

## VARIATIONS SAISONNIERES DE LA DIVERSITE SPECIFIQUE DES COPEPODES DE L'OCEAN INDIEN LE LONG DU 110°E\*

JEAN-ALFRED GUEREDRAT

Centre ORSTOM de Nouméa (Nouvelle Calédonie)

### ABSTRACT

During 6 cruises along the 110°E from 32°S to 9°S in the Indian Ocean, at about 22.30 hr, from surface to 200 m, 88 oblique hauls have been done, with a 5 foot Isaacs-Kidd midwater trawl having a nylon mesh no. 2 (aperture 0,366 mm) in the cod-end.

One hundred species of calanoid Copepods are listed. The 39 most important are numbered. With the object of doing a comprehensive study of the ecosystems in position and their time evolution during one year, the specific diversity is evaluated at the 88 stations. The diversity is measured with the information theory formulae (Shannon, 1948):

$$I = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

(n is the number of species and  $p_i$  the proportion of the total number

of individuals which belong to the  $i$ th species). We use also, two other values derived from this diversity indice and measuring the 'equitability' (Lloyd and Ghelardi, 1964).

Between 32°S and 9°S the usual increasing gradient of species diversity from the poles towards the equator, is masked by some hydrological cycles.

Related to the hydrological conditions, we note that the less diversified communities are not only in the south but also between 15°S and 24°S associated with the tropical water where this one overlaps the subtropical water.

All year long, at the boundary of the subtropical oxygen minimum water and the tropical oxygen minimum water, near 25°S, it appears that mixed communities with high diversity (owing to the meeting of the southern region) spread out.

Biologically the diversity accounts well for seasonal variations in the south of the transect. The high values of the 'equitability' (more than 70% on an average) from May to July shows that between 20°S and 30°S the Copepods community reaches its most mature level. This last stage of succession for our taxocenose coincides with the initial stage of phytoplankton population characterised by an important amount of pigments (Chl *a* and Chl *c*) and a very high productivity rate. Later appear the periods of the maximal abundance of Copepods followed by *Phronima* (Repelin 1970) Euphausiids (Roger 1966) or macroplankton and micronekton (Legand 1969). In the northern part the sequences of this succession are seasonally less well marked, the different stages are shorter and the maximum abundance lasts longer.

### INTRODUCTION

A partir d'une série de prélèvements effectués durant une année à des stations réparties le long d'un méridien dans la partie orientale de l'Océan Indien, nous nous proposons d'étudier les diverses communautés de Copépodes pélagiques échantillonnées. Dans cette optique nous cherchons à déterminer dans quelle

\*Presented at the 'Symposium on Indian Ocean and Adjacent Seas—Their Origin, Science and Resources' held by the Marine Biological Association of India at Cochin from January 12 to 18, 1971.

mesure l'étude de la totalité de l'écosystème peut rendre compte des éléments écologiques dont nous disposons. L'objet de nos investigations constitue un ensemble qui ne pourrait être abordé, que dans certaines limites, par l'étude analytique de ses différents éléments. Car cet ensemble est une 'structure' et comme telle ne résulte pas uniquement de la somme de ses composantes, mais elle possède des caractéristiques qui lui sont propres. Elle tient compte, par exemple, des rapports et interactions de ses éléments entre eux. Cette notion de 'totalité structurée' est évidemment difficile à évaluer. Nous utiliserons pour cela l'indice de diversité spécifique, dérivé de la théorie de l'information, comme expression numérique de cette structure. A partir des études précédentes faites sur les propriétés synthétiques de la diversité spécifique nous tenterons de dégager l'évolution des caractéristiques des écosystèmes le long du 110°E au cours d'une année.

MATERIEL ET METHODE

Au cours de six croisières, effectuées par la 'Division of Fisheries and Oceanography' de la C.S.I.R.O. d'Australie, dans l'Océan Indien le long du 110°E (Fig. 1), le Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa a réalisé un programme de prélèvements de zooplancton et de micronecton. D'août 1962 à août 1963, entre 32°S et 9°S, 93 traits obliques échantillonnant la couche 0-200 m ont été exécutés à l'aide d'un chalut pélagique Isaacs-Kidd de 5 pieds d'ouverture avec comme cul de chalut un filet à maille n° 2 (vide de maille 0,366 mm). Ces prélèvements étaient tous effectués vers 22h30, suivant une méthodologie unique. De plus les résultats des pêches ont été ajustés de manière à permettre leur correspondance avec un trait standard.

L'étude de 88 échantillons a permis d'identifier une centaine d'espèces de Copépodes calanoïdes. Parmi elles 39 nous ont semblé être représentatives de l'ensemble, à cause de leur importance numérique ou de leur distribution nettement tranchée. Elles ont fait l'objet de comptages et sont énumérées avec leur effectif global dans la liste suivante :

