

Essai d'utilisation de la diversité spécifique dans l'analyse des communautés de copépodes planctoniques du lagon de Nouvelle-Calédonie

D. Binet

Antenne ORSTOM (Office Français de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer), Centre IFREMER de Nantes;
 B.P. 1049, F-44037 Nantes cédex, France

Abstract

Attempt to use specific diversity in the analysis of planktonic copepod communities in the New Caledonian lagoon

During a one-year survey of the south-western part of the New Caledonian lagoon (February 1978–April 1979), zooplankton was sampled at eight stations representing different biotopes. This paper attempts to explain the regional dynamics of the copepod community by means of specific diversity (H) and its components: number of species (S) and evenness ($H:H_{\max}$). For each station, cumulative samples were computed by progressively summing the successive samples. The diversities of these cumulative samples form a temporal-diversity spectrum. This spectrum is characteristic of the stability or variability of the population at each station. It appeared to be closely related to the date of the starting point of the cumulation. Therefore, a mean annual spectrum was calculated for each station, by averaging all the spectra obtained from different starting points. This mean annual-diversity spectrum offset seasonal variations, and seemed to be characteristic of the station's taxocoenose. It tended asymptotically towards the diversity of the yearly cumulated sample (composite sample made up of all samples collected during a year at the same station). In most cases, the spectrum tended towards this asymptote at lower values. However, at some stations, where a single species greatly outnumbered the others, the diversity of the yearly composite sample was lower than that of each individual sample. Thus, for these latter stations, the curve of the spectrum tended towards its asymptote at upper values. Rank-frequency curves were also used to reveal the distribution of individuals among species in the yearly cumulated samples, and proved to be very characteristic of the different stations. According to Legendre and Legendre, the number of species is a function of the stability of the environment and the evenness of the species' distribution is inversely proportional to the biological activity of the

environment. A pattern of regional variations is proposed from the interpretation of the yearly averaged or cumulated indexes (H , S , H/H_{\max}) at the different stations. Open-sea and mid-lagoon populations have almost equivalent diversities, but these diversities are not attained in the same manner. The open-sea population benefits from a stable (highly predictable) environment and has a great number of species; high interspecific competition, due to the scarcity of food, leads to a moderate evenness. In the less stable environment of the mid-lagoon, the number of available niches is lower, resulting in less species, but the greater abundance of food induces less interspecific competition and, consequently, high occupation rates of the niches available, i.e., high evenness. At the boundaries of its biotope, the mid-lagoon population suffers two kinds of stress: terrestrial run-off near the coast and turbulence from breakers, and predation by plankton-feeders around the barrier reef. These stresses decrease both species richness and evenness. Elimination of most species results in the dominance of *Acartia amboinensis* in a deep, fjord-like river mouth, and of *A. australis* in the reef areas. The mixing of lagoon and open-sea plankton in the vicinity of the channel is reflected by an inflection point in the frequency-rank curves. The outcome of these exchanges is probably an exportation of plankton from the lagoon towards the open sea. This may be viewed as an exploitation of the lagoon ecosystem by the open-sea ecosystem, inhibiting a full maturation of the former.

Introduction

L'écologiste, confronté à une matrice (descripteurs–observations) de dimensions importantes, recourt souvent aux méthodes d'analyses multivariées pour en extraire l'inertie essentielle, interprétable. Ces méthodes peuvent être elles-mêmes complétées par des techniques de classification. Le résultat est une image synthétique de la

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

N° :

42 338

Cpte :

B

14 SEP. 1995

ORSTOM Documentation



010000403

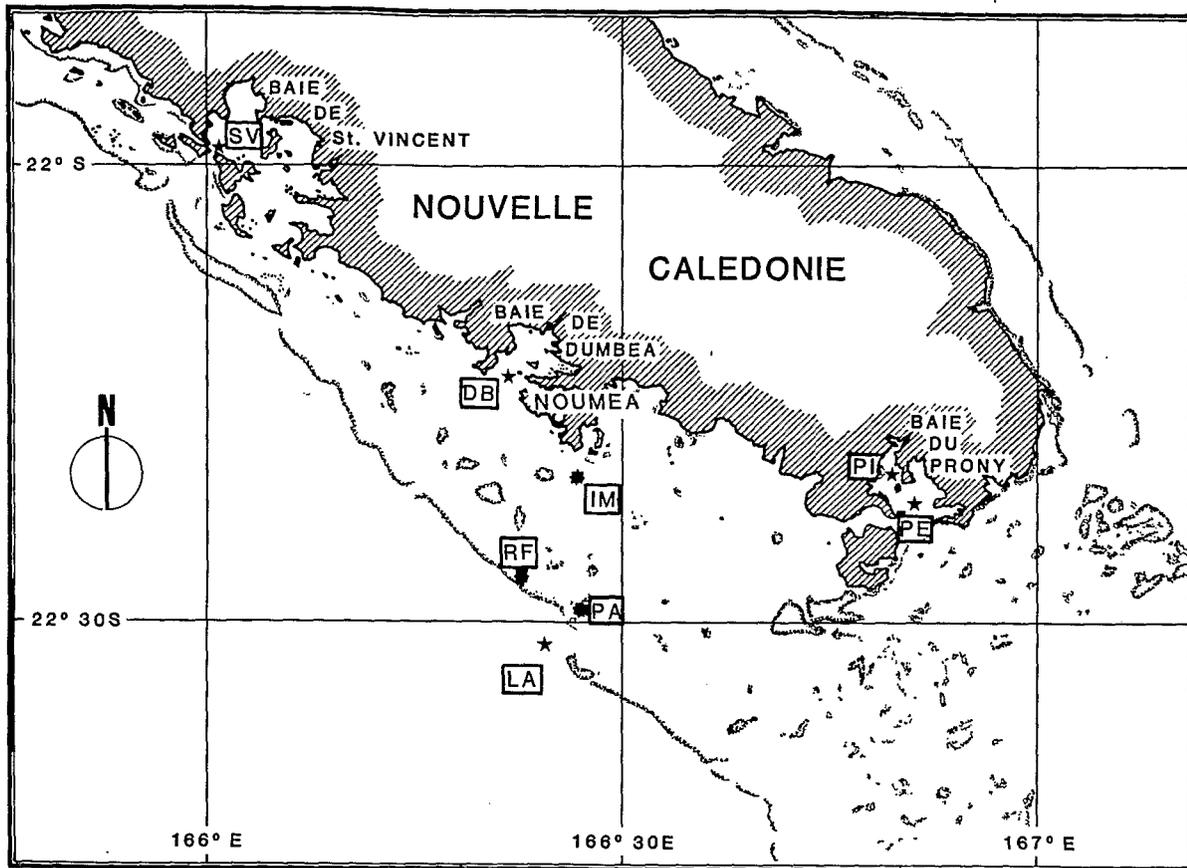


Fig. 1. Situation des stations. SV: Saint-Vincent; DB: Dumbéa; IM: Ilot Maître; RF: Récif; PA: Phare Amédée; LA: Large; PI: Prony interne; PE: Prony externe

avoir défini pour chaque station un intervalle de 12 mois pendant lesquels elle a été convenablement échantillonnée, on cumule pour chaque espèce les effectifs m^{-3} des récoltes successives. Puis on calcule, pour chaque récolte composite j , la diversité correspondante. On obtient une série de diversités cumulées (Hc_j) pour les cumuls des récoltes 1, puis 1 et 2, 1+2+3, etc jusqu'à 1+2+3+...+ n . On appellera «spectre chronologique de la diversité» l'ensemble de ces diversités cumulées. On observe aisément (Fig. 6) que l'allure de ces spectres diffère considérablement selon le point de départ du cumul, ce qui traduit la non-isotropie de l'axe temporel. En effet, les variations saisonnières sont vraisemblablement autre chose qu'un bruit de fond. Mais dans la mesure où un écosystème est le siège de nombreuses interactions à court et à long terme, on peut décider d'éliminer les variations saisonnières et de ne s'intéresser qu'aux phénomènes de régulation qui agissent à l'échelle de l'année.

Aussi, dans la mesure où l'ensemble des observations représente une image du cycle annuel conceptuel et non seulement une succession de récoltes, on calcule un spectre à partir de chacune des récoltes en y intégrant progressivement toutes les autres. Ainsi, le cumul commençant à la première récolte se termine à la dernière, le cumul commençant à la seconde récolte se termine par la première et

le cumul commençant à la $n^{\text{ième}}$ récolte se termine à la $(n-1)^{\text{ième}}$. Enfin, on calcule une série de diversités cumulées moyennes ($\bar{H}c_j$), moyennes des Hc_j obtenues par le cumul de une, puis deux puis trois récoltes et ainsi de suite. On appellera l'ensemble «spectre annuel moyen de diversité».

