

Académie royale des Sciences d'Outre-Mer
Classe des Sciences Naturelles et Médicales N.S. XIX-1, Bruxelles 1973

Contribution à l'étude
de l'écologie marine
des Iles Galapagos

PAR

G. HOUVENAGHEL

Lic. Sc. Zool. U.L.B.

350 F

Koninklijke Academie voor Overzeese Wetenschappen
Klasse voor Natuur- en Geneeskundige Wetenschappen, N.R., XIX-1, Brussel, 1973

Académie royale des Sciences d'Outre-Mer
Classe des Sciences Naturelles et Médicales N.S. XIX-1, Bruxelles 1973

Contribution à l'étude
de l'écologie marine
des Iles Galapagos

PAR

G. HOUVENAGHEL

Lic. Sc. Zool. U.L.B.

Koninklijke Academie voor Overzeese Wetenschappen
Klasse voor Natuur- en Geneeskundige Wetenschappen, N.R., XIX-1, Brussel, 1973

Mémoire présenté à la Séance du 28 novembre 1972
Rapporteurs: MM. P. BRIEN, P. GOUROU et M. POLL

Fondation Charles DARWIN pour
les Galapagos, Palais des Académies,
Bruxelles. Contribution N° 162

D/1973/0149/4

RÉSUMÉ

Le présent travail constitue une étude descriptive et synthétique de l'écologie marine littorale dans l'Archipel des Galapagos.

Les facteurs du milieu dépendent de la géomorphologie et de la nature du substrat, cependant la plupart d'entre eux sont influencés par l'océan environnant.

Dans une première partie du travail, la géomorphologie de l'archipel, la météorologie et l'hydrologie sont décrites. Une étude saisonnière de l'hydrologie à Bahia Academia (Santa Cruz) est abordée.

Dans le domaine littoral, le faciès rocheux domine. Les substrats meubles sont peu nombreux, peu étendus et dispersés dans tout l'archipel. On trouve également quelques biotopes particuliers : les coraux, les mangroves et les réseaux souterrains d'eaux saumâtres. Une description de la zonation intertidale en faciès rocheux est faite à Bahia Academia. Le schéma général de cette zonation est représentatif de l'ensemble des côtes rocheuses de l'archipel.

SAMENVATTING

Dit werk is een beschrijving en een synthese van de oekologie van de kustgebieden van de Galapagos eilanden groep.

Sommige factoren eigen aan die eilanden zoals geomorfologie en bodemkunde beïnvloeden de kustbiocenosen; van groter belang is de invloed van de omringende oceaan.

Het eerste deel van dit werk handelt over de geomorfologie, de klimaatkunde en de hydrologie van het archipel. Een seizoenstudie van de hydrologie in Bahia Academia (Santa Cruz) wordt gegeven.

In de kustgebieden zijn de steenbodems dominerend, zachte bodems zijn weinig talrijk, weinig uitgebreid en liggen verspreid over de volledige eilanden groep. Bepaalde bijzondere biotopen worden aangetroffen : koralen, mangroven en ondergrondse brakwater systemen.

Een beschrijving van de intertidale zonatie op een rotskust in Bahia Academia insgelijks gegeven. Het algemeen schema van

deze zonatie mag als representatief voor alle rotskusten van de eilanden groep beschouwd worden.

RESUMEN

El presente trabajo constituye un estudio descriptivo y sintético de la ecología marina litoral en el Archipiélago de las Galápagos.

Los factores ambientales dependen de la geomorfología y de la naturaleza del sustrato, sin embargo la mayor parte de ellos están influenciados por el mar circundante.

En una primera parte del trabajo se describe la geomorfología, meteorología e hidrografía del archipiélago, habiéndose realizado un estudio estacional de la hidrología de Bahía Academia (Santa Cruz).

En la zona litoral hay dominio de la facie rocosa. Los sustratos móviles son poco numerosos, poco extensos y dispersos en todo el archipiélago. Se encuentran igualmente algunos biotopos particulares: corales, manglares y cursos subterráneos de aguas salobres.

Se presenta una descripción de la zonación intermareal de facie rocosa de Bahía Academia, cuyo esquema es representativo del conjunto de las costas rocosas del Archipiélago.

SUMMARY

The present work is a descriptive and synthetic study of the littoral marine ecology in the Galapagos Archipelago.

Some environmental factors are linked with the geomorphology and the substrate of the coasts, but most of them are influenced by the surrounding ocean.

In the first part of this work geomorphology of the archipelago, meteorology and hydrology are described. A seasonal study of the hydrology in Bahía Academia is also given.

In the coastal area rocky bottoms are common. Soft bottoms are less important, small and scattered all over the islands. Some particular biotopes are found: coral growth, mangroves and underground brackish water systems. A description of the intertidal zonation is made on a rocky shore in Bahía Academia. The general pattern of this zonation applied for all rocky shores in the archipelago.

AVANT-PROPOS

Dans le cadre de la participation belge à la Fondation Charles Darwin pour les Iles Galapagos, nous avons pu effectuer, mon épouse et moi-même, une mission zoologique d'une année (septembre 1967 à septembre 1968) dans l'archipel des Galapagos. Cette mission fut organisée par le Laboratoire d'Anatomie Comparée de l'Université Libre de Bruxelles dirigé par Monsieur le Professeur J. BOUILLON, et subventionnée par l'Université Libre de Bruxelles et le Ministère de l'Education Nationale.

Le travail projeté consistait en l'étude des Hydraires: systématique, cycle de reproduction et de développement, écologie.

Le présent travail consiste en une mise au point des renseignements que nous livre la littérature à propos de l'écologie marine de l'archipel et en l'exposé de nos observations faites dans ce domaine à la faveur de nos recherches.

Au début de ce mémoire, je tiens à exprimer mes remerciements à toutes les autorités équatoriennes et belges qui ont contribué à la réalisation de cette mission. Je pense tout particulièrement au Comité de la Fondation Charles Darwin pour les Galapagos, à Monsieur CRISTOBAL BONIFAZ JIJON, au Ministère de l'Education Nationale, à Monsieur le Professeur P. BRIEN, qui suscita en nous l'intérêt zoologique pour les Iles Galapagos, et au Professeur J. BOUILLON qui guida les premiers pas de la réalisation de cette mission.

INTRODUCTION

Les Galapagos forment un archipel groupant quelque quinze îles et une soixantaine d'îlots disséminés dans l'Océan Pacifique Est, sur l'Equateur, à environ 500 miles marins (950 kilomètres) du Continent Sud-Américain. Les terres les plus proches sont, vers le Golfe de Panama l'île Cocos, et vers l'Est, l'imposante masse continentale andine.

La découverte de ces îles remonte au XVI^e siècle. Depuis lors et jusqu'à leur rattachement à la République de l'Ecuador en 1832 elles ne furent habitées que sporadiquement par des corsaires, des boucaniers, des chasseurs de phoques et de baleines.

Ces îles volcaniques sont constituées par les parties émergées de masses basaltiques énormes surgies du fond de l'Océan. Des milliers de cratères de toutes tailles (de quelques mètres à plusieurs kilomètres de diamètre) constellent la croûte basaltique, tant des parties émergées que immergées. Actuellement, le volcanisme agite toujours les entrailles de l'archipel; sur certaines îles, ses manifestations sont permanentes (fumerolles, geyser,...) ou intermittentes (éruptions).

Depuis la visite du célèbre médecin naturaliste Charles DARWIN (15-9 au 20-10-1835), lors de son voyage de circumnavigation à bord du « HMS BEAGLE », plusieurs expéditions scientifiques soit eurent comme objet unique la visite des îles, soit s'y arrêtèrent en guise d'étape. Toutes contribuèrent cependant à mettre en évidence l'existence d'une faune et d'une flore particulièrement remarquables, celles-là mêmes qui avaient émerveillé DARWIN.

Beaucoup d'organismes se sont développés sur les Iles Galapagos en l'absence de compétiteurs ou de prédateurs. Chaque niche écologique fut colonisée par un ou plusieurs organismes qui ont simultanément réussi à parvenir dans la niche, ou à proximité, et à s'y développer dans des conditions de vie exigeantes, semblables ou différentes de celles qui caractérisent leurs lieux d'origine.

Les communautés animales et végétales qui se sont constituées à partir de colonisations disparates et réparties sur des temps assez longs constituent des ensembles floristiques et faunistiques aux équilibres délicats. Une espèce nouvellement introduite sur une île peut en effet rompre totalement ces équilibres en modifiant leur structure (occupation d'une nouvelle niche) ou en se substituant à une espèce préexistante (compétiteurs par exemple).

Le passage de l'homme dans les îles d'abord, son séjour ensuite, ont largement entamé les communautés végétales et animales: défrichage, cultures, feu, chasses, introduction de nouvelles espèces (divers végétaux en culture ou ornementaux, bœufs, chèvres, porcs, chiens, chats, rats,...).

De telles altérations se sont intensifiées au cours des dernières décades au point de menacer de disparition à tout jamais une grande partie du patrimoine biologique des Iles Galapagos. La nécessité de procéder à des mesures de protection de la nature devient de plus en plus indispensable au fur et à mesure que les déprédations se font sentir.

En 1959, à l'initiative de feu le Professeur VAN STRAELEN la « Fondation Charles Darwin pour les Iles Galapagos » fut créée à Bruxelles. Une station biologique, basée sur l'Île de Santa Cruz, fut construite et gérée par cette Fondation. En plus de son rôle dans la protection de la nature (gestion d'un parc national), elle accueille depuis 1962 des scientifiques de toutes disciplines.

PLAN DU MEMOIRE

Les Iles Galapagos sont océaniques. La majorité des facteurs du milieu dépendent plus ou moins directement de l'océan qui les entoure. C'est également l'océan qui, en raison de l'isolement de l'archipel, est le vecteur principal ou la barrière pour la colonisation du milieu marin et terrestre par les organismes vivants.

Toute étude écologique des régions côtières des Iles Galapagos ne peut donc être faite sans une étude du milieu marin que constitue l'énorme masse d'eau océanique dans laquelle se trouve l'archipel. Ceci est d'autant plus vrai que, dans bien des régions de l'archipel, eu égard à la bathymétrie particulière qui le caractérise, les domaines pélagiques néritiques, et benthiques infra- et circalittoraux, sont réduits à une bande de quelques centaines de mètres de largeur seulement. Il s'ensuit que le découpage du milieu marin en régions écologiques diversifiées ne serait, dans la plupart des cas, qu'une simple vue de l'esprit. La masse d'eau conditionne également le climat des Iles.

Le présent mémoire tend à décrire les conditions physiques du milieu littoral (Substrat, Climat, Hydrologie) et les peuplements biologiques qui s'y développent. Il constitue une contribution à la connaissance de l'écologie littorale de l'Archipel des Galapagos.

CHAPITRE PREMIER
LE MILIEU PHYSIQUE

1. SITUATION GEOGRAPHIQUE

Les limites géographiques de l'archipel (terres émergées) sont définies par les positions suivantes: au Nord et à l'Ouest: l'île Darwin ($1^{\circ}40' N$ et $92^{\circ} W$), au Sud: l'île Española ($1^{\circ} 27' S$), à l'Est: l'île San Cristobal ($89^{\circ}16' W$). (*Fig. 1.*)

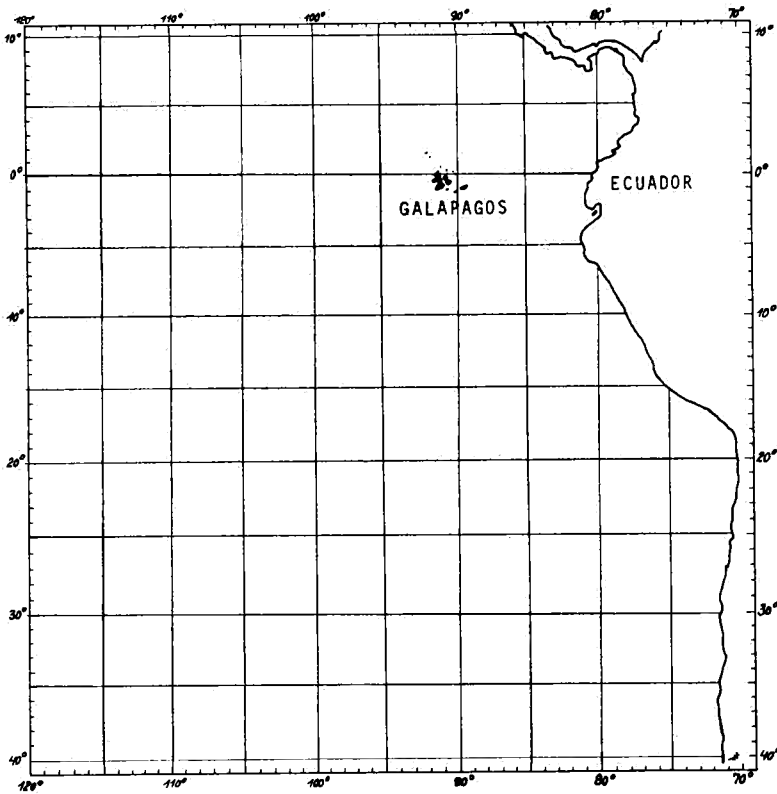


Figure 1: Situation géographique de l'archipel des Galapagos.

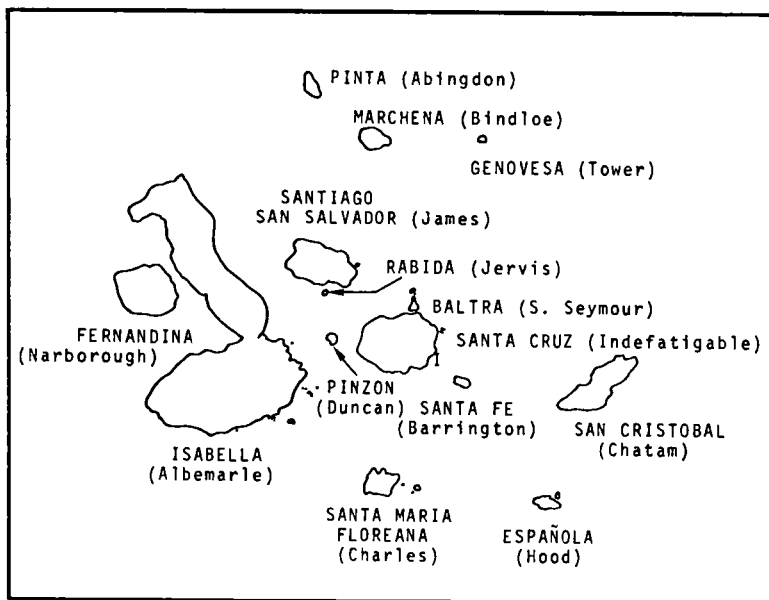


Figure 2: Carte de l'Archipel des Galapagos.

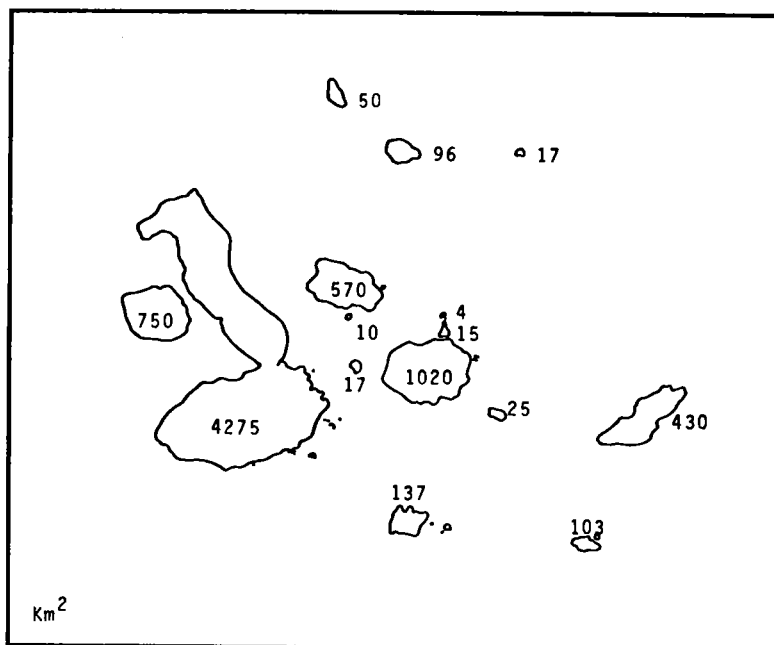


Figure 3: Superficie des îles principales en km².

Un examen de la carte bathymétrique montre que la plupart des îles émergent à partir d'une grande plate-forme sous-marine. Seules Darwin et Wolf, îles situées au Nord, en sont isolées. Pour cette raison, SHUMWAY et CHASE (1961) ne les considèrent pas comme faisant partie du groupe des Iles Galapagos, nonobstant le fait que biologiquement et administrativement elles en sont une partie intégrante.

L'archipel est formé de quatre grandes îles centrales, assez voisines, entourées de quelques îles plus petites et plus distantes. Au milieu du groupe central émergent un grand nombre d'îlots et de rochers.

La superficie de l'ensemble des terres émergées atteint seulement 7 964 km² pour quelque 77 îles, îlots et rochers (LARREA, 1960). La superficie des îles principales est indiquée sur la *figure 3*.

2. GEOMORPHOLOGIE

Les grands volcans formant les Galapagos sont du type surbaissé ou hawaïen. Ils émergent de l'eau isolément comme Fernandina par exemple ou sont coalescents comme Isabella où 6 grands volcans constituent une seule île. Chaque volcan est caractérisé par une séquence lithomorphologique mise en évidence par CHUBB (1933): une couronne de champs de laves à pente faible et de grande superficie entoure un cône constitué de dépôts pyroclastiques et dont les pentes sont escarpées. Certains volcans ont acquis la forme de caldeira (Fernandina, Wolf, Darwin, Alcedo, Santo Tomas, Cerro Azul) à la suite d'effondrements probablement semblables à celui survenu le 11 juin 1968 à Fernandina et que nous avons pu observer. Un champignon de poussières, de vapeur d'eau et sans doute de gaz s'est élevé au-dessus de cette île. Ce nuage était animé d'un mouvement cyclonique et s'est progressivement étendu au point de recouvrir une grande partie de l'archipel. Des pluies de cendres et de poussières furent observées sur le volcan Santo Tomas situé à environ 85 km de Fernandina. Une partie du fond du cratère de caldeira est descendu de 50 à 150 mètres. L'ensemble des modifications survenues a

entraîné l'agrandissement du cratère de 1 à 2 km² (SIMKIN et HOWARD 1970). La nature et la localisation du volcanisme adventif, c'est-à-dire la présence de cônes secondaires individualisés situés plus ou moins loin du cône principal, dans son cratère, ou groupés en « essaims », sont autant d'étapes d'évolution d'un volcan à partir de la construction du cône principal (CHUBB 1933, BANFIELD *et al.* 1956, WILLIAMS 1964).

Les formes obtenues par la superposition d'une ou plusieurs de ces structures secondaires ainsi que le dépôt ou la coulée de nouveaux matériaux volcaniques (laves, lapilli, cendres, ponces, scories,...) confèrent à chacune des îles un aspect géomorphologique particulier. Les divers degrés de complexité de ces formations volcaniques sont responsables des nombreux paysages littoraux que l'on trouve le long des côtes. Ils constituent de non moins nombreux biotopes.

2.1. GÉOMORPHOLOGIE SOUS-MARINE

La bathymétrie de cette région de l'Océan Pacifique, et par conséquent la géomorphologie, n'ont été que très récemment étudiées et cartographiées. Il fallut attendre les sondages effectués à l'échelle locale par l'U.S. Navy, durant la deuxième guerre mondiale, et à l'échelle régionale par diverses croisières hydrographiques d'après-guerre. Les sondages de l'U.S. Navy ont permis de dresser des cartes nautiques de l'archipel (cartes H.O. 1798). L'ensemble de la bathymétrie régionale a été analysée par SHUMWAY et CHASE (1963). Nous reproduisons ci-dessous la carte bathymétrique de la plate-forme des Galapagos faite par ces auteurs. (*Figure 4*).

Les Iles Galapagos sont formées par un groupe de volcans basaltiques qui surgissent d'une plate-forme sous-marine située à environ 2 000 mètres du fond de l'Océan. Cette plate-forme attenant à la partie Est du « East Pacific Rise », crête qui traverse tout le Pacifique Est, est aussi reliée au Continent Sud-américain par un seuil: le « Carnegie Ridge » et, au Nord à l'Amérique Centrale par le « Cocos Ridge ». Une zone de fracture de l'écorce terrestre, orientée approximativement Est-Ouest, s'étend du Nord de la plate-forme des Galapagos jusqu'à 120° W.