|  |        |  |       |
|--|--------|--|-------|
| <i>Euchaeta marina</i> .....           | 66.436 | <i>Euchirella brevis</i> .....         | 1.272 |
| <i>Pleuromamma abdominalis</i> .....   | 19.508 | <i>Euchaeta longicornis</i> .....      | 1.112 |
| <i>Neocalanus robustior</i> .....      | 18.458 | <i>Euchirella curticauda</i> .....     | 1.100 |
| <i>Pleuromamma xiphias</i> .....       | 17.241 | <i>Labidocera acuta</i> .....          | 1.022 |
| <i>Paraeuchaeta russelli</i> .....     | 13.870 | <i>Haloptilus spiniceps</i> .....      | 892   |
| <i>Undeuchaeta plumosa</i> .....       | 8.849  | <i>Candacia pachydactyla</i> .....     | 819   |
| <i>Rhincalanus cornutus</i> .....      | 7.775  | <i>Pleuromamma quadrungulata</i> ..... | 696   |
| <i>Eucalanus elongatus</i> .....       | 7.702  | <i>Candacia bipinnata</i> .....        | 641   |
| <i>Eucalanus attenuatus</i> .....      | 7.627  | <i>Scolecithrix danae</i> .....        | 632   |
| <i>Undinula vulgaris</i> .....         | 7.412  | <i>Arietellus aculeatus</i> .....      | 438   |
| <i>Euchaeta media</i> .....            | 4.713  | <i>Labidocera detruncata</i> .....     | 280   |
| <i>Candacia longimana</i> .....        | 3.844  | <i>Lophothrix latipes</i> .....        | 197   |
| <i>Eucalanus mucronatus</i> .....      | 3.738  | <i>Euchirella bitumida</i> .....       | 183   |
| <i>Chirundina streetsi</i> .....       | 2.363  | <i>Arietellus setosus</i> .....        | 163   |
| <i>Euchirella rostrata</i> .....       | 1.993  | <i>Euchaeta pubera</i> .....           | 121   |
| <i>Scottocalanus securifrons</i> ..... | 1.929  | <i>Undinula darwini</i> .....          | 114   |
| <i>Candacia aethiopica</i> .....       | 1.779  | <i>Arietellus plumifer</i> .....       | 80    |
| <i>Rhincalanus nasutus</i> .....       | 1.617  | <i>Gaetanus miles</i> .....            | 76    |
| <i>Euchirella messinensis</i> .....    | 1.479  | <i>Euchirella trigrada</i> .....       | 57    |
| <i>Undeuchaeta major</i> .....         | 1.466  |  |       |

La taille des échantillons, dont les effectifs dépassent en moyenne 2600 individus, nous paraît suffisante pour le calcul de la diversité spécifique de la taxocénose que constitue les Copépodes.

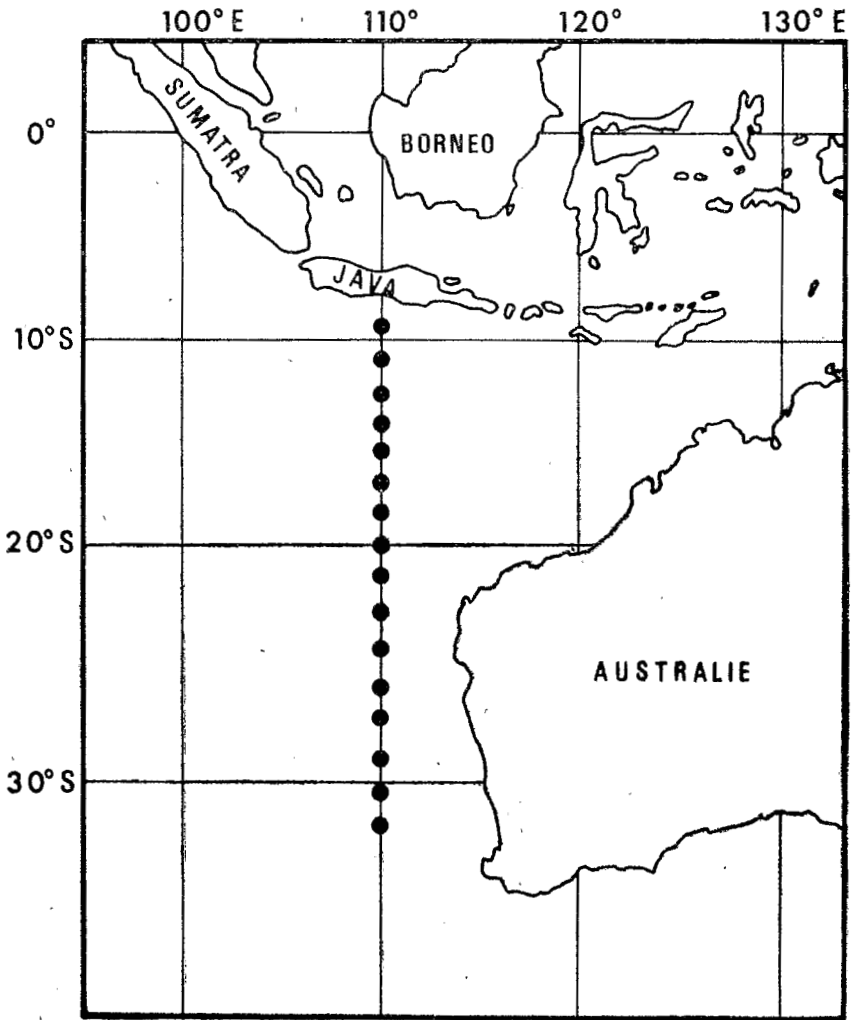


Fig. 1. Position des stations le long du 110°E.