Composantes de la diversité

Odum (1969) remarque que la formule de Shannon-Wiener combine les composantes de variété (nombre d'espèces) et d'équitabilité (répartition des individus entre les espèces) et risque d'obscurcir le comportement de ces deux aspects différents de la diversité. En effet, on montre que l'indice de diversité tend vers une limite supérieure:

$$H_{\max} = \log_2 S \quad (2)$$

atteinte lorsque toutes les espèces présentes ont le même effectif. Aussi, il paraît intéressant de mesurer par une diversité relative:

$$R = \frac{H}{H_{\max}}, \quad (3)$$

le degré de diversité atteint par le peuplement, pour le nombre d'espèces S qu'il possède. C'est l'«evenness» de Pielou (1966), terme que Legendre et Legendre (1979)

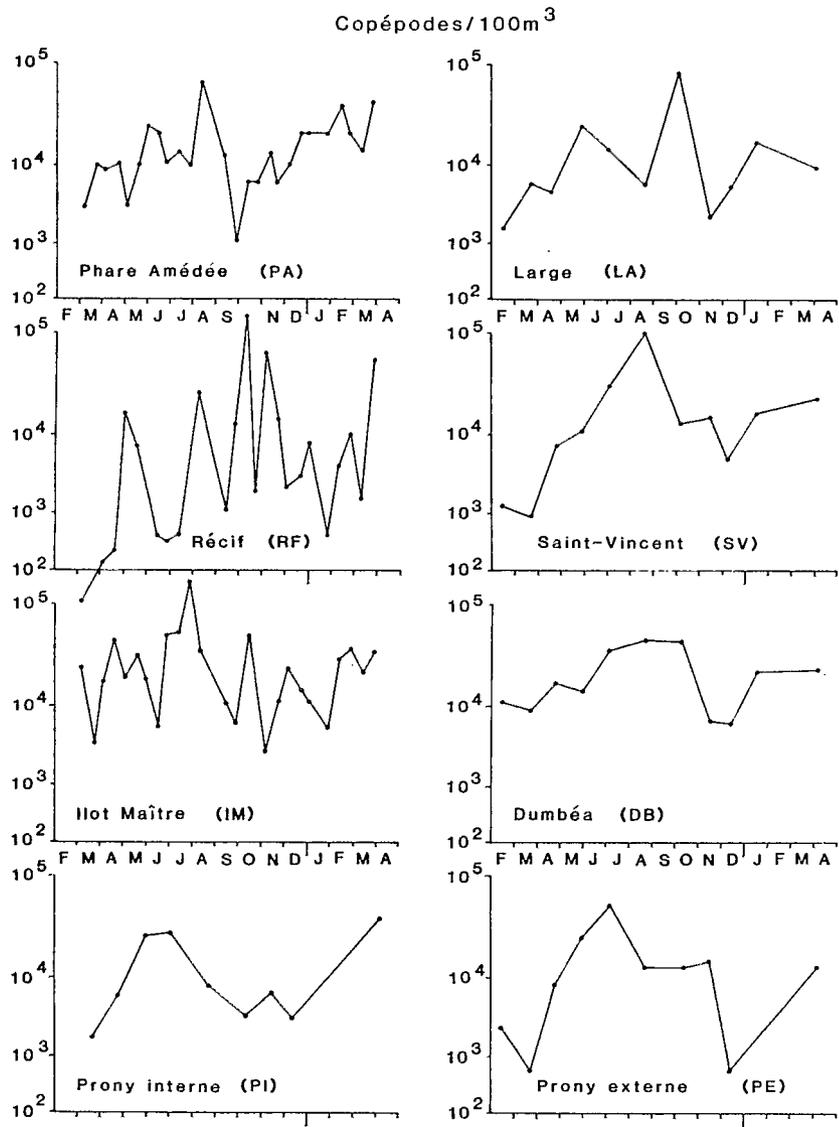


Fig. 2. Effectifs des copépodes par 100 m³, métrique log²

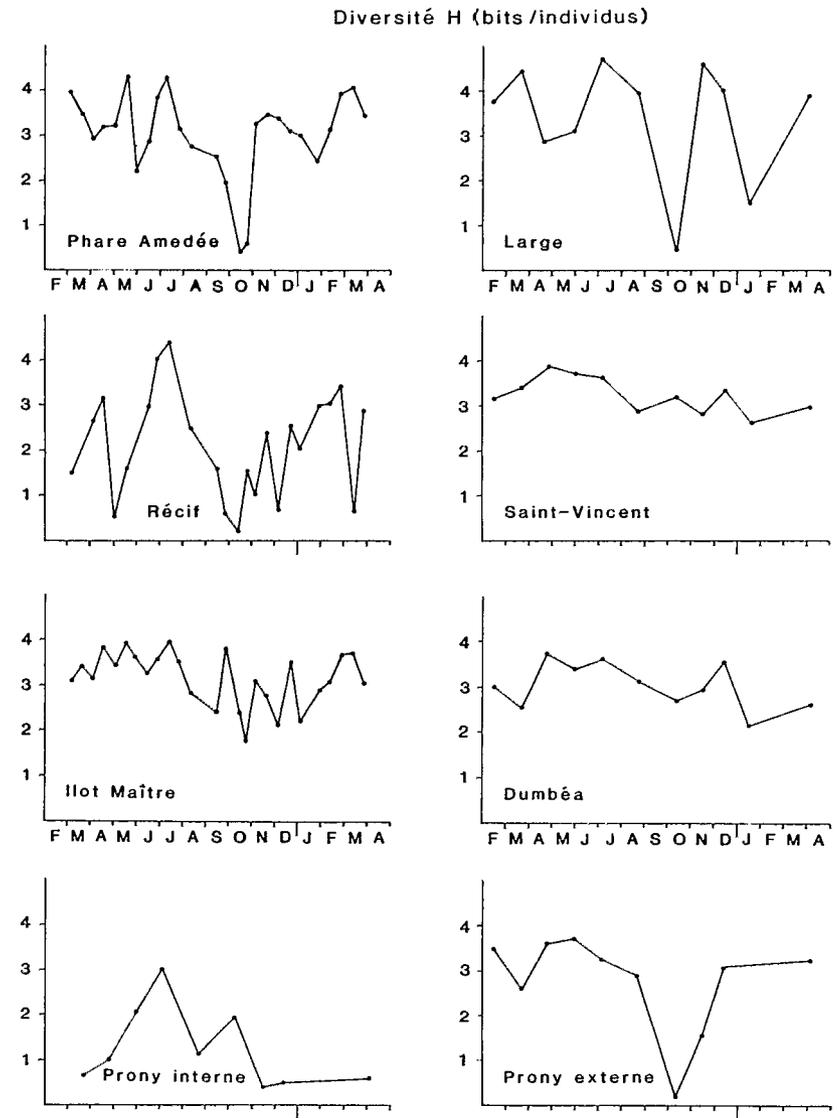


Fig. 3. Diversité spécifique (H)

Tableau 1. Moyennes de quelques éléments de la diversité spécifique et coefficient de variation des effectifs (σ/N). H : diversité de Shannon-Wiener (bits individu⁻¹); S : nombre d'espèces; $R = H/H_{\max}$: régularité; N : effectifs de copépodes par m²; n : nombre de récoltes effectuées pendant les 12 mo considérés

	Phare Amédée	Large	Récif	Baie de St Vincent	Ilot Maître	Baie de Dumbéa	Prony interne	Prony externe
H	2.99	3.34	2.16	3.25	3.15	3.08	1.35	2.71
S	36	50	21	25	27	24	15	19
R	0.58	0.59	0.49	0.71	0.66	0.68	0.34	0.63
N	180	170	172	204	296	217	107	149
σ/N	0.89	1.46	1.94	0.66	1.08	0.72	1.01	1.12
n	24 ^b	10 ^a	22 ^b	10 ^a	24 ^b	10 ^a	8 ^a	9 ^a

^a 1ère récolte le 15 février 1978, dernière récolte le 16 janvier 1979

^b 1ère récolte le 4 avril 1978, dernière récolte le 27 mars 1979

traduisent par «régularité». Il existe d'autres formulations de ces concepts, nous nous en tiendrons à celles-là en remarquant qu'elles sont liées par l'équation:

$$H = R \log_2 S \quad (4)$$

montrant que la diversité spécifique est fonction du nombre d'espèces et de la régularité de leur distribution. Une même diversité peut donc être atteinte par une régularité élevée et un faible nombre d'espèces, ou l'inverse.

Legendre (1973) puis Legendre et Legendre (1979) donnent, des deux composantes de la diversité, l'interprétation écologique suivante: «(1) le nombre d'espèces présentes serait fonction de la stabilité du milieu: en effet la stabilité du milieu entraîne un degré plus élevé d'organisation... Un environnement plus stable contiendra plus de niches donc davantage d'espèces. Le nombre d'espèces est évidemment proportionnel au nombre de niches car la niche est l'ensemble des conditions du milieu que cette espèce ne partage avec aucune autre espèce sympatrique... (2) La régularité de la distribution des espèces serait inversement proportionnelle à l'activité biologique dans le milieu (production, cycles vitaux, passage de l'énergie d'un niveau trophique à un autre, etc...). Par ailleurs, «dans un milieu où la compétition interspécifique est réduite (régularité élevée) la diminution saisonnière des ressources, ou une plus grande rigueur du climat, peuvent augmenter la compétition et diminuer la régularité... Il en est de même dans les cas de pollution».

L'indice de diversité H est calculé à partir d'une fraction aliquote. Le nombre d'espèce S ainsi que H_{\max} sont estimés à partir de l'examen étendu de la récolte.

Courbes rang-fréquence

Les divers modèles de distribution spécifique sont basés sur différents modèles de partition des ressources entre espèces. D'après Frontier (1985), aucun modèle n'est parfaitement représenté dans la nature, mais les communautés naturelles utilisent différentes stratégies. Aussi, nous

présentons les diagrammes rang-fréquence des distributions spécifiques en coordonnées semi-logarithmiques, non pas parce que le modèle de Motomura (Inagaki, 1967) semble meilleur que d'autres, mais par commodité. En effet, la distribution théorique de Motomura se traduit par un alignement des points espèces et il est plus facile de comparer une courbe quelconque à une droite qu'à une autre courbe.

Résultats

Variations saisonnières

L'effectif de l'ensemble des copépodes ne présente pas de variations saisonnières très nettes (Fig. 2). Les stations du milieu du lagon: Saint Vincent, Ilot Maître et Dumbéa sont en moyenne plus riches que celles du large, des passes, du Récif et même du fond de la baie du Prony (Tableau 1). La variabilité des effectifs est beaucoup plus forte aux stations du récif et du large, comme le montre le coefficient de variation.

