrer ces organismes rares au sein d'une masse de plancton considérable : c'est ce qui rend l'expérience impraticable), on peut penser qu'apparaîtrait alors une sur-dispersion, et à la limite, la loi log-normale.

CASSIE (1962) envisage une dispersion telle qu'en un point les effectifs d'échantillons suivent une distribution de Poisson, le paramètre de cette dernière étant lui-même distribué dans une zone donnée de façon log-normale. Aucune forme analytique de cette distribution composée, dite "Poisson-log-normale", n'a été proposée jusqu'ici. L'auteur en construit un exemple point par point; nous avons suggéré précédemment (FRONTIER, 1969) qu'un modèle "log²-normal" pourrait en constituer une approximation. La question mériterait d'être reprise sur la base de la théorie des distributions.

D'un point de vue pratique, le problème se posait de choisir un ensemble d'isoplèthes, destinées à fournir une expression synthétique des résultats des quadrillages de la baie d'Ambaro (cf. chapitre 1, opération 13-6). Ceux-ci comportent 44 stations, distantes de 1 à 5 milles. La comparaison des stations ne peut se faire qu'à partir de la connaissance de la variabilité "de base" : celle observée en une station pendant une durée la plus courte possible.

L'opération "Carré magique" se rapporte à l'étude de cette variabilité. La méthodologie utilisée pour les prélèvements et les dénombrements a été scrupuleusement la même que pour les quadrillages. L'opération n'a malheureusement été réalisée qu'une fois; néanmoins la concordance des résultats avec

d'autres séries de récoltes de moindre importance semble nous autoriser à en tirer notre modèle statistique de dispersion.

Les x représentant les effectifs rapportés à 10 m^3 d'eau filtrée, les quantités $\log^2(x+1)$ sont distribués à peu près gaussiennement, avec une variance commune des écarts à la moyenne locale égale à $\sigma^2 = 0,7026$ (*), d'où $\sigma = 0,8382$, donnant un intervalle de confiance (au seuil 5%) d'amplitude $2,1,96 \sigma = 3,2857$. Ces intervalles, compté à partir de zéro, fournissent une progression arithmétique dans les valeurs de $\log^2(x+1)$, et par transformation inverse une progression dans les x (**). Il paraît utile d'y adjoindre des valeurs intermédiaires, correspondant à des intervalles d'amplitude $1,96 \sigma$ dans les \log^2 , et donnant lieu à des isoplèthes facultatives. En arrondissant les valeurs de x , nous obtenons finalement la progression suivante (où les bornes facultatives sont mises entre parenthèses) :

0	(7000)	275.000
(18)	11500	(385.000)
64	(18000)	540.000
(155)	27000	(745.000)
365	(42000)	1.050.000
(735)	62500	(1.400.000)
1400	(92000)	1.900.000
(2450)	135000	(2.550.000)
4200	(195000)	3.450.000
		etc... (***)

(*) On choisit la distribution représentée par la droite tracée à la fig. 11, qui néglige la kurtosis mais correspond aux valeurs trouvées pour les probabilités 2,5 et 97,5%.

(**) Le problème du biais sur les moyennes introduit par la transformation inverse peut être négligé à condition de s'intéresser essentiellement aux quantiles dans les distributions non gaussiennes : cf. FRONTIER, sous presse.

(***) La cotation d'abondance qui en résulte diffère notablement de celle proposée antérieurement (FRONTIER, 1969). Cette dernière avait été choisie dans le cadre d'une analyse rapide des données planctoniques, et correspondait beaucoup plus à une échelle d'appréciation intuitive des abondances, qu'à une estimation de la variabilité "sur le terrain".

B I B L I O G R A P H I E

- ANSCOMBE, F.J., 1948 - The transformation of Poisson, Binomial and Negative Binomial data. Biometrika 35 : 246-254.
- ANSCOMBE, F.J., 1950 - Sampling theory of the negative binomial and logarithm serie distributions. Biometrika 37 : 358-382.
- BARTLETT, M.S., 1937 - Properties of sufficiency and statistical tests. Proc. Roy. Soc., sér. A, 160 : 268.
- CASSIE, R.M., 1959 - An experimental study of factors inducing aggregation in marine plankton. New Zealand J. Sci. 2 : 339-365.
- CASSIE, R.M., 1960 - Factors influencing the distribution pattern of plankton in the mixing zone between oceanic and harbour waters. New Zealand J. Sci. 3 : 26-50.
- CASSIE, R.M., 1962 - Frequency distribution models in the ecology of plankton and the other organisms. J. an. Ecol. 31 : 62-92.
- CASSIE, R.M., 1963 - Microdistribution of plankton. Ocean. mar. Biol. 1 : 223-252.
- COCHRAN, W.G., 1947 - Some consequences when the assumptions for the analysis of variance are not satisfied. Biometrics 3 : 22-38.
- COLEBROCK, J.M., 1969 - Variability in the plankton. Progress in Oceanography 5 : 115 - 126.
- COMITA, G.W. and COMITA, J.J., 1957 - The internal distribution patterns of Calanoids Copepods, and a description of a modified Clarke-Bumpus plankton sampler. Limn. Oceanogr. 2 : 321-336.
- CUSHING, D.H. and TUNGATE, D.S., 1963 - Studies on a Calanus patch. I) The identification of a Calanus patch. J. mar. brit. Assoc. 43 : 327-337.
- DELLA CROCE, N. and SERTORIO, T., 1959 - Microdistribuzione dello zooplankton. Bul. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova 29 : 1-28.
- DELLA CROCE, N., 1962 - Aspects of microdistribution of zooplankton. Rapp. Procès-Verbaux Cons. perm. Explor. Mer. 153 : 149-151.
- FISHER, R., 1954 - Statistical methods for research workers. Oliver and Boyd, London, 356 p.

- FRONTIER, S., 1966 - Zooplancton de la région de Nosy-Bé. I) Programme des récoltes et techniques d'étude. II) Plancton de surface aux stations 5 et 10. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 4 : 3-36.
- FRONTIER, S., 1969 - Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. J. exp. mar. Biol. Ecol. 3 : 18-26.
- FRONTIER, S., 1969 - Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. Centre ORSTOM de Nosy-Bé, document n°7 (diffusion restreinte), multigr. 33 p.
- FRONTIER, S., 1971 - Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. J. exp. mar. Biol. Ecol., sous presse.
- HEY, G.B., 1938 - A new method of experimental sampling illustrated on certain non normal distributions. Biometrika 30 : 68-80.
- IBÁÑEZ, F., 1971 - Effet de la transformation des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. Cah. Océanogr. 23 : 545-561.
- KENDALL, M.G. and STUART, A., 1963 à 1968 - The advanced theory of statistics. Griffin, London, 3 tomes.
- KUTKHUN, J.H., 1958 - Notes on the precision of numerical and volumetric plankton estimates from small sampler concentrates. Limn. Oceanogr. 3 : 69-83.
- POINCARÉ, H., 1909 - Science et Méthode. Flammarion, Paris.
- TAYLOR, C.C., 1953 - Nature of variability in trawl catches. Fishery Bul. U.S. 54 : 145-166.
- TAYLOR, L.R., 1961 - Aggregation, variance and the mean. Nature 189 : 732-735.

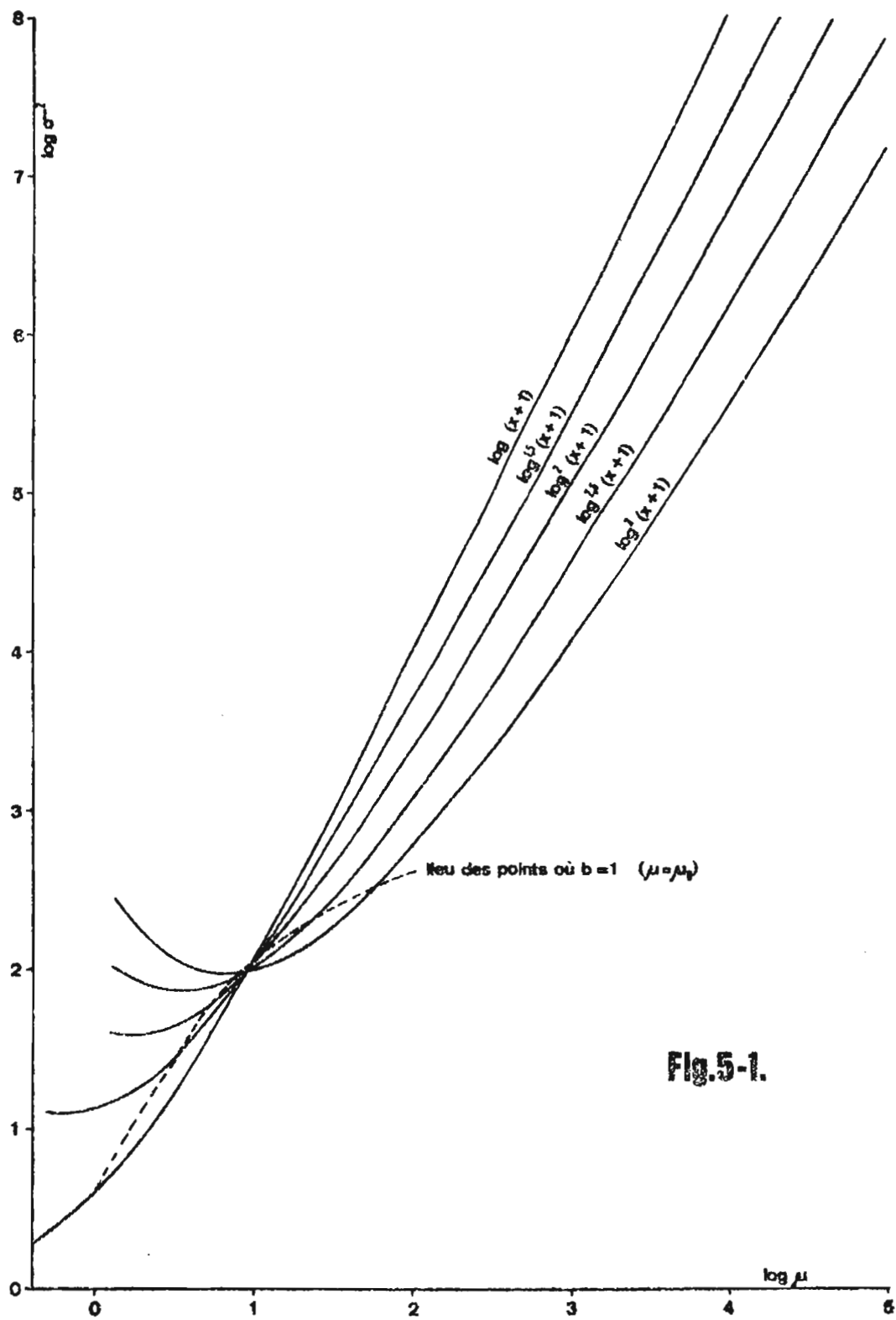


Fig.5-1.