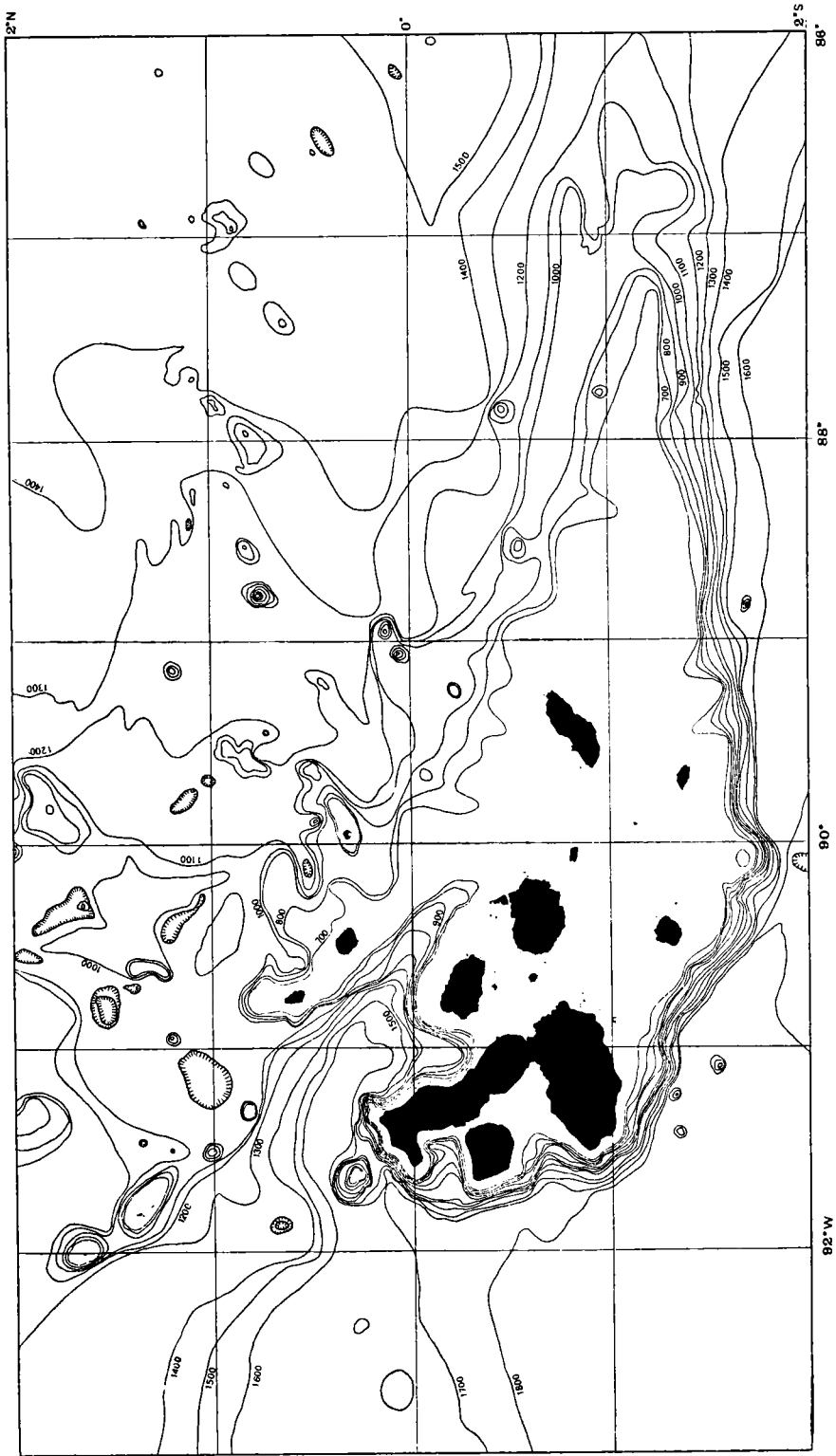


Figure 4.

Une telle structure est classique et se retrouve en d'autres endroits du « East Pacific Rise ». Aux abords de l'archipel, de grandes profondeurs se rencontrent à très peu de distance de la côte. A l'Ouest de Fernandina, par exemple, des fonds de 3 000 mètres se trouvent déjà à 6 miles de la côte. De très grandes profondeurs séparent aussi certains groupes d'îles: une fosse atteignant 2 500 mètres entame la plate-forme basale des Galapagos entre la partie Nord d'Isabella et le groupe formé par Pinta et Marchena. Par ailleurs, les îles Darwin et Wolf situées au N-W de l'archipel en sont isolées par des fonds de plus de 2 000 mètres s'étendant sur environ 60 miles. D'une manière générale, pour l'ensemble des îles, l'examen des cartes nautiques et bathymétriques montre que la pente des îles est fort abrupte, caractère dont la conséquence est particulièrement importante pour la circulation marine dans les régions côtières des îles.

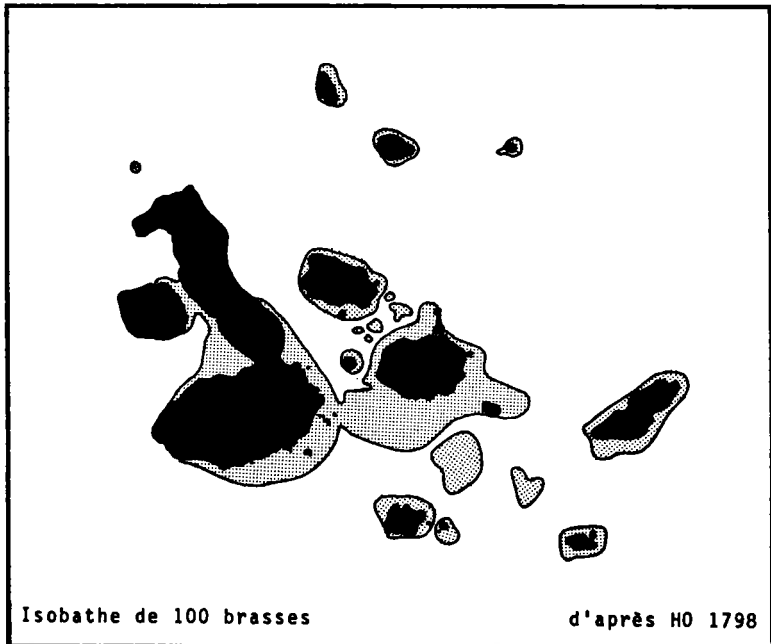


Figure 5: Carte bathymétrique montrant la position de l'isobathe de 100 brasses (182 m.).

2.2. GÉOMORPHOLOGIE LITTORALE

Dans la frange littorale, le faciès rocheux est de loin le plus commun. Le substrat est constitué par divers types de laves. Dans le cas de champs de lave ayant glissé le long des pentes des volcans, le refroidissement de la masse magmatique s'est effectué de diverses manières. Il en découle alors des structures de laves très variables. Les côtes rocheuses basaltiques qui en résultent possèdent des aspects divers allant des étendues plates et lisses à des systèmes de baies, criques, goulets, excavations et anfractuosités de tous ordres et de toutes tailles. Chacune de ces structures peut, en un endroit, se trouver seule ou accompagnée de l'une ou de plusieurs autres d'entre elles. Dans d'autres cas, là où il y a un remaniement local de la structure géologique du terrain (éboulement, fractures,...), on remarque souvent la formation de falaises (Bahia Academia, Barrington, Española, Piazza,...).

La nature fragmentée des masses basaltiques et les fissures qui les parcourent ont donné naissance, à certains endroits des côtes, à un réseau d'eaux littorales souterraines au sein duquel le balancement de la marée est amorti.

L'érosion transforme parfois la structure primaire des côtes. Par exemple, des matériaux volcaniques fins (pyroclastites) recouvrant la lave, sont emportés par l'action mécanique des vagues et des courants littoraux mettant ainsi la roche sous-jacente à nu. Dans des régions battues par les vagues, ces dernières peuvent aussi déliter et réduire des laves en blocs, galets et graviers. L'érosion des tufs par le ruissellement et par les vagues amène le plus souvent la formation de plages de sables. Là où le matériel meuble est présent en grandes quantités il y a construction de dunes et de cordons littoraux (Bahia James par exemple).

Le matériel meuble d'origine volcanique et de couleur ocre, grise, brune ou noire est rarement trouvé à l'état pur; en effet il est souvent mélangé à des débris organiques calcaires (coquilles de mollusques fragmentées, morceaux de tests et de piquants d'oursins, débris de coraux). Dans d'autres cas encore, et plus particulièrement là où la zone infralittorale est étendue et peu profonde (dans le fond des grandes baies), l'accumulation de débris calcaires coralligènes surtout, donne naissance à des plages de sable de couleur très claire. De telles plages peuvent égale-

ment se prolonger par des cordons, des lagunes et des dunes. Bahia Tortuga est un exemple typique. Dans les parties calmes des criques et des baies, là où la turbulence de l'eau est faible, il y a un développement de mangroves. Des lagunes d'eau hypersaline existent aussi dans des cratères de volcans n'ayant pas de communication directe avec la mer. Elles se sont remplies par infiltration et par ruissellement.

Parmi les divers phénomènes volcaniques qui ont entraîné une modification locale de la géomorphologie côtière ou littorale (retombée de matériaux pyroclastiques, coulées de laves, fractures, effondrements,...) il en est un qu'il convient de signaler ici: Une surélévation locale de la côte de Bahia Urvina (Isabella) liée à une activité du volcanisme adventif de Alcedo a fait surgir des flots, probablement vers mars 1954, quelque 6 kilomètres de zones infralittorale et littorale. Cette élévation a atteint 4,60 mètres d'amplitude. Ce phénomène aura été probablement très rapide étant donné que l'ensemble des populations animales amenées à l'air et au soleil, sont mortes et ont séché sur place. Dans tout l'archipel, il n'existe pas d'autres signes de surélévation récente. Cependant des tufs contenant des fossiles de mollusques marins (déjà cités par DARWIN et par WOLF au siècle dernier) et se trouvant jusqu'à 100 mètres au-dessus du niveau actuel de la mer, témoignent de l'intensité des remaniements que ces dépôts volcaniques ont subis.

2.3. DIMENSIONS DU DOMAINE LITTORAL

Un relief accentué caractérise les parties sous-marines des îles qui dans la plupart des cas se traduit par l'absence d'un talus. Les pentes escarpées font que l'on passe de l'étage infralittoral à l'étage bathyal en l'espace de quelques miles. Pour les mêmes raisons, la surface des étages infra- et circolittoraux sont extrêmement réduits. L'étage mediolittoral (intertidal) apparaît donc être aux Galapagos, proportionnellement plus important par rapport aux autres étages littoraux que dans des régions côtières de structure classique.

Quelle est l'importance et la dimension exacte de la frange littorale? La répartition de l'archipel en de nombreuses îles,

îlots et rochers se traduit par un grand développement du périmètre des terres émergées par rapport à leur surface. L'aspect de la côte, par son origine, est assez tourmenté. De plus, les champs de lave, les tufs et les sédiments peuvent avoir subi des remaniements volcaniques ou érosifs modifiant le périmètre des îles.

Nous avons essayé de quantifier le périmètre littoral. Une méthode (RICHARDSON, 1961) consiste à considérer une surface géographique comme étant un polygone à n côtés plus une fraction de n . La longueur totale L est égale à la somme des n côtés de longueur l . De la grandeur de l dépend la précision de la superposition entre le contour réel à estimer et le polygone qui lui est assimilé. Des valeurs diverses de L sont obtenues pour des l choisis de longueur différente. Une relation entre L et l peut être déduite pour un contour donné. Cette relation apparaît lorsque l'on porte pour une figure géométrique les valeurs de L obtenues en fonction de l dans un diagramme bilogarithmique avec en abscisse $\log_{10} l$ et en ordonnée $\log_{10} L$. Les points appartenant à une même figure se placent sur une droite pour des l judicieusement choisis. Cette droite possède un coefficient angulaire caractérisant la figure. Dans les exemples de RICHARDSON, la figure la plus tourmentée, celle de la côte Ouest de la Grande Bretagne, a un coefficient angulaire de $-0,25$ et la figure la moins accidentée (la côte Sud-africaine) $-0,02$. La relation obtenue pour la droite est de la forme:

$$L = \sum l = M \cdot l^\alpha$$

avec $M =$ constante et $\alpha =$ coefficient angulaire.

RICHARDSON propose d'utiliser un coefficient D , tel que

$$\alpha = 1 - D$$

pour caractériser la figure. D est appelé « exposant de similitude de la courbe frontière ». D vaut 0 pour une frontière droite, 1,25 pour la côte Ouest de la Grande-Bretagne, et 1,02 pour la côte d'Afrique du Sud.

La mesure du périmètre des principales îles de l'archipel des Galapagos a été réalisée à l'aide de pointes sèches sur la carte nautique U.S. Navy H.O. 1797 (échelle 1/600 000). Les l sont 1,2, 3,0, 6,0 et 12,0 kilomètres. Les valeurs obtenues pour D sont assez dispersées (voir *Tableau* p. 20). Des valeurs élevées de D s'appliquent à de petites îles basses aux côtes de formes hétéro-

Surfaces et Périmètres des Iles

	S.	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	a	D
Isabella	4 275 km ²	560.4	463.5	437.4	202.2	— 0.15	1.15
Santa Cruz	1 020	141.6	129.0	116.4	60.0	— 0.10	1.10
Fernandina	750	117.6	100.5	92.4	46.8	— 0.13	1.13
Santiago	570	128.4	103.5	97.2	44.4	— 0.17	1.17
San Cristobal	430	126.0	111.0	106.8	51.0	— 0.10	1.10
Floreana	137	56.4	51.0	48.0	23.4	— 0.09	1.09
Española	103	46.4	34.5	32.4	12.6	— 0.23	1.23
Marchena	96	46.8	42.0	40.2	17.4	— 0.09	1.09
Pinta	50	33.6	28.5	27.0	13.8	— 0.15	1.15
Santa Fé	25	20.6	15.9	15.6	—	— 0.19	1.19
Genovesa	17	20.4	13.5	—	—	— 0.40	1.40
Pinzon	17	16.8	15.0	12.0	—	— 0.16	1.16
Baltra	15	28.6	18.0	14.4	—	— 0.41	1.41
Rábida	10	9.6	6.9	—	—	— 0.33	1.33
Total km		1 366.4	1 132.8	1 039.8	471.6		

S. = superficie de l'île en km²L₁ = périmètre d'un polygone de 1.2 km de côtéL₂ = idem, 3.0 km de côtéL₃ = idem, 6.0 km de côtéL₄ = idem, 12.0 km de côté

a = coefficient angulaire

D = exposant de similitude

gènes et caractérisées par des baies proportionnellement grandes: Baltra, Genovesa, Rabida, Española et dans une moindre mesure Santa Fé. Santiago, aux côtes hétérogènes (falaises de tufs, champs de laves, baies de toutes tailles, plages,) possède également un *D* élevé. Pinta, Isabella et Fernandina, grands cônes volcaniques isolés ou coalescents, offrent des côtes moins diversifiées; elles sont caractérisées par des *D* peu élevés. Enfin, Santa Cruz, San Cristobal, Floreana et Marchena, ont des *D* encore plus faibles, correspondant à l'aspect moins rude de leur contour.

Le périmètre total, calculé pour un *l* de 1,2 kilomètre, est de 1 366,4 kilomètres. Ceci montre l'importance du domaine littoral dans l'archipel des Galapagos.

3. METEOROLOGIE

3.1. INTRODUCTION

Les couches supérieures de l'Océan et les couches inférieures de l'atmosphère sont intimement liées entre elles. Les vents

engendrent des vagues, des courants de surface et des mouvements verticaux de masses d'eaux. Des échanges calorifiques se produisant à l'interface océan-air contribuent également à la circulation des fluides au sein de chacune de ces deux phases. Pour ces raisons, un travail portant sur l'océanographie d'une région donnée trouve des renseignements complémentaires dans la météorologie de cette région.

Ceci est particulièrement vrai aux Galapagos. La localisation géographique de ces îles sur l'équateur les place dans un endroit du globe où la météorologie générale devrait être assez régulièrement cyclique et bien balancée en saisons nettement distinctes. Cependant, le milieu marin, lui, n'est pas typique des régions équatoriales. Il en résulte des conditions météorologiques assez particulières qui, par leur nature, leur variété et leur stabilité, sont d'une importance primordiale pour les conditions de vie qu'offrent des terres volcaniques aux organismes animaux et végétaux qui les ont colonisées.

Les observations météorologiques dans l'archipel des Galapagos sont éparées. Les premières furent réalisées dès 1875 lors du voyage que fit WOLF dans les îles. L'expédition de l'Académie des Sciences de Californie (1905-1906) a ramené également une liste d'observations. Le plus grand nombre des mesures furent effectuées de manière routinière de 1942 à 1945, pendant l'occupation militaire américaine à Baltra. Depuis la deuxième guerre mondiale, des observations furent prises lors du « Galapagos International Scientific Project » (1964) puis par les autorités équatoriennes et par la Station Charles Darwin.

Une synthèse de la météorologie de l'archipel des Galapagos fut réalisée par ALPERT (1961) sur la base des données américaines. Ces observations faites à Baltra (Seymour Island) ne reflètent cependant pas exactement la tendance générale des îles, étant donné sa situation abritée par rapport à l'île Santa Cruz. L'analyse des nombreux climats locaux qui existent dans les îles est difficile, voir impossible à réaliser sans disposer d'un réseau de plusieurs stations météorologiques. ALPERT a déjà mis ce problème en évidence lorsque en considérant les précipitations en 1943, il ne trouva pas de concordances entre des observations faites à plusieurs endroits différents de l'archipel.

Pour notre étude, nous disposons des observations faites à la Station Charles Darwin à Santa Cruz. La Station est équipée d'une installation météorologique destinée à la mesure des paramètres courants. Elle fait partie du réseau météorologique national équatorien.

Les mesures de routine (température sèche et humide, direction et force du vent, nébulosité) sont faites à 07.00, 13.00 et 19.00 heures chaque jour (temps local $S = GMT - 6$ heures). Les autres mesures (pluviosité, durée d'insolation, température de l'eau de mer, évaporation) sont prises une fois par jour à l'heure fixe.

La Station est située à environ 100 mètres du rivage et à 6 mètres d'altitude, et contrairement à Baltra, elle est largement ouverte à un très grand secteur de l'Océan.

Les analyses qui suivent ont été faites à partir de la compilation des données accumulées depuis 1965.

Un tableau mensuel des mesures journalières a été dressé pour septembre 1967 et mars 1968 (*Tableaux 1 et 2*). Ces deux mois choisis à titre d'exemple sont caractéristiques et représentatifs de la saison à laquelle ils appartiennent.

3.2. ANALYSE DU VENT

Le vent est d'une stabilité remarquable. Pendant quasi toute l'année, il souffle du S.E. Les années 1967 et 1968 sont caractéristiques à cet égard. En fin d'année (de septembre à décembre), le S.S.E. est assez fréquent alors que mars et avril 1968 ont connu des vents E.S.E. Les écarts les plus importants par rapport à cette situation assez stable se rencontrent en février 1966, 1967 et 1968 et en mars 1967. Pendant ces brèves périodes, les vents autres que ceux venant du secteur S.E. viennent uniquement du N.E. (*Tableaux 3 à 6*).

La répartition de la force du vent permet d'apercevoir deux périodes distinctes: l'une de juin à décembre pendant laquelle la force du vent est relativement stable (elle oscille autour de 3 Beaufort) et l'autre, pendant le reste de l'année, est caractérisée par des vents de force irrégulière (élevée à 13.00 heures et faible le matin et le soir). Durant cette dernière période,

l'absence totale de vent est fréquente (avril-mai 1966, février-avril 1967, janvier-mars 1969). Les vents ne sont jamais nuls à 13.00 heures.

L'examen des graphiques mensuels (*Tableaux 1 et 2*) de la variation diurne confirme la notion de stabilité et d'instabilité des périodes considérées. L'existence d'un cycle journalier dans la circulation atmosphérique à Bahia Academia, alternant entre une brise de mer le jour et une brise de terre la nuit, trouve une explication immédiate dans les mesures de température de l'air: il existe un grand contraste diurne de la température de l'air au-dessus des terres, réchauffées pendant la journée, par rapport à celle de l'eau de mer qui est plus stable et plus basse.

3.3. ANALYSE DE LA TEMPÉRATURE DE L'AIR

Les graphiques de température (*Figures 6 à 9*) représentent la variation annuelle des moyennes mensuelles des températures maxima et minima de l'air, ainsi que celles de l'eau de mer de surface. Nous voyons que ces trois mesures évoluent selon un cycle annuel qui oscille entre des extrêmes apparaissant en février-mars (valeurs hautes) et août-septembre (valeurs basses). Les maxima atteints par la température de l'air sont de l'ordre de 29 à 32 °C; les minima de 17 à 20 °C. Les variations mensuelles sont différentes d'une année à l'autre. 1968 se distingue aussi par une saison froide plus avancée dans l'année.

D'une manière générale, les variations des températures de l'air se superposent à celles de l'eau de mer en surface. C'est la courbe des températures minima de l'air qui s'en rapproche le plus. Il y aurait donc une relation directe entre les températures de l'air et de la mer. Une analyse des régressions entre les valeurs mensuelles maxima et minima par rapport à la température de l'eau de mer montre très clairement cette relation. Le *Tableau 7* donne les coefficients de corrélation pour chacune des distributions examinées.