L'expression de l'information d'un message de Shannon (1948) appliquée par Margalef (1957) à la mesure de la diversité en écologie a été utilisée, soit :

$$I = - \sum_{i=1}^n p \log_2 p$$

où  $n$  est le nombre d'espèces et  $p_i$  le pourcentage de l'espèce  $i$  par rapport à l'ensemble de l'échantillon. Cette diversité s'exprime en bits/individu. Rappelons qu'une telle expression de la diversité présente deux avantages principaux : d'une part elle n'implique aucune hypothèse sur la distribution des effectifs entre eux et d'autre part elle tient compte tout à la fois du nombre d'espèces et des rapports d'abondance des différentes espèces (ou indice de dominance). Margalef (1970) souligne qu'il n'y a pas lieu de dissocier ces deux composantes de la diversité. Cependant nous pensons que dans notre cas où toutes les espèces présentes ne sont pas prises en considération l'indice obtenu tient essentiellement compte de la 'dominance'. La valeur de cette seule composante ne devrait pas différer beaucoup de celle de la diversité que nous avons calculée avec un nombre limité d'espèces, et elle devrait donc être une représentation plus fidèle, quoique possédant moins d'information. Pour le calcul de cette composante deux expressions peuvent être employées. La

plus simple est le rapport  $\frac{I}{I_{\max}}$  où  $I_{\max}$  est la diversité maximale et représente

le cas extrême où tous les effectifs sont égaux, on a alors  $I_{\max} = \log_2 n$ . L'autre expression ou 'équitabilité' (Llyod et Ghelardi, 1964) rapporte la distribution observée à celle du modèle de MacArthur et le quotient des indices, qui sont des expressions logarithmiques, est remplacé par celui du nombre ( $n$ ) d'espèces observé et du nombre ( $n'$ ) d'espèces de la distribution de MacArthur qui aurait la même

diversité que celle observée, soit :  $\mathcal{E} = \frac{n'}{n}$  et

$$I_{\text{observé}} = I_{\text{MacArthur}} = - \sum_{i=1}^{n'} p_r \log_2 p_r$$

$$\text{avec } p_r = \frac{1}{n'} \sum_{i=1}^{i=n'+1-r} \frac{1}{n'-i+1}$$

$p_r$  étant le pourcentage de l'espèce de rang  $r$ , l'espèce la plus abondante ayant le premier rang.

Les variations saisonnières en fonction de la latitude de ces trois valeurs sont représentées dans les figures 2, 3, et 4. Elles sont peu différentes car le nombre d'espèces pris en considération varie très peu d'une station à l'autre.

#### RESULTATS

L'examen des différentes cartes de la diversité semble révéler la prédominance d'une zonation latitudinale, alors que la distribution de l'ensemble des Copépodes (Fig. 5) paraît davantage influencée par les phénomènes saisonniers. Mais l'évolution latitudinale de la diversité spécifique ne se fait pas dans un sens précis et quelques variations saisonnières apparaissent également. Ainsi les zones de faible diversité sont grossièrement associées à celles où la densité de Copépodes est la plus forte. Cette relation est signalée par Margalef (1967) qui note pourtant qu'elle n'est pas toujours réalisée.

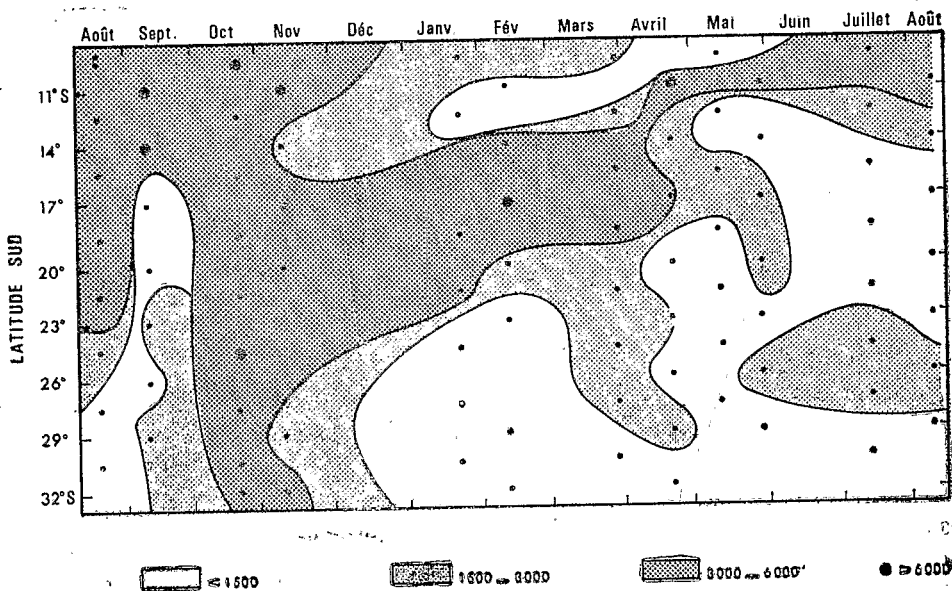


Fig. 2. Distribution saisonnière et latitudinale de l'indice de diversité spécifique (I).

