

ÉTUDE DU PHYTOPLANCTON SUR LE PLATEAU CONTINENTAL DE CÔTE D'IVOIRE I. - GROUPES D'ESPÈCES ASSOCIÉES

par Y. DANDONNEAU*

RÉSUMÉ

Une tentative de classification écologique du phytoplancton à partir d'une matrice d'association entre espèces aboutit à la définition de huit groupes dont les caractères recouvrent toutes les conditions que l'on rencontre couramment sur le plateau continental de Côte d'Ivoire.

Une analyse factorielle par la méthode des composantes principales confirme ce résultat qui peut être utilisé pour exprimer simplement des comptages réalisés à partir d'échantillons de surface.

ABSTRACT

An attempt is being made to classify ecologically phytoplankton using an association matrix between species. The procedure has led to the definition of eight groups which distribution cover all the conditions usually encountered on the Ivory Coast continental shelf: groups I and II are present in all types of water, group III and VII are predominant in recently upwelled water, group IV in less recently upwelled water, groups V and VI have blooms when there is a land drainage, and group VIII is specific to oligotrophic tropical waters.

A principal component factorial analysis support the same grouping, which can be applied to the interpretation of cell counts of surface sample.

Les études du phytoplancton dans le Golfe de Guinée peuvent être groupées en deux catégories : des travaux portant sur une longue période, mais réalisés dans des conditions matérielles souvent rudimentaires, et d'autre part, des observations plus complètes, et dans un contexte physico-chimique très serré, au cours de croisières sur des navires modernes pendant une durée limitée. Ceci est particulièrement vrai pour la Côte d'Ivoire, et l'étude de productivité de NELLEN (1967), qui englobe un grand nombre de facteurs mesurés, ne porte que sur les mois de février, mars, et avril, tandis que les observations de REYSSAC, qui s'étendent sur plusieurs années, sont souvent isolées et placées dans un schéma physico-chimique sommaire et encore mal connu.

* Océanographe biologiste, C.R.O. B.P. V. 18). Abidjan (Côte d'Ivoire.

Il a été possible, à Abidjan, de suivre une station hebdomadaire, depuis le mois d'octobre 1967, comportant des mesures de productivité au carbone quatorze, des mesures de chlorophylle, des comptages de cellules, et un examen qualitatif du phytoplancton de filet. En plus de cette station, située à proximité d'Abidjan sur fonds de 25 mètres, des observations ont été faites tous les mois, d'octobre 1967 à novembre 1968, à onze milles à l'est d'Abidjan, sur une radiale jusqu'aux fonds de 200 mètres, et depuis 1970, toute la zone comprise entre le Cap des Palmes et le Cap des Trois Pointes est couverte par nos observations.

Les données ainsi recueillies sont très nombreuses et la grande variabilité observée masque la plupart des phénomènes. De plus, si des mesures telles que la productivité, ou la teneur en chlorophylle, directement chiffrables, se prêtent bien à une représentation et une interprétation graphiques, la concentration de l'eau de mer en phytoplancton, exprimée en cellules par litre, n'est qu'une très grossière approximation de la biomasse (les cellules ont des tailles très différentes d'une espèce à l'autre) qu'on n'améliore pas ou peu en remplaçant chaque cellule par son volume estimé d'après l'espèce à laquelle elle appartient (le contenu des cellules varie beaucoup avec leur état physiologique). Pourtant, les espèces qui composent le microplancton étant nombreuses et relativement faciles à identifier, du moins en ce qui concerne les plus abondantes, leur inventaire détaillé, facile à obtenir, est beaucoup plus riche en information qu'une mesure de productivité ou de chlorophylle, et il serait bénéfique de l'utiliser.

Ainsi, la teneur en chlorophylle « a » étant un bon indice de la biomasse du phytoplancton, la productivité mesurant sa faculté de se développer en fonction des conditions ambiantes (lumière, zooplancton), il est intéressant de chercher dans la composition d'une population des renseignements sur la nature de l'eau, son origine, et si possible, son devenir et l'écosystème qui l'accompagne.

L'objet du présent travail est de classer le phytoplancton en groupes à l'intérieur desquels les espèces présenteront entre elles des affinités plus fortes qu'avec les espèces des autres groupes. Les groupes ainsi définis sont caractéristiques d'un écosystème, et le résultat d'un comptage de cellules, exprimé par leur appartenance aux différents groupes, sera plus simple, et surtout d'une interprétation plus facile que si on l'exprime par l'inventaire complet des espèces et leur abondance respective.

1. CHOIX DE L'INDICE D'ASSOCIATION ENTRE ESPÈCES

Les données se composent d'une série de 160 comptages régulièrement espacés sur une période de trois ans et présentant donc tous les types d'eau que l'on peut s'attendre à rencontrer sur le plateau continental de la Côte d'Ivoire. Le calcul d'une matrice d'association peut être envisagé de deux manières différentes : association d'espèces aboutissant à la définition de groupes d'espèces présentant entre elles des affinités, ou association d'échantillons conduisant à une classification des différents types d'eau. MARGALEF (1966) et MARGALEF, GONZALEZ-BERNALDEZ (1969) ont choisi des associations entre espèces. C'est également le choix qui a été fait dans cette étude pour des raisons analogues : manque de stabilité du milieu, mélanges, persistance de nombreuses espèces dans des eaux qui ne leur sont plus favorables ; le décalage entre milieu et peuplement est particulièrement important sur le plateau continental où les enrichissements sont nombreux et variés et leur épuisement rapide. De plus, alors qu'une matrice d'associations entre espèces a une dimension déterminée par le nombre d'espèces étudiées, une matrice d'associations entre échantillons grandit avec le nombre d'observations, et ne permet pas de classer rapidement les comptages ultérieurs.

Les données, d'abord exprimées en nombre de cellules ou chaînes par litre, pour chaque espèce et chaque échantillon, ont été portées sur carte IBM selon la notation proposée par FRONTIER

(1969) et correspondant à une transformation logarithmique de base 4,3. Une seule colonne est réservée à chaque espèce dont l'abondance est notée par un chiffre compris entre 0 et 9. Le chiffre 10 correspondrait à un effectif supérieur à 500.000 cellules ou chaînes par litre, ce qui est très rare (quatre fois seulement), et la perte d'information consistant à l'assimiler à 9 est minime et ne justifie pas l'attribution de deux colonnes à chaque espèce. Il a donc été possible de limiter à deux le nombre de cartes par station, permettant de classer 104 espèces, accompagnées des principales données recueillies en même temps.

Deux catégories d'indices se prêtent à l'étude d'associations entre espèces ; les uns tiennent compte de leur abondance, les autres de leur présence ou absence seulement. MARGALEF, GONZALEZ-BERNALDEZ (1969) utilisent un coefficient de corrélation, en partant des logarithmes des concentrations des diverses espèces. Les données utilisées ici ne diffèrent que par la base de la transformation logarithmique et auraient pu se prêter à la même étude. Mais l'examen des distributions des abondances des diverses espèces fait ressortir qu'elles sont très loin d'être normales et qu'un coefficient de corrélation dans ces conditions perd beaucoup de sa signification. Il paraît donc plus approprié d'utiliser un coefficient de présence-absence. ROUX et ROUX (1967), à propos de relevés végétaux terrestres, concluaient en effet à la supériorité des coefficients de présence-absence pour l'étude des associations, de même que pour l'analyse factorielle, arguant ainsi en faveur de l'hypothèse selon laquelle la présence d'une espèce serait un caractère « génétique » pour une population, alors que son abondance serait un caractère « morphologique ».

Un excellent indice d'association serait le rapport W de la fréquence observée de la présence simultanée de deux espèces, à la probabilité de cette présence simultanée soumise seulement au hasard. Désignons par N le nombre d'échantillons, a_i le nombre d'échantillons où l'espèce A est présente, b_j le nombre d'échantillons où B est présente, et c_{ij} le nombre d'échantillons où A et B cohabitent. La fréquence de la présence simultanée de A et B est c_{ij}/N ; les fréquences des présences de A et de B sont a_i/N et b_j/N . La probabilité de la présence simultanée de A et B dans une distribution aléatoire est $a_i b_j / N^2$. On a donc :

$$W = \frac{c_{ij}/N}{a_i b_j / N^2} = \frac{N c_{ij}}{a_i b_j}$$

C'est l'indice utilisé par MARGALEF (1966) qui présente cependant un gros inconvénient : supposons que deux espèces apparaissent à une fréquence de 1 %. La probabilité de les trouver ensemble dans une répartition au hasard est alors égale à 10^{-4} . On ne peut donc la comparer avec la fréquence d'apparition simultanée dans des conditions significatives que si l'on a observé beaucoup plus de 10^4 échantillons, ce qui est la plupart du temps inconcevable.