L'examen des courbes de température sèche prises à 07.00, 13.00 et 19.00 heures et celle de l'eau de mer en surface, établies pour septembre 1967 et mars 1968 (*Tableaux 1 et 2*), permet de faire quelques observations:

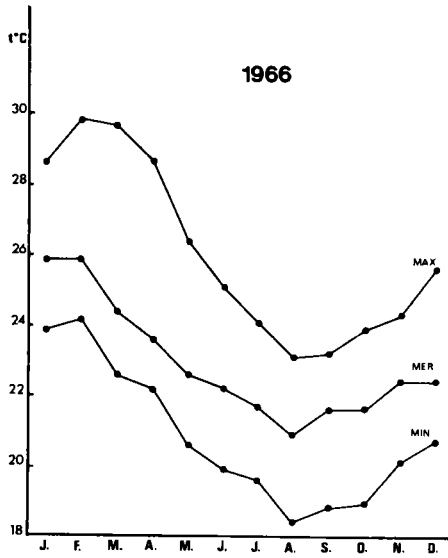


Figure 6

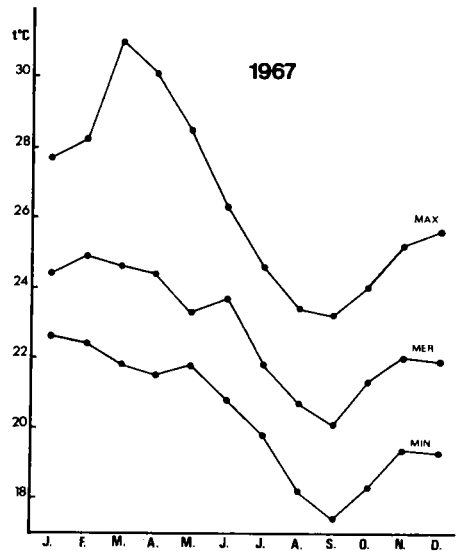


Figure 7

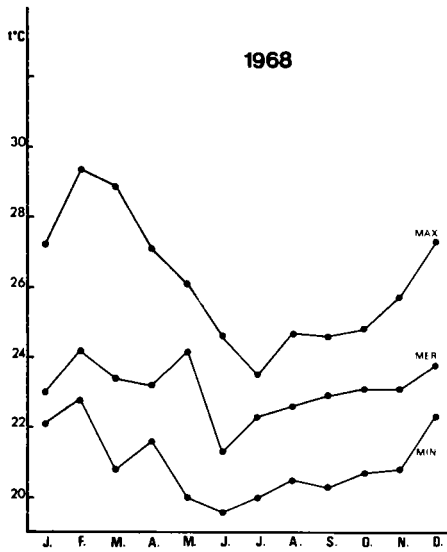


Figure 8

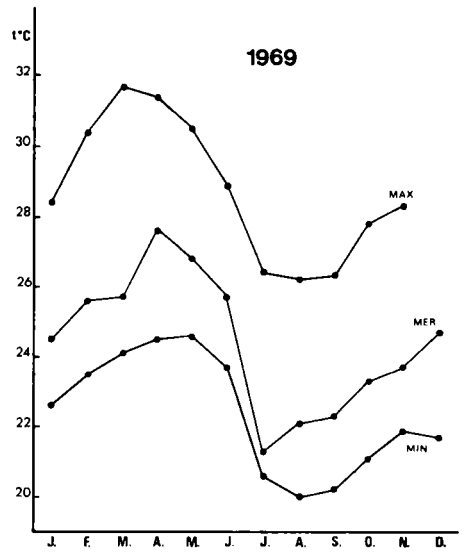


Figure 9

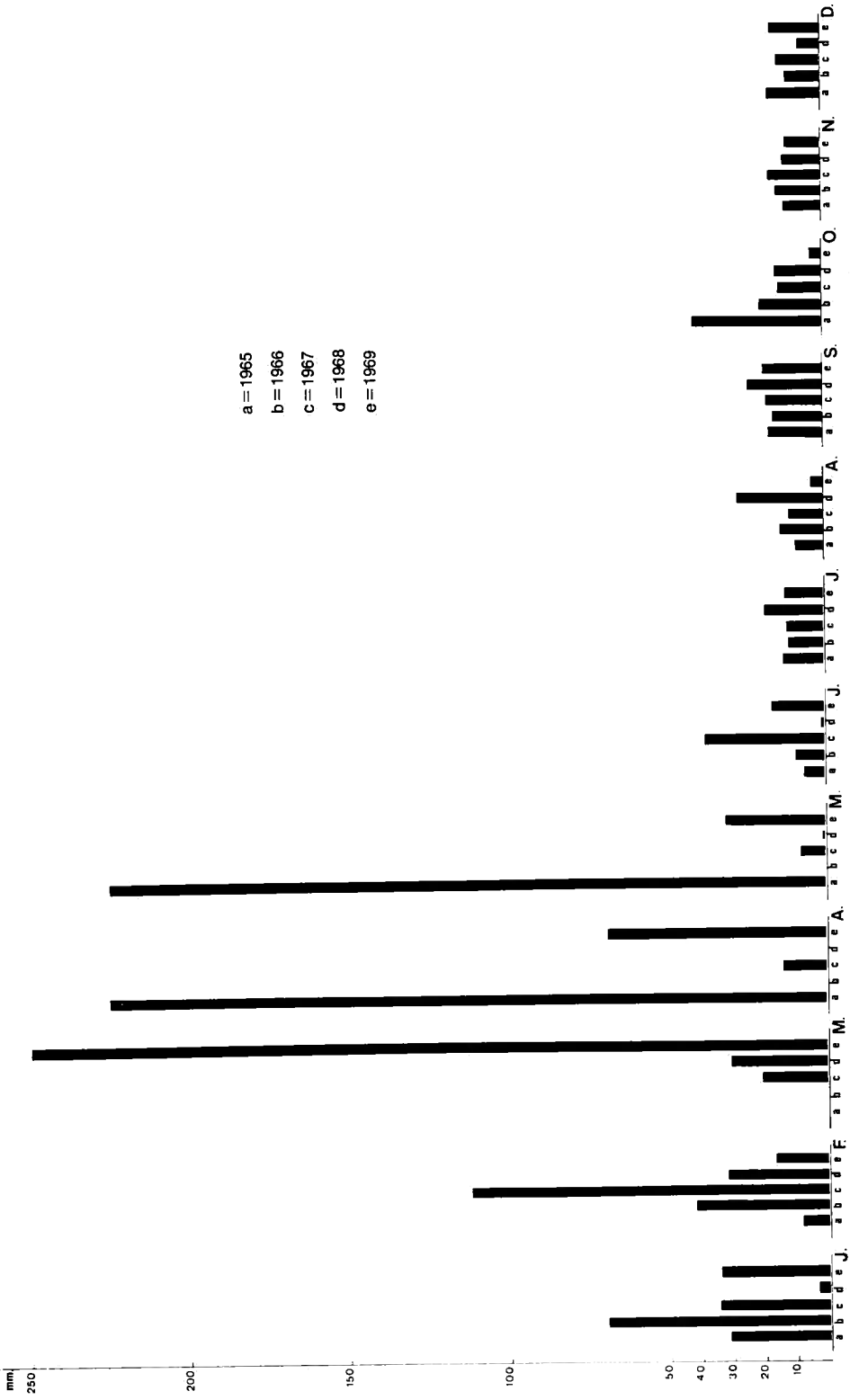


Figure 10: Précipitations mensuelles observées à Bahia Academia au cours des années 1965 à 1969.

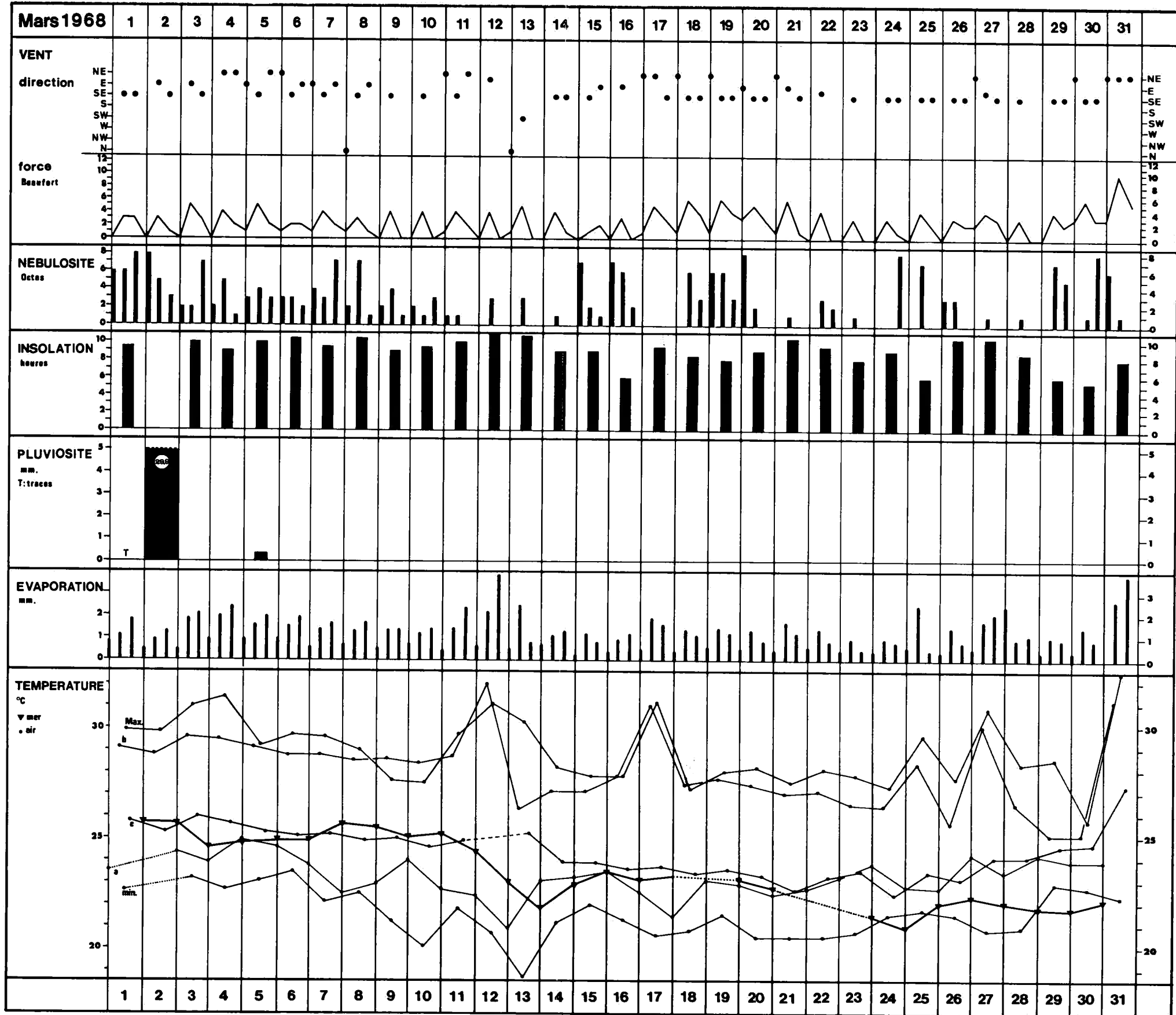


Tableau 2 Evolution journalière des données météorologiques à Babia Academia prises à 07, 13 et 19 heures (mars 1968) (a, b, c = Température sèche de l'air à 07, 13 et 19 heures).

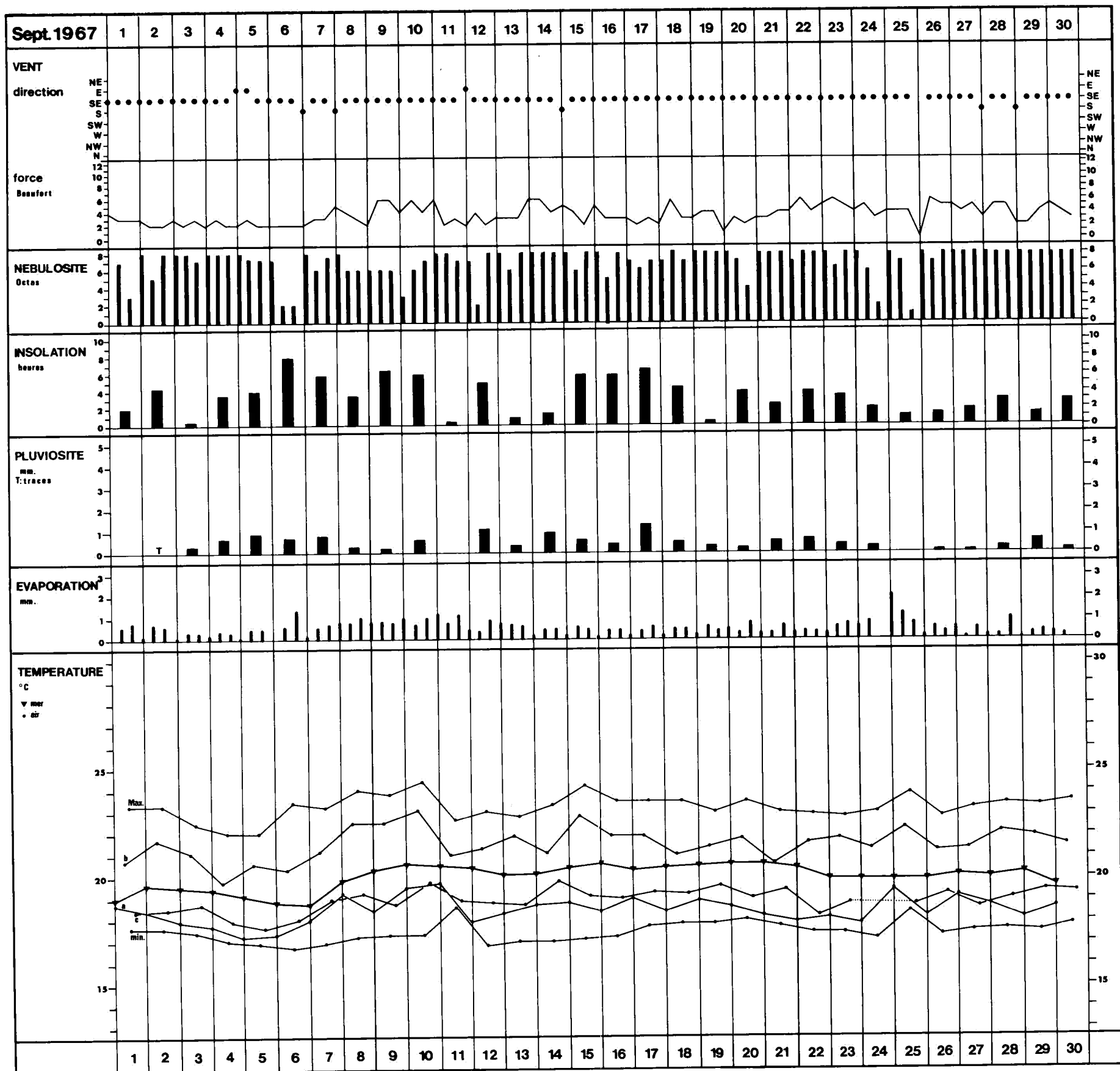


Tableau 1 Evolution journalière des données météorologiques à Babia Academia prises à 07, 13 et 19 heures (septembre 1967) (a, b, c, = Température sèche de l'air à 07, 13 et 19 heures).

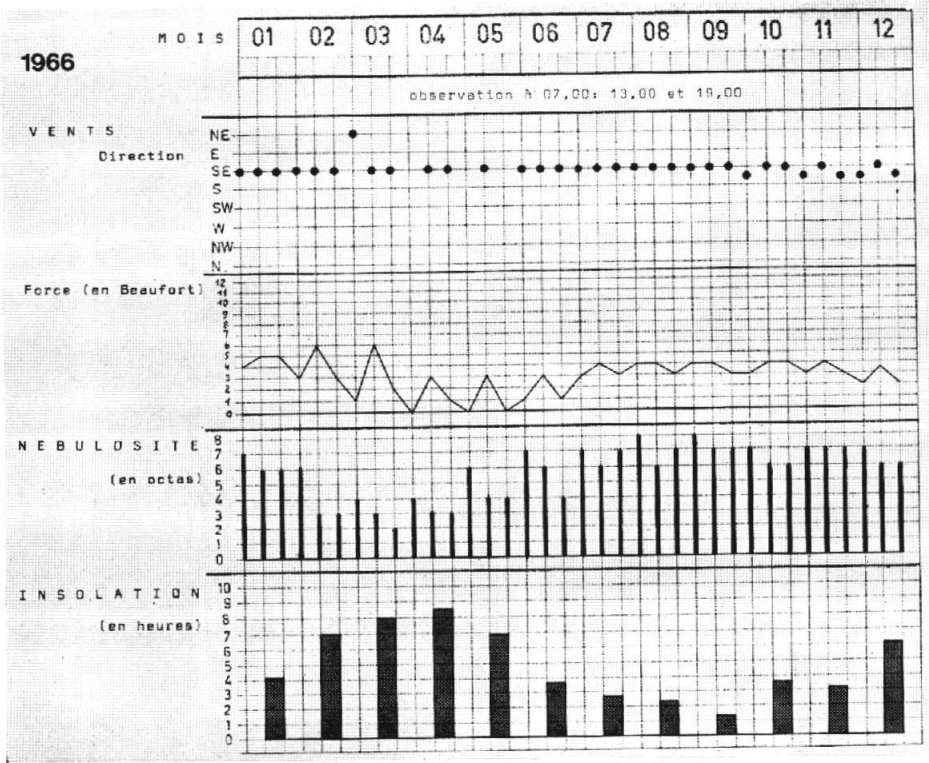


Tableau 3

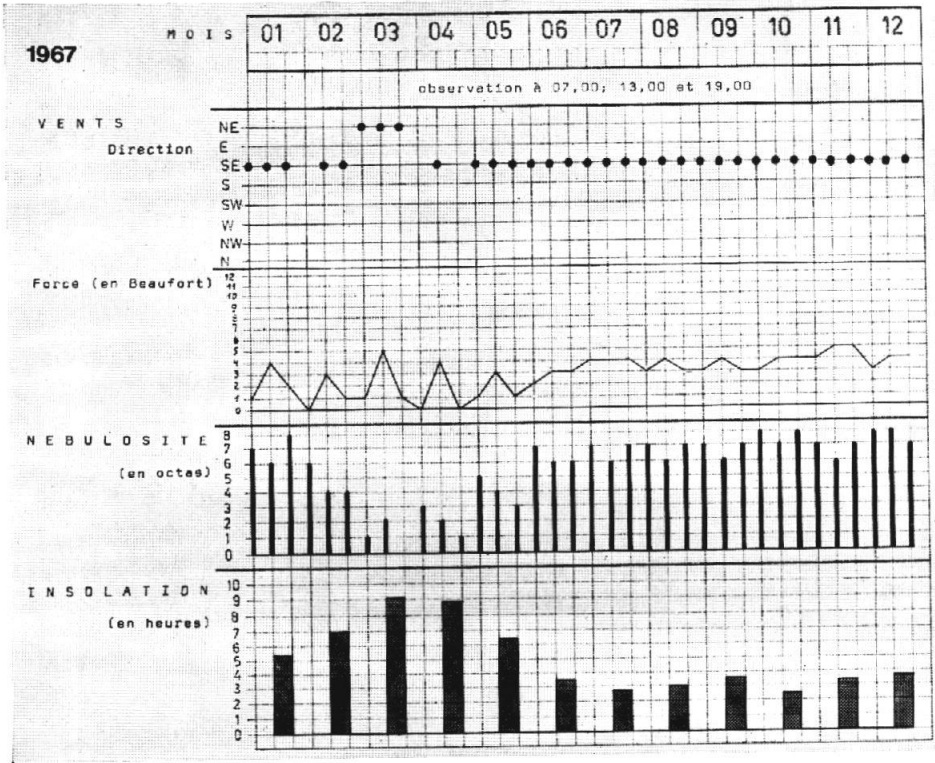


Tableau 4

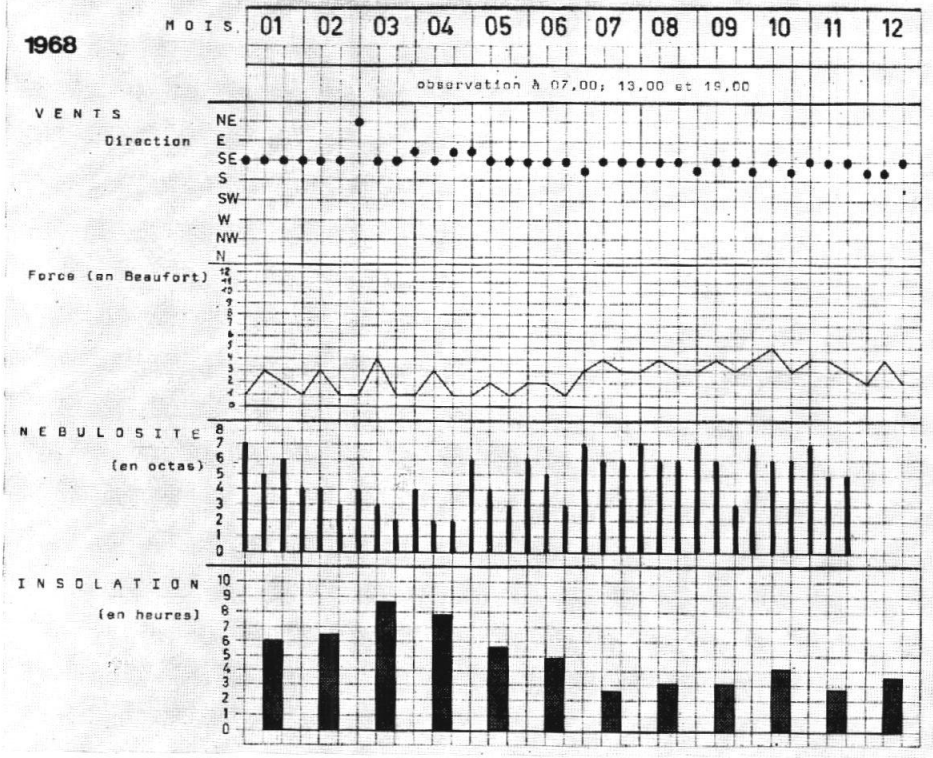


Tableau 5

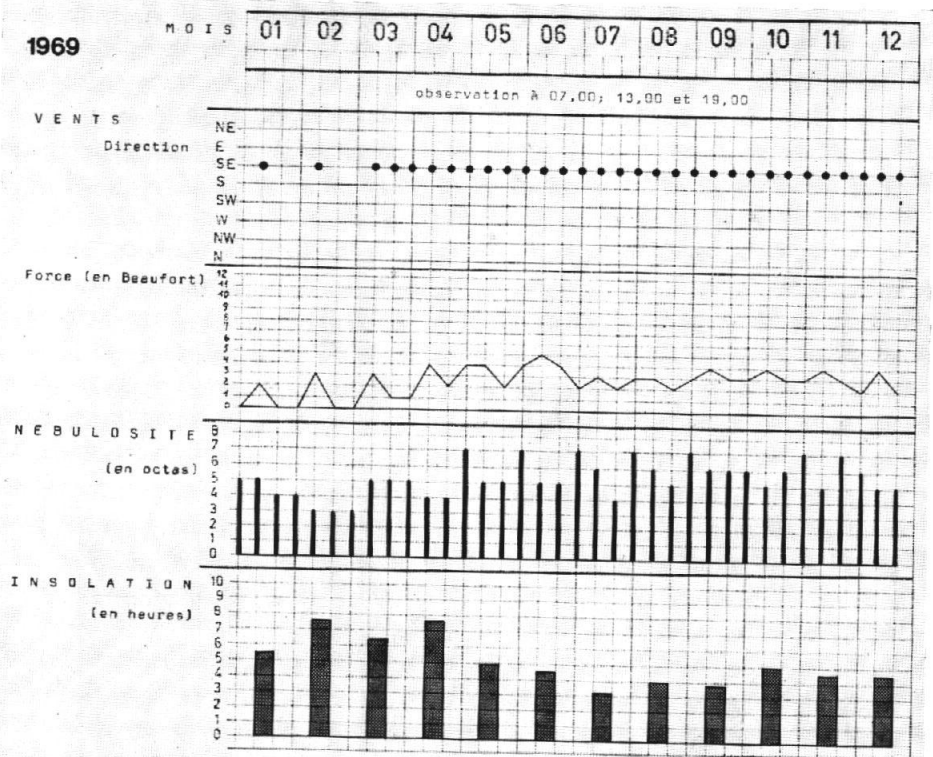


Tableau 6

— Les températures de l'air sont plus proches de la courbe d'évolution de la température de l'eau de mer en septembre que en mars.