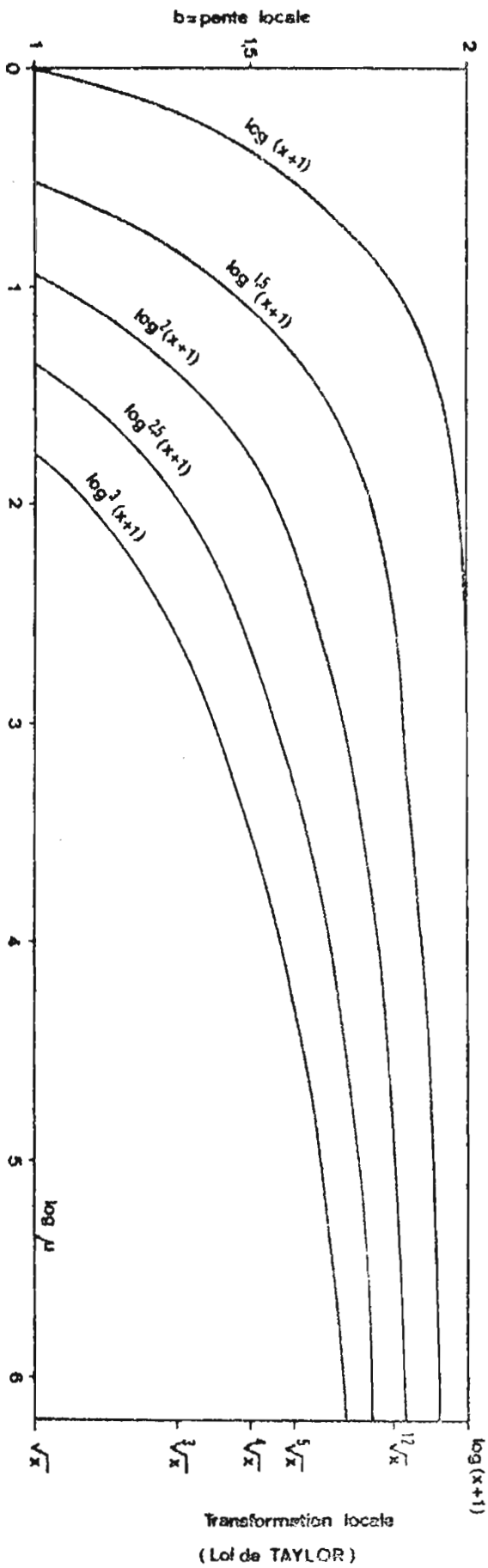


Fig.5-2.

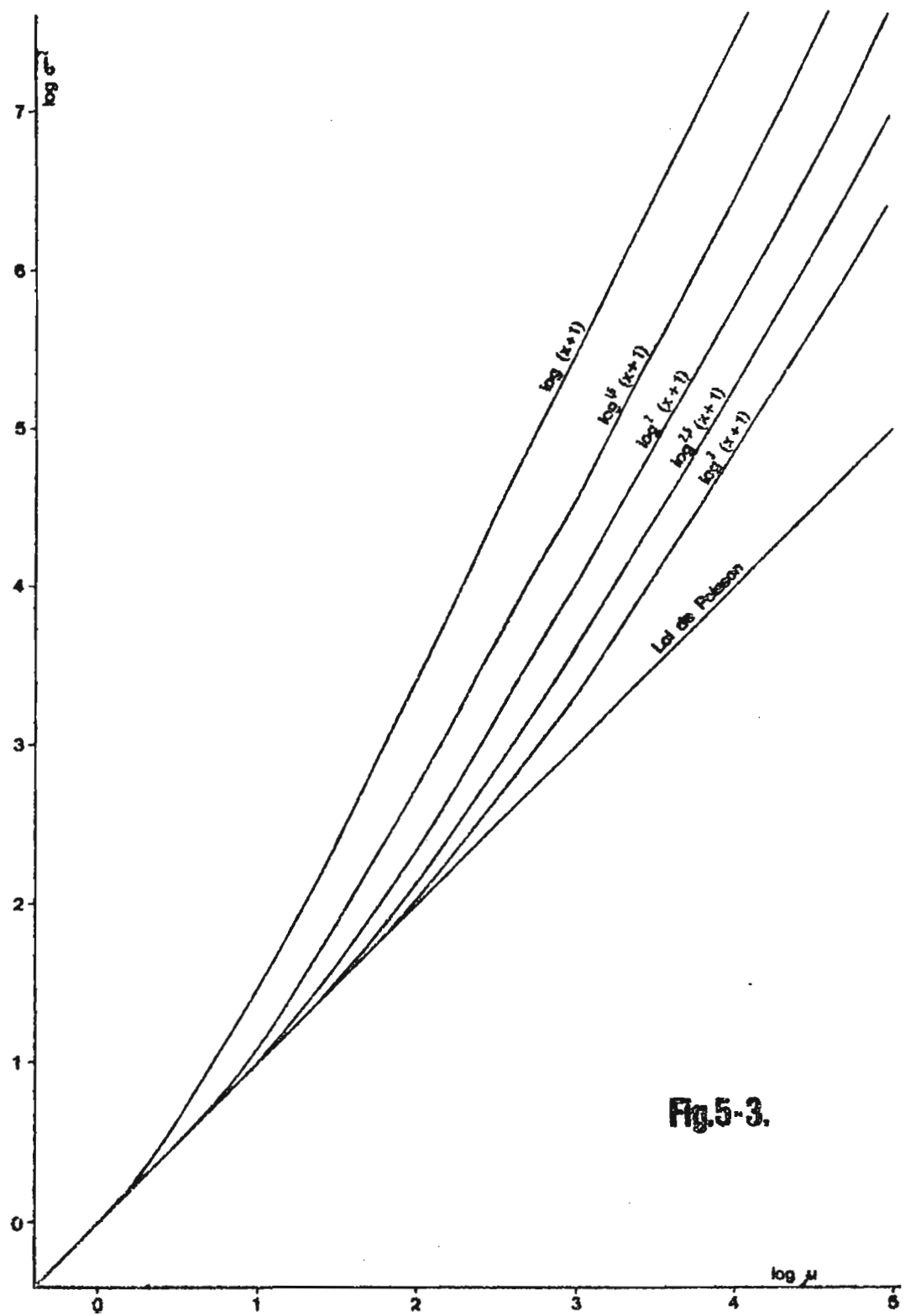


Fig.5-3.