Finalement, parmi les nombreux indices utilisés par différents auteurs, et qui ont été regroupés par SOKAL et SNEATH (1963) celui de DICE (1945) a été retenu ; sa forme est la suivante :

$$SD = \frac{2 n_{JK}}{2 n_{JK} + u}$$

où n_{JK} est le nombre d'échantillons où les deux espèces sont présentes, et u le nombre d'échantillons où l'une seulement des deux est présente. Il varie de zéro (lorsque les deux espèces ne sont jamais présentes simultanément) à un (lorsqu'on les trouve toujours l'une et l'autre dans les mêmes échantillons).

2. DÉTERMINATION DES GROUPES

Les 160 échantillons retenus pour cette étude sont des échantillons de surface. Il se peut que l'ensemble des échantillons, de surface et de profondeur, eût donné des résultats légèrement différents. Mais dans la zone étudiée, c'est-à-dire le plateau continental, la profondeur de Secchi est toujours faible (rarement supérieure à 15 m) et le mélange vertical dans la zone euphotique important. En fait, au cours des trois années d'observation, les échantillons de surface ont presque toujours été les plus riches et renferment la plus grande partie des espèces trouvées en profondeur. De plus, notre propos est d'utiliser ces groupes pour l'analyse rapide d'échantillons de surface.

Le calcul des coefficients d'association a porté sur 85 espèces seulement. Les autres ont été éliminées, soit en raison de difficultés de détermination (petite taille, ou ressemblance et confusion fréquente avec d'autres espèces) soit à cause de leur rareté qui les aurait conduites de façon trop aléatoire dans un des groupes définis.

La matrice d'association, calculée sur l'ordinateur IBM 360-40 de l'office Central de Mécanographie d'Abidjan, comprend donc $85 \times 84 \times 1/2 = 3.570$ coefficients. Le programme de calcul, mis au point par Alain FONTENEAU du Centre de Recherches Océanographiques donne également, pour chaque espèce, la moyenne de ses coefficients d'association avec toutes les autres, ce qui conduit à un premier classement, de l'espèce ayant les plus forts coefficients d'association à celle ayant les plus faibles (voir tableau I).

Les groupes ont été isolés par le procédé suivant : à chaque espèce est associée sa « famille », constituée par les espèces qui lui sont les plus liées, classées suivant leur coefficient d'association ; une espèce n'est alors classée dans un groupe que si les espèces de sa « famille » appartiennent déjà en majorité à ce groupe. L'analyse a été faite en commençant par les espèces en tête du classement du tableau I. Prenons par exemple, avec *Chaetoceros decipiens*, les cinq premières espèces de sa « famille ». Chacune de ces six espèces possède une « famille » dont l'examen fait ressortir *Chaetoceros decipiens*, *Rhizosolenia calcar avis*, et *Nitzschia closterium* qui ne manquent dans aucune d'elles. Ces trois espèces forment l'ébauche du groupe I ; leur sont jointes les espèces dans la « famille » desquelles elles figurent en bonne position, et ainsi de suite. Il est alors évident que plus un groupe s'accroît, par addition d'espèces, plus il a tendance à englober d'autres espèces, le nombre de ses représentants augmentant dans leurs « familles ». Il convient donc d'arrêter l'extension de certains groupes pour protéger les autres, et c'est là que la méthode apparaît subjective. Ainsi, si on avait classé *Ceratium trichoceros* et *Leptocylindrus danicus* dans le groupe I, auquel ils sont très liés, les 85 espèces de cette étude auraient peut-être appartenu au groupe I ! Finalement, *Ceratium trichoceros* et *Leptocylindrus danicus* sont bien à leur place dans les groupes II et III.

Ce procédé paraît plus souple que celui employé habituellement et consistant à former un groupe à partir d'une seule espèce avec toutes celles qui lui sont liées au-delà d'un coefficient d'association donné, et à le fermer avant d'en ouvrir un autre avec l'espèce la mieux classée de celles qui restent dans la liste ordonnée des espèces étudiées. Cette dernière méthode présente en effet l'inconvénient de ne prendre en considération pour constituer un groupe que les coefficients d'association des espèces avec une seule d'entre elles, et de nombreux coefficients très élevés, avec d'autres espèces, pouvant appartenir à des groupes différents, sont ainsi ignorés. Or, leur importance est d'autant plus grande que les associations dans le phytoplancton ont un aspect très réticulé, chaque espèce étant plus ou moins liée à la plupart des autres.

Le procédé choisi présente l'avantage de tenir compte d'une information plus complète pour affecter une espèce à un groupe.

Au cours de l'étude il a paru nécessaire de modifier le coefficient d'association fourni par la formule

$$SD = \frac{2 nJK}{2 nJK + u}$$

Prenons par exemple le cas de *Ceratium teres* (coefficient moyen d'association $\overline{SD} = 0,147$) qui est lié à *Chaetoceros diversum* ($\overline{SD} = 0,366$) et à *Rhizosolenia cylindrus* ($\overline{SD} = 0,222$) par le même coefficient \overline{SD} égal à 0,286. On conçoit aisément que celui-ci représente une plus forte tendance à l'association pour *Rhizosolenia cylindrus*, et pour cette raison, SD_{jk} reliant les espèces j et k a été remplacé par $\sigma_{jk} = 100 (SD_{jk} - \overline{SD}_j) (SD_{jk} - \overline{SD}_k)$, où \overline{SD}_j et \overline{SD}_k sont les moyennes des coefficients d'association pour les espèces j et k. Ceci dans le cas où SD_{jk} est supérieur à \overline{SD}_j et \overline{SD}_k . Cette transformation exerce une influence sur les familles des espèces du dernier tiers du classement du tableau I seulement.

Il est remarquable en effet que les espèces les plus fréquentes aient les \overline{SD} les plus élevés (corrélation $r = 0,788$ entre \overline{SD}_i et le nombre d'échantillons où l'espèce i est présente). Il est peu probable, dans ces conditions, que deux espèces de fréquences très différentes soient associées.

Les huit groupes ainsi déterminés figurent dans les tableaux II à IX. Les coefficients qui y figurent sont les σ_{jk} . Les chiffres négatifs correspondent par convention au cas où SD_{jk} est inférieur à \overline{SD}_j et à \overline{SD}_k , et indiquent donc une répulsion, les cases laissées en blanc au cas où $\overline{SD}_j < SD_{jk} < \overline{SD}_k$, σ_{jk} n'ayant alors aucune signification.

On remarque, dans les groupes IV, VI, VII et VIII, une proportion importante de σ_{jk} négatifs ou de cases laissées en blanc, qui pourraient faire douter de la cohésion de ces groupes. Ils concernent en fait des espèces peu ou rarement abondantes, et la petite taille des échantillons (100 cm³) rend leur présence simultanée très rare. Il en résulte des coefficients SD faibles, et on peut penser qu'ils auraient été plus élevés avec des échantillons d'un volume supérieur.

3. SIGNIFICATION ÉCOLOGIQUE DES GROUPES DÉFINIS

Température et salinité sont les seules caractéristiques hydrologiques qui accompagnent les données. Elles suffisent toutefois à définir des saisons marines distinctes (MORLIÈRE, 1970) sur lesquelles s'appuie notre étude.

En surface, devant Abidjan, la salinité varie généralement entre 30 ‰ et 36 ‰, et la température entre 20 °C et 30 °C. Dans ces conditions, seule, peut-être, la température pourrait avoir une influence directe sur la composition du phytoplancton, mais ces deux caractéristiques sont intéressantes car elles sont liées à d'autres facteurs qui sont importants pour la dynamique de la production primaire (basse température et upwelling, basse salinité et apports terrigènes).

Les différentes espèces, localisées par les températures et salinités moyennes des échantillons où elles ont été observées, ont été portées sur un diagramme TS ; pour donner plus de valeur aux échantillons où une espèce était abondante (c'est-à-dire dans de bonnes conditions de croissance), ces moyennes ont été pondérées par le coefficient d'abondance porté sur les cartes IBM.

Les huit groupes définis apparaissent un peu enchevêtrés les uns dans les autres, d'autant plus que les écarts-types correspondant aux moyennes ci-dessus sont très élevés et enlèvent une grande part de la signification de cette étude. Toutefois, des traits généraux se dégagent de l'examen des figures 1 à 8 :

Les groupes I et II sont répartis à peu près sur la même aire du diagramme TS, dans des conditions de température et de salinité moyennes. Ils se composent d'espèces très fréquentes en toutes saisons, d'où leur position centrale. Cependant, les espèces du groupe II se différencient de celles du groupe I par le fait qu'elles ne sont jamais abondantes. Elles caractérisent donc

plutôt les eaux pauvres, notamment les eaux guinéennes qui dominent surtout pendant la petite saison chaude (novembre-décembre). Le groupe I est omniprésent et a une très faible valeur indicatrice.