— En septembre, la température de l'eau de mer a une distribution quasi moyenne par rapport aux températures de l'air maximum et minimum. En mars, elle se trouve plus près du minimum.

— La température sèche à 19.00 heures et à 07.00 heures se trouve toujours approximativement au niveau de la courbe de la température de l'eau de mer en mars, et nettement sous cette dernière en septembre.

— La courbe de 13.00 heures « suit » plus fidèlement celle de la température maximum en mars qu'en septembre. L'écart entre la température maximum de l'air et celle de l'eau de mer est approximativement de 3 °C en mars et de 1,5 à 2 °C en septembre.

Ces observations relatives aux deux mois analysés caractérisent les deux saisons climatiques de l'archipel. Pendant la saison sèche, comme pendant la saison humide, l'évolution de la température de l'air dépend de celle de l'eau de mer de surface. La relation est d'autant plus apparente pour des températures mesurées aux heures les plus éloignées de midi. La température de l'air à 13.00 heures se rapproche du maximum. Au cours de la saison humide, le réchauffement diurne est plus rapide et plus important. En effet, la coïncidence entre la courbe de température maximum et celle de la température de l'air prise à 13.00 heures est grande en mars; par contre en septembre elles sont parallèles et distantes d'environ 1,5 °C.

Tableau 7

Coefficient de corrélation de la distribution de la température de l'air en fonction de la température de mer de surface pour 1965 à 1969 (moyennes mensuelles).

année	max.		min.	
	air	mer	air	mer
1965	r = 0,87		r = 0,91	
1966	0,92		0,98	
1967	0,91		0,96	
1968	0,68		0,59	
1969	0,96		0,96	

(pour: $p = 0,01$ $r = 0,684$)

3.4. ANALYSE DES NÉBULOSITÉ, INSOLATION ET PRÉCIPITATIONS

Chaque saison possède une couverture du ciel caractéristique. Pendant la saison sèche (froide) des masses d'air refroidies au contact de l'océan deviennent plus denses et se chargent en humidité. Elles engendrent des formations nuageuses du type stratus qui s'accumulent dans la partie supérieure de la couche froide de l'atmosphère. Lorsque ces masses d'air refroidies abordent les îles, les stratus sont retenus par les sommets des volcans. Il en résulte, à ce niveau, l'existence d'une zone humide d'altitude. Par contre les parties basses de ces îles, de même que les îles de faible altitude, sont arides. Des bancs de brouillards peuvent également se former et dériver à la surface de l'eau. Dans les parties basses de Santa Cruz, du côté « au vent », les précipitations (pluies très fines ou brouillards) associées à ce type de nébulosité sont faibles mais assez régulières (17,45 mm en septembre 1967). Le côté « sous le vent » de l'île doit recevoir notablement moins d'eau. Cela s'y traduit par une plus grande extension en altitude des zones de végétations arides.

Lorsqu'on progresse en altitude, les pluies deviennent de plus en plus longues et abondantes. Des pluviomètres installés à divers endroits de Santa Cruz par la Station Charles Darwin rendent compte de ce phénomène:

Tableau 8: précipitations à Santa Cruz en 1968 et 1969
(totaux annuels en mm)

lieu:	CDRS	Casita	Devine	Media Luna
altitude	6 m	200 m	315 m	600 m
1968	165,7	810,7	784,5	1665,5
1969	469,7	1585,9	1901,7	2656,4

Au cours de la saison humide, l'évaporation de l'eau de mer est importante. L'air réchauffé, se charge d'eau et des nuages cumuliformes de type tropical apparaissent. Les pluies que provoquent de tels nuages (grand volume d'eau tombant en un temps bref, grosses gouttes) sont assez rares aux Galapagos. La

couverture du ciel par les cumulus est moins importante au cours de cette saison que celle causée par les stratus lors de la saison sèche; il en résulte une insolation plus grande pendant la saison humide. L'établissement de brises de mer est dès lors favorisée. La *figure 10* montre les précipitations mensuelles observées à Bahia Academia pendant 5 années consécutives. Des pluies importantes se produisent au cours de la période allant de janvier à mai; un cycle annuel régulier ne peut cependant pas être déduit.

D'une manière générale, à Santa Cruz, la nébulosité est plus importante le matin que plus tard dans la journée. La couverture du ciel en octas (moyennes mensuelles) se répartit comme suit:

	matin	midi	soir
septembre 1967	7	6	6
mars 1968	4	3	2

Cette variation diurne est encore plus nette lorsque l'on considère la représentation graphique des *Tableaux 1* et *2*, les moyennes mensuelles étant faussées par les mesures provenant de journées pendant lesquelles le ciel fut couvert sans discontinuité.

3.5. ANALYSE DE L'ÉVAPORATION ET DE L'HUMIDITÉ RELATIVE

L'évaporation est différente d'une saison à l'autre. Au mois de septembre 1967, l'évaporation totale est de 48,7 mm c'est-à-dire un peu moins de 1,6 mm par jour, alors que en mars 1968, elle a atteint 107,9 mm soit presque 3,5 mm par jour. Le bilan Evaporation moins les Précipitations (E — P) s'établit comme suit:

$$E - P = + 31,2 \text{ mm en septembre} \\ + 77,7 \text{ mm en mars.}$$

Ce bilan est donc tout le temps en faveur de l'évaporation. Cependant, si l'on considère les chiffres journaliers, on se rend compte que l'examen des moyennes mensuelles uniquement amène des conclusions faussées. Au cours du mois de mars (saison humide) un assez grand volume d'eau a été recueilli en trois jours; en septembre par contre, l'apport d'eau est quasi journalier.

Les pluies tropicales de la saison humide, extrêmement intermittentes et absentes même certaines années, n'ont donc qu'une

incidence brève mais parfois brutale sur le régime hydrique dans l'archipel. La majorité des journées de la saison dite humide ne connaissent pas de précipitations. Nous voyons donc que nonobstant les précipitations plus élevées qui la caractérisent, la saison humide peut être considérée comme étant nettement plus sèche que la saison sèche proprement dite. Des calculs d'humidité relative faits à partir des données de températures sèches et humides confirment cette observation:

Humidité relative en %

	matin	midi	soir	
septembre	97	93	97	saison sèche
mars	95	88	94	saison humide

3.6. CONCLUSIONS

Un climat régional influençant l'ensemble de l'archipel des Galapagos est balancé d'une manière cyclique mais non symétrique entre deux saisons. L'une dite humide (ALPERT, 1961) ou pluvieuse (STEWART, 1911), chaude, s'étend de janvier-février à avril-mai. L'autre, dite froide, occupe le reste de l'année. L'époque de l'apparition d'une saison, sa durée et son extension géographique sont autant de variables liées aux conditions océanographiques qui règnent dans l'Océan Pacifique tropical Est. L'élément régulateur principal du climat est la température de la surface de l'eau de mer. Le cycle saisonnier du climat coïncide en effet avec le cycle de l'extension antagoniste des eaux de surface chaudes venant du Nord refoulant les eaux froides. En début d'année, l'extension vers le Sud d'eaux de surface chaudes entraîne avec elles un climat tropical chaud. La durée et l'importance de la saison chaude dépendent essentiellement de la durée et de la distance sur laquelle se fait l'extension des eaux tropicales vers le Sud. Dans des cas extrêmes, cette dernière se produit jusqu'au niveau des côtes du Pérou. Un climat tropical très humide et chaud s'installe alors dans toute la région envahie. Ce phéno-

mène est appelé localement « El Niño ». En dehors de ces années exceptionnelles, les Galapagos se trouvent approximativement à la limite Sud de la dite extension. Pendant des années de « El Niño », une grande pluviosité provoque une érosion du sol parfois très importante; le ruissellement peut aussi provoquer des dommages à la végétation. Des ravines souvent de grandes tailles se sont creusées dans les sols de tufs ou de cendres. Elles drainent vers la mer, sans doute de grandes quantités d'eaux douces et de matériaux terrigènes. Il y aurait alors dans les eaux côtières une dessalure locale dont les conséquences pour les organismes vivants ne serait importante que dans les baies, les lagunes et les eaux souterraines. Dans le domaine marin, les conséquences biologiques les plus drastiques résultant du phénomène « El Niño » sont causées par l'élévation anormale de la température de l'eau de surface. Les organismes pélagiques et plus particulièrement les poissons cherchent des eaux plus tempérées en profondeur et échappent ainsi aux oiseaux marins qui en dépendent pour leur nourriture. Ces derniers sont alors condamnés à une famine qui est létale pour la plupart d'entre eux.

Des années de sécheresse extrême ont été observées à diverses reprises. Dans ce cas les conséquences biologiques sont également drastiques: les manifestations les plus apparentes dans le domaine terrestre sont l'arrêt de la croissance des végétaux (pas de feuillaison), le dessèchement de la végétation non xérophyte, le déficit en nourriture pour les animaux herbivores, granivores,...

Le climat observé aux Galapagos n'est pas uniforme sur toutes les îles et en divers endroits d'une même île. Toutes les îles ne sont en effet pas baignées simultanément par des eaux de température identique. Les échanges calorifiques qui s'établissent entre les masses d'eau, d'air et de terres émergées entraînent la manifestation d'autant de climats locaux qu'il y a de combinaisons locales entre les propriétés thermiques de ces trois phases. Le relief agit également dans la régionalisation du climat; la hauteur et la pente des îles entravent la répartition uniforme des nuages et des masses d'air (barrière faisant obstacle à la progression des nuages, effet de foehn,...) ou les dirigent d'une manière déterminée (établissement du régime des brises). Sur les îles hautes, les limites d'étagement entre les zones de végétation dépendent

essentiellement de l'effet de barrière joué par les montagnes: sur les flancs situés « sous le vent », la végétation xérophYTE remonte plus haut que sur les côtes « au vent ». Pour des raisons identiques, les côtes « sous le vent » sont plus arides et plus chaudes que celles exposées « au vent ».

Des climats différents peuvent coexister à peu de distance l'un de l'autre. Un exemple assez remarquable de répartition locale de climats est visible sur les flancs Sud-Ouest du volcan Cerro Azul (Isabella). La présence de remontées d'eaux assez froides aux abords des côtes Sud-Ouest de ce volcan amène le refroidissement local de l'air situé au-dessus de la région des remontées. Cette masse d'air froid à une faible extension en altitude et le plafond de l'accumulation de l'humidité est bas. Ceci se traduit par le développement de la végétation caractéristique de zones humides, trouvée habituellement en altitude, dans toute la partie basse des flancs Sud-Ouest de Cerro Azul. Plus haut, au-dessus de cette zone verte, on trouve la végétation des xérophytes.

4. HYDROLOGIE

4.1. INTRODUCTION

4.1.1. *Le système des courants équatoriaux*

L'élément moteur de l'ensemble de la circulation océanique est le vent, ainsi que l'ont montré les diverses hypothèses émises à la fois sur la base de considérations théoriques et d'observations météorologiques et océanographiques (SVERDRUP 1947, REID 1948).

La circulation des eaux de surface et de sub-surface de l'océan est dominée par deux tourbillons anticycloniques, l'un dans l'hémisphère Nord, l'autre dans le Sud (*Figure 11*).

De part et d'autre de l'Équateur, dans la région où règnent les vents alizés, les deux mouvements anticycloniques se rencontrent et forment respectivement le *courant Nord équatorial* et le *courant Sud équatorial*. Dans le Pacifique, le premier s'étend entre 10° et 20° N tandis que le second se rencontre de 5° N à 10° S. Entre ces deux courants de course Ouest, se trouve un courant orienté

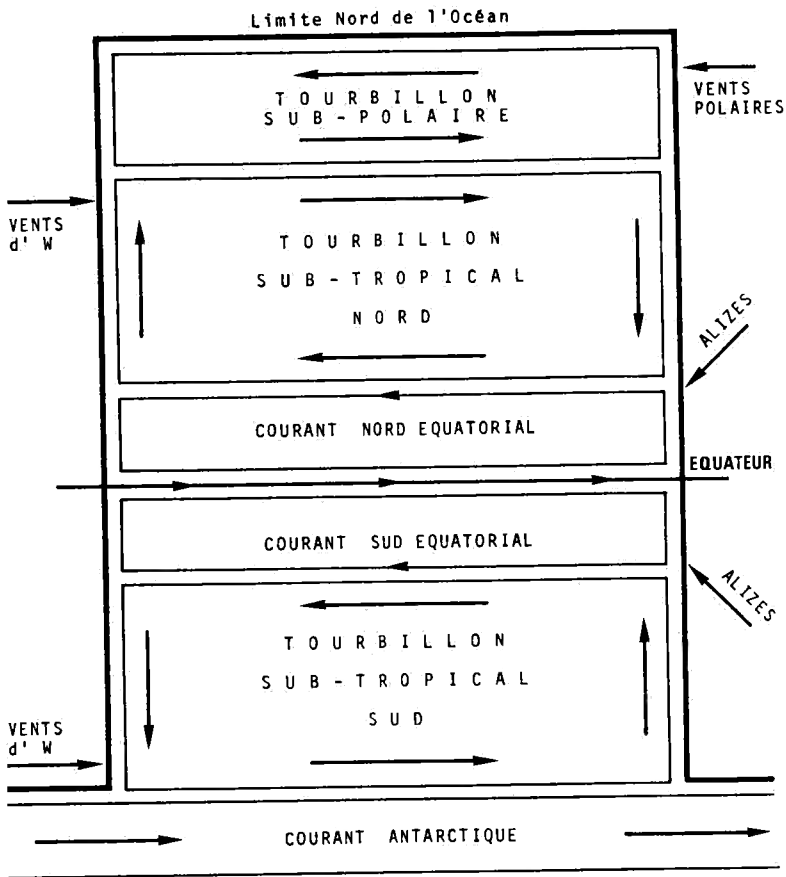


Figure 11: Représentation schématique de la circulation des eaux de surface dans un océan rectangulaire imaginaire (WILLIAMS, 1962).

à l'Est: le *contre courant équatorial* (de 5 à 10° N dans le Pacifique). Il traverse tout le Pacifique entre les courants équatoriaux et son existence est liée à l'affaiblissement relatif des vents de composante Est au niveau de l'Equateur. Cet ensemble des trois courants équatoriaux parallèles possède une force variable selon les saisons. Pour le Pacifique, KNAUSS (1963) donne les caractéristiques reprises dans le tableau suivant:

	Courant N. éq.	Contre courant	Courant S. éq.
sept.-janv.	faible	faible	fort
févr.-avril	fort	absent	faible
mai-juil.	fort	fort	faible
juil.-août	faible	fort	fort

A des latitudes plus élevées, sous l'action des vents d'Ouest (de 35 à 55°), les eaux superficielles sont en déplacement vers l'Est: il s'agit des *dérives de vents d'Ouest*. Le reste de la boucle anticyclonique qui complète les tourbillons sub-tropicaux est constitué par des courants orientés selon les méridiens. A l'Ouest, ces raccords consistent en des courants chauds, étroits et rapides; à l'Est, ils sont amples, plus lents et plus froids.

Au niveau de l'Equateur et sous le courant Sud équatorial s'écoule un courant orienté vers l'Est et mis en évidence dans le Pacifique par CROMWELL (1952): le *courant sous-équatorial* ou *courant de Cromwell*.

WYRTKI (1966) a réalisé une mise au point de toutes les données acquises par les quelque 30 expéditions qui, de 1928 à 1964, ont sillonné le Pacifique tropical Est. Il a construit un modèle représentant le transport de chacune des branches des courants impliqués dans la circulation de cette partie du Pacifique. La situation existant pendant une période allant de juin à décembre est illustrée par la *Figure 12*. Ce schéma montre les interactions entre les divers courants et leurs transports. On voit notamment que le courant sous-équatorial (= Undercurrent) se « désintègre » à l'approche de l'archipel des Galapagos; ses eaux vont rejoindre, à la fois, le courant Sud équatorial et la zone d'upwelling côtier du Nord du Pérou ainsi que le courant Nord équatorial. La branche divergente Sud du courant sous-équatorial s'intégrant dans le courant Sud équatorial, serait responsable de l'accélération que subit ce courant durant son passage entre la côte péruvienne et la région des 100 °W. Plus de la moitié de l'eau du courant Sud équatorial situé au Sud de l'Equateur serait alimentée par cette voie.

Au niveau du courant du Pérou, il y a une surface de divergence s'étendant depuis les zones d'upwelling jusqu'au niveau du courant Sud équatorial.

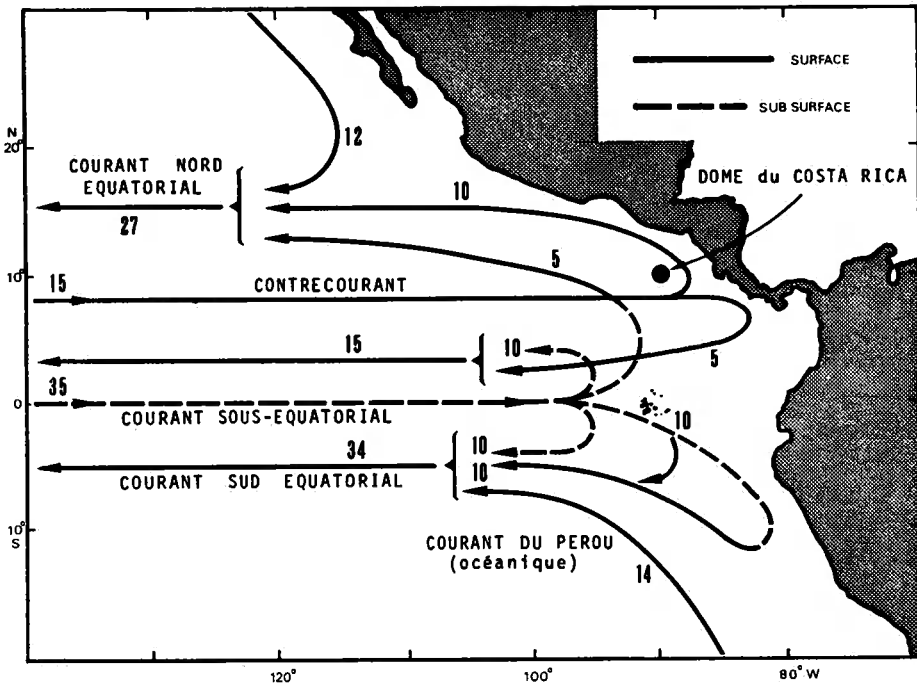


Figure 12: Modèle des courants dans l'Océan Pacifique tropical Est; situation existant de juin à décembre (WYRTKI, 1966). (Les transports sont indiqués en $\text{cm}^3 \cdot 10^{12} / \text{sec}$.)

Dans le complexe équatorial, les deux courants de direction Ouest (courants Sud et Nord équatoriaux) tendent à engendrer des divergences et le contre courant des convergences.

La situation décrite par WYRTKI existe pendant une époque assez stable qui correspond à la majeure partie de la saison sèche régnant aux Galapagos.

Les variations annuelles de la circulation dans l'Océan Pacifique tropical Est sont assez complexes à estimer étant donné le nombre de courants impliqués, leur origine différente, leur appartenance à des régions météorologiques diverses,...

L'importance qu'il y a de connaître avec précision et certitude les types d'eaux qui baignent les Iles Galapagos, les origines de ces eaux, les mélanges éventuels se produisant au niveau local, est primordiale pour quelque étude marine que ce soit. La dépen-

dance directe et totale des eaux côtières de l'archipel vis-à-vis du domaine océanique avoisinant impose donc la connaissance des mécanismes de ce dernier.