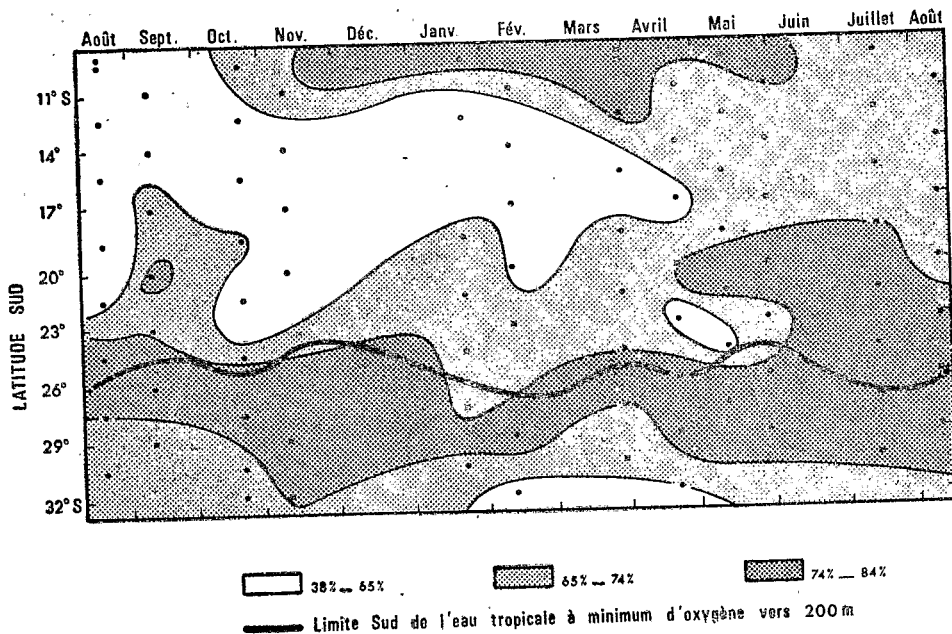


Fig. 3. Distribution saisonnière et latitudinale du rapport  $\frac{I}{I_{max}}$  et limite sud de l'eau tropicale à minimum d'oxygène vers 200 m (d'après Rochford, 1969).

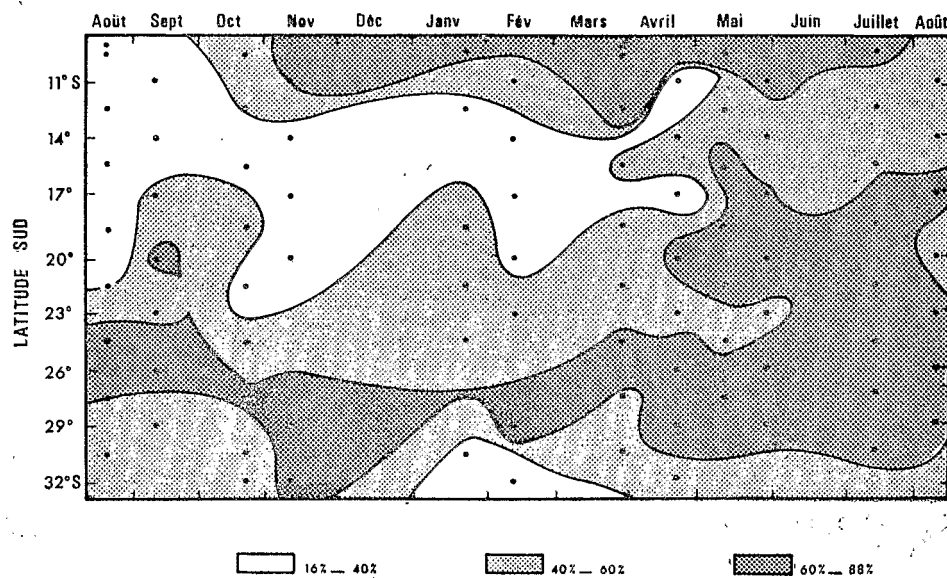


Fig. 4. Distribution saisonnière et latitudinale de l' 'équité'.

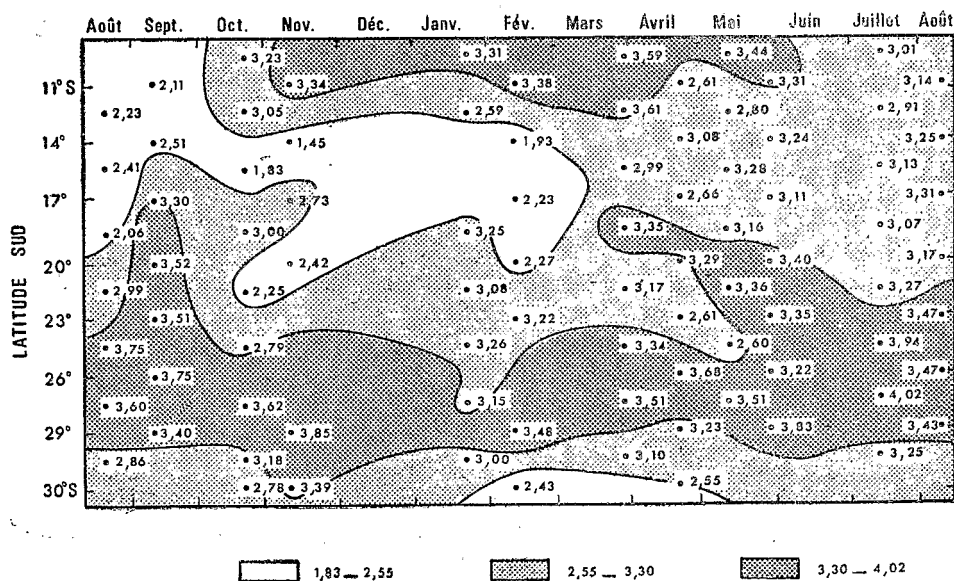


Fig. 5. Distribution saisonnière et latitudinale de l'ensemble des Copépodes calanoïdes.

Plus précisément nous nous proposons d'étudier les variations latitudinales et saisonnières de la diversité de la taxocénose.