La diversité spécifique H varie relativement peu aux stations du milieu du lagon, et très fortement partout ailleurs (Fig. 3). De la côte vers le large on observe plusieurs exceptions au schéma classique de diversité croissante:

La station Récif, à un mille des eaux océaniques, comporte parfois des espèces hauturières (amenées par déferlement au-dessus du Récif), mais présente surtout des caractères très côtiers (diversité souvent faible, variant rapidement), comme la station Prony interne.

— la station du Large, les stations très ouvertes aux influences externes (Phare Amédée, Prony externe) n'ont pas, systématiquement, une diversité supérieure à celles du milieu du lagon.

Les fluctuations de la diversité sont, en général, peu claires. Les événements les plus marquants sont (Fig. 3):

— le maximum de début juillet, au fond de la baie du Prony,

— le minimum d'octobre-novembre aux stations du large, proches du large, des passes ou du récif.

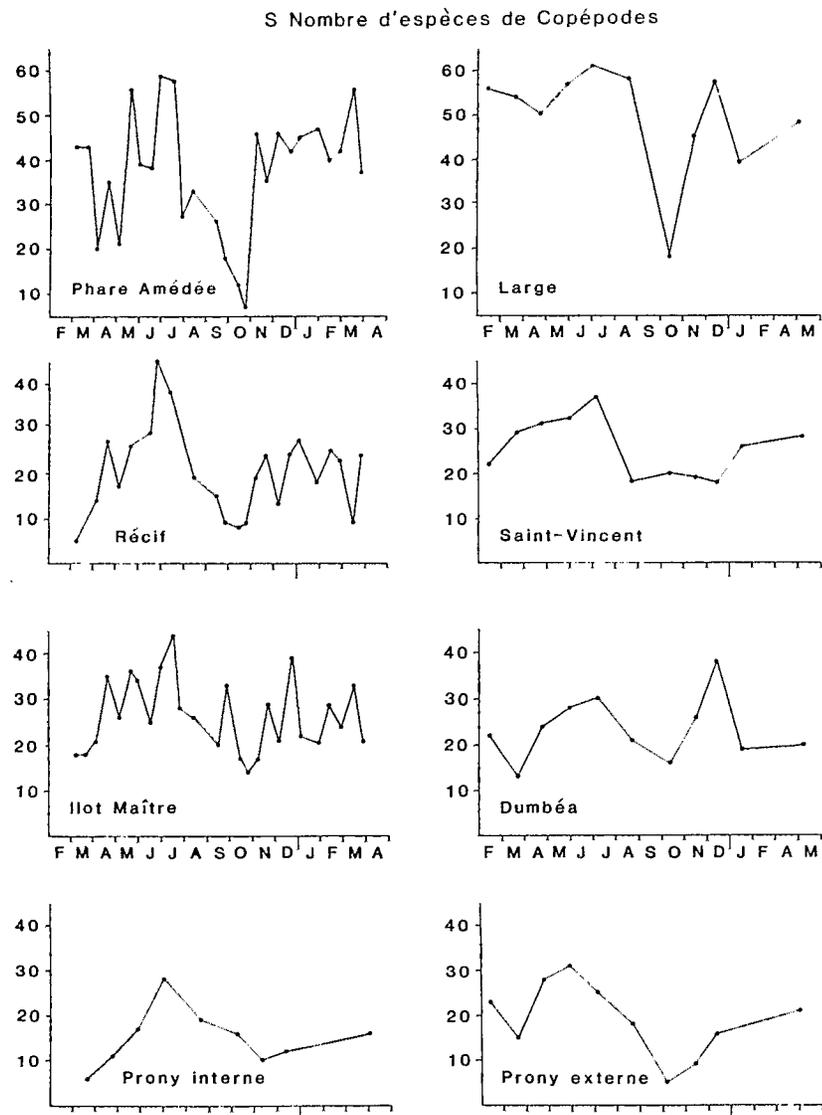


Fig. 4. Nombre d'espèces par récolte (S)

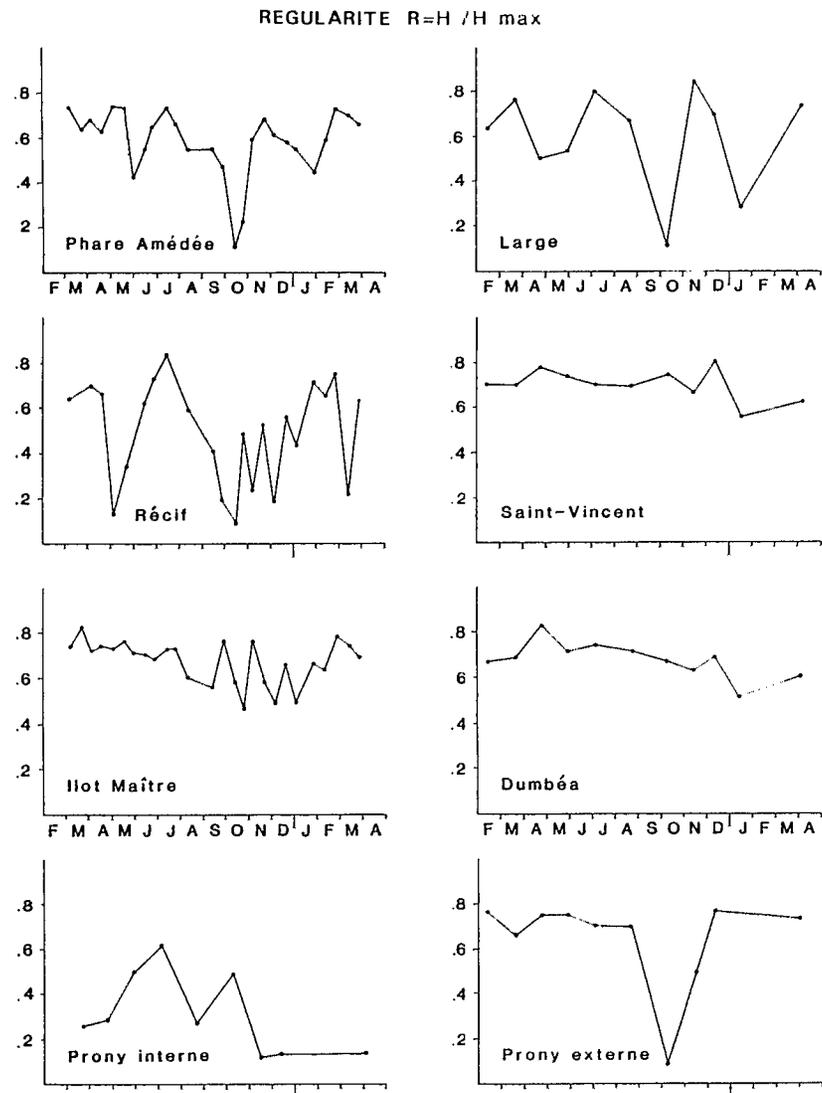


Fig. 5. Régularité (R)

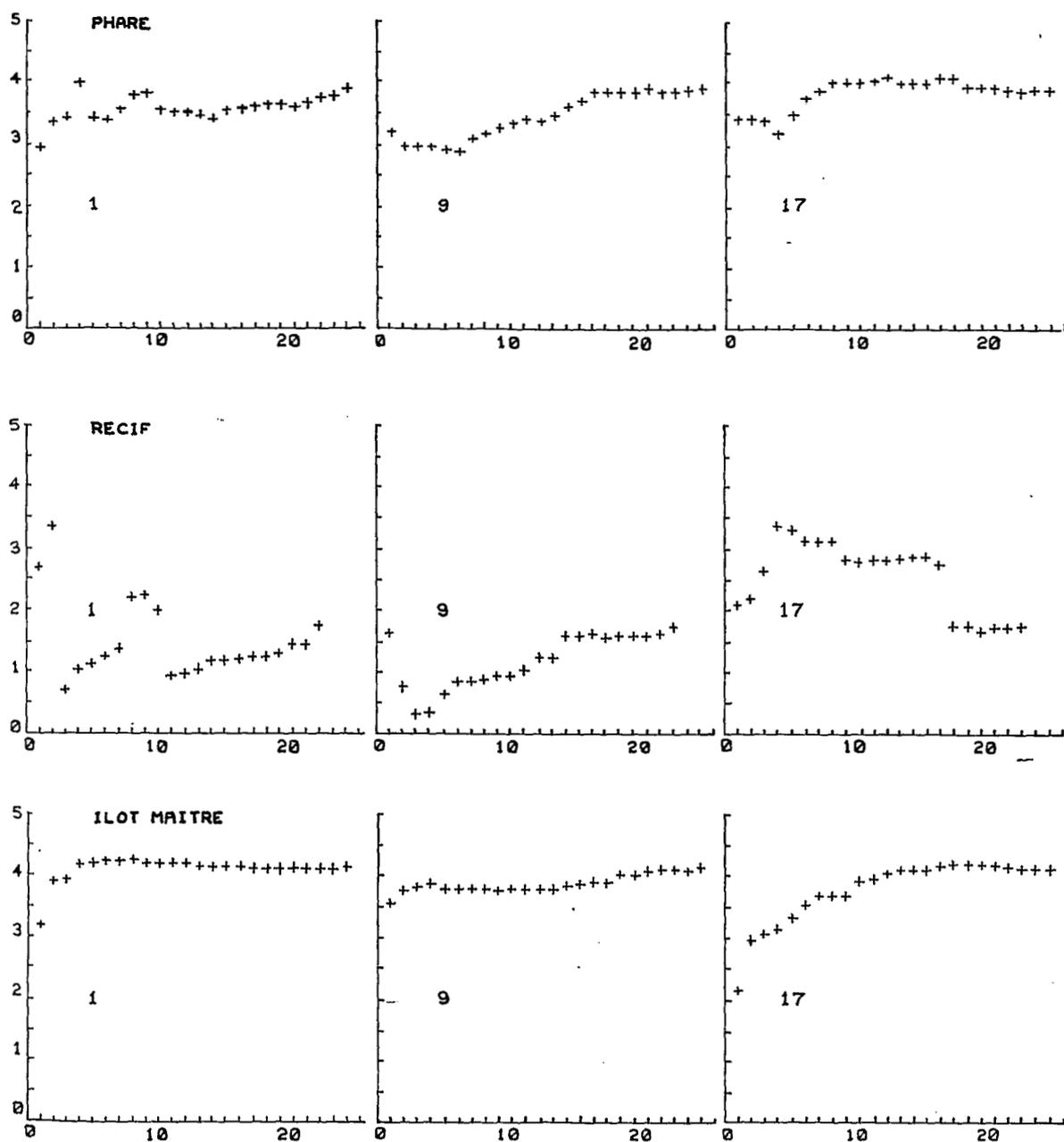


Fig. 6. Exemples de spectres temporels de diversité cumulée (H_c ; en ordonnée) obtenus par cumul des récoltes pendant un cycle annuel à partir de la 1ère, 9ème et 17ème récolte aux stations Phare, Récif et Ilot Maître. En abscisse: le nombre de récoltes cumulées