Le schéma de WYRTKI (*Figure 12*) montre la position particulière qu'occupent les Iles Galapagos au sein de la circulation du Pacifique tropical Est. Le milieu océanique des îles peut donc être influencé par plusieurs courants. Les variations saisonnières affectant l'ensemble de la circulation océanique influenceront directement les conditions océanographiques locales aux Galapagos. Etant donné cette situation, l'étude des variations locales du milieu marin dans l'archipel permet d'apprécier les changements intervenant dans la circulation des eaux du Pacifique.

4.1.2. *La structure thermique*

Dans la région équatoriale et tropicale de l'Océan, la structure thermique de la masse d'eau est stratifiée de la surface vers le fond. Nous trouvons successivement une zone de brassage, de température élevée et assez stable, une thermocline permanente peu profonde et des eaux de sub-surface dont la température décroît progressivement vers le fond (*Figure 13*). A cette thermocline permanente se superpose une thermocline d'été apparaissant au cours de la saison chaude (CROMWELL, 1958). Une telle thermocline est également visible sur la *Figure 13*. WYRTKI (1965) publie une série de cartes mensuelles donnant la distribution bathymétrique de la thermocline permanente pour l'ensemble du Pacifique Est. Le quotient de température qui caractérise la thermocline permanente dépasse généralement 1° par 10 mètres et la différence de température entre le sommet et la base de la thermocline est grande. La thermocline d'été apparaît là où la variation saisonnière de la température de surface est importante. Le quotient de température y est plus grand que dans la thermocline permanente sous-jacente. Une telle thermocline d'été se développe dans la partie Nord du courant du Pérou. Elle atteint le Sud des Galapagos et s'étend jusqu'à 105 °W.

Le long de l'Equateur, la zone superficielle de brassage est toujours étroite à cause de l'upwelling équatorial lié au courant sous-équatorial (AUSTIN, 1960).

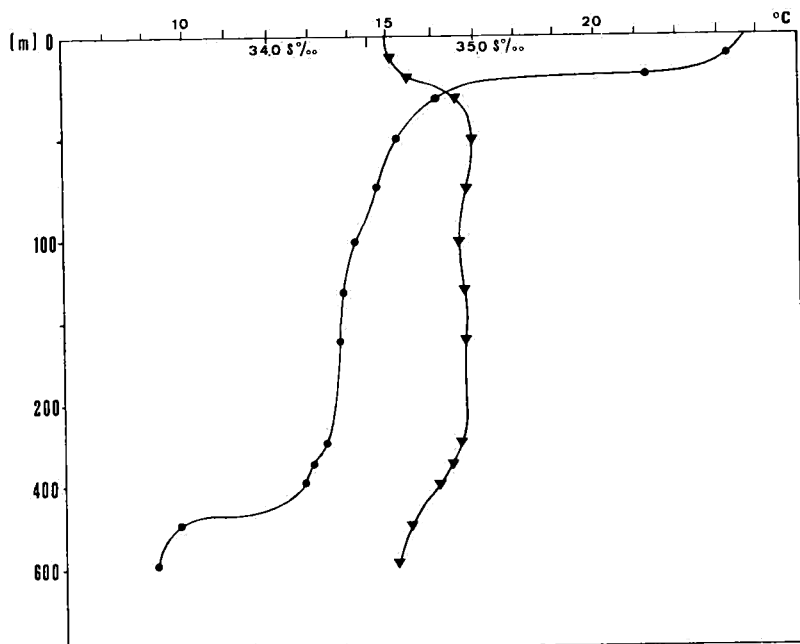


Figure 13: Structure thermique de l'océan au point 01°20'N et 88°00'W (sources: NODC).

Un front océanique équatorial s'étend depuis la côte sud-américaine (à 4° S) vers les Galapagos où il traverse l'Equateur à l'Est de l'archipel, puis se prolonge vers l'Ouest entre 1 et 3° N. Il sépare en une frontière nette les eaux tropicales chaudes et de faible salinité, situées au Nord, des eaux de plus haute salinité et de basse température situées au Sud et appartenant au courant du Pérou et au courant Sud-équatorial.

Ce front correspond à la région où la forte thermocline tropicale atteint la surface de la mer. De mai à novembre, le contraste de température entre les eaux situées au Nord et au Sud du front atteint 5 à 6 °C. La différence de salinité est de l'ordre de 1 ‰. De janvier à mars, il n'y a pas de différence apparente de température. Il subsiste cependant une différence de salinité. Le caractère tranché de ce front est très net près de la côte. BJERKNES (1961) d'abord et FEDOROV (1963) ensuite estiment que suite à une

disparition temporaire de vents à composante Sud, un écoulement des eaux tropicales chaudes au-dessus des eaux froides du courant du Pérou aurait lieu vers le Sud amenant ainsi dans l'Est du Pacifique tropical Est des conditions hydrologiques correspondant à la situation connue localement sous le nom de « El Niño ». Un réchauffement régional inhabituel qui se produit alors dans les eaux de surfaces au large des côtes péruviennes entraîne des conséquences biologiques souvent catastrophiques.

4.1.3. *Les masses d'eau et les courants*

Les masses d'eaux réparties au sein des couches thermiques décrites ci-dessus et animées par la circulation équatoriale et tropicale peuvent se diviser en plusieurs types correspondant chacun à des propriétés distinctes de température, de salinité, de formation et d'évolution.

L'analyse des connaissances globales fondamentales de ces masses d'eaux et de leurs mouvements a déjà été faite à l'aube de l'Océanographie physique moderne (SVERDRUP, JOHNSON, FLEMING, 1942). WYRTKI (1966) dans sa synthèse sur l'Océanographie du Pacifique tropical Est fait une mise au point dont nous reproduisons ici les caractères essentiels.

A. EAUX DE SURFACE

A.1. *Eau tropicale de surface*

Ces eaux se rencontrent dans les régions où la température de surface est toujours supérieure à 25 °C et dont la salinité est généralement inférieure à 34 ‰ en raison des précipitations. De l'eau tropicale de surface intervient dans les transports Est du contre-courant et Ouest dans la portion Sud du courant Nord-équatorial. La limite Sud de l'extension de cette masse d'eau coïncide avec la limite Sud du front équatorial. L'extension bathymétrique serait de 100 mètres le long du bord Sud du contre-courant.

A.2. *Eau sub-tropicale de surface*

Cette eau de température variable (15 à 28 °C) et de haute salinité (formée dans une région où l'évaporation excède les

précipitations) est largement répandue à l'Ouest de 100° W et de 12° S à 25° S, c'est-à-dire dans la région du centre de l'anti-cyclone sub-tropical du Pacifique Sud.

Les limites Nord et Est de son extension sont imprécises. A l'Est, cette eau serait séparée de la côte Sud-américaine par la zone des upwellings. Au Nord, elle coïnciderait avec l'isohaline de 35 ‰ qui s'étend depuis 5° S à la côte vers le Sud des Galapagos (2° S) puis coupe l'Equateur à 114° W.

A.3. *Eau équatoriale de surface*

La limite Nord de l'extension de l'eau sub-tropicale de surface ne coïncide pas avec la limite Sud de l'eau tropicale de surface. L'espace intermédiaire serait occupé par une masse d'eau équatoriale de surface qui trouve son origine dans les eaux du courant du Pérou et dans l'upwelling équatorial.

B. EAUX DE SUB-SURFACE

B.1. *Eau sub-tropicale de sub-surface*

Cette masse d'eau provient de la région sub-tropicale du Pacifique Sud où l'eau de surface de haute salinité est formée (anti-cyclone sub-tropical). En hiver, la couche de surface y est homogène jusqu'à 150 mètres de profondeur. A ce niveau, des eaux de salinité élevée coulent vers le Nord puis vers l'Ouest incorporées dans le mouvement du courant Sud-équatorial. A l'approche de l'Equateur, elles se trouvent sous l'influence du courant sous-équatorial qui les entraîne vers l'Est. Une partie de l'eau qui a pénétré dans l'hémisphère Nord se retrouve jusqu'à 20° N.

De l'eau sub-tropicale de sub-surface est entraînée vers le Sud par le contre-courant du Pérou (WOOSTER et GILMARTIN, 1961).

B.2. *Eau sub-antarctique*

Dans le Pacifique Sud, au Sud de la convergence sub-tropicale, une eau de salinité inférieure à 34 ‰ et 15 °C dérive lentement vers le Nord au large de la côte chilienne et pénètre dans la portion Est du tourbillon anticyclonique sub-tropical. Vers 35° S cette eau plonge sous la masse d'eau sub-tropicale de densité plus légère et s'étend jusqu'à environ 15° S. Sur la côte Sud-améri-

caine, on la retrouve à partir de 100 mètres de profondeur. A l'Ouest, sa limite se situe vers 95° W et 250 mètres de profondeur. Cette masse d'eau sub-antarctique froide contribue aux upwellings côtiers.

B.3. *Eau antarctique circumpolaire*

Les eaux profondes du Pacifique, entre 2 500 mètres de profondeur et le fond, sont alimentées entièrement par le courant antarctique circumpolaire (SVERDRUP, JOHNSON, FLEMING, 1942 et NEUMANN, 1968). Cette masse d'eau uniforme et stable est la « common water » (MONTGOMMERY, 1958), la plus grande à la surface du globe.

C. COURANTS

C.1. *Courant Sud équatorial*

La limite Nord de ce courant se trouve approximativement à 4° N. Dans l'Hémisphère Sud, il est décelable jusqu'à 10° S. Sa vitesse est la plus grande au niveau de l'Equateur (50 cm/sec = 0,97 nœuds = 23,31 miles/jour). L'extension bathymétrique est de 20 à 50 mètres à l'Equateur et de 200 plus au Sud. Les masses d'eaux qu'il transporte proviennent du courant du Pérou, du contre-courant équatorial et du courant sous-équatorial.

C.2. *Courant du Pérou*

Les parties Est et Nord de l'anti-cyclone sub-tropical constituent un système complexe de courants et d'upwellings appelés globalement courant du Pérou ou courant de Humboldt. GUNTHER (1936), WOOSTER et GILMARTIN (1961) et WYRTKI (1963) distinguent un *courant côtier* et un *courant océanique* séparés par un *contre-courant* dirigé vers le Sud. Ce contre-courant du Pérou transporte des eaux de salinités plus hautes que celles des eaux coulant vers le Nord. Le courant côtier du Pérou s'incurve vers l'Ouest au niveau du front équatorial. Pour WYRTKI, les upwellings situés au Sud de 15° S sont alimentés par de l'eau sub-antarctique de faible salinité. Par contre au Nord de cette position, l'eau des upwellings est de plus haute salinité et

provient du contre-courant. Le courant océanique du Pérou, n'a pas de relation directe avec les phénomènes côtiers. Il s'incurve vers l'Ouest dès 24° S et 88° W emportant de grandes quantités d'eau; il étend ses effets jusqu'à une profondeur de 700 mètres.

C.3. *Contre-courant*

Son existence et son extension dans toute la largeur du Pacifique équatorial sont connues depuis longtemps. KNAUSS (1958) a étudié les variations saisonnières de son débit (voir page 32). Des fluctuations diurnes furent même décelées (KNAUSS, 1961). Au large de l'Amérique Centrale, il se divise en deux branches. La branche Nord, généralement la plus forte, tourne autour du Dôme du Costa-Rica et alimente le courant Nord équatorial; la branche Sud rejoint le courant Sud équatorial.

C.4. *Courant sous-équatorial*

Le courant sous-équatorial, ou courant de Cromwell, s'écoule sous l'équateur de Ouest en Est à environ 100 mètres de profondeur avec une vitesse de 120 à 150 cm/sec (= 2,33 nœuds = 56 miles/jour). Son épaisseur est de plus ou moins 200 mètres et son ampleur de 300 kilomètres. Dans sa partie supérieure, il n'atteint pas la surface; il est en effet surmonté par les 20 à 50 mètres d'eaux appartenant au courant Sud équatorial. Tout au long de son parcours décelé entre 170° E et les Galapagos, il demeure inchangé. A l'Est des Iles, on le retrouve plus large, plus faible et irrégulier. Plus récemment, CHRISTENSEN (1971), analysant des transects réalisés autour de l'archipel pendant le mois de mars, observe que l'axe du courant n'est pas stable ni en latitude, ni en profondeur et que sa largeur varie dans un rapport de deux.

L'eau transportée a une température de 13° C et une salinité de 34,9 (STROUP, 1961).

C.5. *Upwellings*

Des zones de remontées intenses d'eaux à la surface de l'océan s'observent au niveau de l'Equateur à l'Ouest des Iles Galapagos. Des upwellings font aussi partie de la circulation au large des côtes Sud-américaines. Il n'est pas impossible, d'après WYRTKI

(1966), que de mai à novembre ces upwellings équatoriaux ne soient pas directement associés aux upwellings côtiers du Pérou.

4.2. APERÇU SUR L'HYDROLOGIE DE L'ARCHIPEL

4.2.1. Les marées

Les prédictions de la marée sont obtenues dans le « Tide Tables » publié chaque année par le Coast and Geodetic Survey des U.S.A. (voir *Tableau 9* et *Figure 14*).

Les données des tables sont calculées d'après les renseignements récoltés pendant l'occupation américaine des îles lors de la dernière guerre. La marée de référence est celle du port de Salina Cruz-Mexique (16°10' N et 95°12' W — méridien horaire 90° W). Les prédictions sont établies pour plusieurs sites (*Tableau 9*). Les hauteurs sont exprimées en pieds.

Les amplitudes de marée se répartissent entre 4,1 et 6,2 pieds, et le niveau moyen entre 2,4 et 3,0 pieds. Les marées aux Galapagos ont donc une faible amplitude. Elles sont en concordance; en effet pour un même état de la marée l'écart horaire entre les divers sites est minime.

Tableau 9: Prédiction de la marée.
Correction par rapport à SALINA CRUZ (Mexico)

	Heure		Hauteur		Amplitude		niveau moyen
	Pleine mer	Basse mer	Pleine mer	Basse mer	moyenne	équinoxes	
1 Bahia Wreck Isla San Cristobal	+ 1 05	+ 1 03	+ 1,8	+ 0,3	4,9	6,2	3,0
2 Bahia Post Office Isla Santa Maria	+ 1 08	+ 1 01	+ 0,8	+ 0,2	4,0	5,0	2,5
3 Bahia Isabela Isla Isabela	+ 1 04	+ 1 02	+ 0,6	+ 0,2	3,8	4,8	2,4
4 Caleta Tagus Isla Isabela	+ 0 59	+ 0 56	+ 0,9	+ 0,2	4,1	5,2	2,5
5 Bahia Cartago Isla Isabela	+ 1 04	+ 0 52	+ 1,5	+ 0,3	4,6	5,8	2,9
6 Caleta Aeolian Isla Baltra	+ 1 08	+ 1 08	+ 1,8	+ 0,3	4,9	6,2	3,0
7 Bahia de Darwin Isla Genovesa	+ 1 03	+ 1 03	+ 2,0	+ 0,3	5,1	6,4	3,1

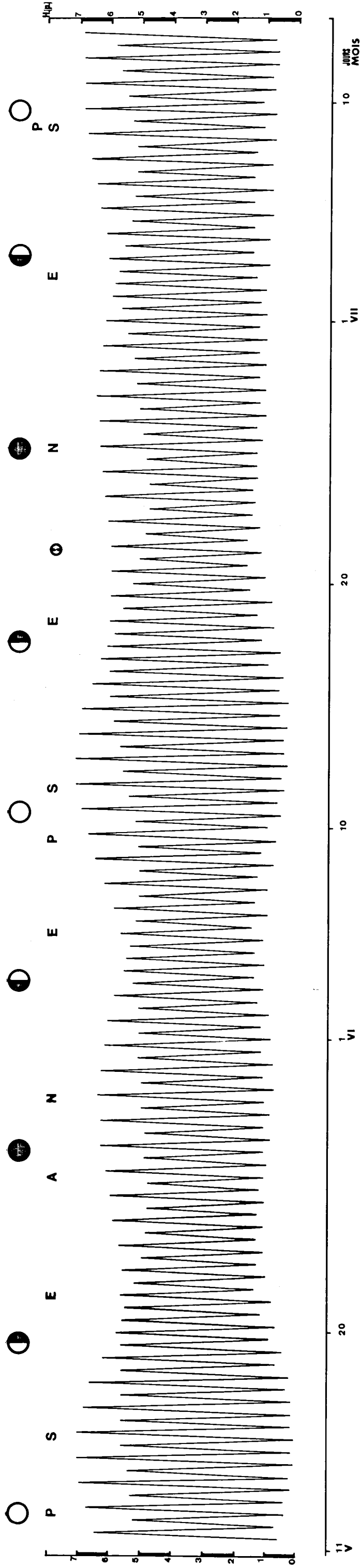


Figure 15: Courbe de marée établie d'après les prévisions de la « Tide Tables 1968 » pour San Cristóbal (du 11-05 au 14-07-1968)

- ⊙ = Pleine lune
- ☾ = Dernier quartier
- ☽ = Nouvelle lune
- ☾ = Premier quartier
- A = Lune à l'apogée
- P = Lune au périgée

- S = Lune le plus au Sud de l'Equateur
- E = Lune à l'Equateur
- N = Lune le plus au Nord de l'Equateur
- ⊙ = Soleil au solstice d'été
- ☽ = Hauteur en pieds

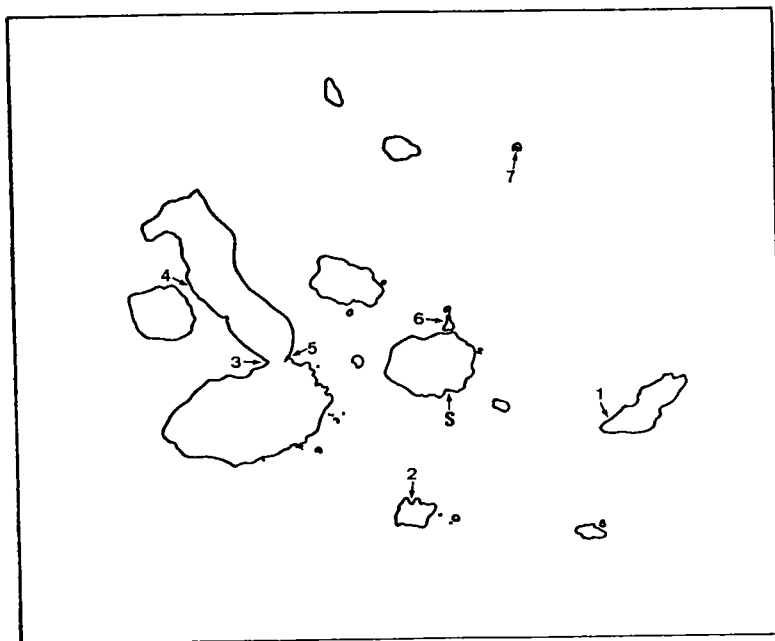


Figure 14: Carte des sites de prédiction des marées.

Nous avons choisi San Cristobal comme marée de référence pour nos calculs. Cette île est proche de Santa Cruz et malgré tout plus centrale que Floreana.

La courbe de marée, établie en guise d'exemple, pour la période du 11.5 au 14.7.1968, donne les principales caractéristiques de la marée aux Galapagos (*Figure 15*). Cette courbe comprend deux mois lunaires complets et passe par l'équinoxe d'été (21.7.1968).

La marée est semi-diurne (2 pleines mers et 2 basses mers en un jour lunaire) à inégalité diurne. Cette inégalité diurne porte essentiellement sur les pleines mers et apparaît en période de vives eaux (différence de plus d'un pied entre deux 2 amplitudes maximales successives). En période de morte eau, cette différence de niveau est beaucoup plus faible, tant pour la pleine mer que pour la basse mer.

L'inégalité diurne varie en effet au cours du mois lunaire comme la déclinaison de la lune: elle est maximum lorsque la

lune passe par ses tropiques (déclinaison maximum Nord et Sud) et nulle quand la lune passe à l'Equateur. Les courbes (Figure 16) illustrent la variation journalière de la marée en deux endroits et à deux époques différentes. Etant donné les amplitudes faibles qui caractérisent cette courbe de marée, ces différences diurnes n'ont probablement pas de signification écologique. De plus en l'absence de marégraphe, il est impossible de déterminer les actions perturbatrices des courants, du vent et de la pression atmosphérique. L'influence des courants est certainement importante dans l'archipel. Ils seraient responsables des différences d'amplitude de marée notées entre chaque site. En effet, plusieurs éléments militent en faveur de l'existence d'amplitudes rigoureusement égales des marées, dans toutes les parties des îles:

1. les marées sont concordantes,
2. les Galapagos se trouvent en milieu océanique,
3. les sites sont assez proches l'un de l'autre,
4. il n'y a pas de différence de pression atmosphérique entre-eux,
5. les vents, assez réguliers et uniformes, ne sont pas violents.