#### *Evolution latitudinale :*

La théorie générale de l'évolution le long d'un méridien prévoit la diminution de la diversité quand on s'élève en latitude (Margalef, 1963 ; Pianka, 1966). De 9°S à 32°S le long du 110°E cette évolution n'est pas nette. Soulignons que cette diminution ne s'observe pas, sans doute, pour les mêmes raisons qui expliquent que l'augmentation de la densité planctonique, classiquement admise de l'équateur aux pôles n'apparaît pas non plus. Ceci est peut-être dû à la faible étendue de la radiale explorée, et est très probablement, lié à la présence de certains éléments du système de courants équatoriaux, lequel modifie les conditions hydrologiques aux basses latitudes. En effet Wyrcki (1962) signale l'existence d'un upwelling sur la limite nord du courant sud équatorial dans cette région de l'Océan Indien. De même la formation des courants équatoriaux s'accompagne d'un upwelling dans la zone de la bordure orientale de tous les autres océans. Une étude plus précise de l'évolution latitudinale doit être donc conduite en fonction de l'hydrologie du milieu. Les traits ayant échantillonné les 200 premiers mètres c'est cette couche qui doit influencer le plus sur la taxocénose malgré la capture, de nuit, d'organismes qui vivent le jour dans des eaux plus profondes.

Pour cette couche (0-200 m) la schématisation des caractéristiques hydrologiques de la radiale peut se faire à partir des conclusions de Rochford (1969). Mais quelque soit sa simplicité une telle schématisation ne peut être établie sans tenir compte des variations saisonnières. Ainsi l'étude de l'évolution latitudinale de la diversité en relation avec le milieu ne saurait être entreprise en détail sans faire intervenir le facteur saisonnier. Il semble donc que l'éventuel gradient latitudinal de la diversité soit très influencé et, dans une certaine mesure, masqué par les changements saisonniers du milieu, par les cycles biologiques des différentes espèces et enfin par les stades de succession de populations. Nous sommes donc conduits à envisager les variations de la diversité simultanément en fonction du temps et de l'espace.

#### *Evolution latitudinale et saisonnière :*

Dans les 200 premiers mètres, Rochford (1969) distingue deux couches de 0 à 50 m et de 50 à 200 m. Dans la couche superficielle il souligne au nord la présence du courant sud-équatorial. Ce courant est généralement lié à un upwelling bien caractérisé de mai à septembre, durant la période de la mousson du sud-est. Simultanément une forte concentration de phosphate inorganique s'observe à la base de la couche euphotique (Wyrcki, 1962). D'après Rochford (1969), lors de nos prélèvements, aucun enrichissement significatif en sels nutritifs n'apparu en surface, même pendant le maximum printanier de l'upwelling. Cependant pour la même série de croisières dans cette région et à cette même période Humphrey et Kerr (1969) notent les teneurs les plus élevées en chlorophylles *a* et *c* (fig. 6) et Jitts (1969) observe de très fortes valeurs de la productivité primaire dans la couche 0-50 m (fig. 7). Tranter et Kerr (1969) signalent des concentrations importantes de zooplancton capturé à l'aide d'un filet type I.O.S.N. (vide de maille 0,33 mm) de 200 m à la surface. Or d'après Margalef (1967) la présence d'un upwelling, la richesse en sels nutritifs, en phytoplancton et en zooplancton surtout s'il s'agit, essentiellement, d'organismes d'un niveau trophique très bas, et enfin la forte production primaire sont diverses caractéristiques généralement associées à une biocénose très peu diversifiée comme cela apparaît ici pour la communauté de Copépodes.

Au centre et au sud de la radiale, dans la couche 0-50 m l'eau tropicale atteint 20°S en automne et en hiver, alors qu'en été l'eau subtropicale, poussée par le courant ouest-australien, arrive vers le nord à 25°S. Les fortes diversités s'observent principalement dans cette dernière zone où le courant apporte des eaux à caractéristiques plus océaniques dans lesquelles se développent généralement des populations plus diversifiées (Margalef, 1967).

Mais la véritable distinction entre la diversité de l'eau tropicale et celle de l'eau subtropicale devrait apparaître, si elle existe, en tenant compte de l'intégralité de la couche explorée. Entre 50 et 200 m Rochford (1969) distingue le long du méridien deux masses d'eau à minimum d'oxygène, l'une tropicale et l'autre subtropicale. La bordure commune de ces eaux varie peu au cours de l'année (Fig. 3) et atteint à la fin de l'été et en automne vers 26°S sa limite sud. A la rencontre de ces deux eaux il semblerait, que le mélange de deux faunes plus ou moins distinctes soit responsable de l'augmentation de diversité qui s'y observe. En effet, certaines espèces sont cantonnées dans la zone située au sud de 26°S (*Euchaeta pubera* et *Euchirella trigrada*) ; d'autres y ont leur maximum de densité (*Undeuchaeta plumosa* et *Euchaeta media*). En outre des espèces nettement prédominantes dans le nord cessent de l'être et ont à la limite sud de l'eau tropicale, des effectifs du même ordre de grandeur que ceux d'autres espèces de l'eau subtropicale ce qui entraîne une augmentation de l'indice de diversité. En somme c'est principalement au niveau de sa limite nord que l'eau subtropicale possède une population plus diversifiée que celles de l'eau tropicale.