Les composantes de la diversité, nombre d'espèces (S) et régularité (R), suivent approximativement les mêmes variations. L'examen des Figs. 4 et 5 montre leur rôle respectif dans les fluctuations de H . L'accroissement de la diversité le long du gradient côte-large est dû essentiellement à l'augmentation du nombre d'espèces, tandis que la régularité paraît peu sensible à ce gradient. La variation saisonnière est, elle aussi, plus nette pour le nombre d'espèces que pour la régularité: maximum au début de juillet, diminution pendant la saison fraîche (juillet à octobre) avec un minimum en octobre, accroissement pendant la saison chaude (novembre à mars). Les fluctuations de régularité au cours de l'année paraissent relativement faibles, sauf aux stations proches du large, des passes ou du récif (dominance d'*Acartia australis*), où une chute brutale a lieu en octobre. Les stations du milieu du lagon

sont peu touchées par cet événement. A la station Prony interne, au contraire des précédentes, la régularité varie très fortement: maximum au début de la saison fraîche et sèche (juillet), minimum pendant la saison chaude de novembre à mars.

Cumuls progressifs ou spectres temporels

L'allure des spectres de diversité cumulée dépend dans une large mesure du point de départ du cumul. En général H_c augmente assez rapidement puis se stabilise sur un palier dès que l'on atteint la moitié des récoltes du cycle annuel. Ce qu'on observe aux stations médio-lagunaires où les variations saisonnières de diversité ne sont pas très fortes (Fig. 6). Au contraire, aux stations où la diversité varie rapidement (station Récif par exemple), le cumul

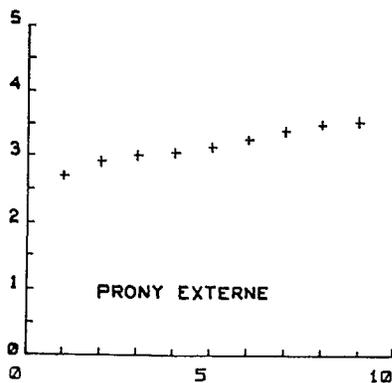
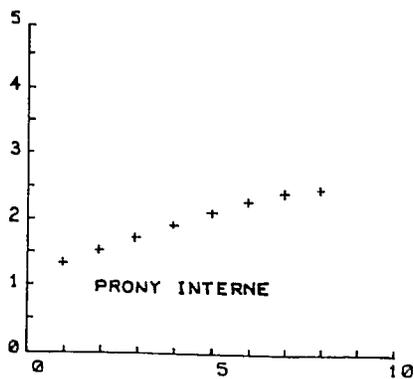
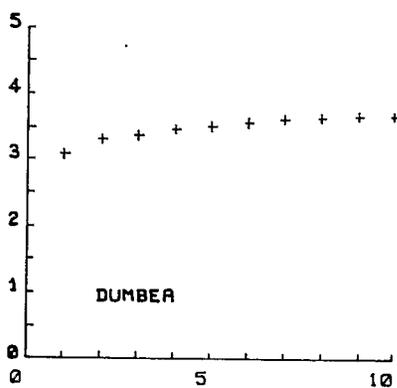
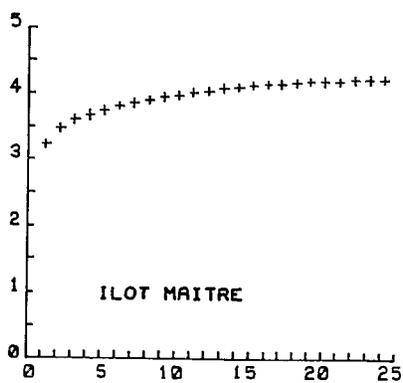
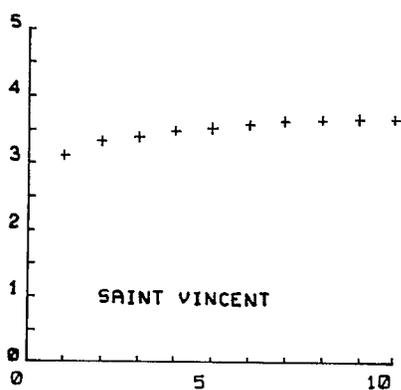
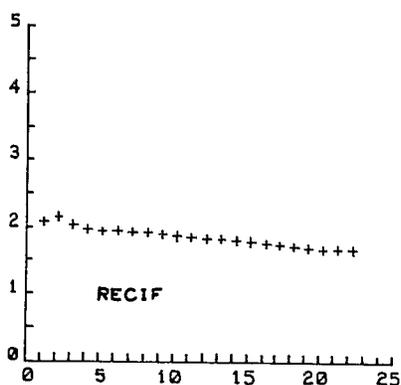
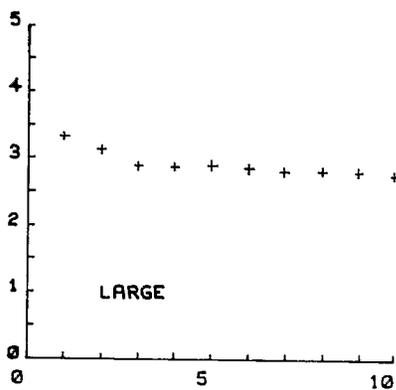
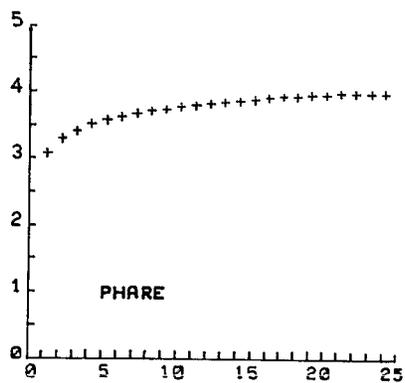


Fig. 7. Spectres annuels moyens de diversité cumulée (\bar{H}_c): moyenne des spectres temporels du type de ceux de la Fig. 6. En abscisse: le nombre de récoltes cumulées

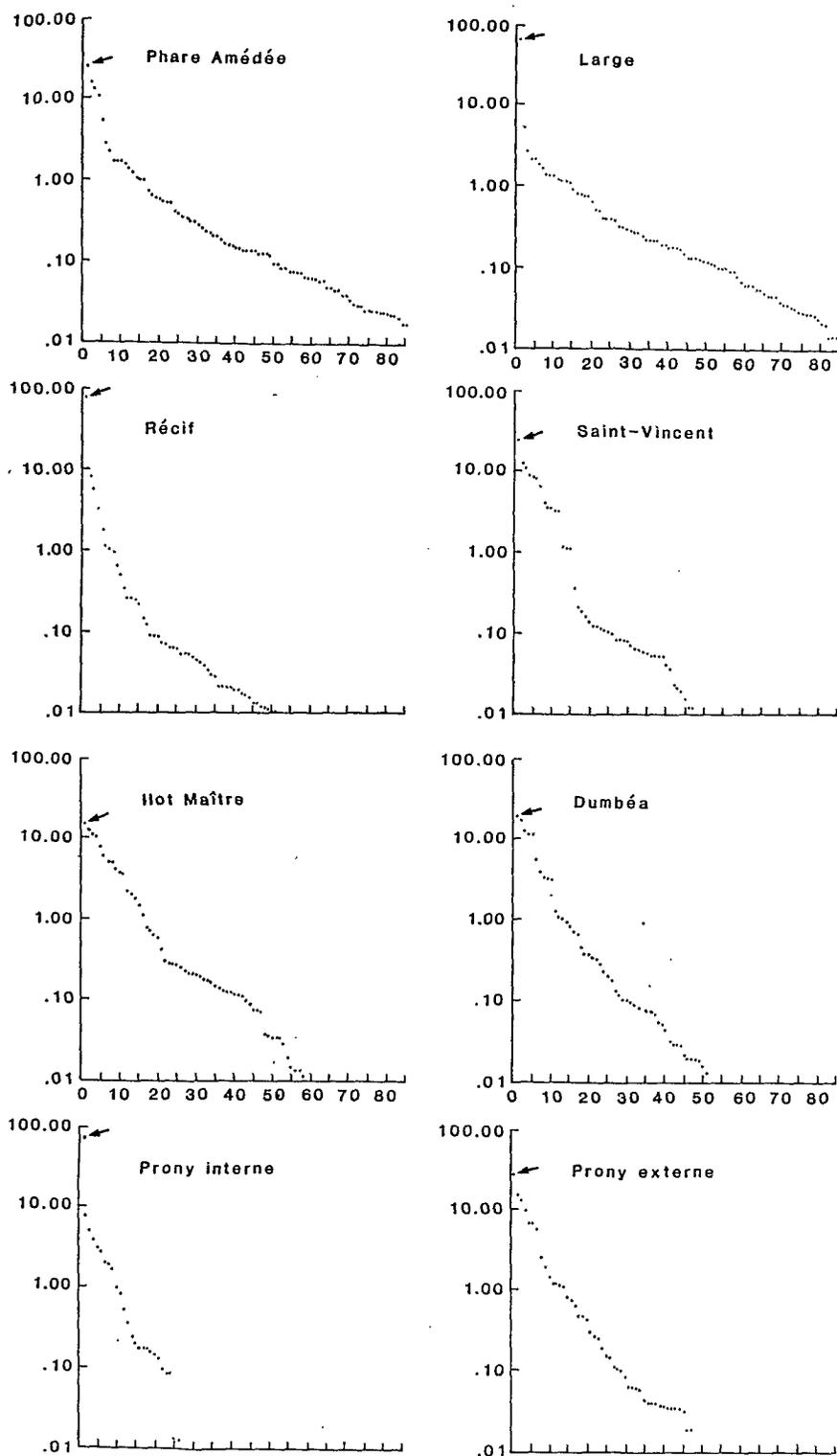


Fig. 8. Courbes rang-fréquence des récoltes composites annuelles (cf. Tableau 2). En abscisse: rang des espèces; en ordonnée: log des fréquences relatives (%). La flèche indique la position de la première espèce.

n'entraîne pas nécessairement une augmentation de diversité, mais bien souvent une diminution. En effet, la dominance d'*Acartia australis* vis à vis des autres espèces, est de plus en plus marquée au fur et à mesure que l'on additionne les récoltes.