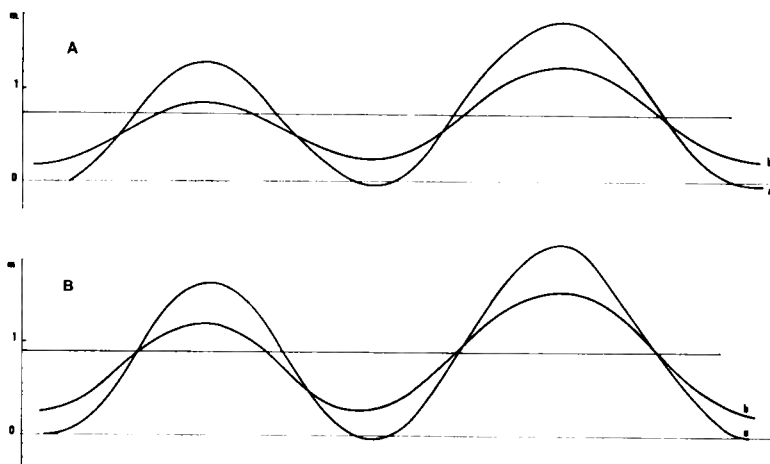


Figure 16: Courbe de la marée passant par deux pleines mers consécutives et mettant en évidence l'inégalité diurne:

A = Bahia Isabella

B = San Cristobal

a = Courbe calculée pour le 16-04-'68

b = Courbe calculée pour le 11-01-'68

Tableau 10
Hauteur d'eau
mètres (pieds)

émersion constante

NS	PM	VE	2,15	(7,1)	
NM	PM	VE	1,85	(6,1)	
NM	PM	ME	1,66	(5,4)	
NI	PM	ME	1,18	(3,9)	
mi-marée			0,91	(3,0)	
NS	BM	ME	0,55	(1,8)	
NM	BM	ME	0,47	(1,5)	
zéro des cartes			0,00	(0,0)	
NM	BM	VE	- 0,03	- (0,1)	
NI	BM	VE	- 0,12	- (0,4)	

immersion constante

Il ne reste donc que les courants et upwellings locaux pour expliquer l'origine des pressions internes, causant les différences de hauteurs observées.

Le *Tableau 10*, donne la hauteur des niveaux de la marée. Lors d'une marée de grande vive eau, on a une amplitude maximum de 2,30 m. Dans des conditions moyennes, elle est de 1,80 m en cas de vive eau et de 1,49 m en cas de morte eau. Sur le graphique de la *Figure 17* nous avons représenté la fréquence de la marée par intervalle de 1/10^e de pied. Le groupe de gauche correspond aux fréquences des basses mers; celui de droite à celles des hautes mers.

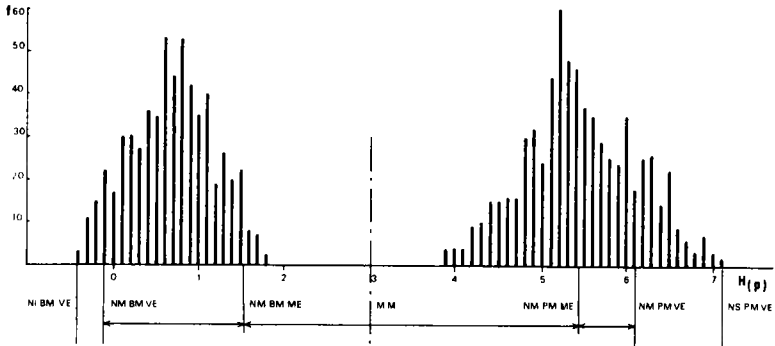


Figure 17: Histogramme de la fréquence des niveaux atteints par les basses et hautes mers en 1968 et calculée d'après les prédictions.

A quelles émerisions, un tel balancement du niveau de l'eau soumet-il les organismes intertidaux? Le graphique de la *Figure 18* montre la distribution horaire des niveaux extrêmes atteints par la marée. Le nuage de points correspondant aux basses mers montre que les niveaux les plus bas sont découverts approximativement de 11.30 à 13.30 h, le nuage de points pour la pleine mer présente un minimum au même moment de la journée. Le recouvrement des parties les plus hautes de l'espace intertidal se fait de 16 à 18 heures. De ce graphique, on peut aussi déduire que la majorité des grandes amplitudes se produit entre 6 et 18 heures. Nous voyons donc que les plus grandes émerisions sont diurnes et celles intéressant les portions les plus basses de la zone intertidale ont lieu vers 12 heures.

Nous avons effectué une mesure chronologique de la variation de la hauteur de la marée dans Bahia Academia (*Figure 19*) Sur le même graphique se trouve la courbe théorique établie à l'aide des prévisions pour Baltra (8.9.1968). La comparaison entre les deux courbes montre que l'amplitude coïncide assez bien. Par contre, il n'y a pas de concordance entre l'observation et la prévision. Le décalage de la marée à Bahia Academia consiste en une avance par rapport à l'heure prédite pour Baltra. A la basse mer, ce décalage vaut approximativement 1.10 heure et à la pleine mer 1.40 heure. L'allure de la courbe rend compte aussi d'une asymétrie entre le flot et le jusant. Cette différence proviendrait de l'effet combiné du vent Sud-Est et du courant

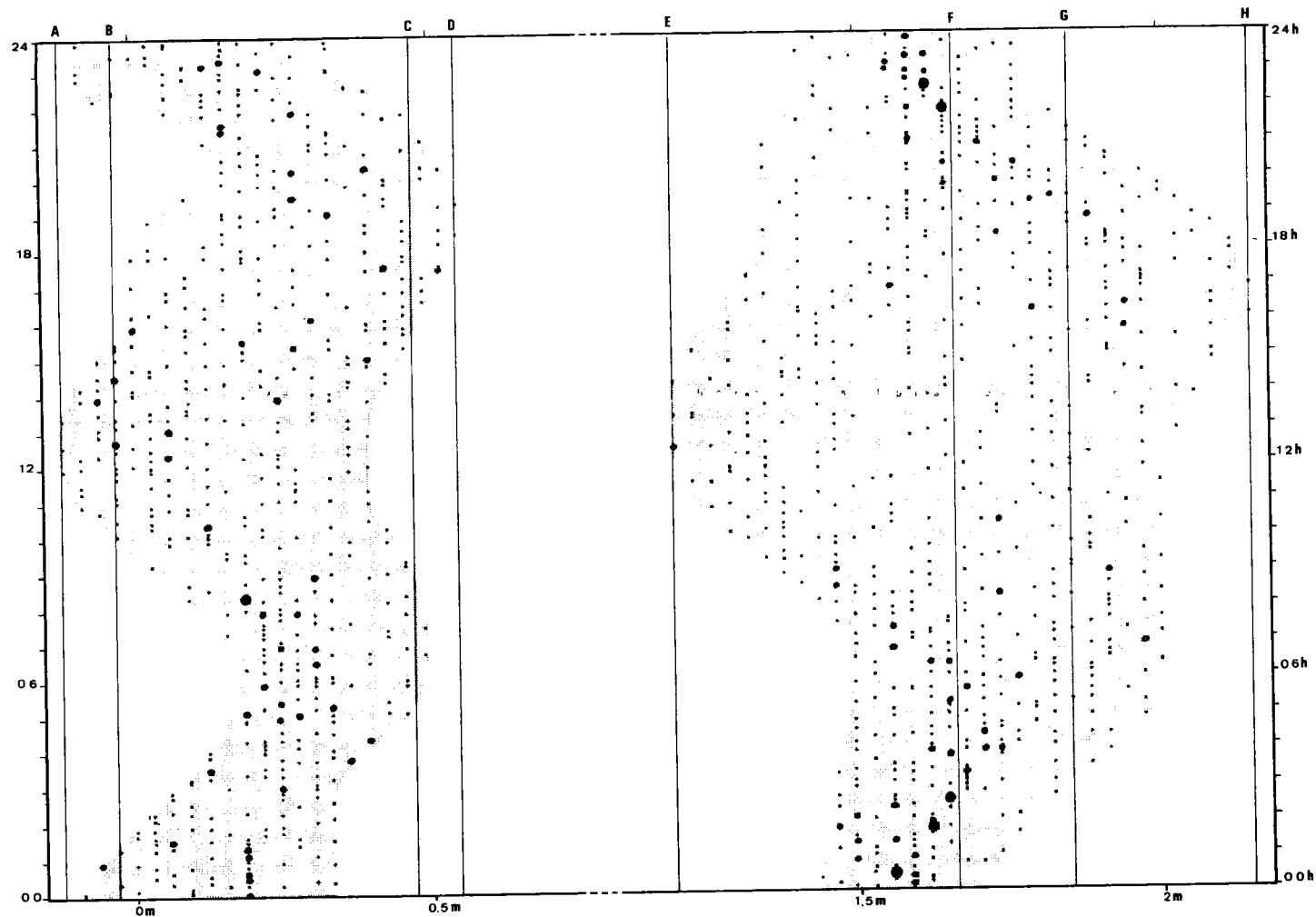


Figure 18: Graphique représentant le niveau et l'heure des basses et hautes mers en 1968, calculés d'après les prédictions.

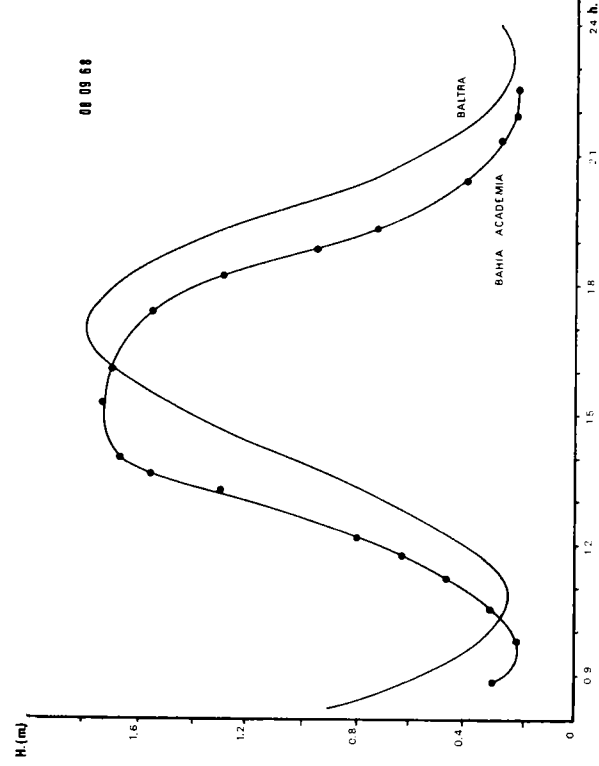


Figure 19: Courbe de marée théorique établie pour Baltra (08-09-1968) et courbe de marée observée le même jour à Bahia Academia.

favorisant le flot dans la baie et retardant légèrement l'apparition du jusant ensuite.

4.2.2. *Analyse de la température et de la salinité à Babia Academia*

Dans le but de caractériser la nature, l'origine et la répartition des masses d'eaux qui influencent ou alimentent l'archipel en eaux de surface (*), nous avons entrepris une étude des variations saisonnières de l'Hydrographie à Bahia Academia. Pour ce travail, trois points d'échantillonnages furent choisis (*Figure 20bis*).

(*) Pour des raisons matérielles (limitation d'équipement, bateau) notre travail ne concerne que les eaux de surface.

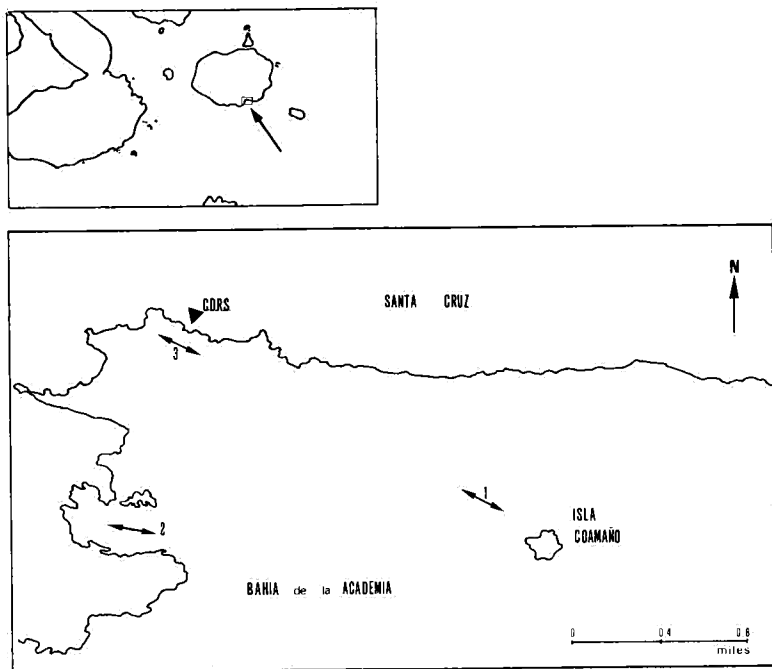


Figure 20: Carte de Bahia Academia montrant la position des stations hydrologiques.

Une série de prélèvements (17), se succédant approximativement tous les 10 jours, couvrent la période d'avril à septembre 1968.

Station 1: située à 1 encablure à l'Ouest de l'îlot appelé Coamaño (côte Nord de l'entrée de Bahia Academia). Profondeur 25 mètres.

Station 2: située à l'entrée de la crique formant la partie Sud de Bahia Academia. Profondeur maximum 4,5 mètres. Cette baie peu profonde est bordée de mangroves à l'Ouest et au Nord. Une falaise constitue la limite Sud.

Station 3: située le long du récif basaltique qui s'étend devant la Station Charles Darwin dans le fond de Bahia Academia. Profondeur 2 mètres.

Le *Tableau 11* renseigne la date, l'heure et le code de chaque série de prélèvements.

Tableau 11: Liste des stations hydrologiques dans Bahia Academia.

STATIONS HYDROLOGIQUES

	1	2	3	
05 04 68	11.00	12.00	12.10	A
13 04 68	09.40	11.00	11.15	B
24 04 68	09.40	11.10	11.30	C
02 05 68	10.50	11.40	12.00	D
13 05 68	09.30	10.50	11.15	E
25 05 68	09.15	11.00	11.20	F
05 06 68	10.00	10.50	11.00	G
15 06 68	10.40	11.20	11.47	H
26 06 68	09.50	11.15	14.20	I
06 07 68	08.50	09.30	10.00	J
17 07 68	10.30	11.30	11.45	K
29 07 68	08.50	09.30	10.00	L
08 08 68	09.30	10.45	11.15	M
19 08 68	14.30	15.10	15.35	N
28 08 68	09.20	11.00	11.45	O
07 09 68	10.50	11.40	12.00	P
19 09 68	09.30	10.40	11.20	Q

Les prélèvements des échantillons d'eau et les mesures « in situ » furent réalisés à l'aide d'une embarcation à moteur hors-bord appartenant à la Station Charles Darwin. Tous les échantillons ont été pris en surface. Divers prélèvements destinés à l'étude spécifique du milieu pélagique (plancton, chimie des « *nutrients* », productivité) sortent du cadre de ce travail et ne sont pas analysés ici. Nous nous limitons à l'étude de la température et de la salinité de l'eau de surface.

La mesure de la température de l'eau de surface a été faite à l'aide du seau thermométrique d'usage classique en hydrologie. La précision de la lecture est de $\pm 0,05$ °C. Les valeurs lues ont été arrondies à la première décimale.

La salinité fut déterminée par la méthode de la titration par le Nitrate d'Argent des halogénures précipitables (MOHR-

KNUDSEN). La procédure utilisée est celle décrite dans STRICKLAND et PARSONS (1960). Nous n'avons toutefois pas utilisé de la verrerie volumétrique spécialisée (pipette et burette de Knudsen). Une précision de 0,03 % est atteinte.

4.2.2.1. ANALYSE DE LA TEMPÉRATURE DE L'EAU DE SURFACE

La distribution horizontale de la température de l'eau de mer de surface n'est homogène ni dans le temps ni dans l'espace.

Dans un autre travail, nous nous efforçons de déterminer les variations spatiales et temporelles de la distribution saisonnière de la température de l'eau de mer dans les eaux de l'archipel des Galapagos. Les données sur lesquelles ce travail est basé comprennent:

— Les mesures journalières de la température de l'eau de surface prises à Bahia Academia par la Station Charles Darwin dans le cadre de la routine météorologique à 7.00 heures.

— Les mesures que nous avons effectuées au cours de notre mission aux trois stations hydrologiques dans Bahia Academia et lors de chaque prise de plancton tout au long de nos croisières insulaires.

— Les températures figurant dans le Journal de Bord du RV « Beagle II », navire de la Station Charles Darwin désarmé en 1967.

— Les mesures faites au cours de l'Expédition de l'Académie des Sciences de Californie en 1905-1906 (STEWART, 1911).

Les *Figures 6, 7, 8, et 9* (p. 24) représentent les variations annuelles de la température de l'eau de mer de surface et des températures maximum et minimum de l'air pour les années 1966 à 1969 (moyennes mensuelles). L'allure générale de ces courbes rend compte de l'existence de deux saisons aux Galapagos (voir le chapitre « météorologie »). Il faut remarquer qu'il n'y a pas toujours correspondance exacte entre les températures caractérisant des périodes chaudes ou froides d'années successives. Par exemple, la période chaude de 1967-1968 fut moins prononcée et moins longue que celles de 1966-1967 et 1968-1969. L'année 1969 se distingue par une saison chaude tardive particulièrement développée (maximum à plus de 26 °C en avril-mai). Une telle situation, qui se manifeste par l'apparition d'eaux fort chaudes

dans l'archipel, provient de la plus grande extension vers le Sud de la masse d'eau tropicale de surface.

Les moyennes mensuelles calculées à partir de toutes les mesures de surface prises dans tout l'archipel (sauf celles de 7.00 heures à Bahia Academia), donnent les valeurs suivantes:

mois	t°C
janvier	23,9
février	25,5
mars	23,7
avril	23,2
mai	21,9
juin	20,9
juillet	21,7
août	21,5
septembre	21,7
octobre	21,3
novembre	21,8
décembre	22,0

Les températures relevées aux trois stations hydrologiques (Figure 21) et réalisées en surface, sont assez voisines entre elles et coïncident avec la portion avril-septembre de la courbe mensuelle de 1968. Pour quasi tous les prélèvements, les mesures faites le plus au large (station 1) sont les plus basses. Pendant la saison chaude, à la station 2, où l'eau est peu profonde et abritée, la température de surface est la plus chaude. De juin à

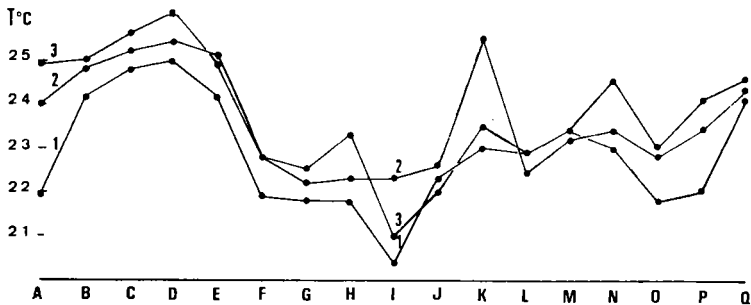


Figure 21: Courbe de variation de la température aux stations 1 - 2 et 3 pendant la période étudiée.

septembre, c.-à-d. pendant la période froide, des réchauffements et des refroidissements successifs ont influencé chaque point en des proportions variables; ce sont surtout les points les plus côtiers qui ont subi les écarts de température (courbes 2 et 3).

Afin de pouvoir déceler si le schéma de la variation annuelle de la température de surface à Bahia Academia est représentatif pour l'ensemble de l'archipel, nous avons comparé les moyennes mensuelles de Bahia Academia avec celles que nous possédons pour le reste de l'archipel. La *Figure 22* groupe l'ensemble des moyennes mensuelles de la température de surface de l'eau de mer calculées pour les années 1905 (a), 1906 (a'), 1966 (b), 1967 (c) et 1968 (d). Elle est divisée en deux séries d'histogrammes: la série supérieure représente les moyennes mensuelles pour toutes les températures relevées dans l'archipel (non compris celles de Bahia Academia); la série inférieure représente les moyennes obtenues pour toutes les mesures à Bahia Academia. Il y a une différence nette entre les deux séries: la fluctuation saisonnière apparaît moins accentuée à Bahia Academia que dans l'ensemble de l'archipel. Dans cette baie en effet, la période froide (de mai à décembre) est moins marquée. Ce phénomène peut s'expliquer de deux manières: soit que les eaux froides dans la baie sont mieux réchauffées qu'ailleurs, soit qu'elles sont moins refroidies par un apport moindre d'eaux froides. Les îles du Nord et la partie Nord des îles centrales, sont sous l'influence directe des eaux tropicales chaudes lors de leur déplacement vers le Sud. Les eaux baignant l'Ouest d'Isabella et le Sud-Ouest de l'archipel sont « froides » et proviennent des upwellings équatoriaux. La partie intermédiaire et tempérée de l'espace océanique dans laquelle se trouve notamment Bahia Academia, est influencée tantôt par les eaux chaudes venant du Nord, tantôt par les eaux froides venant de l'Ouest. L'alternance de ces deux influences antagonistes, apports d'eaux chaudes suivis, d'apports d'eaux froides, se succède au cours de l'année et délimite les deux saisons. L'intensité de chaque phase, variable selon le moment est également différente d'une région de l'archipel à l'autre.