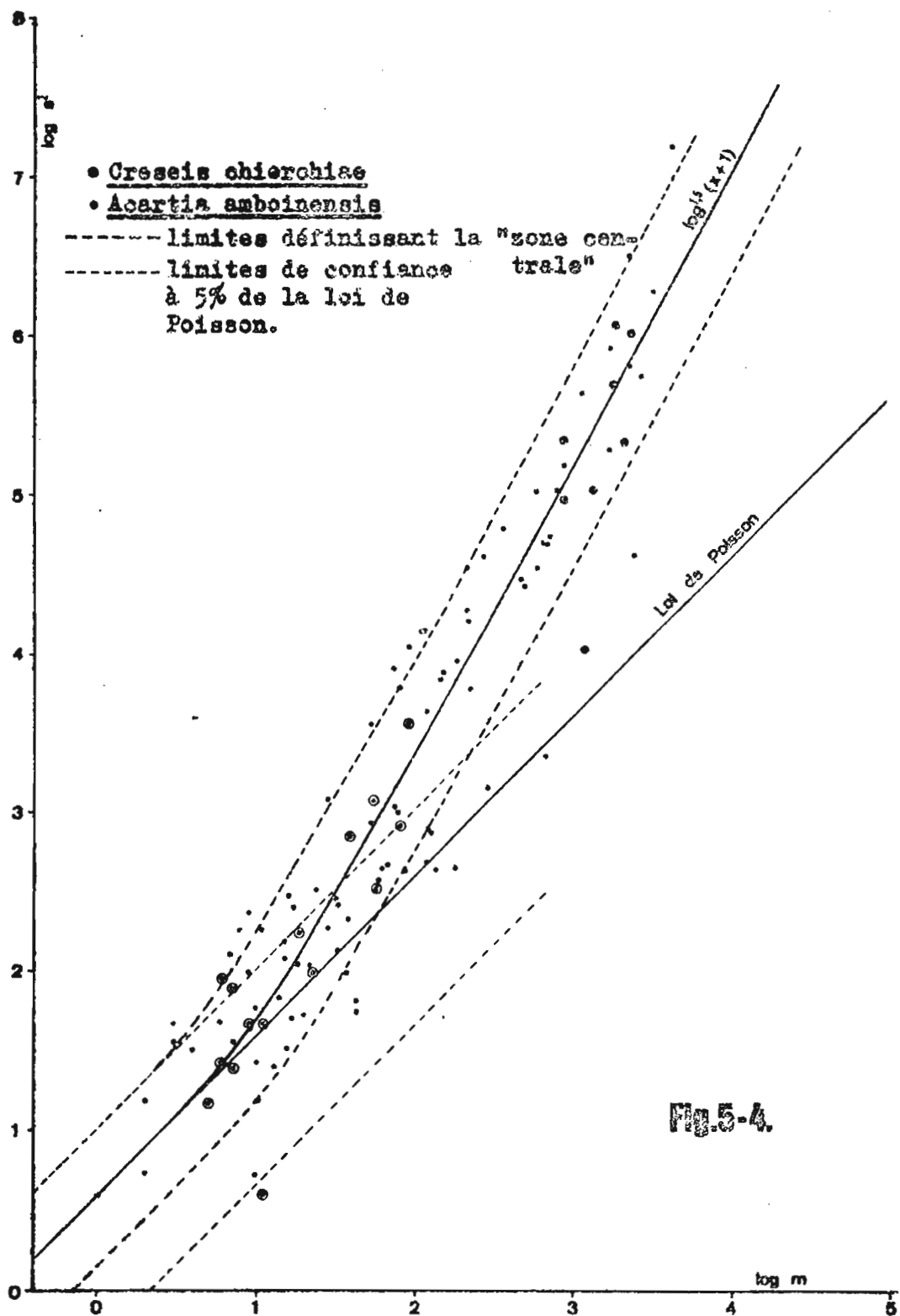
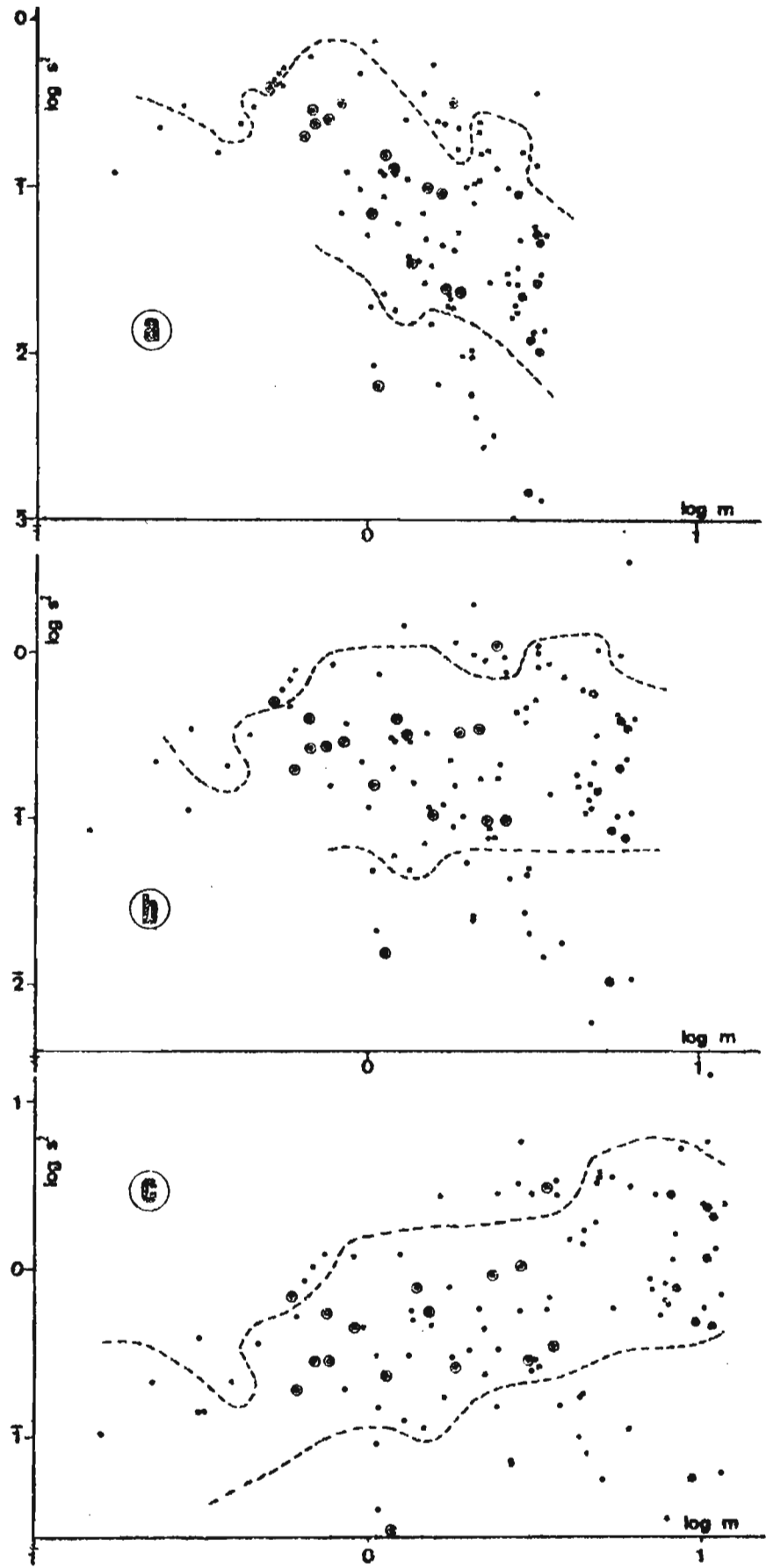


Fig.5-5.

• *Acartia*
amboinensis
• *Creseis*
chierchiae



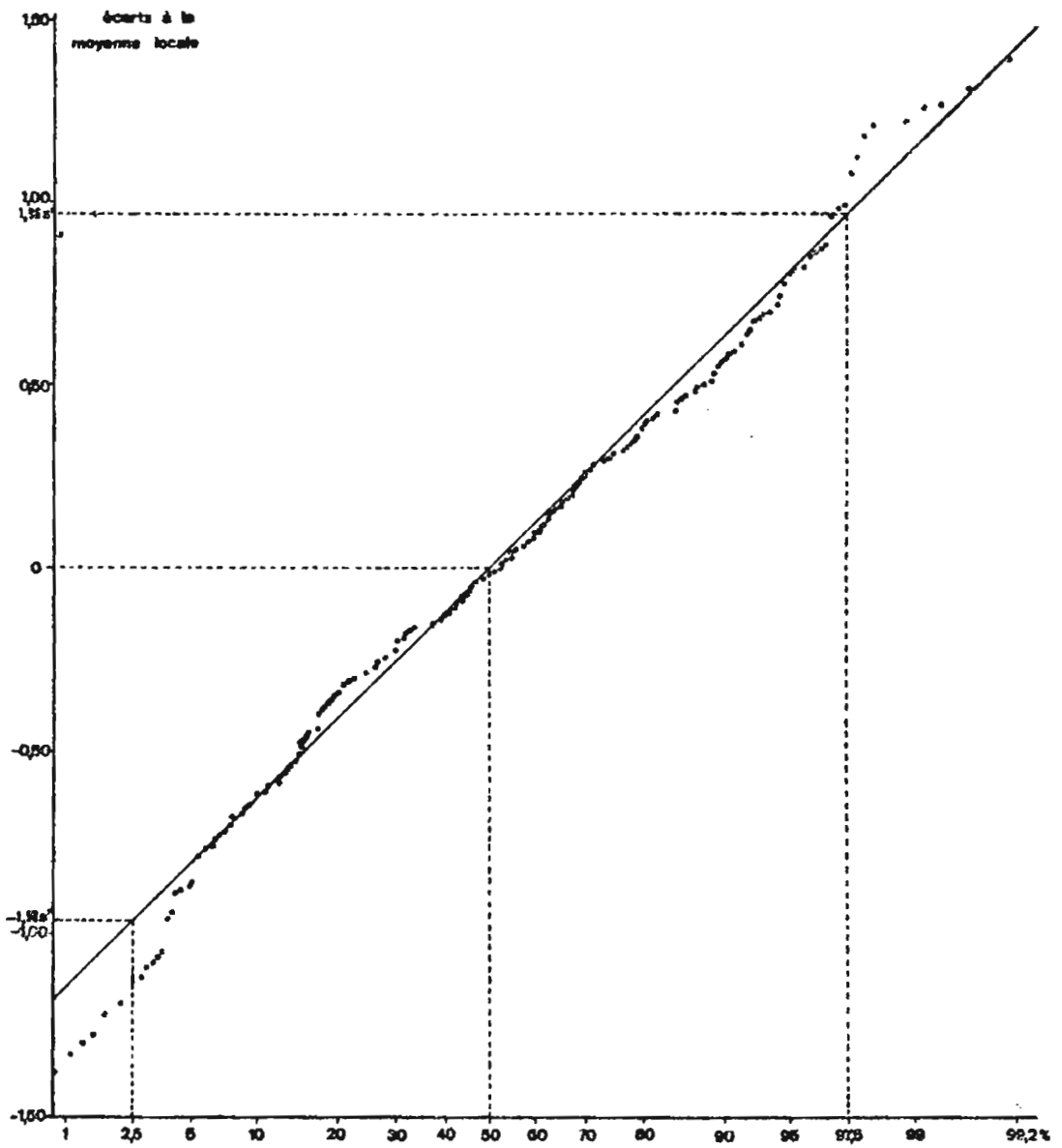


Fig.5-6.