C'est ce que montrent, avec des courbes plus lissées, les spectres annuels moyens de diversité (Fig. 7). L'influence du point de départ du cumul est supprimée, ainsi que

l'anisotropie de l'axe temporel. On efface ce qui est imputable aux variations saisonnières et on intègre la dimension spatiale du trait de plancton. La moyenne des diversités cumulées tend asymptotiquement vers la diversité de la récolte composite annuelle. Dans la plupart des cas la courbe tend vers une asymptote supérieure. Aux stations du milieu du lagon (Saint Vincent, Dumbéa, Ilot Maître) et même à la station Phare, les spectres ont des

Tableau 2. Paramètres de structure des peuplements composites obtenus en cumulant toutes les récoltes effectuées durant les 12 mo considérés. H_c : indice de diversité cumulée; S_c : nombre total d'espèces. S_1 : nombre d'espèces du premier segment de la courbe rang-fréquence; R_c : indice de régularité cumulée; m : pente de la courbe (entre la première et la dernière espèce considérée) = constante de Motomura; m_1 : pente du premier segment; m_2 : pente du second segment

	Phare Amédée	Large	Récif	Baie de St Vincent	Ilot Maître	Baie de Dumbéa	Prony interne	Prony externe
H_c	3.90	2.74	1.72	3.57	4.11	3.65	2.49	3.51
S_c	129	117	87	63	89	67	37	50
S_1	7	3	5		20			
R_c	0.56	0.40	0.27	0.60	0.63	0.60	0.48	0.62
m	0.92	0.80	0.82	0.79	0.88	0.82	0.69	0.81
m_1	0.62	0.04	0.29		0.83			
m_2	0.94	0.94	0.89		0.89			

allures et des gammes de variation voisines ($3 < H_c < 4$ bits individu⁻¹); l'asymptote semble atteinte à la fin du cycle annuel. Cela est moins évident aux stations de la baie du Prony où la gamme des diversités cumulées est inférieure: $1.3 < H_c < 2.5$ pour Prony interne et $2.7 < H_c < 3.5$ à Prony externe (cf. première ligne des Tableaux 1 et 2 dans lesquels: H = première valeur, H_c = dernière valeur du spectre). Aux deux stations Large et Récif on observe l'inverse: le spectre annuel moyen tend vers une asymptote inférieure. En effet, à ces deux stations la dominance d'*Acartia australis* peut devenir écrasante, elle y atteint respectivement 25.7 et 73.4% des effectifs cumulés. Dans ces conditions, l'augmentation du nombre d'espèces au cours du cumul, ne peut compenser la diminution de régularité. La gamme de variations à la station Large ($3.3 > H_c > 2.7$ bits/individu) se situe très au dessus de celle de la station Récif ($2.0 > H_c > 1.6$).

Courbes rang-fréquence

Sur une courbe rang-fréquence en ordonnées semi-logarithmique, l'alignement de points montre un peuplement dont les espèces suivent la loi de Motomura. La pente de cet alignement (m) est directement liée à la dominance et donc inversement à la diversité. La présence de points d'inflexion, considérée comme signe de mélange de peuplements, est d'observation courante dans le milieu marin (Inagaki, 1967; Binet et Dessier, 1972; Castel et Courties, 1982, etc.).

Les courbes rang-fréquence des récoltes, prises individuellement, présentent souvent un bon alignement. sauf si la taille de l'échantillon est trop petite ou s'il existe manifestement un mélange de peuplement. En général, on améliore la linéarité en regroupant plusieurs récoltes, comme si, en accroissant la dimension temporelle de l'échantillon, on se rapprochait du modèle de Motomura (Fig. 8). Parfois, au contraire, l'adjonction d'une récolte issue d'un peuplement différent fait apparaître des points d'inflexion sur la courbe. C'est le cas de la station de la baie de Saint-Vincent. En effet, cette station est située dans un canal reliant une partie peu profonde et semi-close de la baie, à une partie plus profonde et plus ouverte

du lagon, juste en face de la passe vers le large. Les récoltes y ont donc toutes les chances de ne pas provenir d'un peuplement homogène. C'est aussi le cas des stations du proche large et du Phare Amédée, soumises – selon les courants – aux influences lagonaires ou océaniques.

Selon les stations, la courbe tend à s'ajuster à une ou deux droites. En première analyse, le diagramme des stations médio-lagonaires tend vers une droite de pente modérée, tandis qu'aux stations du récif, de la passe ou du large, la courbe rang-fréquence accuse un point d'inflexion dès les premiers rangs (S_1 , Tableau 2 et 3; Fig. 8). Les espèces correspondant aux premiers segments: *Acartia australis*, *Paracalanus parvus*, *Canthocalanus pauper*, *Centropages orsinii*, etc. sont typiquement lagonaires, tandis que dans la suite de la distribution on rencontre des espèces océaniques (*A. negligens*, *Pleuromamma piseki*, *Calanus minor*). Ces points d'inflexion paraissent bien caractéristiques des peuplements mélangés. En ces stations, le nombre total d'espèces est élevé, mais non la diversité cumulée; la régularité est en effet assez faible (Tableau 2).

En seconde analyse on s'aperçoit que, même aux stations médio-lagonaires (chenal de l'Ilot Maître notamment), la courbe présente un second segment linéaire pour des rangs supérieurs à 20. Un certain nombre d'espèces océaniques tolérantes apparaissent dans cette seconde partie. Enfin, pour les espèces les plus rares, l'échantillonnage ne permet vraisemblablement pas de déterminer leur rang et leur fréquence avec une précision significative et on s'écarte du schéma de distribution théorique (Frontier, 1985).

Discussion

Echantillonnage

Il est bien évident que la notion d'écosystème reste une abstraction dont tout échantillonnage ne restitue qu'une image biaisée et partielle. En effet, un écosystème est un système d'interactions à diverses échelles d'espace et de temps et toute observation doit être replacée dans le contexte spatio-temporel de l'échantillonnage. Les récol-

Tableau 3. Liste des principales espèces de chaque station, accompagnées de leur fréquence (%) dans les récoltes composites annuelles