Les espèces du groupe III occupent nettement la partie froide du diagramme, de même que celles du groupe VII. Elles sont typiques des poussées phytoplanctoniques qui accompagnent les upwellings, surtout celui, le plus important, de grande saison froide. Ces deux groupes restent distincts parce que le premier est beaucoup plus fréquent que le second et, par suite, dans la formule $SD = \frac{2nJK}{2nJK+u}$, le terme u est grand devant nJK . Notons, dans le groupe VII, la présence de *Biddulphia aurita* et de *Coscinodiscus centralis*, espèces très côtières qui résistent à l'enfoncement en période d'upwelling et apparaissent en surface.

Dans le groupe IV, on trouve des espèces qui se développent dans des eaux à température moyenne et à salinité élevée. Les seules masses d'eau répondant à cette définition proviennent d'upwellings, après un réchauffement plus ou moins long en surface. Il s'agit donc d'espèces qui, au cours d'un bloom provoqué par un upwelling, se développent à la suite des espèces du groupe III.

Les groupes V et VI peuplent des eaux à faible salinité, qu'on trouve pendant les saisons des pluies de juin-juillet, et d'octobre-novembre, cette dernière accompagnée par les crues des rivières. Ils se composent des espèces qui profitent le plus rapidement des apports terrigènes.

Les espèces du groupe VIII, enfin, occupent les eaux chaudes et salées, c'est-à-dire les eaux océaniques pauvres qui s'installent épisodiquement sur le plateau continental principalement pendant la grande saison chaude (janvier à mai).

Une analyse factorielle par la méthode des composantes principales a été tentée sur 29 des 85 espèces qui font l'objet de cette étude. Ces 29 espèces ont été choisies parmi les plus fréquentes de chaque groupe, mais cependant leurs abondances sont loin d'être distribuées normalement et les corrélations entre espèces sont de ce fait critiquables. En dépit de cela, les trois premiers facteurs après rotation confirment l'existence des groupes ci-dessus, à l'exception des groupes V et VI qui se confondent, et du groupe I, dispersé parmi les autres (fig. 9 et 10).

Ces deux anomalies peuvent être expliquées : l'étude précédente a en effet montré que les groupes III et VII vivent dans le même domaine de température et de salinité, mais restent distincts en raison de la fréquence des espèces du premier et de la rareté de celles du second. Il s'agit pour les groupes V et VI d'un phénomène analogue, les espèces du groupe V étant beaucoup plus répandues.

De même, les espèces du groupe I, de loin les plus communes, s'y trouvent à cause de leur fréquence élevée. Mais l'analyse factorielle montre que, en fait, *Chaetoceros decipiens* et *Chaetoceros diversum*, du groupe I, sont très proches des groupes V et VI, et que, de même, *Trichodesmium sp* est proche du groupe VIII (fig. 9 et 10). Cependant, ces espèces très fréquentes ont une valeur indicatrice trop faible et il est préférable qu'elles restent à l'écart de ces groupes dont elles amoindrieraient la valeur indicatrice.

Les trois facteurs étudiés se rattachent difficilement aux conditions du milieu. Le premier semble cependant lié à la salinité. Le second est très difficilement interprétable, et traduit peut-être le facteur temps, en rangeant dans l'ordre chronologique les groupes VIII (saison chaude) V et VI (pluies) et III et IV (upwelling). Le troisième facteur est à rapprocher de la température. C'est d'ailleurs lui qui permet de séparer les groupes III et IV ; en effet, l'étude précédente a montré que les espèces du groupe IV suivaient celles du groupe III au cours d'un upwelling après réchauffement de l'eau.

4. CONCLUSION

On obtient finalement une classification des 85 espèces retenues en huit groupes distincts :

- Groupe I : espèces très fréquentes à faible valeur indicatrice.
- Groupe II : espèces assez fréquentes, du genre *Ceratium* principalement, qu'on trouve surtout dans les eaux guinéennes.
- Groupe III : espèces responsables des blooms dus aux upwellings, mais restant fréquentes tout au long de l'année.
- Groupe IV : espèces qui succèdent à celles du groupe précédent, après réchauffement de l'eau.
- Groupe V : espèces assez fréquentes, favorisées par les apports terrigènes.
- Groupe VI : équivalent au groupe V, mais composé d'espèces plus rares, à meilleure valeur indicatrice.
- Groupe VII : espèces assez rares des eaux d'upwelling.
- Groupe VIII : caractéristique des eaux chaudes et salées du large.

Il est remarquable que les genres importants, *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Ceratium*, ont tendance à se regrouper : ces trois genres dominent respectivement les groupes V et VI, III et IV, et II et VIII ; mieux encore, l'analyse factorielle rapproche *Chaetoceros decipiens* et *Chaetoceros diversum* (appartenant au groupe I) des groupes V et VI, où dominent les *Chaetoceros*, et *Ceratium furca* (gr. I) des groupes II et VIII où dominent les *Ceratium*. Ceci confirme la remarque de MARGALEF et GONZALEZ-BERNALDEZ (1969) soulignant la contradiction qui semble exister entre ce rassemblement des mêmes genres dans les mêmes groupes et l'hypothèse selon laquelle la compétition serait plus intense entre les espèces d'un même genre.

Finalement, les définitions des groupes couvrent l'essentiel des différentes conditions climatiques que l'on peut attendre devant la Côte d'Ivoire. On peut donc espérer, et ce sera l'objet d'un prochain travail, les utiliser pour caractériser rapidement les masses d'eaux échantillonnées, et tirer de la proportion des différents groupes, des hypothèses sur l'origine et le devenir de ces masses d'eau.

Un outil d'étude rapide et demandant un minimum de matériel serait alors disponible. Il conviendrait à d'autres côtes du Golfe de Guinée qui, on peut le penser, voient se dérouler des phénomènes analogues.

BIBLIOGRAPHIE

- FRONTIER (S.), 1969. — Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exper. Mar. Biol. Écol.*, 3, pp. 18-26.
- MARGALEF (R.), 1966. — Analisis y valor indicador de las comunidades de fitoplancton mediterraneo. *Invest. pesquera*, 30, pp. 429-482.
- MARGALEF (R.) & GONZALEZ-BERNALDEZ (F.), 1969. — Grupos de especies asociadas en el fitoplancton del mar Caribe (N.E. de Venezuela). *Invest. pesquera*, 33, (1), pp. 287-312.
- MORLIÈRE (A.), 1970. — Les saisons marines devant Abidjan. *Doc. scient. Centre Rech. océanogr. Abidjan*, vol. 1, n° 2, pp. 1-15.
- NELLEN (W. Von), 1967. — Horizontale und vertikale verteilung der planktonproduktion im golf von guinea und in angrenzenden Meeresgebieten während der monate Februar bis mai 1964. *Kiel. Meeresforsch.*, Bd XXIII - Heft 1, pp. 48-67.

- REYSSAC (J.), 1966. — Quelques données sur la composition et l'évolution annuelle du phytoplancton au large d'Abidjan. *Doc. scient. prov. Centre Rech. océanogr. Abidjan*, n° 003.
- REYSSAC (J.), 1966. — Diatomées et Dinoflagellés des eaux ivoiriennes pendant l'année 1965. Variations quantitatives. *Doc. scient. prov. Centre Rech. océanogr. Abidjan*, n° 010.
- REYSSAC (J.), 1969. — Mesure de la production primaire par la méthode du ^{14}C au large de la Côte d'Ivoire. *Doc. scient. prov. Centre Rech. océanogr. Abidjan*, n° 035.
- ROUX (G.) & ROUX (M.), 1967. — A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. *Rev. Statistique Appliquée*, XV, 2, pp. 59-72.
- SOKAL (R. R.) & SNEATH (P. M. A.), 1963. — Principles of numerical taxonomy. W. M. Freeman and Co, San Francisco and London.

TABLEAU I

Classement des 85 espèces suivant la moyenne de leurs coefficients d'association avec les autres espèces.