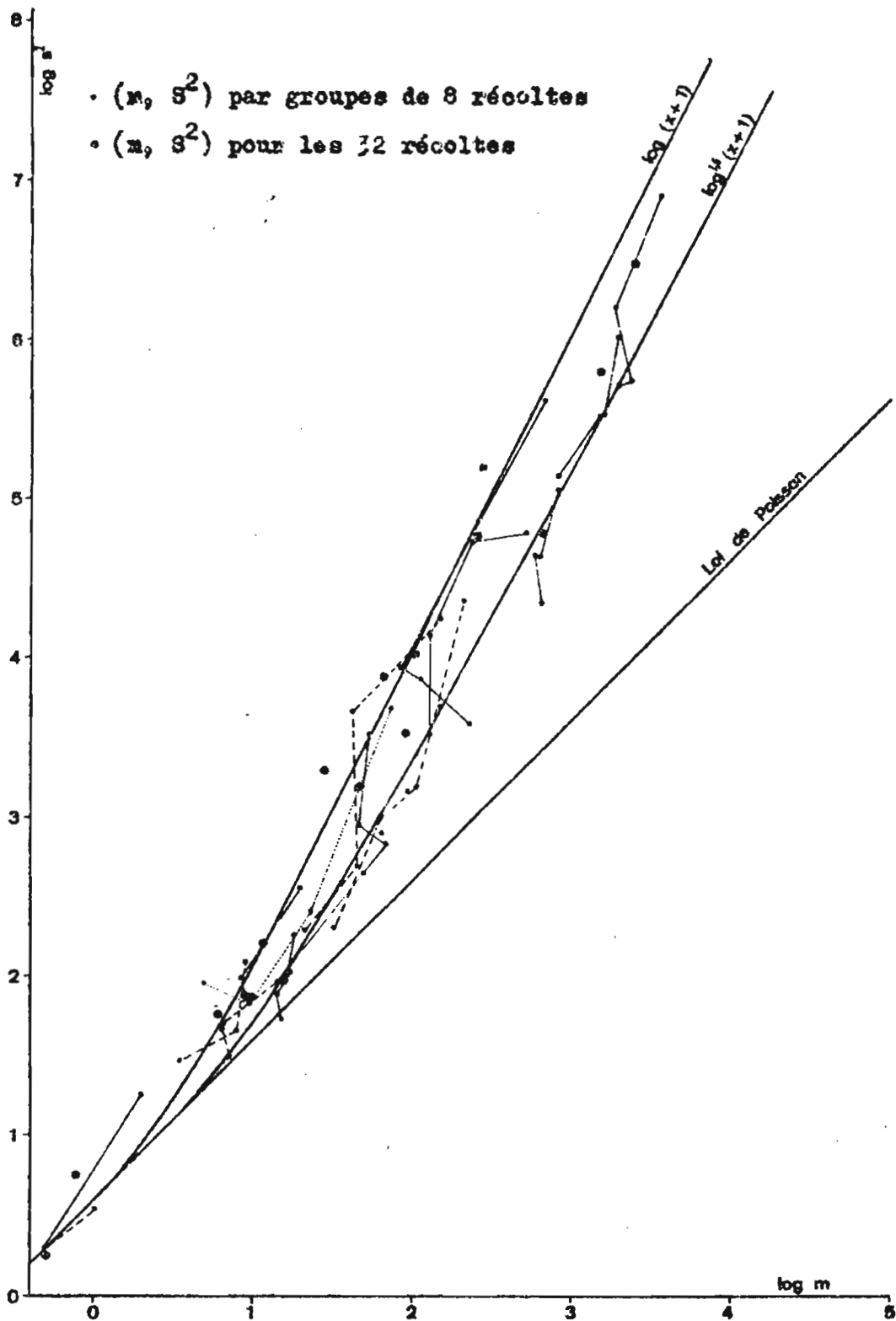
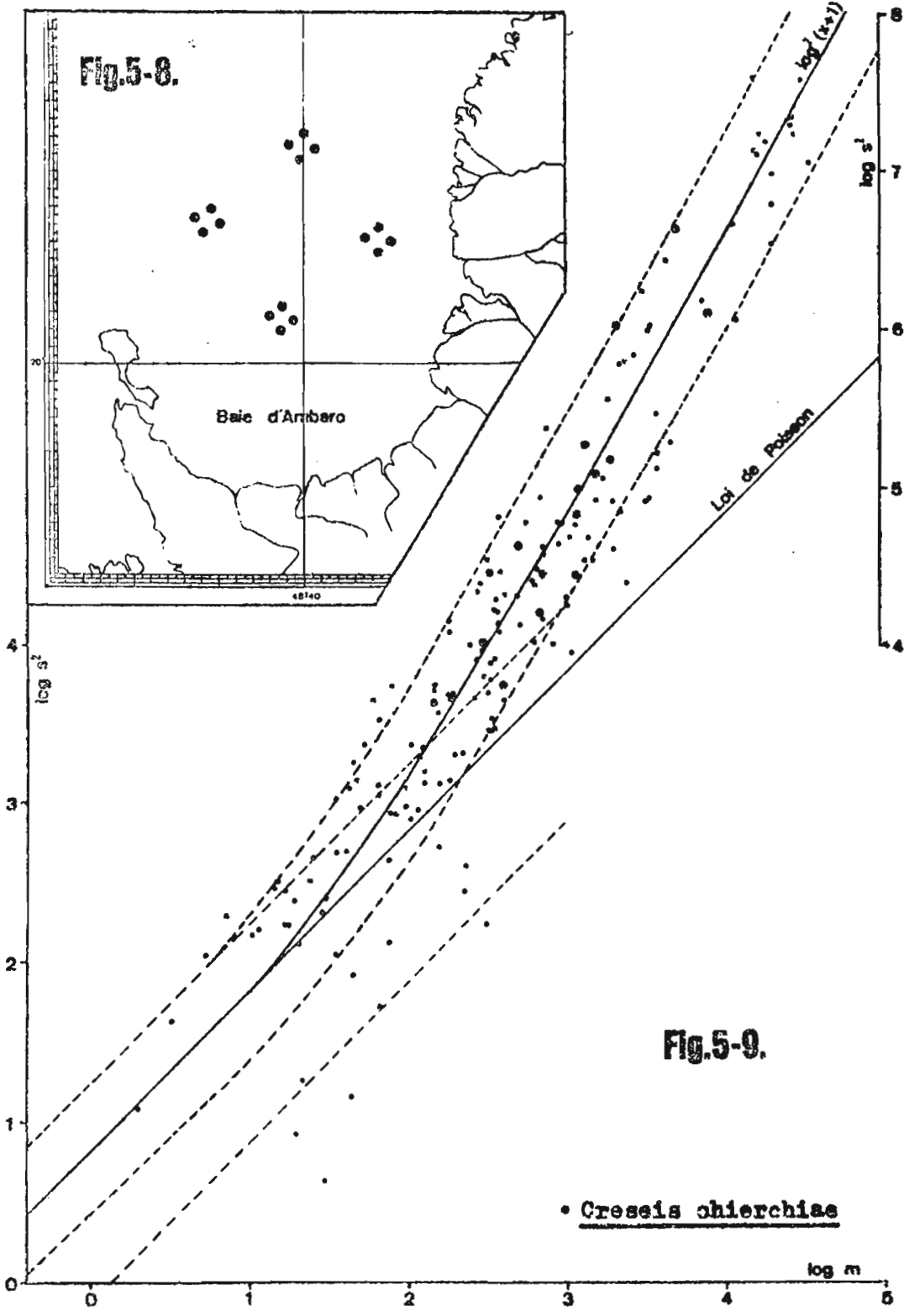


Fig.5-7.