Phare Amédée		Large		Récif	
<i>Acartia australis</i>	25.7	<i>Acartia australis</i>	64.8	<i>Acartia australis</i>	73.4
<i>Paracalanus parvus</i>	15.8	<i>Centropages orsinii</i>	5.3	<i>Paracalanus parvus</i>	8.4
<i>Canthocalanus pauper</i>	13.6	<i>Calanidae</i> juvéniles	1.9	<i>Centropages orsinii</i>	5.8
<i>Centropages orsinii</i>	10.5	<i>Canthocalanus pauper</i>	1.7	<i>Canthocalanus pauper</i>	3.3
<i>Acartia amboinensis</i>	5.6	<i>Paracalanus parvus</i>	1.7	<i>Ditrichocorycaeus lubbocki</i>	1.8
<i>Oncaea venusta</i>	2.8	<i>Acartia negligens</i>	1.7	<i>Onychocorycaeus pumilus</i>	1.2
<i>Ditrichocorycaeus lubbocki</i>	2.3	<i>Farranula concinna</i>	1.4	<i>Acartia amboinensis</i>	1.1
<i>Mecynocera clausi</i>	1.7	<i>Clausocalanus</i> spp. juvéniles	1.4	<i>Tortanus gracilis</i>	1.0
<i>Centropages furcatus</i>	1.7	<i>Acartia amboinensis</i>	1.3	<i>Centropages furcatus</i>	0.7
<i>Calanopia minor</i>	1.7	<i>Ditrichocorycaeus lubbocki</i>	1.2	<i>Temora turbinata</i>	0.5
<i>Paracalanus aculeatus</i>	1.6	<i>Clausocalanus furcatus</i>	1.2	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i>	0.4
<i>Oithona plumifera</i>	1.3	<i>Pleuromamma piseki</i>	1.2	<i>Calanopia elliptica</i>	0.3
<i>Onychocorycaeus pumilus</i>	1.2	<i>Oithona plumifera</i>	1.0	<i>Paracalanus aculeatus</i>	0.3
<i>Calanopia elliptica</i>	1.0	<i>Paracalanus aculeatus</i>	0.8	<i>Oncaea venusta</i>	0.3
<i>Acartia negligens</i>	1.0	<i>Oncaea venusta</i>	0.8	<i>Calanopia minor</i>	0.2
<i>Undinula vulgaris</i>	1.0	<i>Mecynocera clausi</i>	0.8	<i>Oithona plumifera</i>	0.2
<i>Calanus minor</i>	0.7	<i>Acrocalanus gracilis</i>	0.8	<i>Onychocorycaeus catus</i>	0.1
<i>Acartia danae</i>	0.7	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i>	0.7	<i>Labidocera laevidentata</i>	0.1
<i>Clausocalanus farrani</i>	0.6	<i>Calanus minor</i>	0.7	<i>Calanopia</i> spp.	0.1
<i>Clausocalanus furcatus</i>	0.6	<i>Calanopia minor</i>	0.6	<i>Undinula darwinii</i>	0.1
Baie de Saint-Vincent		Ilot Maître		Baie de Dumbéa	
<i>Canthocalanus pauper</i>	24.9	<i>Canthocalanus pauper</i>	15.8	<i>Canthocalanus pauper</i>	17.9
<i>Paracalanus parvus</i>	13.0	<i>Temora turbinata</i>	11.9	<i>Acartia amboinensis</i>	15.5
<i>Acartia bispinosa</i>	9.7	<i>Paracalanus parvus</i>	11.2	<i>Centropages orsinii</i>	14.0
<i>Centropages orsinii</i>	8.9	<i>Acartia amboinensis</i>	10.4	<i>Paracalanus parvus</i>	12.6
<i>Bestiola</i> sp.	8.7	<i>Ditrichocorycaeus lubbocki</i>	7.5	<i>Temora turbinata</i>	11.0
<i>Acartia amboinensis</i>	7.4	<i>Centropages orsinii</i>	6.2	<i>Ditrichocorycaeus lubbocki</i>	5.7
<i>Temora turbinata</i>	5.7	<i>Bestiola</i> sp.	5.2	<i>Tortanus gracilis</i>	4.1
<i>Calanopia elliptica</i>	4.1	<i>Calanopia elliptica</i>	5.0	<i>Calanopia elliptica</i>	3.7
<i>Tortanus gracilis</i>	3.7	<i>Acartia australis</i>	4.2	<i>Bestiola</i> sp.	3.4
<i>Acartia australis</i>	3.5	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i>	3.5	<i>Centropages furcatus</i>	1.8
<i>Ditrichocorycaeus lubbocki</i>	3.5	<i>Tortanus gracilis</i>	3.3	<i>Acartia bispinosa</i>	1.1
<i>Centropages furcatus</i>	1.9	<i>Calanopia minor</i>	2.2	<i>Onychocorycaeus pumilus</i>	1.1
<i>Labidocera pavo</i>	1.2	<i>Onychocorycaeus pumilus</i>	1.9	<i>Acartia australis</i>	1.0
<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i>	0.6	<i>Centropages furcatus</i>	1.9	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i>	1.0
<i>Oncaea venusta</i>	0.4	<i>Oithona plumifera</i>	1.5	<i>Calanopia minor</i>	0.9
<i>Eucalanus subcrassus</i>	0.3	Indéterminés	1.1	<i>Oithona plumifera</i>	0.7
<i>Calanopia minor</i>	0.2	<i>Corycaeidae</i> juvéniles	0.8	<i>Labidocera minuta</i>	0.5
<i>Macrossetella gracilis</i>	0.2	<i>Acartia bispinosa</i>	0.7	<i>Oncaea venusta</i>	0.4
<i>Corycaeidae</i> juvéniles	0.2	<i>Oncaea venusta</i>	0.6	<i>Paracalanus aculeatus</i>	0.4
<i>Clausocalanus furcatus</i>	0.2	<i>Paracalanus aculeatus</i>	0.6	<i>Labidocera pavo</i>	0.4
Prony interne		Prony externe			
<i>Acartia amboinensis</i>	67.3	<i>Acartia australis</i>	26.4		
<i>Paracalanus parvus</i>	7.8	<i>Centropages orsinii</i>	15.5		
<i>Eucalanus subcrassus</i>	5.0	<i>Canthocalanus pauper</i>	12.7		
<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i>	4.0	<i>Acartia amboinensis</i>	9.6		
<i>Canthocalanus pauper</i>	3.0	<i>Paracalanus parvus</i>	6.8		
<i>Centropages furcatus</i>	2.8	<i>Ditrichocorycaeus lubbocki</i>	6.8		
<i>Ditrichocorycaeus lubbocki</i>	2.0	<i>Ditrichocorycaeus andrewsi</i>	5.7		
<i>Centropages orsinii</i>	2.0	<i>Calanopia elliptica</i>	2.6		
<i>Bestiola</i> sp.	1.7	<i>Onychocorycaeus pumilus</i>	1.9		
<i>Acartia australis</i>	1.0	<i>Tortanus gracilis</i>	1.4		
<i>Tortanus gracilis</i>	0.8	<i>Bestiola</i> sp.	1.2		
<i>Onychocorycaeus pumilus</i>	0.5	<i>Eucalanus subcrassus</i>	1.2		
<i>Acartia negligens</i>	0.4	<i>Acartia negligens</i>	1.1		
<i>Oithona plumifera</i>	0.3	<i>Labidocera minuta</i>	1.1		
<i>Clausocalanus</i> sp. juvéniles	0.2	<i>Oithona plumifera</i>	0.8		
<i>Temora discaudata</i>	0.2	<i>Oncaea venusta</i>	0.8		
<i>Labidocera minuta</i>	0.2	<i>Clausocalanus furcatus</i>	0.6		
<i>Labidocera laevidentata</i>	0.2	<i>Paracalanus aculeatus</i>	0.5		
<i>Undinula vulgaris</i>	0.2	<i>Temora turbinata</i>	0.5		
<i>Temora turbinata</i>	0.2	<i>Calanopia minor</i>	0.4		

tes effectuées pendant une année sont un échantillonnage du cycle annuel conceptuel, échantillonnage biaisé, car chaque année est unique (ne serait-ce que par ses caractéristiques météorologiques).

Un échantillonnage idéal devrait représenter la «communauté fonctionnelle» (Goodman, 1975). Il est malheureusement bien difficile de lui assigner des limites. En effet, les caractéristiques des diverses espèces d'une communauté font que les échelles spatiales ne sont pas les mêmes pour un prédateur et pour un filtreur de particules. Frontier (1977, 1983) justifie le calcul de la diversité sur un seul taxon car la taille et le type de biologie conditionnent la perception du biotope par la population. On devrait donc remplacer la notion d'écosystème par celle de taxocoenose.

On peut étendre cette exigence à l'échelle de temps: quelle doit être la durée de l'échantillonnage pour rendre compte des mécanismes de régulation de l'écosystème (May, 1973)? Selon la périodicité du phénomène étudié (migration nyctémérale, cycle biologique, etc.) l'échantillonnage devra intégrer les différentes phases de l'écosystème au cours d'une période plus ou moins longue. Legendre (1973) estime que les deux composantes de la diversité fluctuent sur des rythmes différents. Le nombre d'espèces subit des fluctuations à moyen ou long terme (saisons), tandis que la régularité reflète les variations à court terme, de nourriture disponible, de compétition, etc. Le spectre annuel moyen de diversité pourrait effectuer cette intégration. En étudiant les indices cumulés sur un an on n'accorde d'attention qu'au bilan annuel de la taxocoenose, en effaçant les variations saisonnières. C'est, précisément, l'échelle de temps couramment admise pour l'étude macroscopique des écosystèmes.

La précision des mesures de diversité dépend évidemment de la qualité de l'échantillonnage et du sous-échantillonnage. D'après le travail de Dessier (1979), dont la méthode est voisine de la nôtre, Frontier (1983) estime qu'une variation de l'indice de ± 0.5 bits individu⁻¹ n'est pas significative; en effet, les espèces rares, qui sont les plus mal échantillonnées, ont une contribution importante à la diversité totale.

Comparaison avec d'autres milieux

La diversité des copépodes du lagon de Noumea est beaucoup plus élevée que celle d'un bassin semi-fermé en région tempérée; dans le bassin d'Arcachon $H=0.6$ à 1.6 (Castel et Courties, 1982). Elle semble également très supérieure à celle de nombreux atolls des Tuamotu: Rose (1953), Michel (1969), Michel *et al.* (1971), Renon (1977) ne calculent pas d'indice, mais, en ne signalant que quatre à six espèces de copépodes, ils montrent clairement la faiblesse de cette diversité. Nos observations se rapprochent de celles de Gerber (1981), qui observe une diversité moyenne de 3.9 dans un atoll des îles Marshall. Ces observations reflètent-elles des différences faunistiques entre le centre et l'ouest du Pacifique tropical

(Dessier, 1982), ou montrent-elles des différences de structure et de fonctionnement entre plusieurs types d'écosystèmes semi-clos? En moyenne, la diversité du lagon néo-calédonien est à peine inférieure à celle du proche large, mais elle est due à une régularité plus élevée, le nombre d'espèces du lagon étant très inférieur à celui du large (Tableau 2). Dans l'atoll d'Eniwetak (Gerber, 1981), le nombre moyen d'espèces de copépodes (64) est beaucoup plus élevé que dans le lagon de Nouvelle-Calédonie, mais la régularité moyenne (calculée d'après les données de Gerber) est du même ordre de grandeur: 0.64.

Essai d'interprétation dynamique

D'après Legendre et Legendre (1979) le nombre d'espèces, reflet du nombre de niches, serait fonction de la stabilité du milieu et de la diversité des ressources alimentaires. La régularité serait inversement proportionnelle à l'activité biologique (flux trophique, productivité) et à la compétition interspécifique. En effet, si les ressources alimentaires sont suffisantes pour ne pas susciter de compétition, chaque espèce tendra à occuper le plus possible sa niche, d'où une régularité élevée.