Espèces	Groupe	Coef. moy.	Espèces	Groupe	Coef. moy.
<i>Chaetoceros decipiens</i>	I	0,420	<i>Streptotheca indica</i>	I	0,290
<i>Ceratium trichoceros</i>	II	0,412	<i>Schroederella delicatula</i>	IV	0,289
<i>Rhizosolenia calcar avis</i>	I	0,402	<i>Rhizosolenia styliformis lati</i>	III	0,282
<i>Stephanopyxis palmeriana</i>	III	0,399	<i>Climacodium frauenfeldianum</i> ..	IV	0,280
<i>Nitzschia closterium</i>	I	0,394	<i>Coscinodiscus nobilis</i>	III	0,280
<i>Trichodesmium thiebaultii</i>	I	0,391	<i>Eucampia cornuta</i>	IV	0,279
<i>Leptocylindrus danicus</i>	III	0,387	<i>Skeletonema tropicum</i>	VI	0,276
<i>Rhizosolenia styliformis</i>	IV	0,385	<i>Rhizosolenia alata alata</i>	IV	0,270
<i>Rhizosolenia stollerfothii</i>	III	0,383	<i>Nitzschia sp. 2</i>	I	0,264
<i>Planctonietta sol.</i>	III	0,382	<i>Coscinodiscus centralis</i>	VII	0,262
<i>Rhizosolenia robusta</i>	III	0,380	<i>Rhizosolenia bergonii</i>	IV	0,260
<i>Hemiaulus membranaceus</i>	I	0,378	<i>Ceratium schmidtii</i>	II	0,257
<i>Ceratium tripos</i>	III	0,378	<i>Hemiaulus indicus</i>	VIII	0,248
<i>Ceratium furca</i>	I	0,376	<i>Chaetoceros lorenzianum</i>	VI	0,243
<i>Guinardia flaccida</i>	III	0,373	<i>Chaetoceros messanense</i>	IV	0,243
<i>Rhizosolenia alata indica</i>	III	0,369	<i>Ceratium hexacanthum</i>	III	0,242
<i>Chaetoceros coarctatum</i>	II	0,368	<i>Hemiaulus hauckii</i>	VI	0,234
<i>Chaetoceros diversum</i>	I	0,366	<i>Gymnodinium sp.</i>	I	0,230
<i>Rhizosolenia setigera</i>	III	0,360	<i>Ceratium carriense</i>	VIII	0,225
<i>Prorocentrum micans</i>	I	0,359	<i>Chaetoceros atlanticum</i>	IV	0,225
<i>Corethron criophilum</i>	V	0,355	<i>Ditylum sol.</i>	VI	0,224
<i>Rhizosolenia alata gracillima</i> ...	IV	0,352	<i>Rhizosolenia cylindrus</i>	VIII	0,222
<i>Ceratium fusus</i>	V	0,352	<i>Ceratium pentagonum</i>	VIII	0,216
<i>Cerataulina pelagica</i>	V	0,348	<i>Ceratium exilensum</i>	VIII	0,210
<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	IV	0,347	<i>Ceratium buceros</i>	VI	0,206
<i>Chaetoceros curvisetum</i>	III	0,340	<i>Amphisolenia bidentata</i>	VIII	0,205
<i>Asterionella japonica</i>	I	0,337	<i>Bellerochea malleus</i>	VI	0,202
<i>Chaetoceros affinis</i>	V	0,336	<i>Rhizosolenia hyalina</i>	III	0,199
<i>Dinophysis caudata</i>	II	0,336	<i>Lithodesmium undulatum</i>	VI	0,192
<i>Ceratium massiliense</i>	II	0,336	<i>Chaetoceros socialis</i>	VI	0,187
<i>Chaetoceros didymum</i>	V	0,334	<i>Ornithocercus magnificus</i>	VIII	0,182
<i>Chaetoceros peruvianum</i>	I	0,331	<i>Ornithocercus steinii</i>	VIII	0,160
<i>Chaetoceros tortissimum</i>	III	0,329	<i>Nitzschia sp 1</i>	VII	0,160
<i>Ceratocorys horrida</i>	II	0,328	<i>Chaetoceros tetrastichon</i>	VII	0,154
<i>Ceratium candelabrum</i>	II	0,321	<i>Lauderia borealis</i>	VI	0,151
<i>Biddulphia mobiliensis</i>	V	0,320	<i>Ceratium teres</i>	VIII	0,147
<i>Chaetoceros lacinosum</i>	VI	0,314	<i>Rhizosolenia styliformis Long</i> ..	VIII	0,137
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	IV	0,311	<i>Biddulphia aurita</i>	VII	0,101
<i>Coscinodiscus oculus iridis</i>	III	0,306	<i>Ornithocercus quadratus</i>	VIII	0,097
<i>Ceratium macroceros</i>	II	0,304	<i>Chaetoceros dadayi</i>	VIII	0,088
<i>Chaetoceros compressum</i>	VI	0,296	<i>Gymnodinium splendens</i>	VII	0,087
<i>Ceratium breve</i>	II	0,294	<i>Podolampas palmipes</i>	VIII	0,048
<i>Ceratium gibberum</i>	II	0,291			

TABLEAU II
Coefficients d'association (σ_{jk}) entre les espèces du groupe I

	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
A. <i>Chaetoceros decipiens</i>	7,96	8,92	5,06	3,68	7,19	7,43	6,14	1,21	4,98	0,13	
B. <i>Rhizosolenia calcaravis</i>		5,24	4,51	6,23	5,00	5,96	4,26	1,60	1,76		
C. <i>Nitzschia closterium</i>			9,64	3,88	14,20	2,94	19,30	0,01	2,16	4,96	2,68
D. <i>Trichodesmium</i> sp. (1).....				5,26	7,51	2,82	10,40		3,56		
E. <i>Hemiaulus membranaceus</i>					5,81	5,29	2,60	2,47	1,12		
F. <i>Ceratium furca</i>						2,13	11,45	0,46	1,52	1,10	1,87
G. <i>Chaetoceros diversum</i>							1,81	2,18	4,49		
H. <i>Prorocentrum micans</i>								0,26	2,38	8,33	5,00
I. <i>Asterionella japonica</i> (2).....									0,32	-0,38	
J. <i>Chaetoceros peruvianum</i>										5,81	2,93
K. <i>Nitzschia delicatissima</i>											15,73
L. <i>Gymnodinium</i> sp.....											

(1) 11,34 avec *Ceratocorys horrida* (groupe II).

(2) 4,01 avec *Ceratium fusus* (groupe V) ;
3,03 avec *Lithodesmium undulatum* (groupe VI).

TABLEAU III
Coefficients d'association (σ_{jk}) entre les espèces du groupe II

	B	C	D	E	F	G	H	I	J
A. <i>Ceratium trichoceros</i> (1).....	8,39	4,96	10,94	3,12	5,39	2,08	3,00	0,97	0,96
B. <i>Chaetoceros coarctatum</i>		5,74	2,97	4,75	3,12	1,97	0,44		3,32
C. <i>Dinophysis caudata</i>			1,39	0,75	3,62	0,49	4,45	0,27	0,03
D. <i>Ceratium massiliense</i>				8,17	6,56	1,59	2,88	4,09	4,19
E. <i>Ceratocorys horrida</i> (2).....					3,90	3,19	0,11	1,33	7,14
F. <i>Ceratium candelabrum</i>						2,86	0,20	1,06	2,49
G. <i>Ceratium macroceros</i>							0,09	2,26	1,52
H. <i>Ceratium breve</i>								0,68	0,78
I. <i>Ceratium gibberum</i>									
J. <i>Ceratium schmidlii</i>									

(1) 13,82 avec *Ceratium tripes* (groupe III).
11,82 avec *Nitzschia closterium* (groupe I).

(2) 11,34 avec *Trichodesmium* sp. (groupe I).

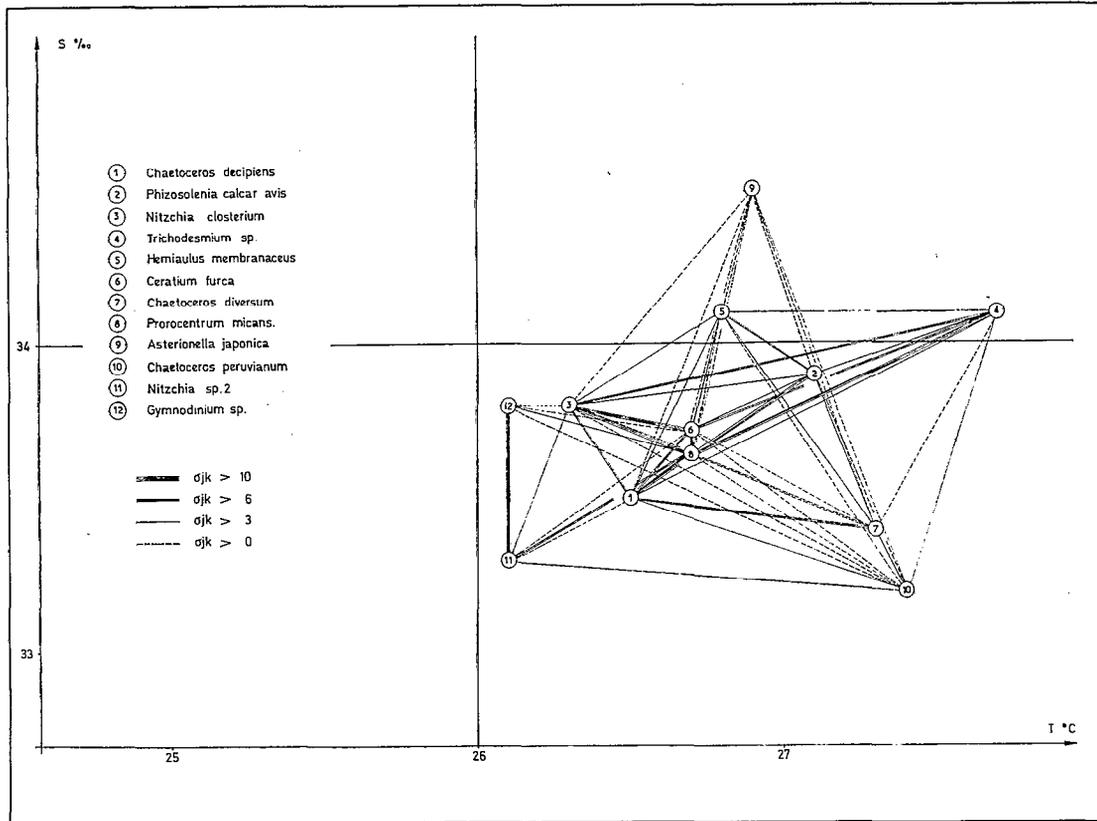


Fig. 1. — Répartition des espèces du groupe I suivant leurs température et salinité optimales.