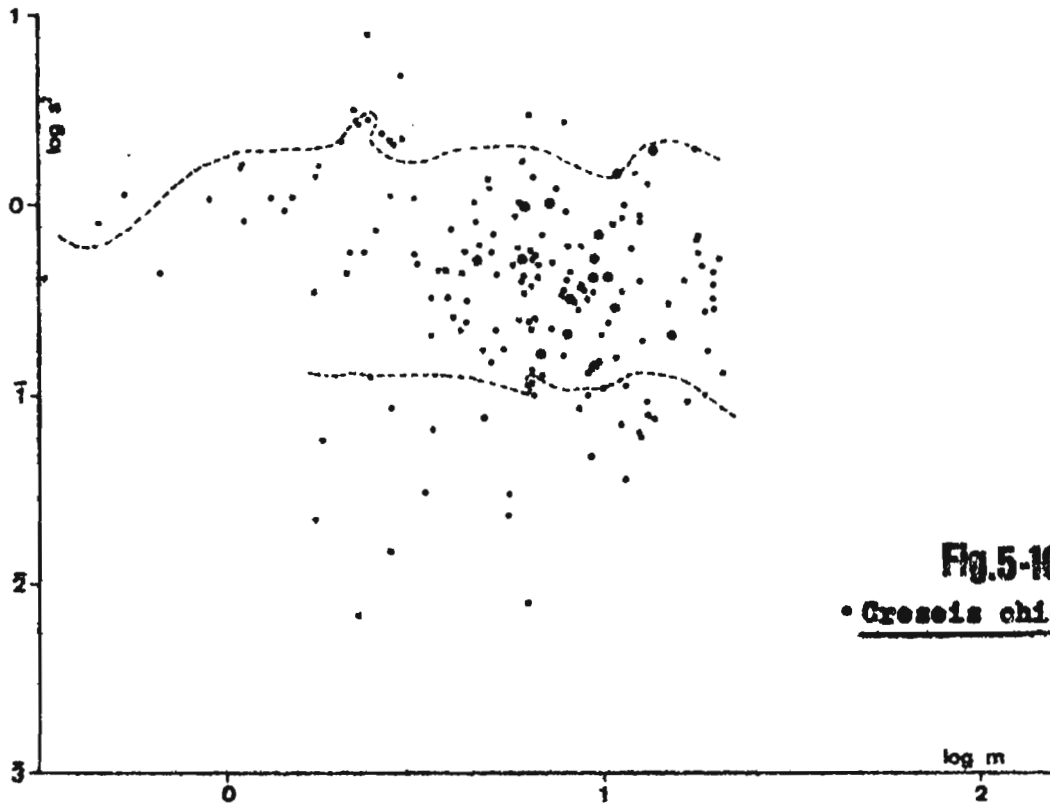


Fig.5-10.
• Cressis chierchiae

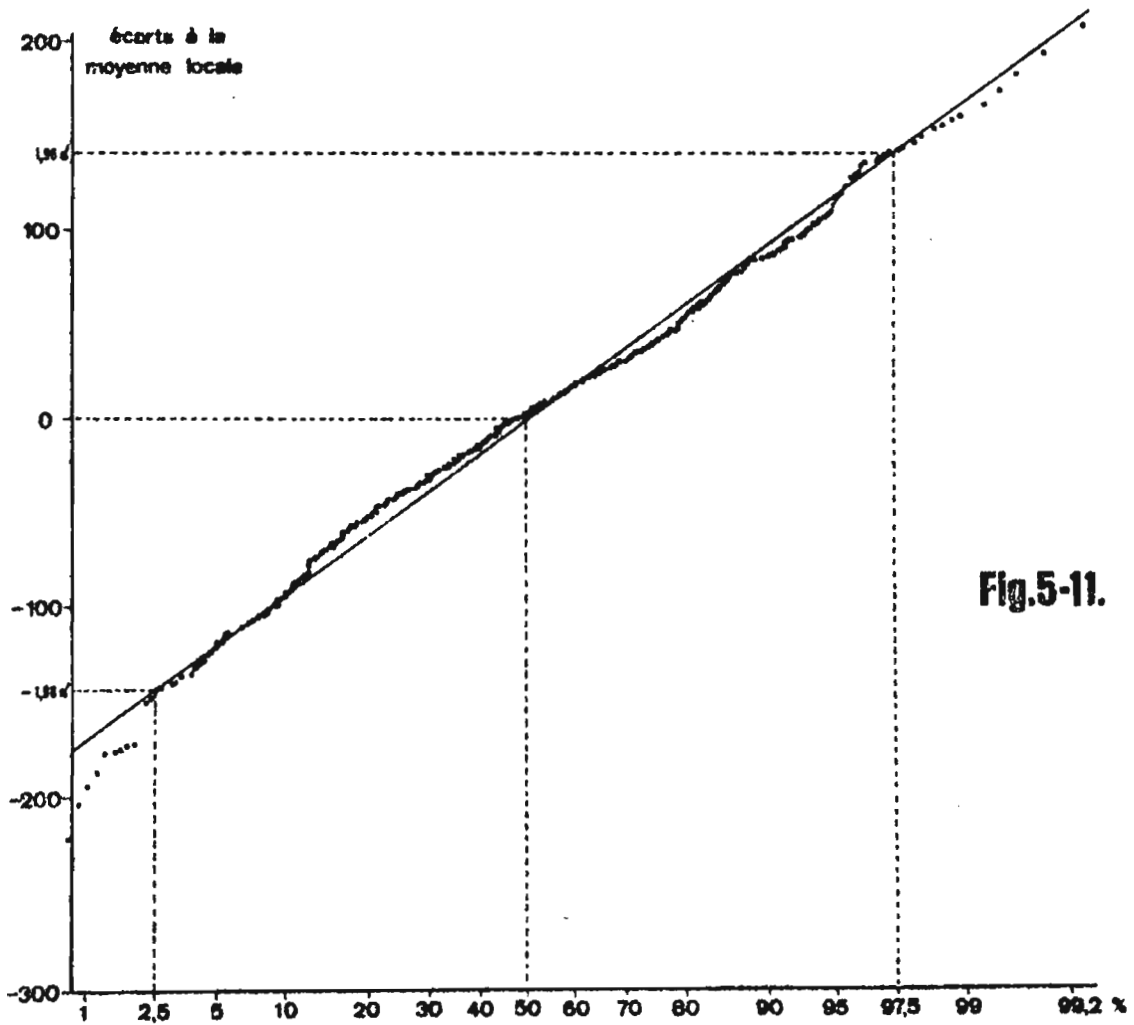


Fig.5-11.

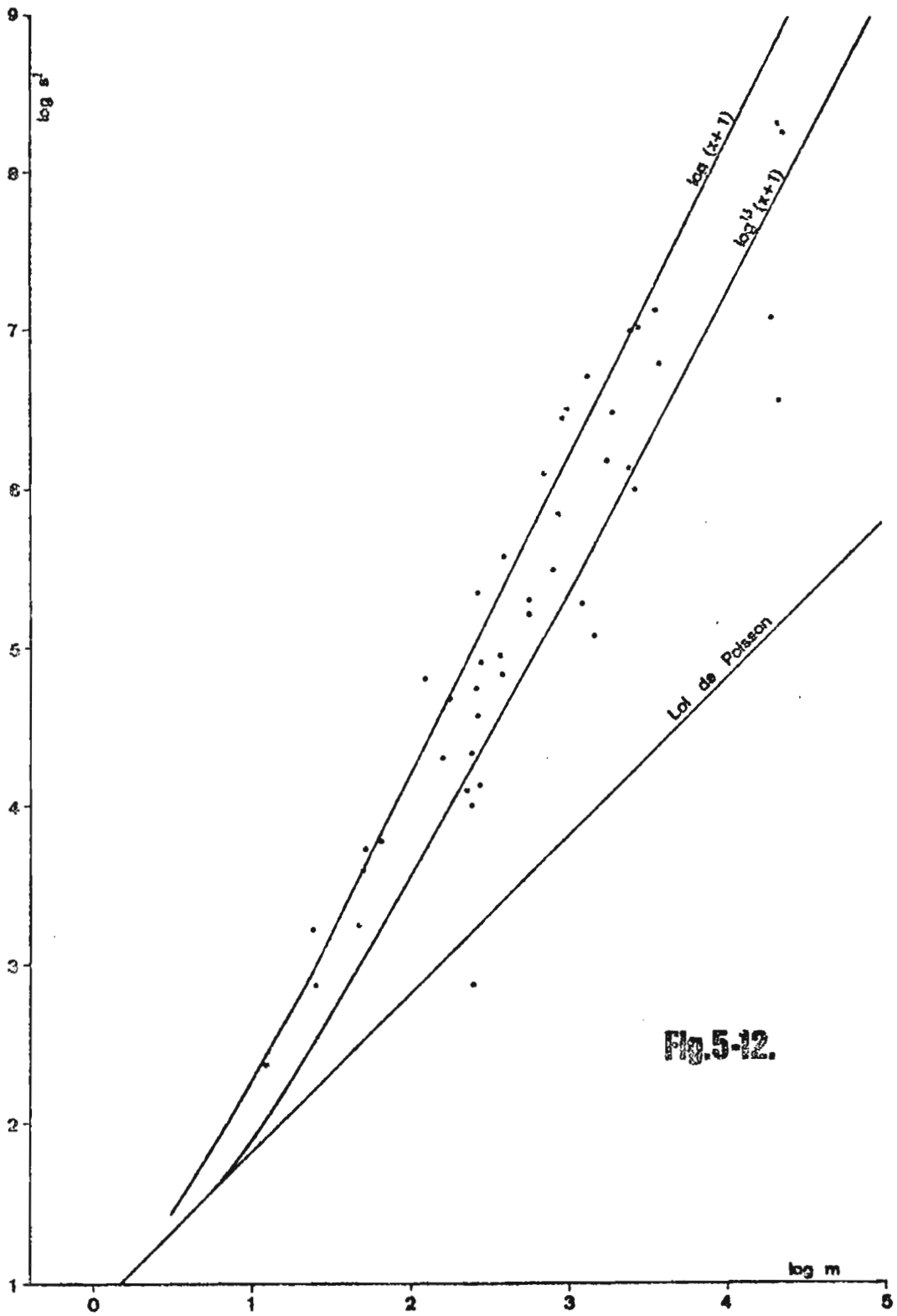


Fig. 5-12.

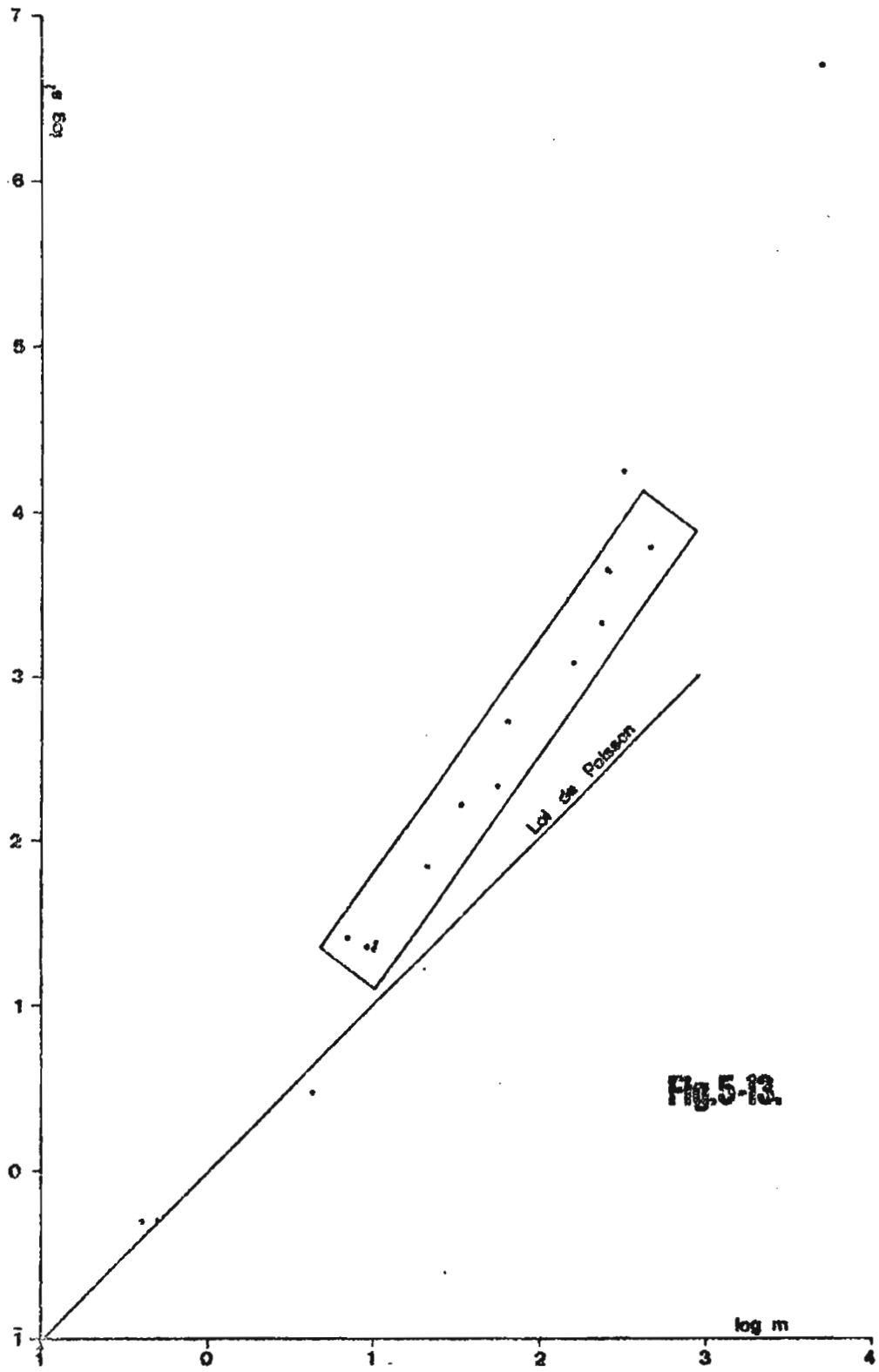


Fig.5-13.