Les indices (H , S , R , m , cf. Tableaux 1 et 2) instantanés, moyens ou cumulés, s'accordent pour montrer le caractère relativement stable du peuplement de Copépodes pélagiques au milieu du lagon, opposé à une forte instabilité ou à un mélange des peuplements des zones de récif, du proche large ou au contraire des fonds de baie. D'autre part, le milieu lagonaire offre moins de niches écologiques que l'océan. A l'intérieur de celles-ci la nourriture serait bien répartie et la compétition s'exercerait peu. Un moins grand nombre d'espèces, plus tolérantes, une plus grande régularité seraient liées à une bonne stabilité et à une biomasse élevée.

Apports terrigènes, alternance de peuplements au fond des baies

L'amplitude de la variation thermique annuelle est légèrement plus élevée à la côte qu'au récif ou au large (Rougerie, en préparation): les eaux côtières sont les plus chaudes en été, les plus froides en hiver. Les variations d'apport en éléments terrigènes représentent vraisemblablement un facteur écologique beaucoup plus important dans la genèse du gradient côte-large. La principale saison des pluies dure de janvier à mai; en juillet une petite saison sèche s'installe, suivie d'une petite saison humide (août-septembre), puis d'une grande saison sèche (octobre-novembre). Les apports terrigènes (eaux douces, matières solubles, matières en suspension) se diluent à partir des embouchures, d'autant moins rapidement que la configuration de la côte ralentit la diffusion. C'est le cas du fond de la baie du Prony qui évoque un ría. Au fond de la baie (station Prony interne), tous les indices associés

à la diversité sont minimaux pendant les périodes pluvieuses et culminent au moment des saisons sèches. L'influence océanique est alors la plus forte, les peuplements sont plus diversifiés, plus «mûrs». *Acartia amboinensis*, l'espèce dominante de cette station, représente 59 à 95% des effectifs de copépodes, sauf au début juillet, où elle ne constitue que 25% de la récolte. Pendant la saison des pluies, *A. amboinensis* se répand jusqu'à la station Prony externe, avec cependant une moindre dominance (21 à 54%). *A. australis* est, aussi, abondante à la station externe, elle y devient même plus abondante qu'*A. amboinensis* pendant les périodes plus sèches (juillet à novembre) elle peut alors coloniser la baie jusqu'à la station de l'amont (Prony interne). L'alternance de peuplements néritiques internes à faible diversité, dominés par *A. amboinensis* et de peuplements néritiques externes, à diversité plus forte, dominés par *A. australis*, *Centropages orsinii* et *Canthocalanus pauper* correspond donc à l'alternance de saison humide et sèche. D'après Rougerie (en préparation) il peut exister une circulation de type estuaire, à deux couches. Selon les circonstances (précipitations, vent, etc.), l'évacuation superficielle ou l'intrusion subsuperficielle d'eau océanique prédomine et le peuplement à *A. amboinensis* ou à *A. australis* l'emporte.

Stress et rajeunissement près du récif

A l'autre extrémité du milieu lagonaire, juste à l'intérieur du récif barrière, on observe de très fortes variations du peuplement planctonique, dues aux alternances d'apports océaniques et d'évacuation d'eau lagonaire par les passes, à la faveur des courants de marées (Jarrige *et al.*, 1975), ou au dessus du récif, par déferlement de la houle du large. On trouve ainsi, près du Phare Amédée, quelques individus d'espèces hauturières (*Pleuromamma piseki*, etc.); à la suite d'une migration nocturne vers la surface, ils ont été piégés dans le lagon quand le courant y portait. Inversement, *Acartia australis* caractéristique du milieu corallien, peut se trouver en grand nombre à la station du large (800 individus m^{-3}), mélangé à un peuplement hauturier. Etant donné la fréquence des alizés de sud-est et leur rôle sur la circulation du lagon, c'est probablement l'exportation d'eau et de plancton, du lagon vers le large, qui prédomine (cf. Fig. 1).

Le récif lui-même constitue un facteur de perturbation en créant turbulence et prédation (Tranter et George, 1972; Glynn, 1973; Johannes et Gerber, 1974; Porter, 1974), mais aussi en libérant du mucus (Hamner et Carleton, 1979) et des zooxanthelles (Fankboner et Reid, 1981) qui peuvent servir d'éléments nutritifs au zooplancton. L'intensité de ce stress est variable, fonction de l'agitation des eaux. Le transit du zooplancton dans une zone de récif entraîne probablement une mortalité élevée qui aboutirait à la sélection d'*Acartia australis*. Il faut écarter ici le modèle de Peterson (1977) selon lequel une mortalité aléatoirement répartie entre les espèces entraîne une réduction de la diversité. En effet, les deux espèces

d'*Acartia* échappent à cette mortalité, ou la compensent par une stratégie démographique de type *r* (croissance rapide, fécondité élevée, etc.).

La répartition en essais, plus marquée que dans le reste du lagon (cf. Fig. 1 et Tableau 1: coefficient de variation) est couramment observée en milieu corallien (Rose, 1953; Emery, 1968). Elle est vraisemblablement favorisée par l'irrégularité des rejets de mucus ou de zooxanthelles et par l'hydrodynamisme local. En effet des essais d'*Acartia* spp. sont souvent signalés dans les régions coralliennes: *A. australis* dans le sillage d'îlots de la Grande Barrière australienne (Hamner et Carleton, 1970), *A. amboinensis* sur le plateau continental malgache (Binet et Dessier, 1968). Alldredge et Hamner (1980) observent dans la Grande Barrière des densités de plancton atteignant 40 fois celle des eaux avoisinantes, dans le sillage d'une pointe s'avancant dans un fort courant de marée.

L'explosion numérique d'*Acartia australis* qui se produit en octobre, de part et d'autre du récif est précédée par une baisse de diversité (*S* et *R*) sensible dès fin juillet aux stations externes. Les stations du milieu du lagon sont peu touchées. On peut relier ceci à l'augmentation de la chlorophylle de surface qui se produit au large pendant la saison froide, grâce à la remontée de la nutricline sous l'influence du mélange convectif (Dandonneau et Gohin, 1984). A l'intérieur du lagon on observe un maximum de chlorophylle à la même époque (données personnelles, non publiées). On peut donc supposer que la poussée hivernale du phytoplancton favorise le développement d'une espèce opportuniste, *A. australis*. Lorsque les alizés reprennent avec force en octobre (Binet, 1984), *A. australis* serait entraîné vers le large par la dérive des eaux du lagon.

La faible diversité des peuplements de copépodes planctoniques péri-récifaux s'explique par l'ensemble de ces facteurs de perturbation. Le milieu est caractérisé par une totale absence de stabilité (*S* faible) et une forte activité biologique (prédation, compétition, production) qui correspond à une régularité faible.

Absence de compétition et richesse au centre du lagon

Inversement, au milieu du lagon, à égale distance des embouchures de rivières, des passes et du récif, l'environnement est plus constant. Les influences terrigènes, récifales et océaniques y sont diluées; le vent homogénéise la colonne d'eau, pratiquement toute l'année et sans entraîner de chocs sur des coraux. Ainsi s'expliquent probablement les diversités moyennes élevées dans le chenal de l'îlot Maître, les baies de Saint-Vincent et Dumbéa. Ces diversités, acquises avec un nombre modéré d'espèces sont dues à une régularité plus élevée qu'ailleurs (Tableau 1). Les effectifs y sont aussi plus forts.

Le nombre de niches serait beaucoup moins élevé dans le lagon qu'au large (63 à 89 espèces contre 117, cf. Tableau 2), mais elles seraient toutes bien occupées

(régularité de 0.60 à 0.63 contre 0.40). Ce que confirment les diagrammes rang-fréquence cumulés (Fig. 8).

Par ailleurs, on constate sur les moyennes des diverses stations (Tableau 1), une corrélation entre les effectifs totaux de copépodes et la régularité ($r=0.69$) alors qu'il y a indépendance entre effectifs et nombre d'espèces ($r=0.18$).

Donc, la diminution de profondeur (passage de 2 000 à 30 m) et ses conséquences, absence de stratification par brassage de toute la colonne d'eau et pénétration de la lumière jusqu'au fond, diminuent considérablement le nombre de niches quand on passe de l'océan au lagon. A l'intérieur de celui-ci une nourriture abondante permettrait à un nombre modéré d'espèces d'occuper largement leur niche et d'atteindre des effectifs élevés, avec peu de compétition.

Schéma de fonctionnement

On vient d'admettre, qu'un milieu stable entraînait une diversité élevée. D'après Goodman (1975), la réciproque n'est pas fondée: une diversité élevée ne confère pas à un écosystème d'aptitude particulière à l'homéostasie, contrairement à l'idée répandue. Zaret (1982) en voit une illustration dans des exemples d'introduction artificielle de nouvelles espèces. Les peuplements dont l'environnement est stable ont davantage d'espèces que ceux dont l'environnement est moins stable, mais ils résistent moins bien à l'introduction artificielle de nouvelles espèces. En réalité, il faut distinguer les fluctuations du milieu régulières ou prévisibles (variations saisonnières, nyctémérales), des perturbations accidentelles (pollution, introduction d'espèces). D'après Frontier (1977), les premières peuvent être «mémorisées» dans la structure de l'écosystème, mûr, hautement diversifié, et être compensées par des mécanismes homéostatiques adaptés; les secondes, non inscrites dans la structure de l'écosystème, le bouleversent. Mais, face à une perturbation imprévisible, un écosystème simple, peu diversifié, bien que mal régulé, sera le seul à subsister parce qu'il est constitué d'espèces robustes.