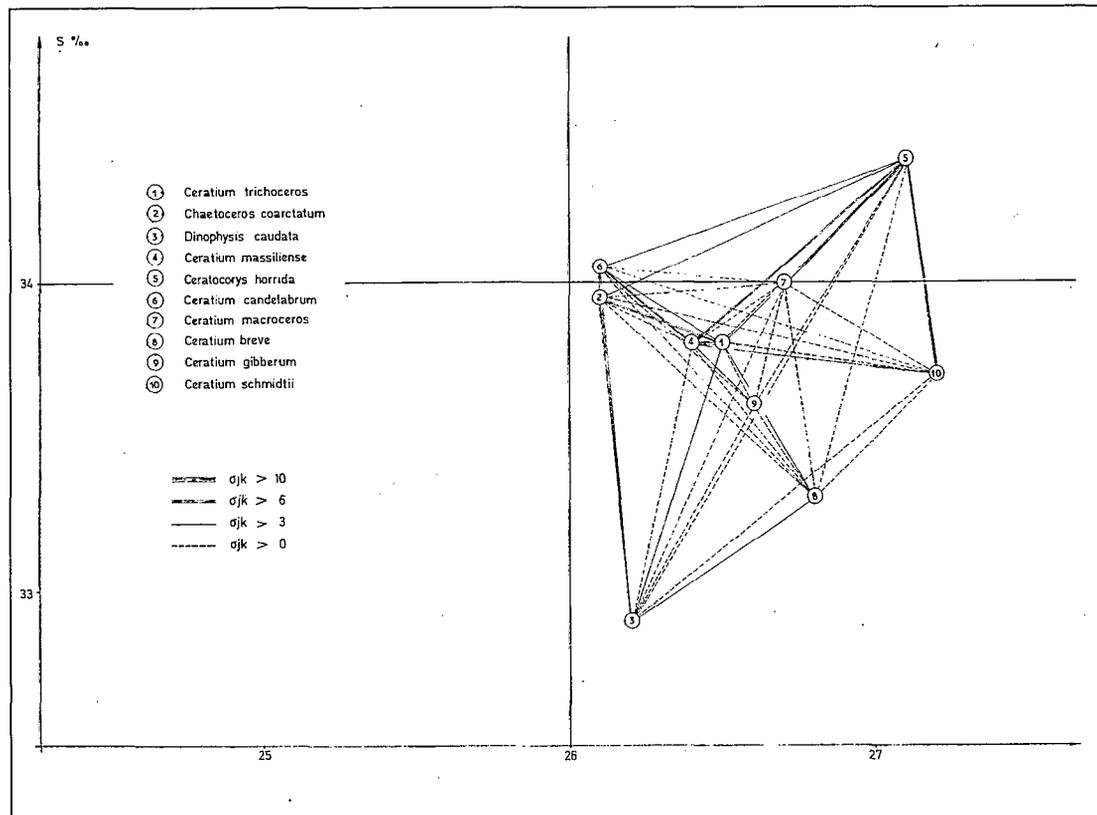


Fig. 2. — Répartition des espèces du groupe II suivant leurs température et salinité optimales.

TABLEAU IV
Coefficients d'association (σ_{jk}) entre les espèces du groupe III

	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
A. <i>Stephanopyxis palmeriana</i> ..	5,01	9,79	9,56	18,20	5,45	9,47	5,93	3,98	3,95	7,06	1,84	2,91	4,12	3,89	1,75
B. <i>Leptocylindrus danicus</i> (1)..		5,71	6,16	5,17	4,69	2,72	1,16	5,11	4,54	2,74	1,01	0,73			
C. <i>Rhizosolenia stollerfothii</i>			3,67	9,09	4,26	9,66	3,09	3,33	2,01	3,03	3,56	1,42	0,04	0,51	
D. <i>Planctoniella sol</i>				7,84	4,00	2,20	5,64	3,02	4,00	4,03	0,27	0,96	0,35		
E. <i>Rhizosolenia robusta</i>					6,25	10,84	6,07	3,45	3,24	3,76	4,40	1,48	6,05	3,90	1,04
F. <i>Ceratium tripos</i> (2).....						4,06	3,01	4,32	3,05	0,67	6,31		0,48	0,35	2,79
G. <i>Guinardia flaccida</i>							7,40	2,60	1,78	0,51	4,80	1,74	5,47	1,33	0,78
H. <i>Rhizosolenia alata indica</i>								1,22	1,24	0,22	1,45		3,51	0,67	0,61
I. <i>Rhizosolenia setigera</i> (3)....									1,64	1,13	2,42		0,03		
J. <i>Chaetoceros curvisetum</i> (4)...										2,12	0,99	2,32	1,03		
K. <i>Chaetoceros tortissimum</i>											0,10	1,37	0,07	2,32	0,11
L. <i>Coscinodiscus oculus irridis</i>												0,35	5,09	0,16	0,50
M. <i>Rhizosolenia styliiformis latissima</i>													0,10	0,02	0,28
N. <i>Coscinodiscus nobilis</i>														1,13	1,24
O. <i>Ceratium hexacanthum</i>															4,10
P. <i>Rhizosolenia hyalina</i>															

(1) 8,65 avec *Chaetoceros decipiens* (groupe I).
8,49 avec *Nitzschia closterium* (groupe I).

(2) 13,79 avec *Ceratium trichoceros* (groupe II).
10,03 avec *Nitzschia closterium* (groupe I).

(3) 7,29 avec *Ceratium trichoceros* (groupe II).
5,96 avec *Chaetoceros decipiens* (groupe I).

(4) 5,31 avec *Chaetoceros decipiens* (groupe I).
5,12 avec *Nitzschia closterium* (groupe I).

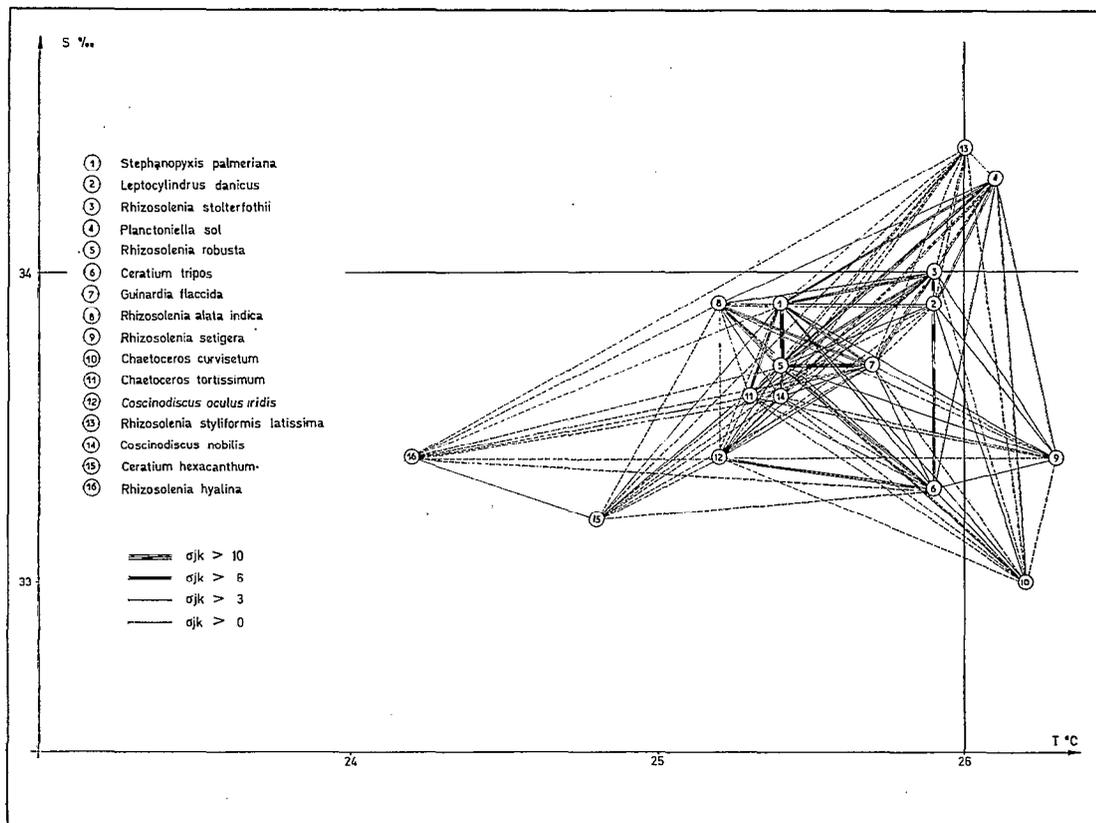


Fig. 3. — Répartition des espèces du groupe III suivant leurs température et salinité optimales.