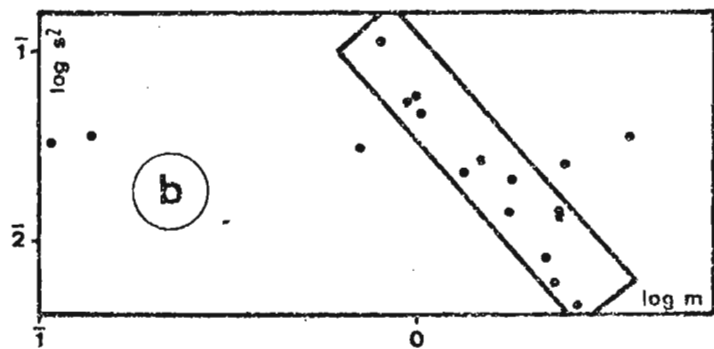
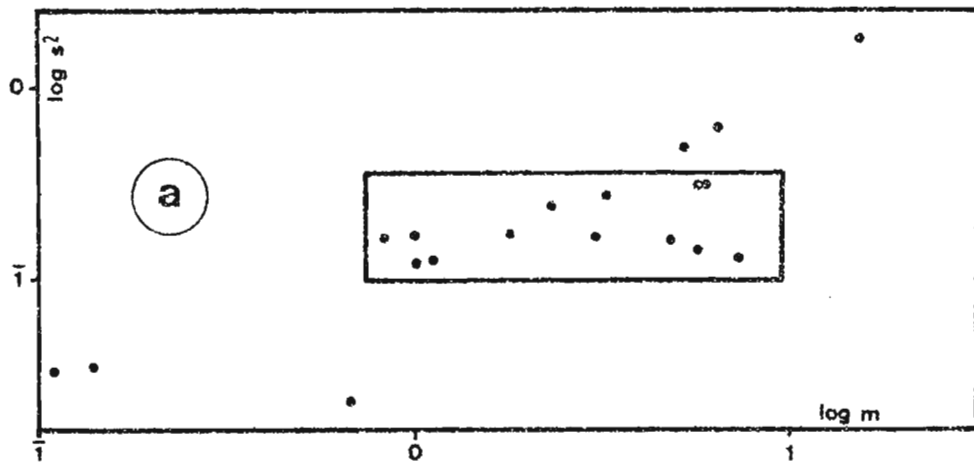


Fig.5-14.

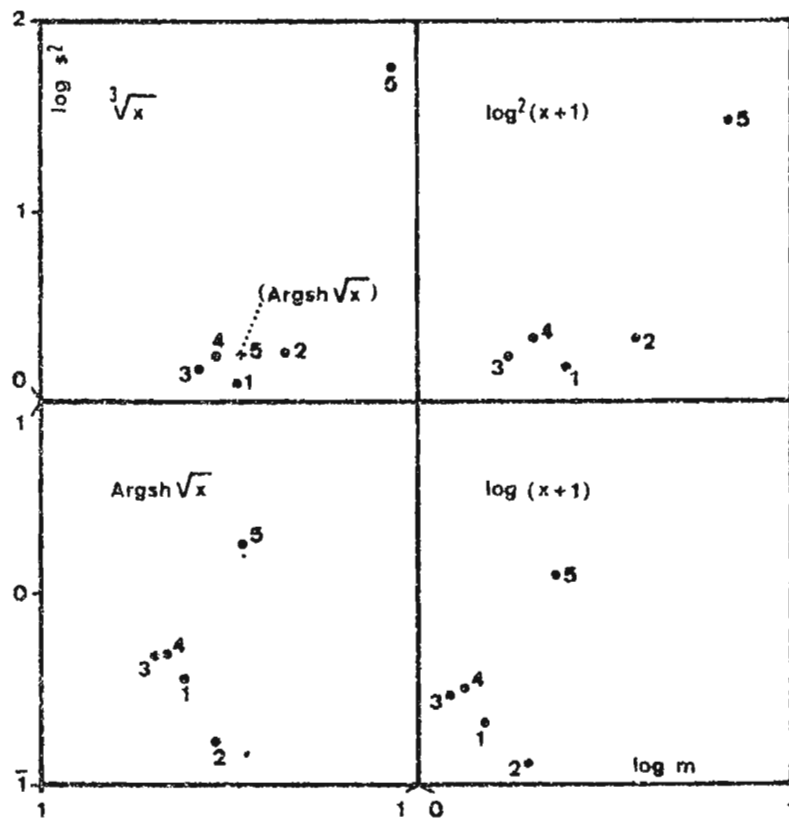


Fig.5-15.
d'après IBÁÑEZ, 1971.

A N N E X E

Tables des valeurs de $\log_{10}^{1,5}(N+1)$ et $\log_{10}^2(N+1)$
=====

Chacune des tables se compose de 4 parties :

1 - De $N = 0$ à 199 ($\log^{1,5}$) ou de 0 à 399 (\log^2) : tableaux à double entrée (dizaines en abscisses, unités en ordonnées).

2 - De $N = 200$ ($\log^{1,5}$) ou de 400 (\log^2) à 10.000, lire :
" à partir de $N = x$ (colonne de gauche), $\log^p(N+1) = y$ (colonne de droite)".

Exemples : à partir de $N = 555$ (et jusque $N = 559$ inclusivement), $\log^{1,5} = 4,55$
à partir de $N = 560$ (et jusque $N = 565$ inclusivement), $\log^{1,5} = 4,56$.

3 - De $N = 10.000$ à 100.000 : tableau à double entrée donnant les valeurs de 1.000 en 1.000 (dizaine de milles en abscisses, milliers en ordonnées).

4 - De $N = 100.000$ à 1.000.000 : tableau à double entrée donnant les valeurs de 10.000 en 10.000 (centaines de milles en abscisses, dizaines de milles en ordonnées).

Possibilité d'interpolation linéaire pour les tableaux 3 et 4.

Note = pour $N < 4$ ($\log^{1,5}$) ou $N < 10$ (\log^2) la fonction \log^p est remplacée par une fonction proportionnelle à \sqrt{N} . Cf texte.

TRANSFORMATION LOG^{1,5}

TABLEAU I (0 à 199)

N	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190
0	0,00	1,06	1,52	1,82	2,05	2,23	2,39	2,52	2,64	2,74	2,84	2,93	3,01	3,08	3,15	3,22	3,28	3,34	3,39	3,45
1	0,29	1,12	1,56	1,85	2,07	2,25	2,40	2,53	2,65	2,75	2,85	2,93	3,01	3,09	3,16	3,22	3,28	3,34	3,40	3,45
2	0,41	1,18	1,59	1,87	2,09	2,26	2,41	2,54	2,66	2,76	2,86	2,94	3,02	3,10	3,16	3,23	3,29	3,35	3,40	3,46
3	0,50	1,23	1,62	1,90	2,11	2,28	2,43	2,55	2,67	2,77	2,87	2,95	3,03	3,10	3,17	3,24	3,30	3,35	3,41	3,46
4	0,58	1,28	1,65	1,92	2,13	2,30	2,44	2,57	2,68	2,78	2,88	2,95	3,04	3,11	3,18	3,24	3,30	3,36	3,41	3,47
5	0,69	1,32	1,68	1,94	2,14	2,31	2,45	2,58	2,69	2,79	2,88	2,96	3,04	3,12	3,18	3,25	3,31	3,36	3,42	3,47
6	0,78	1,37	1,71	1,96	2,16	2,33	2,47	2,59	2,70	2,80	2,89	2,97	3,05	3,12	3,19	3,25	3,31	3,37	3,42	3,48
7	0,86	1,41	1,74	1,99	2,18	2,34	2,48	2,60	2,71	2,81	2,90	2,98	3,06	3,13	3,20	3,26	3,32	3,38	3,43	3,48
8	0,93	1,45	1,77	2,01	2,20	2,36	2,49	2,61	2,72	2,82	2,91	2,99	3,07	3,14	3,20	3,27	3,33	3,38	3,44	3,49
9	1,00	1,48	1,80	2,03	2,21	2,37	2,51	2,62	2,73	2,83	2,92	3,00	3,07	3,14	3,21	3,27	3,33	3,39	3,44	3,49

TABLEAU 2 (200 à 10.000)