De la surface à 200 mètres de profondeur, les variations de la richesse et de l'épaisseur de la 'couche de mélange', décrite par Rochford (1969), peuvent être retenues comme des facteurs écologiques intéressants. Dans cette couche les variations de sels nutritifs ne sont pas décelables le long de la radiale, seule une très légère supériorité de la teneur en phosphate inorganique s'observe en hiver ; à cette même époque nous constatons une augmentation de l'épaisseur de cette couche et ce surtout dans le sud où elle s'enfonce jusqu'à 100 ou 200 m. A cause de la faible épaisseur de la couche homogène, dans le centre et le nord de la radiale (10 à 50 m), nos traits de 0-200 m ont échantillonnés deux milieux distincts, séparés par une thermocline plus ou moins marquée cependant les faibles diversités qu'on y observe ne semble pas témoigner d'une hétérogénéité faunistique. L'incidence des variations de la 'couche de mélange' sur la diversité serait principalement liée aux stades de successions que nous allons décrire.

#### Stades de succession :

Les diverses considérations hydrologiques ne peuvent à elles seules expliquer l'évolution saisonnière de la diversité, qui reflète la succession des populations de la taxocénose dans le temps.

En effet de juin à août 1963, Humphrey et Kerr (1969) signalent tout au long de la radiale les plus fortes concentrations de chlorophylles *a* et *c* dans la colonne 0-150 m (Fig. 5). Ce maximum peut être relié au léger enrichissement en sels nutritifs de la 'couche de mélange'. Or d'août à décembre 1962 le grand développement des Copépodes serait produit par la prolifération identique de phytoplancton qui a du la précéder et dont les dernières traces sont visibles d'ailleurs en août 1962. C'est à cette époque (août à janvier), que s'observent les nombres les plus élevés de femelles d'*Euchaeta marina* et d'*Undeuchaeta plumosa* porteuses de spermatophore (et aussi d'ovisac pour *Euchaeta marina*) ; ainsi que les pourcentages les



plus forts de ces dernières pour l'ensemble des individus de ce sexe pour chacune de ces deux espèces. De même nous trouvons un maximum très marqué de l'abondance des copépodites d'*Euchaeta marina* qui représentent plus de 60% de l'effectif de l'espèce. Margalef (1963) signale, précisément, que les aires de pontes ou de

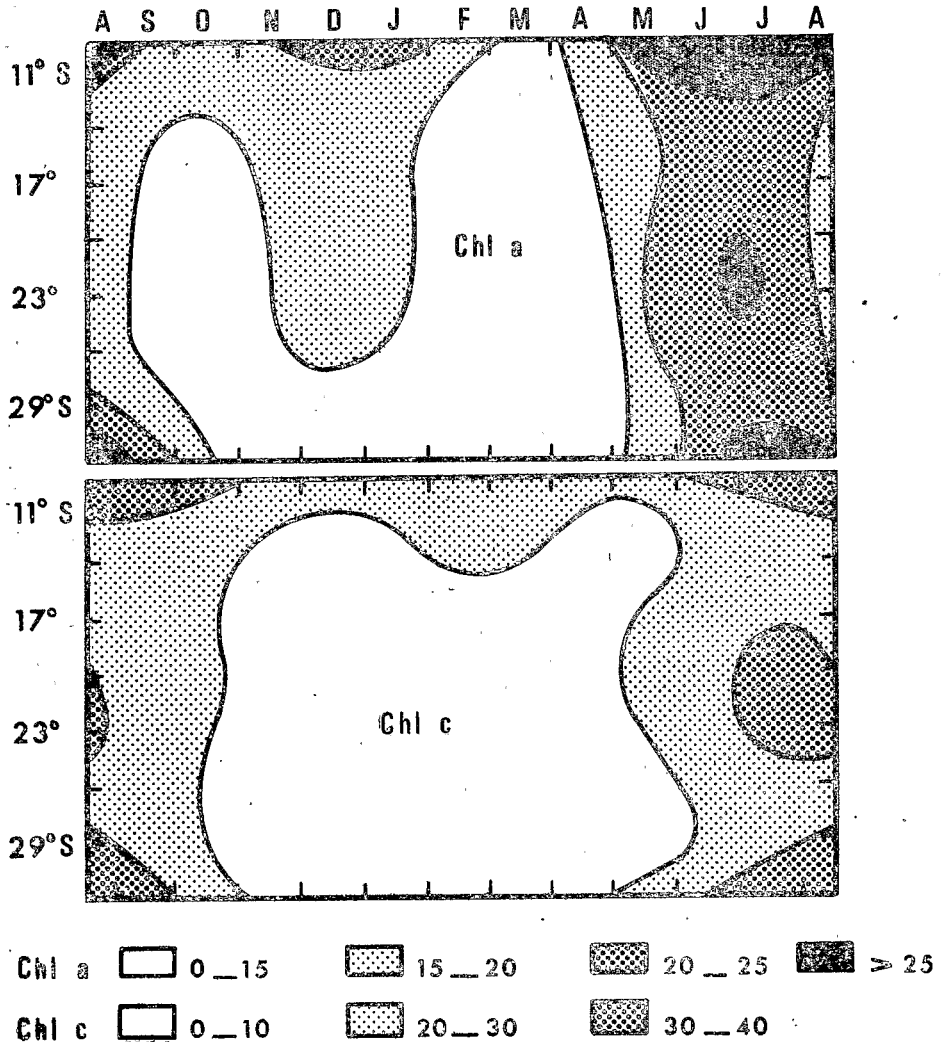


Fig. 6. Distribution saisonnière et latitudinale des chlorophylles a et c en mg/m<sup>2</sup> à 08 heures pour la colonne 0-150 m (d'après Humphrey et Kerr, 1969).