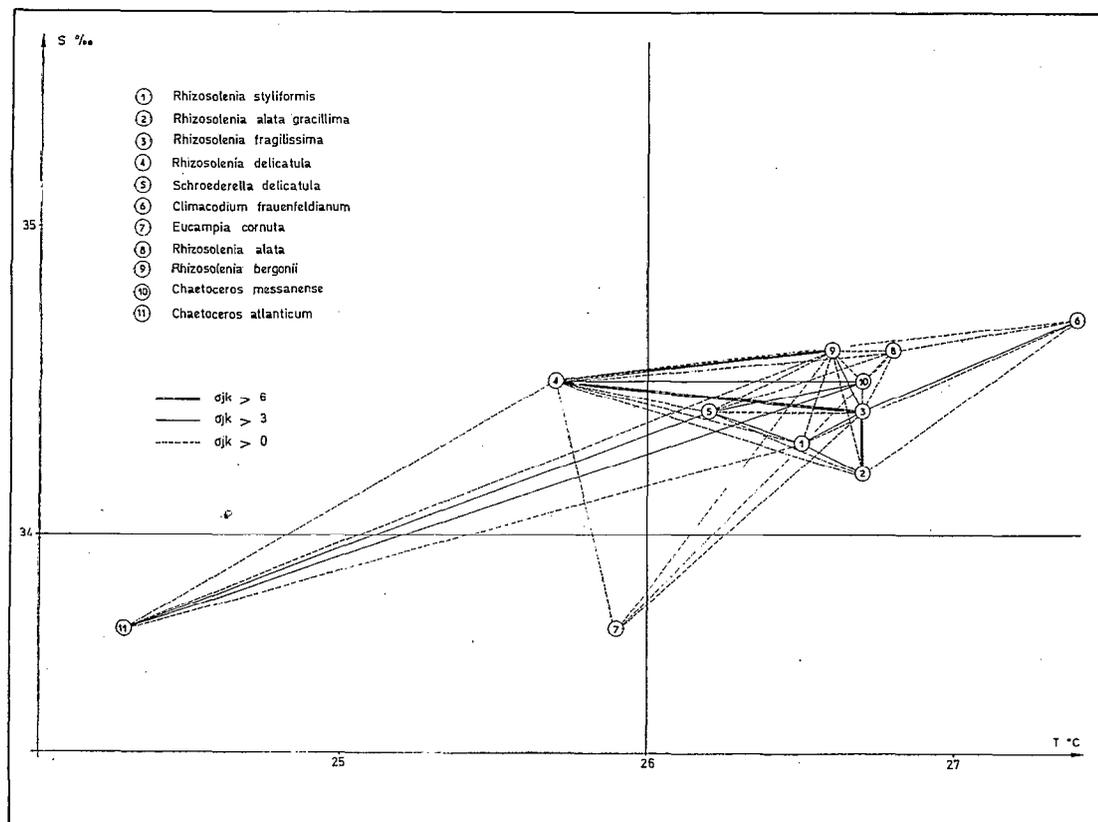


Fig. 4. — Répartition des espèces du groupe IV suivant leurs température et salinité optimales.

TABLEAU V
Coefficients d'association (σ_{jk}) entre les espèces du groupe IV

	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
A. <i>Rhizosolenia styliformis</i> (1).....	4,57	4,94	2,74	4,74	0,39			0,12		0,05
B. <i>Rhizosolenia alata</i> forme <i>gracillima</i>		7,59	2,41	1,50	2,46	-0,34		0,09		
C. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>			6,77	0,80	5,49	0,07	1,12	4,99	0,09	
D. <i>Rhizosolenia delicatula</i>				2,18	1,07	0,71	0,87	7,25	3,31	0,09
E. <i>Schroederella delicatula</i>					-0,03	-0,90	0,03	0,78	4,36	5,60
F. <i>Clinacodium frauenfeldium</i>							1,74	-0,82	-0,12	-0,29
G. <i>Eucampia cornuta</i> (2).....							0,51	1,91		-0,55
M. <i>Rhizosolenia alata</i>								0,37	0,70	
I. <i>Rhizosolenia bergonii</i>									2,86	0,79
J. <i>Chaetoceros messanense</i>										5,61
K. <i>Chaetoceros atlanticum</i>										

(1) 5,76 avec *Ceratium fusus* (groupe V).
5,74 avec *Planctoniella sol* (groupe III).

(2) 2,63 avec *Chaetoceros tetrastichon* (groupe VII).

TABLEAU VI
Coefficients d'association (σ_{jk}) entre les espèces du groupe V

	B	C	D	E	F
A. <i>Corelthron criophilum</i> (1).....	2,67	0,70	2,38	3,39	3,56
B. <i>Ceratium fusus</i>		1,90	6,02	2,24	1,14
C. <i>Cerataulina pelagica</i>			3,84	6,54	0,72
D. <i>Chaetoceros affinis</i>				7,19	1,95
E. <i>Chaetoceros didymum</i>					0,46
F. <i>Biddulphia mobiliensis</i>					

(1) 5,21 avec *Chaetoceros decipiens* (groupe I).
4,00 avec *Chaetoceros lacinosum* (groupe VI).
4,99 avec *Rhizosolenia setigera* (groupe III).
3,59 avec *Rhizosolenia stollerfothii* (groupe III).

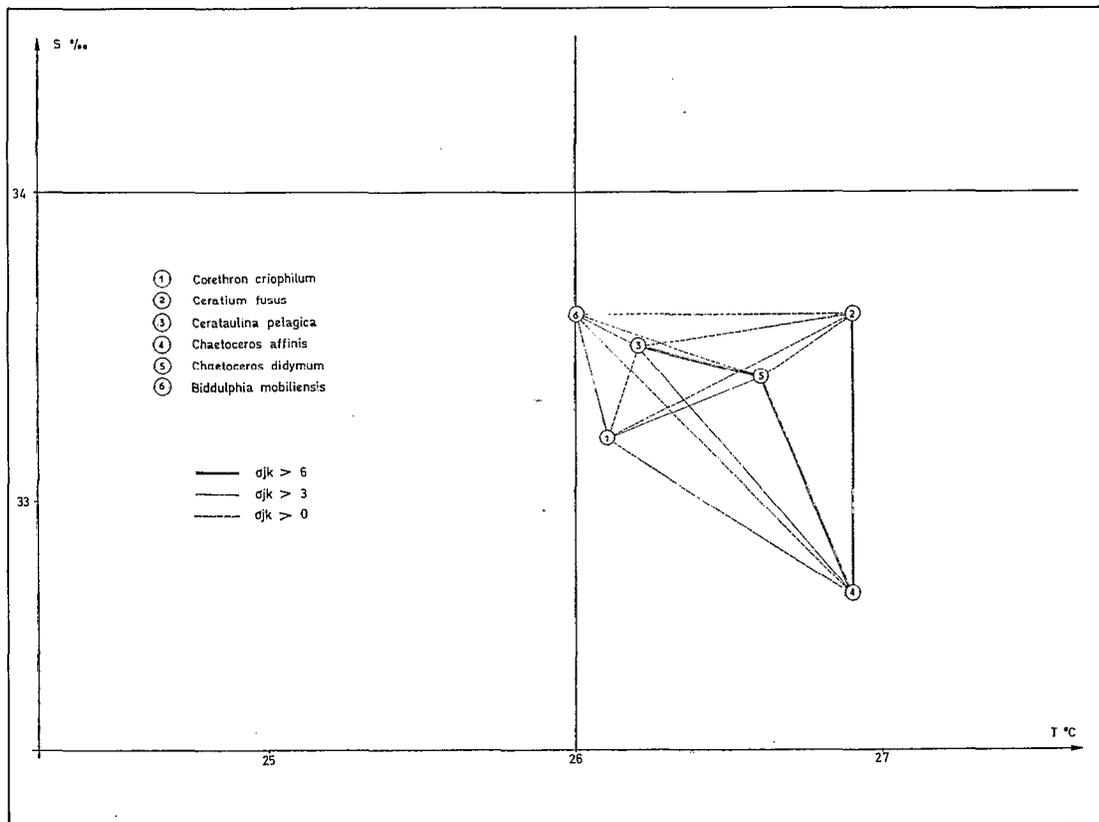


Fig. 5. — Répartition des espèces du groupe V suivant leurs température et salinité optimales.