La variation diurne de la température de l'eau de mer de surface dépend de nombreux facteurs (saisons, nébulosité, vent, température de l'air, courants,...). A des latitudes basses, la différence journalière est de l'ordre de 0,3 à 0,4 °C; le maximum

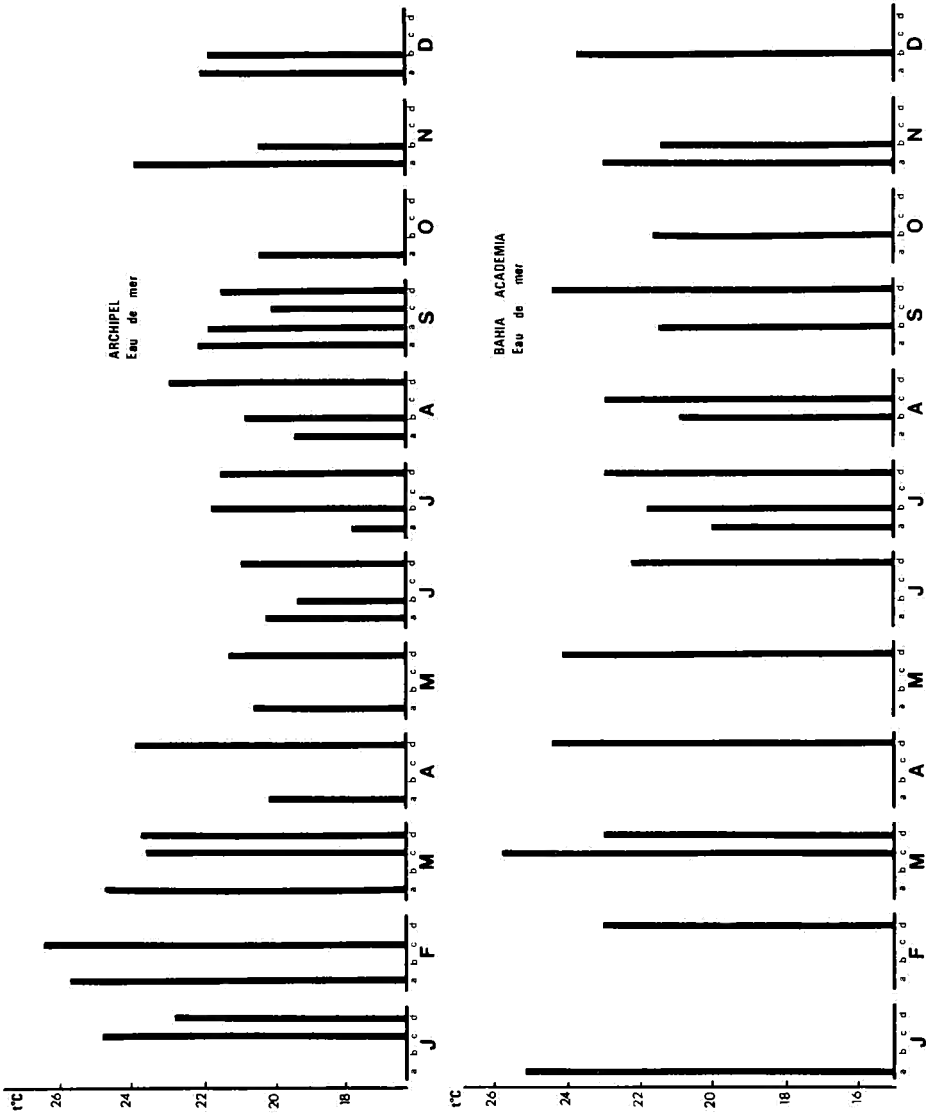


Figure 22: Représentation graphique des températures mensuelles, moyennes calculées pour: 1905, 1906 (a) - 1966 (b) - 1967 (c) - 1968 (d).

est atteint entre 14.30 et 15 h (WEGEMANN, 1920). Les Galapagos font exception à la règle énoncée par WEGEMANN. L'amplitude des variations journalières de la température des eaux de surface y est beaucoup plus grande. La *Figure 23* montre l'évolution de la température de l'eau de surface à Bahia Academia au cours d'une journée (8.9.1968). Sur le même graphique horaire sont représentées la température de l'air et la hauteur de la marée. La température de l'eau de surface suit une courbe journalière asymétrique: le maximum est atteint vers 14.00 heures et la différence journalière est de l'ordre de 2 °C. On voit aussi qu'un léger refroidissement s'est fait sentir lors du flot de la marée (environ 0,5 °C vers 12.00 heures).

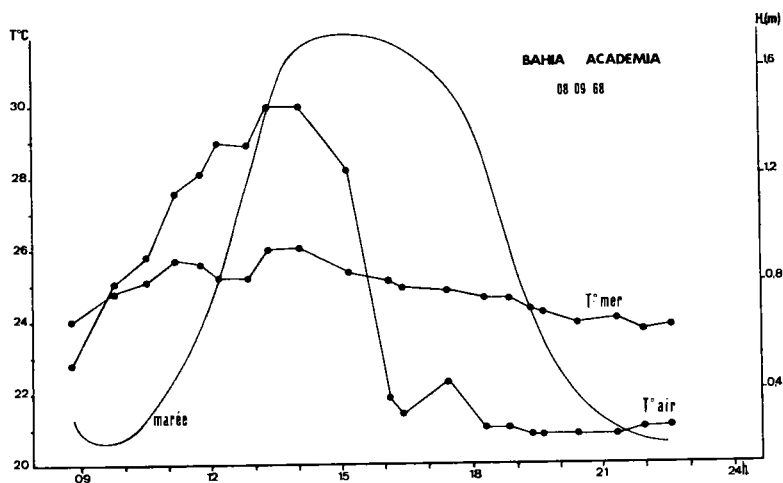


Figure 23: Evolution de la température de l'eau de surface et de l'air à Bahia Academia le 08-09-1968.

Deux phénomènes interviennent dans la régulation de la variation diurne de la température des eaux de surface: le réchauffement solaire (voir la courbe de la température de l'air) et le brassage des eaux superficielles provoqué par la marée. Le réchauffement diurne des eaux abritées et peu profondes entraîne un gain local de calories. Ceci se traduit sur les cartes d'isothermes (*Figure 24*) par la présence d'enclaves plus chaudes au fond des baies abritées et peu profondes.

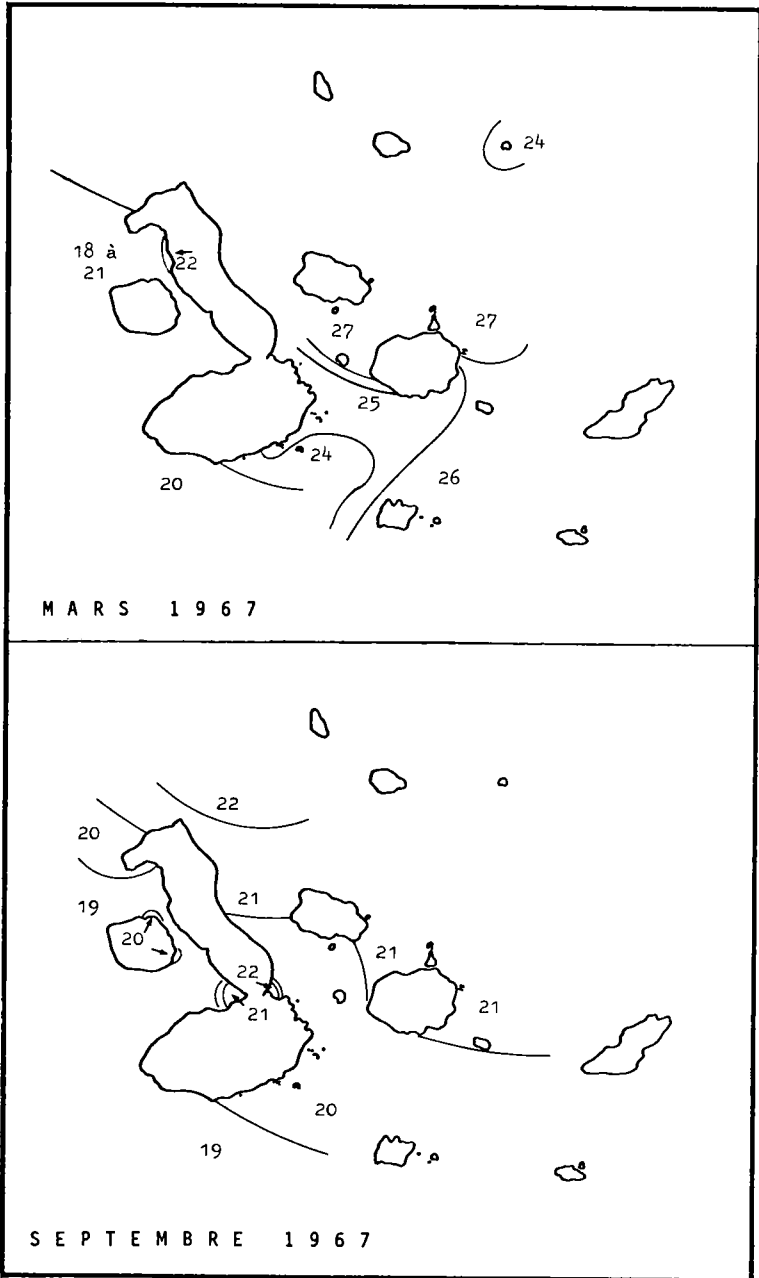


Figure 24: Cartes représentant la distribution de la température des eaux de surface dans l'archipel en mars et septembre 1967. Les courbes correspondent à la portion hypothétique des isothermes (chiffres en °C).

Dans les « rock pools » séjournant à l'air lorsque la marée se retire, la température peut atteindre des valeurs élevées. Au moment où on observait une différence journalière de 2 °C pour la température de l'eau de surface de Bahia Academia, une augmentation de 9 °C (maximum = 32,8 °C) était notée dans un « rock pool » voisin (niveau de marée = 1,3 mètre).

Les eaux côtières subissent donc au cours d'une même année, dans un même endroit, des variations de température parfois fort importantes et dont la régularité n'est pas absolue. De plus des variations brusques peuvent aussi se produire: il s'agit de remontées d'eaux froides venant du fond (upwellings). De même lors d'un déplacement important vers le Sud du front océanique équatorial, les Galapagos sont envahies par la masse d'eaux tropicales chaudes. Un réchauffement local est observé dans les baies et les eaux abritées. Un gain important de calories s'y produit en effet car les variations diurnes de la température de l'eau de surface atteignent des valeurs inhabituelles pour des régions équatoriales. Quel que soit l'endroit considéré, l'amplitude maximum de température à laquelle des organismes côtiers sont soumis est de 10 °C environ dans la mer et plus encore dans les cuvettes (« rock pools ») et les lagunes.

4.2.2.2. ANALYSE DE LA SALINITÉ DE L'EAU DE SURFACE

La salinité des échantillons d'eau prélevés aux trois stations hydrographiques varie entre 33,88 et 35,51 ‰.

Sur les histogrammes (*Figure 25*) on voit que les salinités mesurées à Bahia Academia peuvent se répartir en trois groupes: des salinités inférieures à 34,00 ‰, celles supérieures à 35,00 ‰ et entre les deux une grande quantité de mesures réparties entre 34, ‰ et 34,8 ‰.

La variation temporelle est représentée par des courbes, tracées pour chaque station (*Figure 26*), qui se superposent assez bien. L'allure de ces courbes indique que la salinité évolue de la même manière que la température de l'eau de surface. La saison chaude est caractérisée par des salinités faibles, voisines de 34,00 ‰; pendant la saison froide, elles se maintiennent d'abord aux environs de 35,00 ‰, puis fluctuent entre 34,00 ‰ et 35,00 ‰.

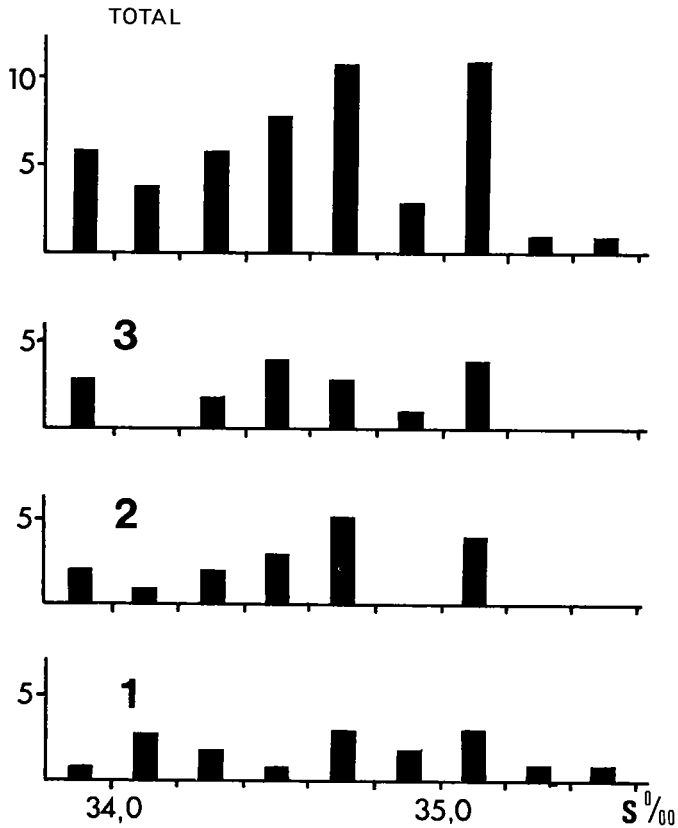


Figure 25: Histogrammes des fréquences des salinités mesurées aux stations hydrologiques 1, 2 et 3, (fréquences groupées par classe d'intervalle égal à 0,2‰).

Des écarts par rapport à la tendance moyenne des trois courbes sont plus marqués pour la station 1: à la saison chaude les salinités y sont légèrement plus élevées, et à la saison froide, il y a trois apparitions successives d'eaux à haute salinité. Cette particularité, combinée avec le fait qu'à cette station l'eau est plus froide, semble indiquer qu'il y a à ces moments (les 26.6.68, 29.7.68, 28.8.68) des apports d'eaux froides et plus salées. L'importance du phénomène n'atteint cependant pas des valeurs semblables à celles caractérisant le début de la saison froide (25.5.68).

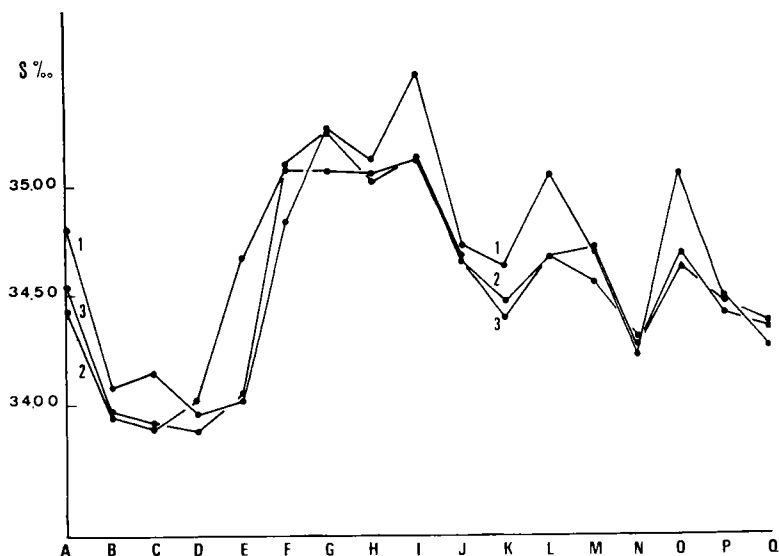


Figure 26: Courbe de variation de la salinité aux stations 1 - 2 et 3 pendant la période étudiée.

Les observations à Bahia Academia sont en accord avec les données assez rares que nous possédons actuellement sur les variations de salinité aux Galapagos. Aucun travail régional n'a été fait. Les renseignements les plus précis et les plus récents proviennent des cartes mensuelles de la salinité de surface dans l'Océan Pacifique Tropical Est (BENNETT, 1966). Au niveau des Iles Galapagos, l'isohaline de 34,00 ‰ se déplace vers le Sud à travers les îles de janvier en mars; suivie à quelque 60 miles par l'isohaline de 33,50 ‰. En avril-mai lors de sa montée vers le Nord, l'isohaline de 35,00 ‰ franchit les Galapagos pour ensuite redescendre vers le Sud.

4.2.2.3. ANALYSE DES MASSES D'EAUX

Depuis le début du siècle, la représentation de la température et la salinité d'un échantillon d'eau se fait à l'aide d'un graphique orthogonal où la salinité est placée en abscisse et la température en ordonnée. Un tel graphique permet la mise en évidence des masses d'eau et des eaux types qui se trouvent dans une région

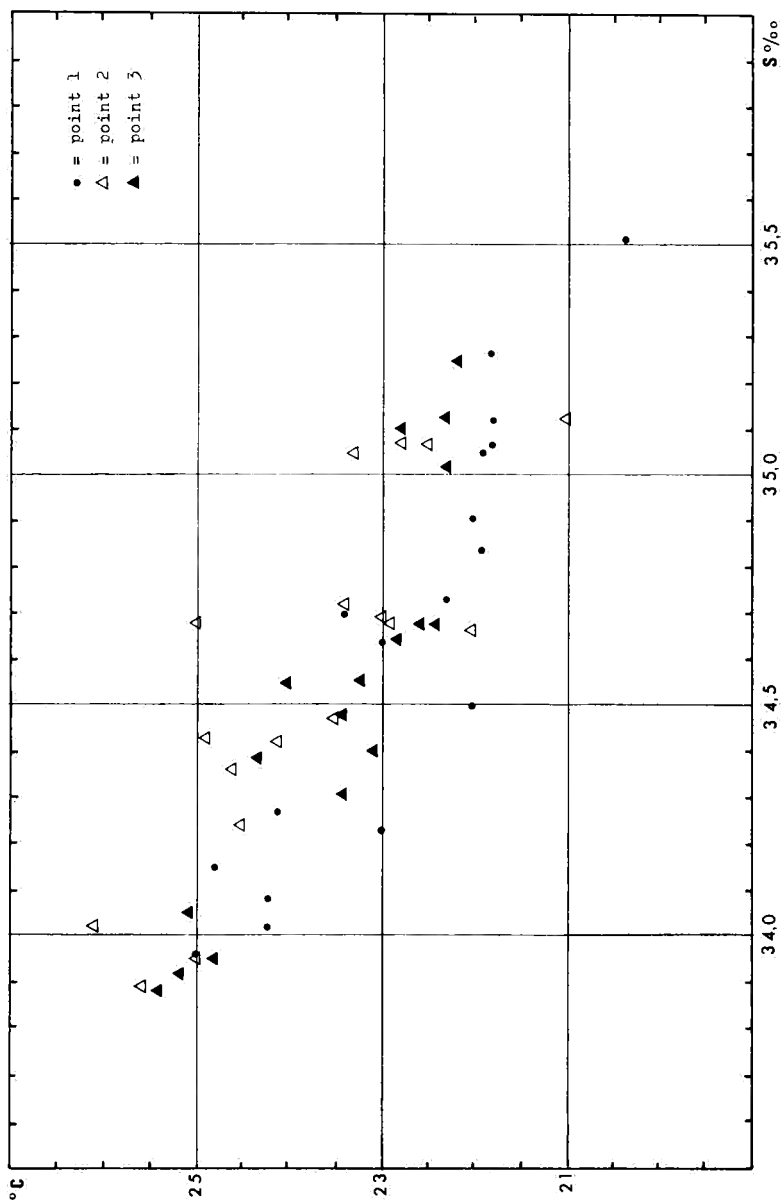


Fig. 27: Graphique température/salinité des eaux de surface dans Bahia Academia.

donnée. Le graphique T/S de la *Figure 27* contient tous les points correspondant aux échantillons des trois séries d'analyses. Ils se placent tous en un nuage allongé et assez dense. Une analyse statistique de la distribution de la température en fonction de la salinité donne, respectivement pour les séries de stations 1, 2 et 3, les coefficients de corrélation suivants:

$$\begin{aligned} \text{station 1} \quad r &= -0,91 \\ \text{station 2} \quad r &= -0,82 \\ \text{station 3} \quad r &= -0,90 \\ (r &= 0,69 \text{ pour } p = 0,001) \end{aligned}$$

Les échantillons de la période chaude, de température élevée et de salinité faible, se placent à une extrémité du nuage et les échantillons froids et plus salés, à l'autre. Le reste des points est distribué d'une manière assez régulière entre les deux groupes extrêmes.

Afin de déceler l'origine de ces eaux, nous avons reporté sur le graphique T/S les limites enveloppant chaque masse d'eau présente dans l'Océan Pacifique tropical Est; ces limites sont établies d'après les définitions des masses d'eau publiées par WYRTKY (1966) (*Figure 28*).

Dans la partie supérieure gauche de ce graphique, se trouvent les eaux tropicales de surface situées au Nord du front océanique équatorial. Elles n'ont jamais moins de 25 °C ni plus de 34,00 ‰ de salinité. Dans la partie droite, en dessous de 28 °C et à plus de 35,40 ‰ se répartissent les eaux sub-tropicales de surface. Entre ces deux zones, l'espace compris entre 34,00 et 35,40 ‰ est occupé par l'eau équatoriale de surface qui constitue un intermédiaire entre les eaux tropicales et sub-tropicales de surface. Dans la partie inférieure droite du graphique, se trouvent aussi les eaux appartenant à la masse des eaux sub-tropicales de sub-surface dont seule la partie la plus chaude figure ici.