Cette distinction, entre fluctuations prévisibles et accidents imprévisibles, permet d'avancer le schéma suivant pour le lagon: une population hauturière épiplanctonique, subit des variations saisonnières (thermiques, trophiques), d'amplitude modérée et des variations nyctémérales brutales. (irruption des espèces profondes). Le système est hautement diversifié. Il existe de nombreuses niches (S élevé) mais il s'exerce une forte compétition entre les espèces à cause de la limitation des ressources alimentaires (R faible). Cet écosystème est parfaitement régulé vis-à-vis de ces événements réguliers, prévisibles. La traversée d'un lagon représente au contraire un événement peu probable (imprévisible), auquel la plupart des espèces hauturières sont inadaptées. Malgré

une nourriture relativement abondante, le nombre de niches est beaucoup plus faible. L'écosystème océanique fait place à un écosystème lagonaire. Dans un environnement un peu moins stable et prévisible, il acquiert des structures diversifiées qui le régulent néanmoins, vis-à-vis des variations saisonnières (plus faibles au centre du lagon que sur ses bords). Mais, aux limites de son habitat, la population lagonaire est soumise à divers stress, sans doute trop fluctuants pour être prévisibles. Ce sont: (1) les apports fluviaux au fond des baies, (2) le contact avec le récif et les hauts-fonds coralliens de la barrière, (3) l'exportation vers le large, et (4) le mélange avec les eaux océaniques dans les passes. Les stress (1) et (2) entraînent toujours une réduction drastique de la diversité par diminution du nombre d'espèces, de l'effectif total et de la régularité. Ils aboutissent à la dominance d'*Acartia amboinensis* (1) ou d'*A. australis* (2).

D'après Rougerie (en préparation), l'eau du lagon serait en moyenne renouvelée en 10 jours. Ce flux (3) représente une exploitation permanente de l'écosystème l'empêchant d'accéder à un niveau de maturité supérieure et provoque un rajeunissement permanent (Frontier, 1977). L'évènement (4) n'entraîne pas de grand changement de diversité, car si le nombre d'espèces augmente par apport océanique, la régularité de la distribution diminue sous l'effet de la compétition.

Conclusion

On a choisi, dans cet article, d'ignorer les variations saisonnières et de ne s'attacher qu'au bilan annuel. Ce parti pris, inacceptable dans les cas où des écosystèmes différents se succèdent manifestement au cours des saisons (régions d'upwellings saisonniers par exemple), nous a semblé justifié ici, où les fluctuations observées pendant un an ne font pas apparaître deux états distincts, mais plutôt des fluctuations autour d'un état moyen. Les échantillons d'un cycle annuel de récoltes sont des images instantanées de ces fluctuations et ne peuvent, individuellement, traduire la régulation qui se produit vraisemblablement à l'échelle annuelle. D'où l'utilisation d'indices associés à la diversité, moyens ou calculés sur des récoltes composites annuelles.

La décomposition de la diversité en «variété» (nombre d'espèces) et «régularité» (evenness) donne des critères de distinction entre stations de même diversité totale. On distingue ainsi le nombre de niches écologiques et leur taux d'occupation; ce qui permet des hypothèses sur l'état d'équilibre, de stress ou d'exploitation des taxocoénoses.

Le spectre moyen de diversité temporelle apporte une notion différente. Il semble caractériser divers types de biotopes par la gamme dans laquelle se situent les diversités cumulées moyennes et par le type d'asymptote (inférieure ou supérieure) vers laquelle ils tendent.

Remerciements. Je tiens à remercier tout particulièrement A. Dessier, qui a mis à ma disposition ses programmes, ainsi que M. Lucas, responsable du Centre de calcul de l'Université de Nantes auquel il m'a obligeamment autorisé à accéder. Enfin, je suis redevable à S. Frontier des critiques et commentaires qu'il a bien voulu apporter à ce texte.

Littérature citée

- Allredge, A. L. and W. M. Hamner: Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current. *Estuar. cstl mar. Sci.* 10, 31-37 (1980)
- Binet, D.: Copépodes planctoniques du lagon de Nouvelle-Calédonie: facteurs écologiques et associations d'espèces. *Mar. Biol.* 82, 143-156 (1984)
- Binet, D. et A. Dessier: Zooplancton de la région de Nosy-Bé. III. Premières données sur les copépodes. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)* 6, 3-26 (1968)
- Binet D. et A. Dessier: Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. III. Diversité spécifique. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)* 10, 243-250 (1972)
- Castel, J. and C. Courties: Composition and differential distribution of zooplankton in Arcachon Bay. *J. Plankton Res.* 4, 417-433 (1982)
- Dandonneau, Y. and F. Gohin: Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern tropical Pacific (14-32°S - 160-175°E). *Deep-Sea Res.* 31 (12A), 1377-1394 (1984)
- Dessier, A.: Ecologie dynamique des peuplements zooplanctoniques côtiers, et plus particulièrement des Copépodes, du sud du golfe de Guinée (côte du Congo, du Gabon et de l'Angola), 275 pp. Thèse doctorat, Université Paris VI 1979
- Dessier, A.: Variabilité spatiale et saisonnière des peuplements épiplanctoniques des Copépodes du Pacifique tropical sud et équatorial (Est Pacifique). *Oceanol. Acta* 6, 89-103 (1982)
- Emery, A. R.: Preliminary observations on coral reef plankton. *Limnol. Oceanogr.* 13, 293-303 (1968)
- Fankboner, P. V. and R. G. B. Reid: Mass expulsion of zooplankton by heat-stressed reef corals: a source of food for giant clams? *Experientia* 37, 251-252 (1981)
- Frontier, S.: Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Écol.* 8, 445-464 (1977)
- Frontier, S.: L'échantillonnage de la diversité spécifique. In: *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, pp 416-436. Ed. par S. Frontier. Paris: Masson-Presses de l'Université Laval 1983
- Frontier, S.: Diversity and the structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev. (In press)*. (1985)
- Gerber, R. P.: Species composition and abundance of lagoon zooplankton at Eniwetok Atoll, Marshall Islands. *Atoll Res. Bull.* 247, 1-22 (1981)
- Glynn, P. W.: Ecology of a Caribbean coral reef. The *Porites* reef-flat biotope: Part II. Plankton community with evidence for depletion. *Mar. Biol.* 22, 1-21 (1973)
- Goodman, D.: The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Q. Rev. Biol.* 50, 237-266 (1975)
- Hamner, W. M. and J. H. Carleton: Copepod swarms: attributes and role in coral reef ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 24, 1-14 (1979)
- Heip, C. and P. Engels: Comparing species diversity and evenness indices. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 54, 559-563 (1974)
- Hurlburt, S. H.: The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52, 577-586 (1971)
- Inagaki, H.: Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu* 18, (1-B), 153-166 (1967)
- Jarrige, F., R. Radok, G. Krause et P. Rual: Courants dans le lagon de Nouméa (Nouvelle-Calédonie), 6 pp. Nouméa: Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer 1975. (Multigraphié)
- Johannes, R. E. and R. Gerber: Import and export of net plankton by an Eniwetok coral reef community. *Proc. 2nd int. Symp. coral Reefs 1*, 97-107 (1974). (Ed. by A. M. Cameron *et al.*, Brisbane: Great Barrier Reef Committee)
- Legendre, L.: Phytoplankton organization in Baie des Chaleurs (Gulf of St Lawrence). *J. Ecol.* 61, 135-149 (1973)
- Legendre, L. et P. Legendre: *Ecologie numérique I. Le traitement multiple des données écologiques*, 197 pp. Paris: Masson-Presses de l'Université du Québec 1979
- Margalef, R.: *Perspectives in ecological theory*, 111 pp. Chicago: University of Chicago Press 1968
- Margalef, R.: Diversity. In: *Phytoplankton manual*, pp 251-260. Ed. by A. Sournia. Paris: UNESCO 1978
- May, R. M.: Time-delay versus stability in population models with two and three trophic levels. *Ecology* 54, 315-325 (1973)
- Michel, A.: Plancton du lagon et des abords extérieurs de l'atoll de Mururoa. *Cah. Pacif.* 13, 81-132 (1969)
- Michel, A., C. Colin, R. Desrosières et C. Oudot: Observations sur l'hydrologie et le plancton des abords et de la zone des passes de l'atoll de Rangiroa (Archipel des Tuamotu, Océan Pacifique Central). *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)* 9, 375-402 (1971)
- Odum, E. P.: *The strategy of ecosystem development*. Science, N.Y. 164, 262-270 (1969)
- Peterson, C. H.: Species diversity and perturbations: prediction of a non-interactive model. *Oikos* 29, 239-244 (1977)
- Pielou, E. C.: The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. theor. Biol.* 13, 131-144 (1966)
- Porter, J. W.: Zooplankton feeding by the Caribbean reef-building coral *Montastrea cavernosa*. *Proc. 2nd int. Symp. coral Reefs 1*, 111-125 (1974). (Ed. by A. M. Cameron *et al.* Brisbane: Great Barrier Reef Committee)
- Renon, J. P.: Zooplankton de l'atoll de Katapoto (Polynésie française). *Annls Inst. océanogr.*, Paris 53, 217-236 (1977)
- Rose, M.: Quelques renseignements sur le plancton des îles Tuamotu. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris (2ème sér.) 25, 456-462 (1953)
- Rougerie, F.: Le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie: spécificité hydrologique, dynamique et productivité. (En préparation)
- Shannon, C. E. and W. Weaver: *The mathematical theory of communication*, 111 pp. Urbana: University of Illinois Press 1963
- Tranter, D. J. and J. George: Zooplankton abundance at Kavaratti and Kalpeni Atolls in the Laccadives. In: *Proc. 1st Symp. Corals coral Reefs, 1969. 1*, 239-256 (1972). (Ed. by C. Mukundan and C. S. Gopinadha Pillai. Ernakulum, India: Marine Biological Association of India)
- Travers, M.: Diversité du microplancton du Golfe de Marseille en 1964. *Mar. Biol.* 8, 308-343 (1971)
- Zaret, T. M.: The stability/diversity controversy: a test of hypotheses. *Ecology* 63, 721-731 (1982)

Date of final manuscript acceptance: April 25, 1985.
Communicated by J. M. Pérès, Marseille