développement à succès coïncident dans le temps et l'espace avec les régions où la nourriture est plus disponible et où les communautés sont dans un stade primitif de succession, de faible diversité et ont une grande production. Ceci paraît être en accord avec nos observations, puisque la prolifération de l'ensemble des Copépodes

et plus particulièrement celle d'*Euchaeta marina* coïncide avec la zone de faible diversité. De plus les résultats de Jitts (1969) nous montrent que la période de forte productivité primaire se continue au-delà de celle pendant laquelle il y a d'importantes concentrations de phytoplancton (Fig. 6 et 7). Cette prolongation confirme donc une forte production primaire d'août à décembre qui dénote un stade jeune de succession, en liaison avec la diversité faible de la taxocénose des Copépodes. En outre la décroissance du phytoplancton, malgré l'intense productivité, est très probablement la conséquence du broutage de la population de Copépodes composée en grande partie de copépodites, donc essentiellement herbivore.

Au nord de 11°S, le stade jeune de succession est rapidement remplacé par une communauté de plus grande maturité et de plus forte diversité. Alors qu'entre 11 et 26°S le stade de maturité n'est atteint qu'en avril. A la limite des eaux à minimum d'oxygène tropicale et subtropicale le maximum de maturité se différencie à peine dans cette zone très diversifiée.

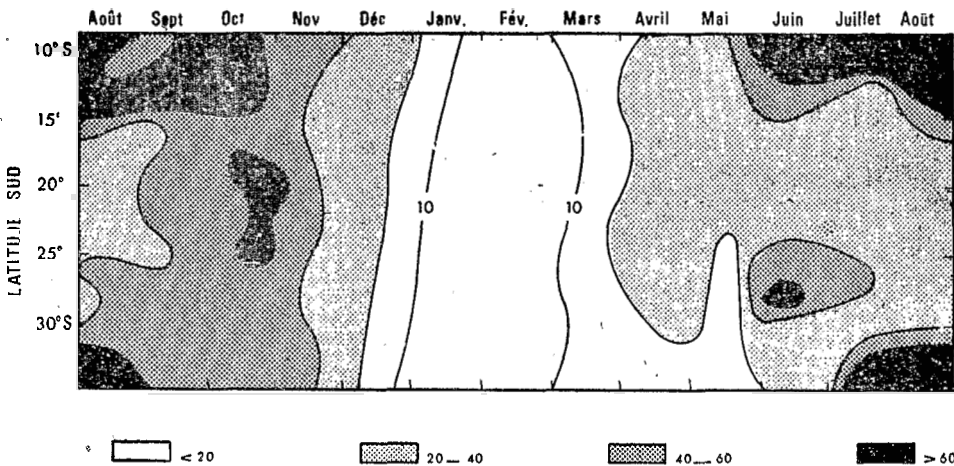


Fig. 7. Distribution saisonnière et latitudinale du taux de la production primaire, en mg C/hm<sup>2</sup> pour la colonne 0-150 m (d'après Jitts, 1969).

#### Evolution générale de la biocénose :

Les stades de succession mis en évidence par la diversité spécifique de la population de Copépodes, semblent observables à d'autres niveaux taxonomiques. Pour l'ensemble de la biocénose échantillonnée par le chalut pélagique, Legand (1969) distingue une vingtaine de groupes ou taxa appartenant au plancton, macroplancton et micronecton. Le maximum principal de concentration, tout au long de la radiale se situe pour la plupart des groupes, d'août à novembre. Lors de l'étude du cycle saisonnier des *Phronimidae*, Repelin (1970) note que ' d'une manière générale, pour l'ensemble des espèces, le repeuplement principal prend place au printemps '. Pour les Poissons mésopélagiques, Legand et Rivaton (1967) indiquent un maximum d'individus en octobre-novembre de même pour les larves de poissons. L'époque de faible diversité spécifique de la population de Copépodes, peut être considérée, pour l'ensemble de la faune échantillonnée et, en particulier, pour les Poissons et les *Phronimidae* comme la période où la biocénose est dans un stade primitif de succession.

Dans le nord de la radiale Legand (1969) montre que les plus grandes concentrations de plancton collectées à l'aide d'un filet Clarke-Bumpus, les maxima de plancton du chalut pélagique et du micronecton se succèdent d'août à décembre, décrivant ainsi une élévation du niveau trophique de l'écosystème au cours du temps, qui traduit une augmentation de maturité de la communauté à partir du stade jeune d'août.

Sur l'intégralité de la radiale, l'augmentation de la taille moyenne des Poissons, à partir de janvier-février, conduit à un maximum en mai-juin (Legand et Rivaton, 1967). Il est à peu près de même pour l'Amphipode *Phronima sedentaria* dont les plus grandes tailles moyennes s'observent d'avril à septembre (Repelin, 1970). Cette augmentation puis la stabilisation des tailles moyennes témoignent de la même évolution de la maturité de l'écosystème, que celle mise en évidence par la croissance de la diversité spécifique de la population de Copépodes.