201 3,50	293 3,88	423 4,26	602 4,64	852 5,02	1191 5,40	1656 5,78	2283 6,16	3135 6,54	4268 6,92	5777 7,30	7703 7,69
203 3,51	295 3,89	427 4,27	608 4,65	859 5,03	1202 5,41	1670 5,79	2302 6,17	3162 6,55	4302 6,93	5822 7,31	7843 7,69
205 3,52	298 3,90	431 4,28	613 4,66	867 5,04	1213 5,42	1684 5,80	2321 6,18	3188 6,56	4336 6,94	5868 7,32	7903 7,70
207 3,53	301 3,91	435 4,29	619 4,67	874 5,05	1223 5,43	1698 5,81	2341 6,19	3215 6,57	4370 6,95	5913 7,33	7963 7,71
209 3,54	304 3,92	439 4,30	625 4,68	882 5,06	1234 5,44	1713 5,82	2360 6,20	3242 6,58	4404 6,96	5959 7,34	8026 7,72
211 3,55	307 3,93	443 4,31	631 4,69	890 5,07	1245 5,45	1728 5,83	2380 6,21	3268 6,59	4438 6,97	6004 7,35	8092 7,73
213 3,56	310 3,94	447 4,32	636 4,70	897 5,08	1256 5,46	1743 5,84	2399 6,22	3295 6,60	4472 6,98	6054 7,36	8157 7,74
215 3,57	313 3,95	453 4,33	642 4,71	905 5,09	1267 5,47	1758 5,85	2420 6,23	3321 6,61	4507 6,99	6103 7,37	8223 7,75
217 3,58	316 3,96	455 4,34	648 4,72	914 5,10	1278 5,48	1773 5,86	2440 6,24	3348 6,62	4545 7,00	6153 7,38	8289 7,76
219 3,59	319 3,97	460 4,35	654 4,73	922 5,11	1289 5,49	1788 5,87	2461 6,25	3374 6,63	4583 7,01	6202 7,39	8355 7,77
222 3,60	323 3,98	464 4,36	660 4,74	931 5,12	1300 5,50	1803 5,88	2481 6,26	3401 6,64	4622 7,02	6252 7,40	8421 7,78
224 3,61	326 3,99	469 4,37	666 4,75	939 5,13	1311 5,51	1818 5,89	2502 6,27	3428 6,65	4660 7,03	6301 7,41	8486 7,79
226 3,62	329 4,00	474 4,38	672 4,76	948 5,14	1323 5,52	1834 5,90	2523 6,28	3454 6,66	4698 7,04	6351 7,42	8552 7,80
229 3,63	332 4,01	478 4,39	679 4,77	956 5,15	1335 5,53	1849 5,91	2545 6,29	3481 6,67	4736 7,05	6400 7,43	8618 7,81
231 3,64	336 4,02	483 4,40	685 4,78	965 5,16	1347 5,54	1865 5,92	2567 6,30	3509 6,68	4774 7,06	6450 7,44	8684 7,82
233 3,65	339 4,03	487 4,41	691 4,79	973 5,17	1358 5,55	1881 5,93	2589 6,31	3536 6,69	4812 7,07	6499 7,45	8749 7,83
236 3,66	342 4,04	492 4,42	697 4,80	982 5,18	1370 5,56	1896 5,94	2610 6,32	3570 6,70	4851 7,08	6552 7,46	8815 7,84
238 3,67	345 4,05	496 4,43	703 4,81	990 5,19	1382 5,57	1913 5,95	2632 6,33	3600 6,71	4889 7,09	6605 7,47	8881 7,85
240 3,68	349 4,06	500 4,44	710 4,82	999 5,20	1394 5,58	1929 5,96	2654 6,34	3631 6,72	4927 7,10	6657 7,48	8947 7,86
243 3,69	352 4,07	505 4,45	717 4,83	1008 5,21	1406 5,59	1945 5,97	2676 6,35	3661 6,73	4965 7,11	6710 7,49	9016 7,87
245 3,70	356 4,08	509 4,46	723 4,84	1017 5,22	1418 5,60	1962 5,98	2697 6,36	3692 6,74	5004 7,12	6763 7,50	9087 7,88
248 3,71	359 4,09	514 4,47	730 4,85	1026 5,23	1431 5,61	1978 5,99	2719 6,37	3722 6,75	5045 7,13	6815 7,51	9160 7,89
250 3,72	363 4,10	519 4,48	736 4,86	1036 5,24	1443 5,62	1995 6,00	2742 6,38	3753 6,76	5087 7,14	6868 7,52	9233 7,90
252 3,73	366 4,11	524 4,49	743 4,87	1045 5,25	1456 5,63	2012 6,01	2766 6,39	3783 6,77	5129 7,15	6921 7,53	9306 7,91
255 3,74	370 4,12	529 4,50	750 4,88	1054 5,26	1468 5,64	2029 6,02	2790 6,40	3814 6,78	5170 7,16	6973 7,54	9379 7,92
257 3,75	373 4,13	533 4,51	757 4,89	1063 5,27	1481 5,65	2047 6,03	2813 6,41	3844 6,79	5212 7,17	7028 7,55	9452 7,93
260 3,76	377 4,14	538 4,52	764 4,90	1073 5,28	1493 5,66	2064 6,04	2837 6,42	3874 6,80	5254 7,18	7085 7,56	9525 7,94
263 3,77	381 4,15	543 4,53	771 4,91	1082 5,29	1506 5,67	2082 6,05	2860 6,43	3905 6,81	5295 7,19	7142 7,57	9598 7,95
265 3,78	384 4,16	548 4,54	778 4,92	1091 5,30	1519 5,68	2099 6,06	2884 6,44	3935 6,82	5337 7,20	7198 7,58	9671 7,96
268 3,79	388 4,17	554 4,55	785 4,93	1101 5,31	1533 5,69	2117 6,07	2908 6,45	3966 6,83	5379 7,21	7255 7,59	9744 7,97
271 3,80	391 4,18	559 4,56	792 4,94	1111 5,32	1546 5,70	2135 6,08	2931 6,46	3996 6,84	5420 7,22	7312 7,60	9817 7,98
273 3,81	395 4,19	565 4,57	799 4,95	1121 5,33	1559 5,71	2153 6,09	2955 6,47	4030 6,85	5462 7,23	7369 7,61	9890 7,99
278 3,82	398 4,20	570 4,58	806 4,96	1131 5,34	1573 5,72	2171 6,10	2978 6,48	4064 6,86	5504 7,24	7426 7,62	9963 8,00
279 3,83	403 4,21	575 4,59	814 4,97	1141 5,35	1586 5,73	2189 6,11	3002 6,49	4098 6,87	5549 7,25	7482 7,63	
281 3,84	407 4,22	580 4,60	821 4,98	1151 5,36	1600 5,74	2207 6,12	3029 6,50	4132 6,88	5595 7,26	7542 7,64	
284 3,85	411 4,23	585 4,61	829 4,99	1161 5,37	1614 5,75	2226 6,13	3055 6,51	4166 6,89	5640 7,27	7602 7,65	
287 3,86	415 4,24	590 4,62	837 5,00	1171 5,38	1628 5,76	2245 6,14	3082 6,52	4200 6,90	5686 7,28	7662 7,66	
290 3,87	419 4,25	596 4,63	844 5,01	1181 5,39	1642 5,77	2264 6,15	3109 6,53	4234 6,91	5732 7,29	7722 7,67	

TRANSFORMATION LOG^{1,5}

TABLEAU 3 (10.000 à 30.000, de 1000 en 1000)

N.10 ⁻³	10	20	30	40	50	60	70	80	90
0	8,00	8,02	8,47	9,87	10,19	10,45	10,66	10,86	11,03
1	8,12	8,09	8,51	9,90	10,21	10,47	10,68	10,87	11,04
2	8,24	8,05	8,55	9,94	10,24	10,49	10,70	10,89	11,06
3	8,34	8,11	8,59	9,97	10,26	10,51	10,72	10,91	11,07
4	8,44	8,17	8,63	10,00	10,29	10,53	10,74	10,93	11,09
5	8,53	8,22	8,67	10,03	10,32	10,55	10,76	10,94	11,10
6	8,62	8,27	8,71	10,06	10,34	10,58	10,78	10,96	11,12
7	8,70	8,32	8,75	10,09	10,36	10,60	10,80	10,98	11,13
8	8,78	8,37	8,79	10,12	10,39	10,62	10,82	10,99	11,15
9	8,85	8,42	8,83	10,15	10,42	10,64	10,84	11,01	11,16

TABLEAU 4 (100.000 à 300.000, de 10.000 en 10.000)

N.10 ⁻³	100	200	300	400	500	600	700	800	900
00	11,18	12,21	12,82	13,26	13,61	13,89	14,13	14,34	14,53
10	11,32	12,28	12,87	13,30	13,63	13,91	14,15	14,36	14,55
20	11,45	12,35	12,92	13,34	13,66	13,94	14,17	14,38	14,56
30	11,57	12,42	12,96	13,37	13,69	13,96	14,20	14,40	14,58
40	11,67	12,48	13,01	13,41	13,72	13,99	14,22	14,42	14,60
50	11,78	12,54	13,05	13,44	13,75	14,02	14,24	14,44	14,62
60	11,87	12,60	13,10	13,48	13,78	14,04	14,26	14,46	14,63
70	11,96	12,66	13,14	13,51	13,81	14,06	14,28	14,47	14,65
80	12,05	12,71	13,18	13,54	13,83	14,08	14,30	14,49	14,66
90	12,13	12,76	13,22	13,57	13,86	14,11	14,32	14,51	14,68
									10 ⁶ → 14,70

TRANSFORMATION LOG²

TABLEAU I (0 à 399)

N	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190
0	0,00	1,08	1,75	2,22	2,60	2,92	3,19	3,43	3,64	3,84	4,02	4,18	4,34	4,48	4,62	4,75	4,87	4,99	5,10	5,20
1	0,33	1,16	1,80	2,27	2,63	2,94	3,21	3,45	3,66	3,86	4,03	4,20	4,35	4,50	4,63	4,76	4,88	5,00	5,11	5,21
2	0,47	1,24	1,85	2,31	2,67	2,97	3,24	3,47	3,68	3,87	4,05	4,22	4,37	4,51	4,65	4,77	4,89	5,01	5,12	5,22
3	0,58	1,31	1,90	2,35	2,70	3,00	3,26	3,49	3,70	3,89	4,07	4,23	4,38	4,52	4,66	4,79	4,91	5,02	5,13	5,23
4	0,67	1,38	1,95	2,38	2,73	3,03	3,29	3,52	3,72	3,91	4,09	4,25	4,40	4,54	4,67	4,80	4,92	5,03	5,14	5,24
5	0,75	1,45	2,00	2,42	2,76	3,06	3,31	3,54	3,74	3,93	4,10	4,26	4,42	4,55	4,68	4,81	4,93	5,04	5,15	5,25
6	0,82	1,51	2,05	2,46	2,80	3,08	3,33	3,56	3,76	3,95	4,12	4,28	4,43	4,57	4,70	4,82	4,94	5,05	5,16	5,26
7	0,88	1,58	2,09	2,50	2,83	3,11	3,36	3,58	3,78	3,96	4,13	4,29	4,44	4,58	4,71	4,83	4,95	5,06	5,17	5,27
8	0,94	1,64	2,14	2,53	2,86	3,14	3,38	3,60	3,80	3,98	4,15	4,31	4,45	4,59	4,72	4,85	4,96	5,08	5,18	5,28
9	1,00	1,69	2,18	2,57	2,89	3,16	3,40	3,62	3,82	4,00	4,17	4,32	4,47	4,61	4,74	4,86	4,97	5,09	5,19	5,29