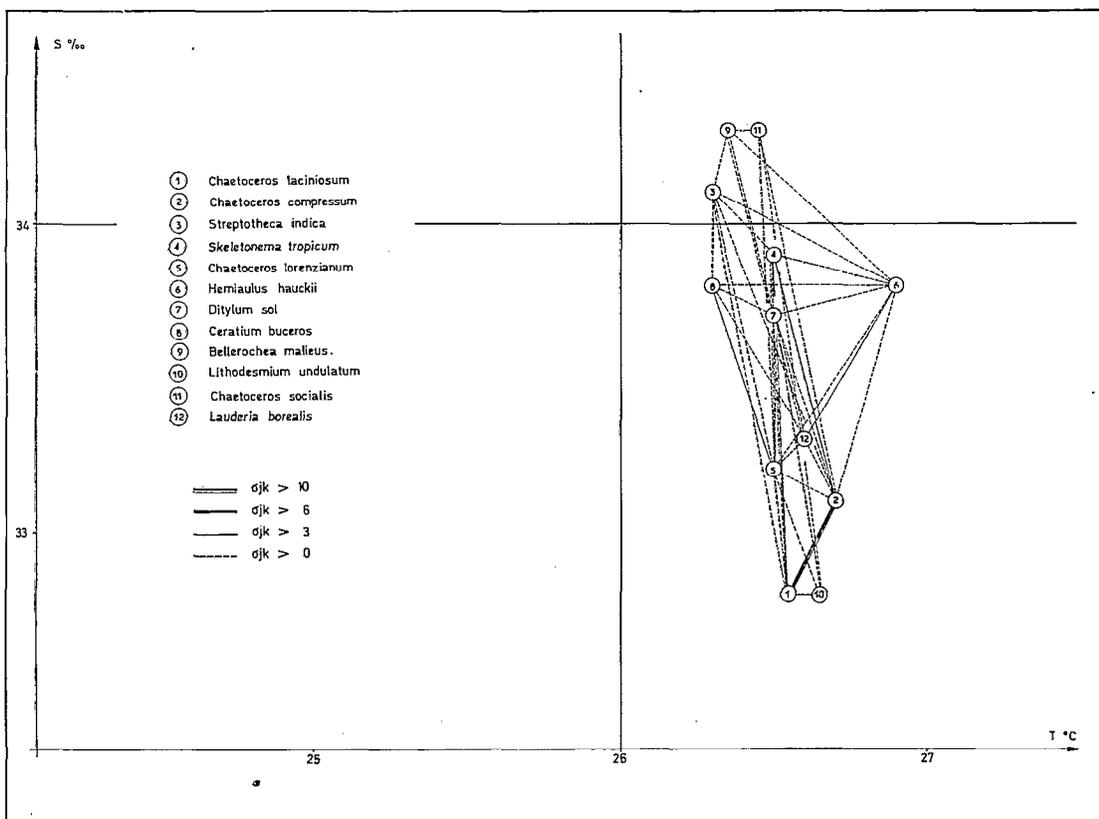


Fig. 6. — Répartition des espèces du groupe VI suivant leurs température et salinité optimales.

TABLEAU VII
Coefficients d'association (σ_{jk}) entre les espèces du groupe VI

	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
A. <i>Chaetoceros lacinosum</i>	12,30	0,38	4,89	0,01		1,15		-0,71	4,00	-0,29	
B. <i>Chaetoceros compressum</i>		0,03	5,99	0,25	0,37	2,40				1,08	1,15
C. <i>Streptothecha indica</i>			1,56	2,27	1,34		2,42	0,56			
D. <i>Skeletonema costatum</i>				1,95	0,24	0,93	-0,78				
E. <i>Chaetoceros lorenzianum</i>					0,41	1,42	3,04	-0,12	0,52	1,31	1,30
F. <i>Hemiaulus hauckii</i>						0,55	0,00	2,44	-0,05	-0,47	4,86
G. <i>Ditylum sol</i>							0,01	2,27	0,71	-0,49	1,62
H. <i>Ceratium buceros</i>								-0,08	-0,07	-0,41	0,20
I. <i>Bellerrochea malleus</i>									-0,57	2,12	0,48
J. <i>Lithodesmium undulatum</i> (1)....										0,01	-2,90
K. <i>Chaetoceros socialis</i>											-0,52
L. <i>Lauderia borealis</i>											

(1) 4,68 avec *Ceratium teres* (groupe VIII).

TABLEAU VIII
Coefficients d'association (σ_{jk}) entre les espèces du groupe VII

	B	C	D	E
A. <i>Coscinodiscus centralis</i> (1).....	2,27	3,40	0,18	-0,35
B. <i>Nitzschia sp</i> (2).....		0,29	-0,37	0,74
C. <i>Chaetoceros tetrastichon</i>			0,68	-1,34
D. <i>Biddulphia aurita</i>				0,53
E. <i>Gymnodinium splendens</i> (3).....				

- (1) 5,38 avec *Nitzschia delicatissima* (groupe I).
 4,36 avec *Coscinodiscus oculus iridis* (groupe III).
 4,99 avec *Ornithocercus magnificus* (groupe VIII).
 3,74 avec *Gymnodinium sp.* (groupe I).
 (2) 5,40 avec *Gymnodinium sp.* (groupe I).
 5,11 avec *Nitzschia delicatissima* (groupe I).
 (3) 4,66 avec *Gymnodinium sp.* (groupe I).

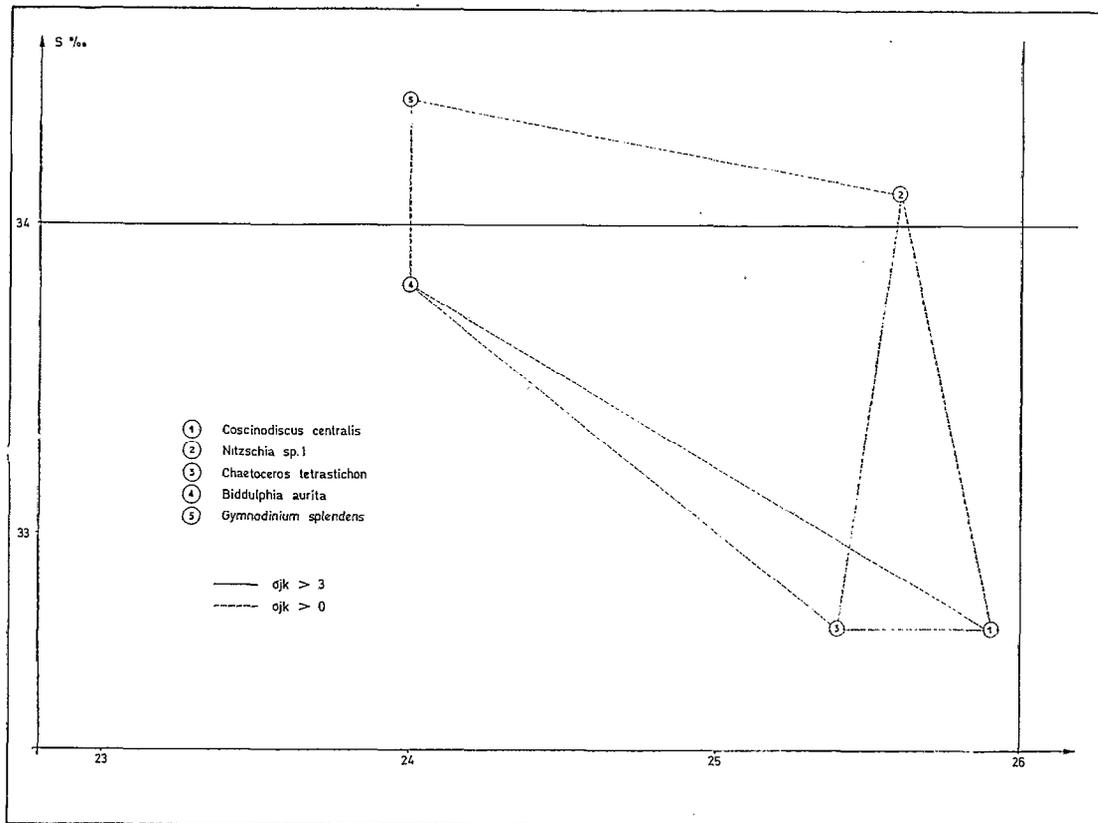


Fig. 7. — Répartition des espèces du groupe VII suivant leurs température et salinité optimales.