### CONCLUSIONS

Les données et les résultats physico-chimiques et biologiques de la série de six croisières faites le long du 110°E de 32°S à 9°S entre août 1962 et août 1963, ont été considérés comme les composantes d'un écosystème. L'étude de l'évolution latitudinale et saisonnière de cet ensemble envisagé comme étant une structure, a été tentée par l'intermédiaire de la diversité spécifique de la population de Copépodes calanoides collectée. L'indice de diversité fournie par la théorie de l'information et l' "équitabilité" qui en dérive, donnent une image de la distribution des 39 espèces entre-elles pour les 88 stations. Dans la zone prospectée l'augmentation de la diversité n'est pas observée de 32°S à 9°S. Cependant la diversité rend compte de l'influence sur la population de Copépodes des principales variations latitudinales et saisonnières des caractéristiques hydrologiques, quoique celles-ci soient relativement très faibles. Mais dans le cas présent cette méthode d'étude traduit principalement l'évolution de la maturité de la taxocénose des Copépodes. Les traits généraux de cette évolution de la maturité peuvent d'ailleurs être étendus à l'ensemble de la bioécénose.

### SUMMARY

88 samples were taken at about 22h30, in the upper 200 m, in Indian Ocean, along 110°E from 32°S to 9°S, during six cruises between August 1962 and August 1963, with a 5 ft Isaacs-Kidd midwater trawl, having a nylon mesh n° 2 (aperture 0,366 mm) in the cod end.

From one hundred species of calanoid Copepods, the 39 most important have been counted. For a study of the evolution of the seasonal and latitudinal variations of Copepods populations as a 'structure', the species diversity has been calculated. This index derives from the information theory formula (Shannon, 1948):

$$I = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i \quad (\text{where } n \text{ is the number of species in a sample and } p_i \text{ the percentage of}$$

individuals that belong to the  $i$ th species). Two other values derived from this expression and measuring the 'equitability' (Lyod and Ghelardi, 1964) have been used too.

Highest diversities fit roughly with lowest densities of Copepods.

From 32°S to 9°S the uniformly increasing diversity generally observed when latitudes lessen, is not apparent here and is probably masked by some seasonal variations of the hydrological characteristics of the equatorial currents system and biological cycles.

In the north, during the south-east monsoon ; the upwelling, the phytoplankton and low trophic level zooplankton maximums, and high primary production rates coincide well with the minimum diversity.

At the boundary of the low oxygen tropical and subtropical waters, the meeting of two different populations seems to account for the diversity increase.

There are : from June to August the chlorophylls maximum and from August to December the Copepods proliferation with the highest proportion of females with spermatophores (after copulation) and ovisacs, the greatest abundance of copepodites and highest primary production rates. All this confirms that in this period the taxocenose is in its less mature stage of succession of populations, and this is clearly denoted by the low diversity.

The succession of populations showed by the Copepods diversity is apparently the same for the total plankton, macroplankton and micronekton, and more specially for some *Fishes* and *Phronimidae* species.

The diversity in our samples along 110°E accounts mainly for the evolution of the maturity of the ecosystem as a whole.

## REFERENCES

- HUMPEREY, G. F. and KERR, J. D. 1969. Seasonal variations in the Indian Ocean along 110°E. III. Chlorophylls *a* and *c*. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, **20** : 55-64.
- JITTS, H. R. 1969. Seasonal variations in the Indian Ocean along 110°E. IV. Primary production. *Ibid.*, **20** : 65-75.
- LEGAND, M. 1969. Seasonal variations in the Indian Ocean along 110°E. VI. Macroplankton and micronekton biomass. *Ibid.*, **20** : 77-84.
- LEGAND, M. et RIVATON, J. 1967. Cycles biologiques des Poissons mésopélagiques dans l'est de l'Océan Indien. II. Distribution moyenne des principales espèces de l'ichtyofaune. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **5**(4) : 73-98.
- LLOYD, M. and CHELARDI, R. J. 1964. A table for calculating the equitability component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, **33** (2) : 217-225.
- MARGALEF, R. 1957. La teoría de la información en ecología. *Mem. Real. Acad. Ciencias Artes Barcelona* **32** : 373-449.
- . 1963. Succession in marine populations. *Advancing frontiers of plant Sciences* **2** : 137-168.
- . 1967. Some concepts relative to the organisation on plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **5** : 257-289.
- . 1970. Perspectives et limitation de la notion de diversité. *Inv. Pesq.* **34** (1) : 65-72.
- PIANKA, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity a review of concepts. *Am. Nat.*, **100**(910) : 33-46.
- REPELIN, R. 1970. *Phronimidae* du Bassin Indo-Australien (Amphipodes Hypérides). Cycle génital et répartition saisonnière. Relations quantitatives et écologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **8** (2).
- ROCHFORD, D. J. 1969. Seasonal variations in the Indian Ocean along 110°E. I. Hydrological structure of the upper 500 m. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, **20** : 1-50.
- SHANNON, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell. Syst. Tech. J.*, **27** : 379-423.
- TRANter, D. J. and KERR, J. D. 1969. Seasonal variations in the Indian Ocean along 110°E. V. Zooplankton biomass. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, **20** : 77-84.
- WYRTKI, K. 1962. The upwelling in the region between Java and Australia during the south east monsoon. *Ibid.*, **13** : 217-225.

Reprinted from: JOURNAL OF THE MARINE BIOLOGICAL  
ASSOCIATION OF INDIA, Vol. 14, No. 1, pp. 148-159, 1972

Variations Saisonnières de la Diversité  
spécifique des Copepodes de l'Océan  
Indien de long du 110°E

BY

JEAN-ALFRED GUEREDRAT

PRINTED AT THE DIOCESAN PRESS, MADRAS  
1973

-9 SEP. 1974  
O. R. S. T. O. M. Ex 1  
Collection de Référence  
n° — 70460cca.