N	200	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300	310	320	330	340	350	360	370	380	390
0	5,30	5,40	5,50	5,59	5,67	5,76	5,84	5,92	6,00	6,07	6,14	6,21	6,28	6,35	6,41	6,48	6,54	6,60	6,66	6,72
1	5,31	5,41	5,50	5,60	5,68	5,77	5,85	5,93	6,00	6,08	6,15	6,22	6,29	6,36	6,42	6,48	6,55	6,61	6,67	6,73
2	5,32	5,42	5,51	5,60	5,69	5,77	5,86	5,93	6,01	6,09	6,16	6,23	6,30	6,36	6,43	6,49	6,55	6,61	6,67	6,73
3	5,33	5,43	5,52	5,61	5,70	5,78	5,86	5,94	6,02	6,09	6,16	6,23	6,30	6,37	6,43	6,50	6,56	6,62	6,68	6,74
4	5,34	5,44	5,53	5,62	5,71	5,79	5,87	5,95	6,03	6,10	6,17	6,24	6,31	6,38	6,44	6,50	6,57	6,63	6,68	6,74
5	5,35	5,45	5,54	5,63	5,72	5,80	5,88	5,96	6,03	6,11	6,18	6,25	6,32	6,38	6,45	6,51	6,57	6,63	6,69	6,75
6	5,36	5,46	5,55	5,64	5,73	5,81	5,89	5,97	6,04	6,11	6,19	6,26	6,32	6,39	6,45	6,52	6,58	6,64	6,69	6,75
7	5,37	5,47	5,56	5,65	5,73	5,82	5,90	5,97	6,05	6,12	6,19	6,26	6,33	6,40	6,46	6,52	6,59	6,64	6,70	6,76
8	5,38	5,48	5,57	5,66	5,74	5,82	5,90	5,98	6,06	6,13	6,20	6,27	6,34	6,40	6,47	6,53	6,59	6,65	6,70	6,76
9	5,39	5,49	5,58	5,67	5,75	5,83	5,91	5,99	6,06	6,14	6,21	6,28	6,34	6,41	6,47	6,53	6,60	6,66	6,71	6,77

TRANSFORMATION LOG²

TABLEAU 2 (400 à 10.000)

400 6,78	466 7,13	542 7,48	627 7,83	723 8,18	831 8,53	953 8,88	1089 9,23	1242 9,58	1413 9,93	3691 12,8
402 6,79	468 7,14	544 7,49	629 7,84	726 8,19	834 8,54	956 8,89	1093 9,24	1247 9,59	1419 9,94	3812 12,9
404 6,80	470 7,15	546 7,50	632 7,85	728 8,20	837 8,55	960 8,90	1097 9,25	1251 9,60	1424 9,95	3936 13,0
406 6,81	473 7,16	548 7,51	634 7,86	731 8,21	840 8,56	964 8,91	1102 9,26	1256 9,61	1429 9,96	4064 13,1
407 6,82	475 7,17	551 7,52	637 7,87	734 8,22	844 8,57	967 8,92	1106 9,27	1261 9,62	1434 9,97	4196 13,2
409 6,83	477 7,18	553 7,53	640 7,88	737 8,23	847 8,58	972 8,93	1110 9,28	1265 9,63	1439 9,98	4331 13,3
411 6,84	479 7,19	555 7,54	642 7,89	740 8,24	851 8,59	975 8,94	1114 9,29	1270 9,64	1445 9,99	4470 13,4
413 6,85	481 7,20	558 7,55	645 7,90	743 8,25	854 8,60	979 8,95	1118 9,30	1275 9,65	1450 10,0	4613 13,5
415 6,86	483 7,21	560 7,56	647 7,91	746 8,26	857 8,61	982 8,96	1123 9,31	1280 9,66	1466 10,1	4760 13,6
416 6,87	485 7,22	562 7,57	650 7,92	749 8,27	861 8,62	986 8,97	1127 9,32	1284 9,67	1520 10,2	4911 13,7
418 6,88	487 7,23	565 7,58	653 7,93	752 8,28	864 8,63	990 8,98	1131 9,33	1289 9,68	1576 10,3	5066 13,8
420 6,89	489 7,24	567 7,59	656 7,94	755 8,29	868 8,64	994 8,99	1135 9,34	1294 9,69	1634 10,4	5226 13,9
422 6,90	491 7,25	570 7,60	658 7,95	758 8,30	870 8,65	998 9,00	1140 9,35	1299 9,70	1693 10,5	5390 14,0
424 6,91	493 7,26	572 7,61	661 7,96	761 8,31	874 8,66	1001 9,01	1144 9,36	1304 9,71	1754 10,6	5558 14,1
426 6,92	495 7,27	574 7,62	663 7,97	764 8,32	877 8,67	1005 9,02	1148 9,37	1308 9,72	1818 10,7	5732 14,2
428 6,93	497 7,28	577 7,63	666 7,98	767 8,33	881 8,68	1009 9,03	1153 9,38	1313 9,73	1883 10,8	5910 14,3
429 6,94	500 7,29	579 7,64	669 7,99	770 8,34	884 8,69	1013 9,04	1157 9,39	1318 9,74	1950 10,9	6093 14,4
431 6,95	502 7,30	582 7,65	672 8,00	774 8,35	888 8,70	1015 9,05	1161 9,40	1323 9,75	2019 11,0	6280 14,5
433 6,96	504 7,31	584 7,66	675 8,01	777 8,36	891 8,71	1021 9,06	1166 9,41	1328 9,76	2091 11,1	6473 14,6
435 6,97	506 7,32	586 7,67	677 8,02	780 8,37	895 8,72	1025 9,07	1170 9,42	1333 9,77	2164 11,2	6672 14,7
437 6,98	508 7,33	589 7,68	680 8,03	783 8,38	898 8,73	1029 9,08	1175 9,43	1338 9,78	2240 11,3	6875 14,8
439 6,99	510 7,34	591 7,69	683 8,04	786 8,39	902 8,74	1033 9,09	1180 9,44	1343 9,79	2318 11,4	7084 14,9
441 7,00	513 7,35	594 7,70	686 8,05	789 8,40	905 8,75	1037 9,10	1184 9,45	1348 9,80	2400 11,5	7299 15,0
443 7,01	515 7,36	596 7,71	688 8,06	792 8,41	909 8,76	1040 9,11	1188 9,46	1352 9,81	2482 11,6	7519 15,1
445 7,02	517 7,37	599 7,72	691 8,07	794 8,42	913 8,77	1044 9,12	1192 9,47	1357 9,82	2567 11,7	7746 15,2
447 7,03	519 7,38	602 7,73	694 8,08	799 8,43	916 8,78	1048 9,13	1197 9,48	1362 9,83	2655 11,8	7978 15,3
449 7,04	521 7,39	604 7,74	697 8,09	802 8,44	920 8,79	1052 9,14	1201 9,49	1367 9,84	2746 11,9	8217 15,4
451 7,05	524 7,40	606 7,75	700 8,10	806 8,45	923 8,80	1057 9,15	1206 9,50	1373 9,85	2839 12,0	8461 15,5
453 7,06	526 7,41	609 7,76	703 8,11	809 8,46	927 8,81	1061 9,16	1210 9,51	1378 9,86	2935 12,1	8713 15,6
454 7,07	528 7,42	611 7,77	705 8,12	813 8,47	930 8,82	1065 9,17	1215 9,52	1382 9,87	3034 12,2	8971 15,7
456 7,08	530 7,43	614 7,78	708 8,13	816 8,48	934 8,83	1069 9,18	1219 9,53	1388 9,88	3135 12,3	9235 15,8
458 7,09	532 7,44	616 7,79	711 8,14	819 8,49	938 8,84	1073 9,19	1224 9,54	1393 9,89	3241 12,4	9507 15,9
460 7,10	535 7,45	619 7,80	714 8,15	822 8,50	942 8,85	1077 9,20	1228 9,55	1398 9,90	3348 12,5	9786 16,0
462 7,11	537 7,46	621 7,81	717 8,16	825 8,51	945 8,86	1081 9,21	1233 9,56	1403 9,91	3459 12,6	
464 7,12	539 7,47	624 7,82	720 8,17	828 8,52	949 8,87	1085 9,22	1238 9,57	1408 9,92	3574 12,7	

TRANSFORMATION LOG²

TABLEAU 3 (10.000 à 99.000, de 1000 en 1000)

N. 10 ⁻³	10	20	30	40	50	60	70	80	90
0	16,0	18,5	20,0	21,2	22,1	22,8	23,5	24,0	24,5
1	16,3	18,7	20,2	21,3	22,2	22,9	23,5	24,1	24,6
2	16,6	18,9	20,3	21,4	22,2	23,0	23,6	24,1	24,6
3	16,9	19,0	20,4	21,5	22,3	23,0	23,7	24,2	24,7
4	17,2	19,2	20,5	21,6	22,4	23,1	23,7	24,2	24,7
5	17,4	19,3	20,6	21,7	22,5	23,2	23,8	24,3	24,8
6	17,7	19,5	20,8	21,7	22,5	23,2	23,8	24,3	24,8
7	17,9	19,6	20,9	21,8	22,6	23,3	23,9	24,4	24,9
8	18,1	19,8	21,0	21,9	22,7	23,4	23,9	24,4	24,9
9	18,3	19,9	21,1	22,0	22,8	23,4	24,0	24,5	25,0

TABLEAU 4 (100.000 à 990.000, de 10.000 en 10.000)

N. 10 ⁻³	100	200	300	400	500	600	700	800	900
0	25,0	28,1	30,0	31,4	32,5	33,4	34,2	34,8	35,5
10	25,4	28,3	30,2	31,5	32,6	33,5	34,2	34,9	35,5
20	25,8	28,5	30,3	31,6	32,7	33,6	34,3	35,0	35,6
30	26,2	28,7	30,5	31,7	32,8	33,6	34,4	35,0	35,6
40	26,5	28,9	30,6	31,8	32,9	33,7	34,5	35,1	35,7
50	26,8	29,1	30,7	32,0	33,0	33,8	34,6	35,2	35,7
60	27,1	29,3	30,9	32,1	33,0	33,9	34,6	35,2	35,8
70	27,4	29,5	31,0	32,2	33,1	33,9	34,7	35,3	35,8
80	27,6	29,7	31,1	32,3	33,2	34,0	34,7	35,3	35,9
90	27,9	29,8	31,3	32,4	33,3	34,1	34,8	35,4	35,9

1.000.000 → 36,0