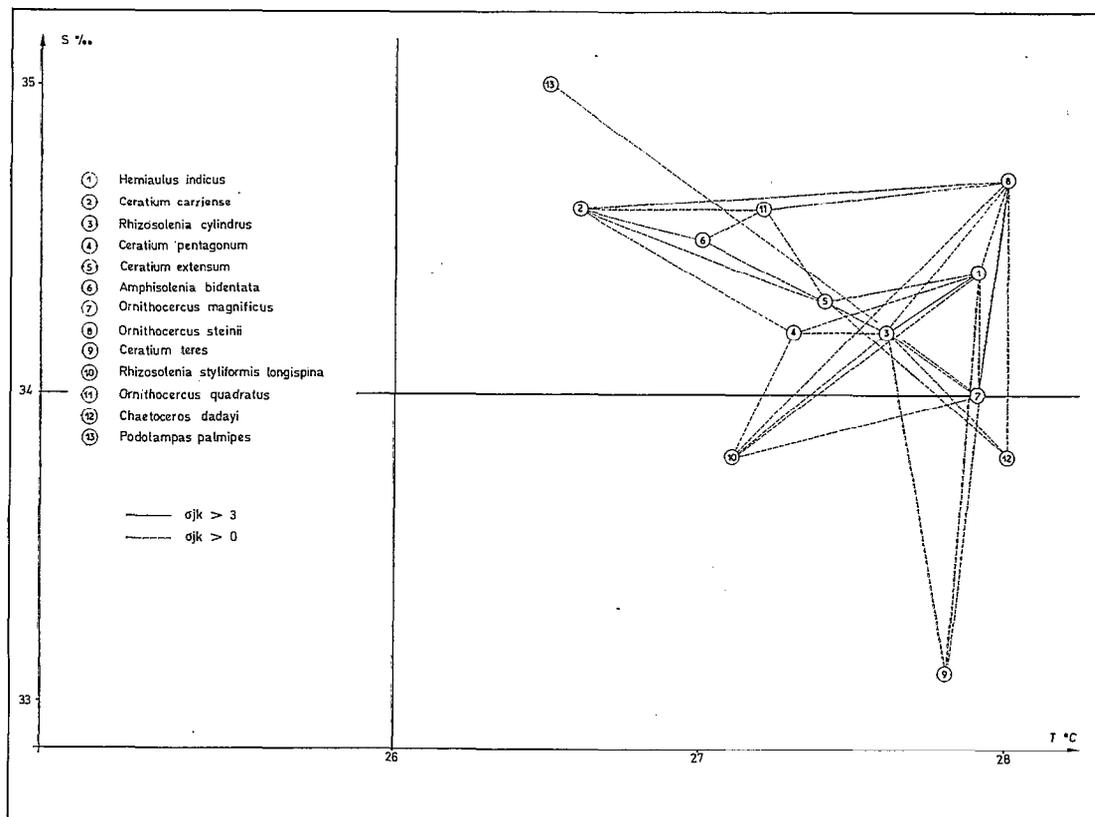


Fig. 8. — Répartition des espèces du groupe VIII suivant leurs température et salinité optimales.

TABLEAU IX
Coefficients d'association (σ_{jk}) entre les espèces du groupe VIII

	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M
A. <i>Hemiaulus indicus</i>	-0,57	5,99	0,11	0,92	-1,90	0,81	1,68	2,79	0,02			
B. <i>Ceratium carriense</i> (1)...		-0,11	0,00	0,56	1,00	-0,87	0,14	-0,15	-0,12	0,53	-0,37	-1,08
C. <i>Rhizoselenia cylindrus</i>			0,98	1,56		1,45	0,16	0,89	0,32		0,61	
D. <i>Ceratium pentagonum</i>				-2,65	-0,01		-0,47	-0,42	0,19			-1,04
E. <i>Ceratium extensum</i> (2)....					0,39	-0,06			-1,04	0,97	1,02	
F. <i>Amphisolenia bidentata</i> ...						-3,73	-1,22	-3,01	-0,88	0,21		-0,98
G. <i>Ornithocercus magnificus</i> (3).....							3,45	2,81	1,81	-0,21		0,70
H. <i>Ornithocercus steinii</i>									1,25	0,19	0,21	
I. <i>Ceratium teres</i> (4).....									-0,38	-0,14	-0,13	-0,71
J. <i>Rhizosolenia styliiformis</i> forme <i>longispina</i>										-0,01	-1,20	-0,66
K. <i>Ornithocercus quadratus</i> ...											-0,85	-0,47
L. <i>Chaetoceros dadayi</i>												-0,42
M. <i>Podolampas palmipes</i>												

(1) 1,29 avec *Ceratocorys horrida* (groupe II).

(2) 3,24 avec *Ceratium schmidtii* (groupe II).

1,57 avec *Ceratocorys horrida* (groupe II).

(3) 4,99 avec *Coscinodiscus centralis* (groupe VII).

(4) 4,68 avec *Lithodesmium undulatum* (groupe VI).

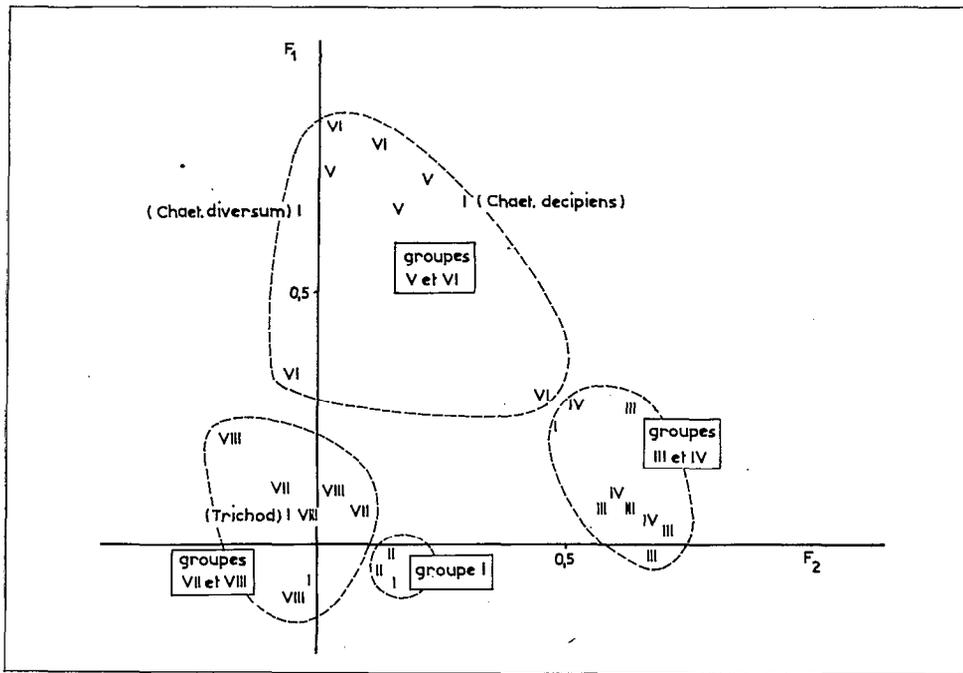


Fig. 9. — Répartition des 29 espèces choisies pour l'analyse factorielle suivant les facteurs 1 et 2.

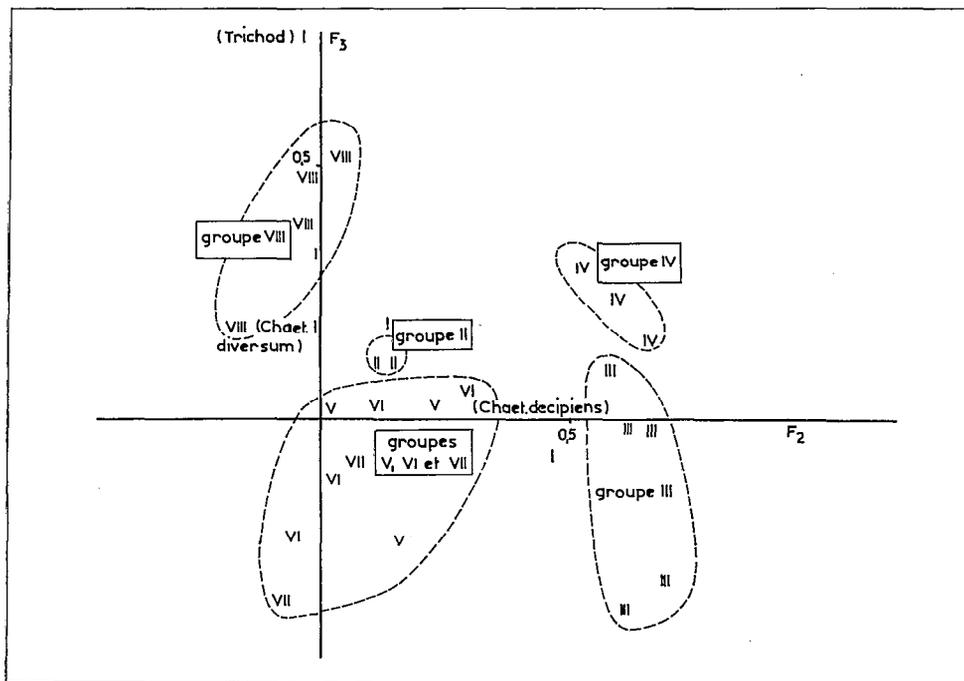


Fig. 10. — Répartition des 29 espèces choisies pour l'analyse factorielle suivant les facteurs 2 et 3.