La majorité de l'eau rencontrée au cours de notre étude consiste en de l'eau équatoriale de surface. Les échantillons de la saison chaude avoisinant 34,00 ‰ sont apparentés à l'eau tropicale de surface. En outre un point appartiendrait à l'eau sub-tropicale de surface (station 1, 26.6.1968). D'après la répartition des points sur le graphique T/S, tout semble indiquer que nous nous trouvons en présence de 3 types d'eaux:

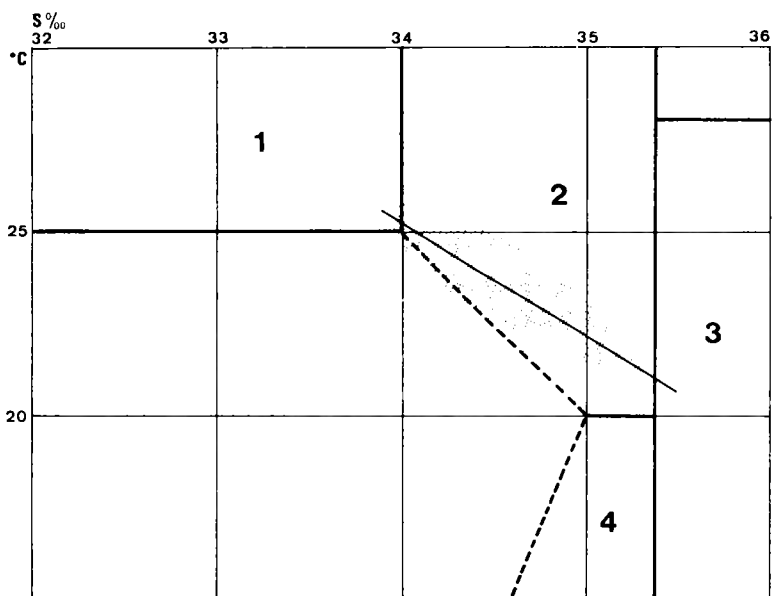


Figure 28: Graphique température/salinité représentant les masses d'eaux dans l'Océan Pacifique tropical: 1 = eau tropicale de surface; 2 = eau équatoriale de surface; 3 = eau sub-tropicale de surface; 4 = eau équatoriale de sub-surface.

a) Des eaux chaudes (t° 24 °C) dont la salinité ne dépasse pas 34,15 et pouvant être assimilées à l'eau tropicale de surface.

b) Des eaux froides (t° max. = 22 °C) et de salinité supérieure 34,80 ‰ mais pouvant se réchauffer jusqu'à 23,5 °C. Ces eaux d'origine équatoriale de subsurface et sub-tropicale de surface sont associées au courant sous-équatorial, et arrivent en surface au cours des upwellings équatoriaux.

c) Des eaux équatoriales de surface formées par le mélange d'eaux tropicales et sub-tropicales de surface. Ce mélange constitue la majeure partie de l'eau entraînée par la partie Nord du courant Sud équatorial qui traverse l'archipel d'Est en Ouest.

4.2.2.4. CONCLUSION

Les variations de la distribution saisonnière de la température et de la salinité que nous avons observées à Bahia Academia coïncident avec les variations de l'ensemble de la circulation

océanique dans la région des Galapagos. Des apports passagers d'eaux froides et salées indiquent qu'il y a une contribution certaine d'eau sub-tropicale de surface et d'eau équatoriale de surface. Ces apports se feraient, comme l'analyse de la température de surface l'a montré, par l'intermédiaire des upwellings équatoriaux qui nous l'avons vu, se produisent à l'Ouest de Isabella, Ces eaux s'écoulent vers l'Est à travers tout l'archipel, en débordant Isabella par le Sud et dans une moindre mesure, sans doute, par le Nord. Les eaux participant à l'upwelling appartiennent au courant sous-équatorial de Cromwell.

En plus de la fluctuation Nord-Sud du front équatorial agissant comme facteur de la distribution des eaux de surface dans l'archipel, il faut aussi tenir compte des upwellings associés au sous-courant équatorial. Ce dernier facteur ne semble cependant pas avoir une action régulière ou saisonnière très nette. Les interactions entre ces deux facteurs, mettant en jeu 3 masses d'eaux différentes expliquent la diversité du milieu océanique que l'on rencontre aux Galapagos.

CHAPITRE II

LE PEUPLEMENT

ECOLOGIE LITTORALE

Le littoral des Galapagos offre quelque 1 366 kilomètres de côtes. Le faciès dominant est rocheux: laves et tufs en place, éboulis, blocs roulés. Des sédiments meubles, sables volcaniques et organogènes forment le faciès sableux.

1. LE FACIÈS SABLEUX

1.1. LES PLAGES DE SABLES CORALLIGÈNES

Les plages existent à proximité immédiate du lieu d'origine des sédiments qui la composent c'est-à-dire près des tufs érodés (plages de matériaux volcaniques) et sur le littoral bordant les fonds infralittoraux colonisés par des coraux (plages de matériaux organogènes). Les plus grandes plages, recouvrant totalement la roche mère, existent uniquement là où l'étage infralittoral est bien développé et s'étend sur une grande surface. Une telle situation est réalisée dans de nombreuses grandes baies. Les sédiments sont accumulés par les mouvements de l'eau (vagues et courants de marée) dans le fond de ces baies et sur leur pourtour intertidal. Un cordon littoral d'une luminosité extrême contraste avec le paysage sombre et terne situé en arrière plan. La carte (*Figure 29*) indique la situation des principales plages des Galapagos.

L'analyse granulométrique de 5 échantillons de sables prélevés à divers niveaux sur une petite plage de la côte Nord de Bahia Academia montre qu'il s'agit essentiellement de sables moyens. En effet, 75 % des fractions massiques ont été retenues entre les tamisages de 250 et 500 μ . Sur la *Figure 30*, la courbe I représentant l'échantillon situé au niveau supérieur de la zone intertidale

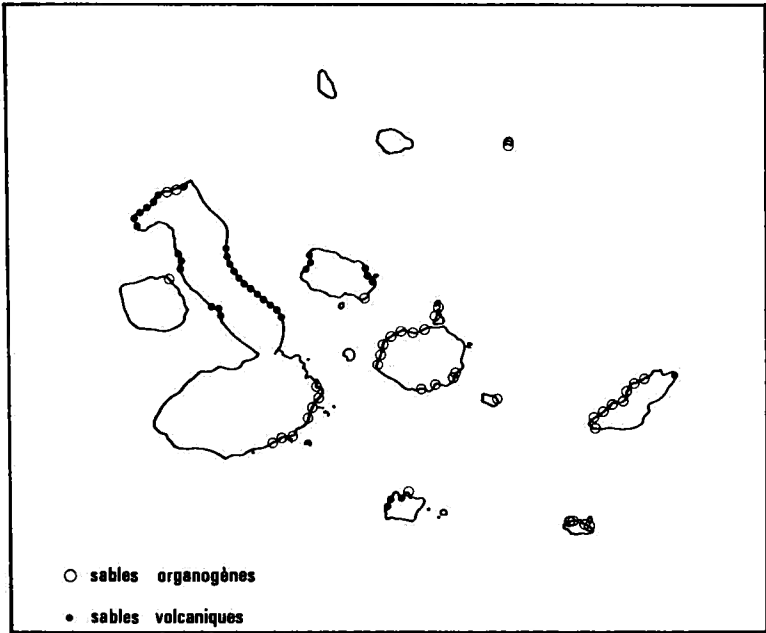


Figure 29: Carte de la répartition des plages de sable.

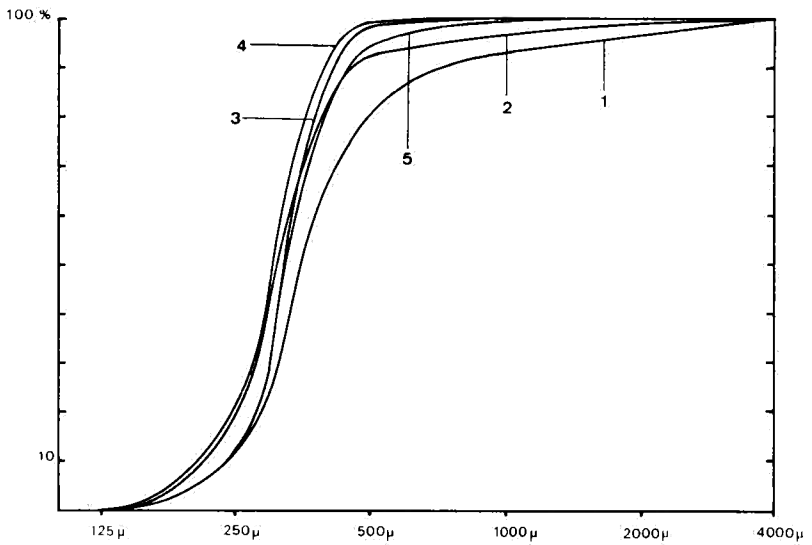


Figure 30: Granulométrie des échantillons de sable (Bahia Academia, transect B) courbes cumulatives.

(niveau des lasses de mer) montre un classement moins net: il y a une fraction de sables de 500 μ non négligeable. La densité moyenne de ces échantillons est de 1,49; elle est donc assez faible comparée à la densité du calcaire pur (2,7), de la craie (2,6), du basalte (2,9). La composition de l'échantillon I consiste en:

- 39,9 % de débris de coraux,
- 26,2 % de débris de coquilliers,
- 25,2 % de fragments de radioles de *Eucidaris*,
- 8,4 % de laves,
- 0,3 % de débris organiques non identifiables
(fragments d'algues et autres).

Parmi les débris coquilliers, la grande majorité est constituée par des petits Gastéropodes (*Diodora*, *Calyptraea*) dont on trouve des débris moins fragmentés dans les sédiments sous les blocs de basaltes de la zone infralittorale. Les fragments de basaltes proviennent sans doute de l'abrasion des galets lorsqu'ils sont roulés par les vagues. La forme des débris est irrégulière, souvent encore anguleuse. La quasi totalité du sable est donc d'origine biologique. Ceci explique probablement la faible valeur trouvée pour la densité. L'humidité des échantillons varie de 20 à 25 %.

1.2. LES PLAGES DE SABLES VOLCANIQUES

Les sables volcaniques sont de taille uniforme mais plus fine que les sédiments coralligènes. Les grains ont un aspect arrondi. La colonisation des plages par des organismes intertidaux ne semble pas avoir eu lieu ou être possible. En effet, dans l'étage supralittoral et médiolittoral (horizons moyens et supérieurs) il n'y a pas de vie macroscopique apparente. Cependant, il faut noter la présence de crabes *Uca*, creusant leurs terriers dans les régions des plages coralligènes ou volcaniques situées près des mangroves. Ils constituent avec les tortues marines l'essentiel de la macrofaune aperçue dans l'étage médiolittoral des plages. Des débris flottants de toutes sortes, abritant souvent des *Lepas* peuvent être rejetés à la côte et aboutir dans les lasses de mer (bouées, planches et poutres, bois de Balsa,...). Dans les parties abritées des baies, les plages de sable peuvent évoluer et se colmater par le dépôt de fines particules en suspension, sédimen-

taires ou détritiques. L'accumulation de sédiments colmatés peut donner naissance à des flaques de haut niveau et en fermer l'accès de l'eau lors des marées d'amplitudes moyennes et faibles. Ces mares deviennent alors progressivement hypersalines. De telles salines, utilisées d'ailleurs par les pêcheurs locaux pour obtenir du sel, se trouvent en divers endroits des îles. Les lagunes hypersalines de Bahia James sont les plus caractéristiques. Elles ont été brièvement décrites par COLINVEAUX (1968).

1.3. LES SABLES INFRALITTORAUX

Les sédiments infralittoraux coralligènes sont peuplés par une faune peu diversifiée dont l'élément dominant est constitué par des organismes fouisseurs et suspensivores: Balanoglosses, Cérianthes, Holothuries (*Brandtothuria arenicola*), Oursins irréguliers (*Encope galapagensis*), Ophiures (*Ophionereis perplexa*), Polychètes sédentaires (*Phyllochaetopterus prolefiria*), Actinies (*Aiptasia* sp.). Parmi les carnivores il faut citer les petits gastéropodes du genre *Nassarius* qui pullulent dans ces sédiments. Ce type de peuplement correspond très probablement à la communauté à *Dendraster excentricus* des sables peu profonds et protégés des côtés Ouest de l'Amérique du Nord (McCONNAUGHEY, 1970). Aux Galapagos, sur les fonds coralligènes protégés, l'espèce « pilote » de la communauté serait l'oursin irrégulier *Encope galapagensis*, homologue du « Sand Dollar » Nord américain (*Dendraster*) et qui en occupe la niche écologique.

Sur le fond des baies découpées dans les massifs de tufs et dans les niveaux infralittoraux des plages formées de matériaux volcaniques, la vie animale est assez réduite. Le dragage de quelques exemplaires de *Branchiostoma* sur des fonds d'environ 15 mètres à Caleta Tagus et à Bahia James, permettrait d'assimiler la faune de ces sables volcaniques à une communauté à *Amphioxus* (*Branchiostoma*). Cependant, tant dans les communautés à *Amphioxus* européennes qu'américaines, ces Céphalochordés vivent dans du sable grossier et du gravier (PERES 1961, POLL 1947, McCONNAUGHEY 1970). Or les sédiments volcaniques, plus fins, que l'on trouve aux Galapagos seraient le seul

type de fonds meubles denses alors que des « graviers » n'ont pas été rencontrés. Le reste de l'étage infralittoral, qui n'est pas occupé ni par du coralligène, ni par du sédiment volcanique, est constitué par la roche nue ou moins colmatée par les matériaux meubles précités. Il s'agit dans ce dernier cas du « sousfacies rocheux de sédimentation » de OLLIVIER (1929).

2. LES FACIES ROCHEUX

2.1. LES FACTEURS DU MILIEU

A première vue, les rochers intertidaux apparaissent fort dénudés. Des algues macroscopiques et la vie animale sont confinées dans la partie inférieure de la zone médiolittorale et dans la frange infralittorale. A ce dernier niveau des Fucales forment une ceinture bien nette. Les facteurs qui sont responsables de la raréfaction des communautés médiolittorales (horizons moyens et supérieurs) et supralittorales sont très certainement les facteurs thermiques.

Le facies rocheux intertidal est, comme nous l'avons vu au chapitre des marées, immergé et émergé deux fois par jour; les émergences les plus grandes se produisant aux environs de midi. Les organismes de la zone intertidale sont donc soumis aux rigueurs maximales de l'émergence lors de chaque période de vive eau.

Le rayonnement du soleil sur les surfaces émergées des basaltes noirs, le substrat de loin le plus fréquent aux Galapagos, provoque une élévation importante de la température de ces roches. Celle-ci contraste avec la température de l'eau qui les recouvre lors du flot. Le milieu intertidal est donc soumis à un cycle irrégulier de variations de température aux amplitudes assez grandes (roches à plus de 45 °C, eaux de 17 à 27 °C). Il y a une gradation dans l'intensité du contraste de température que subissent les organismes au cours de l'émergence, depuis les bas niveaux de la zone intertidale vers les niveaux supérieurs. De plus, la durée du réchauffement varie dans le même sens. A cette variation diurne du milieu intertidal, il faut également ajouter, comme facteur thermique, la variation annuelle de la tempéra-

ture de l'eau de mer de surface. ABBOTT (1966) s'est servi de ce dernier facteur pour tenter d'expliquer les affinités faunistiques des organismes côtiers des Galapagos avec ceux des régions continentales voisines.

Un troisième facteur thermique, rattaché à la variation annuelle de la température de l'eau de surface, peut être considéré: il s'agit de l'existence des baisses brusques de cette température sous l'influence d'upwellings locaux. Ce phénomène dont nous avons montré l'existence dans Bahia Academia existe en de nombreux endroits des îles.

Le substrat joue un grand rôle dans la fixation des algues ou des organismes sessiles. La présence de nombreuses anfractuosités de toutes tailles sur la surface des basaltes favorise le développement d'une couverture biogène. Il est reconnu que les surfaces rugueuses sont plus volontiers colonisées que les surfaces lisses (HATTON 1938, KORRINGA 1941).

Ceci est confirmé par le fait que dans les horizons inférieurs de la zone médiolittorale, la totalité des surfaces abritées (parois latérales, dessous de blocs, anfractuosités) est recouverte par des organismes encroûtants. C'est donc à l'action du soleil qu'il faut attribuer l'absence quasi totale d'une épifaune et d'une épiflore sur les surfaces exposées de la zone médiolittorale.

Sur les côtes peu battues, un colmatage des interstices de la roche mère et des espaces entre les blocs se produit par l'accumulation des débris des organismes littoraux: gastéropodes et tests d'oursins principalement. Nous avons vu que ces éléments contribuent respectivement pour 26,2 % et 25,2 % à la formation du sable d'une plage adjacente à une zone intertidale rocheuse de Bahia Academia (site b, *Figure 31*).

2.2. LES ZONATIONS INTERTIDALES

Les divisions de l'espace intertidal sur facies rocheux comprend trois zones réparties comme suit:

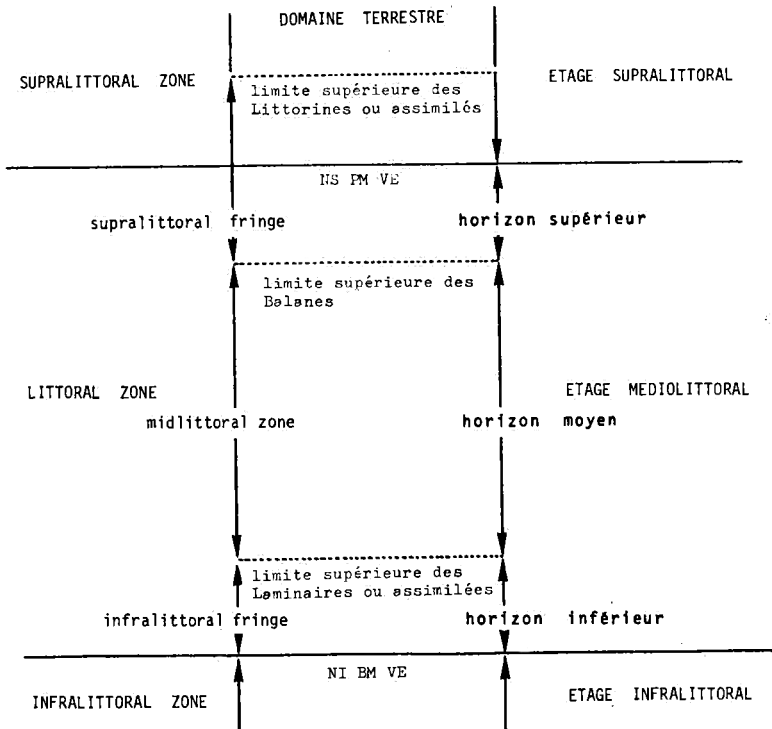


Tableau 12

2.3. ÉTUDE DE LA ZONATION À BAHIA ACADEMIA

Pour illustrer la zonation sur les côtes rocheuses des Galapagos, nous avons effectué un relevé le long d'un transect à trois endroits de la côte de Bahia Academia proches de la Station Charles DARWIN (*Figure 31: a, b, c*).

Transect A (Figure 32)

Cette grève basaltique est constituée par la roche mère en place. La structure dallée de ces basaltes entraîne l'existence de trois plates-formes séparées entre elles par une microfalaise: l'une est située juste à la partie supérieure de la frange infralittorale, l'autre dans le médiolittoral et la dernière au-dessus du niveau des marées. Il n'y a pas de blocs libres dans le transect. Des anfractuosités du plateau basaltique constituent des petites cuvettes (rock pools).

Transect B (Figure 33)

Une plage formée par des blocs repose sur la roche mère dans l'étage médiolittoral. La roche mère affleure dans la frange infralittorale et supralittorale. Les blocs en haut de la zonation sont arrondis; vers le bas, ils ne sont que faiblement érodés et conservent leur aspect anguleux. Des sédiments, présentés sous les blocs et dans les anfractuosités des étages médiolittoral et supralittoral, sont accumulés plus haut et prolongent ce dernier étage par une dune.

Transect C (Figure 34)

La zone intertidale examinée ici appartient à la portion extérieure orientée vers l'Est du grand récif de basalte qui s'étend devant la station Charles DARWIN. Ce récif est submergé à la pleine mer.

2.3.1. *Description de la zonation observée*

La zonation intertidale la plus typique du faciès rocheux est observée sur la grève où fut réalisé le transect. A. Nous en ferons successivement la description des étages supralittoral et médiolittoral.

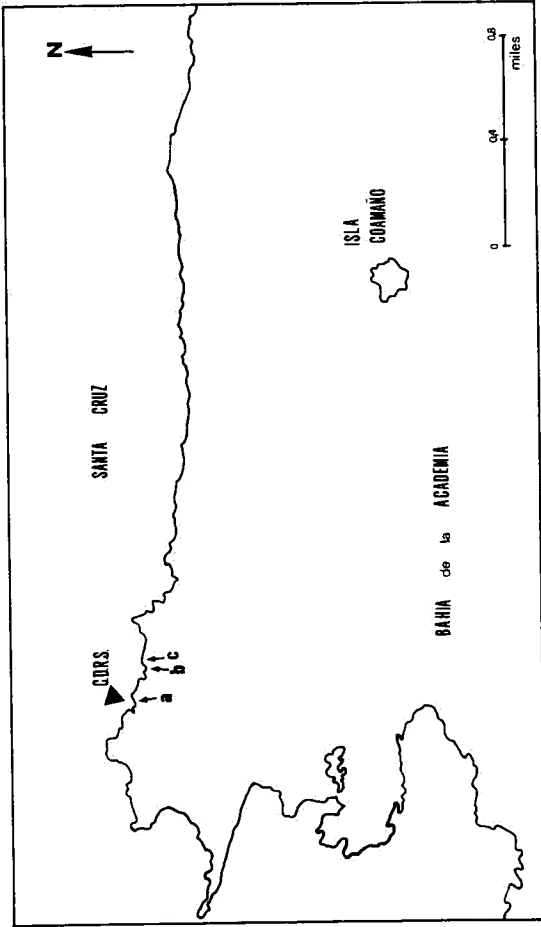


Fig. 31: Carte de Bahia Academia montrant la localisation (a, b, c) des transects A, B et C. CDRS = Station Charles Darwin.

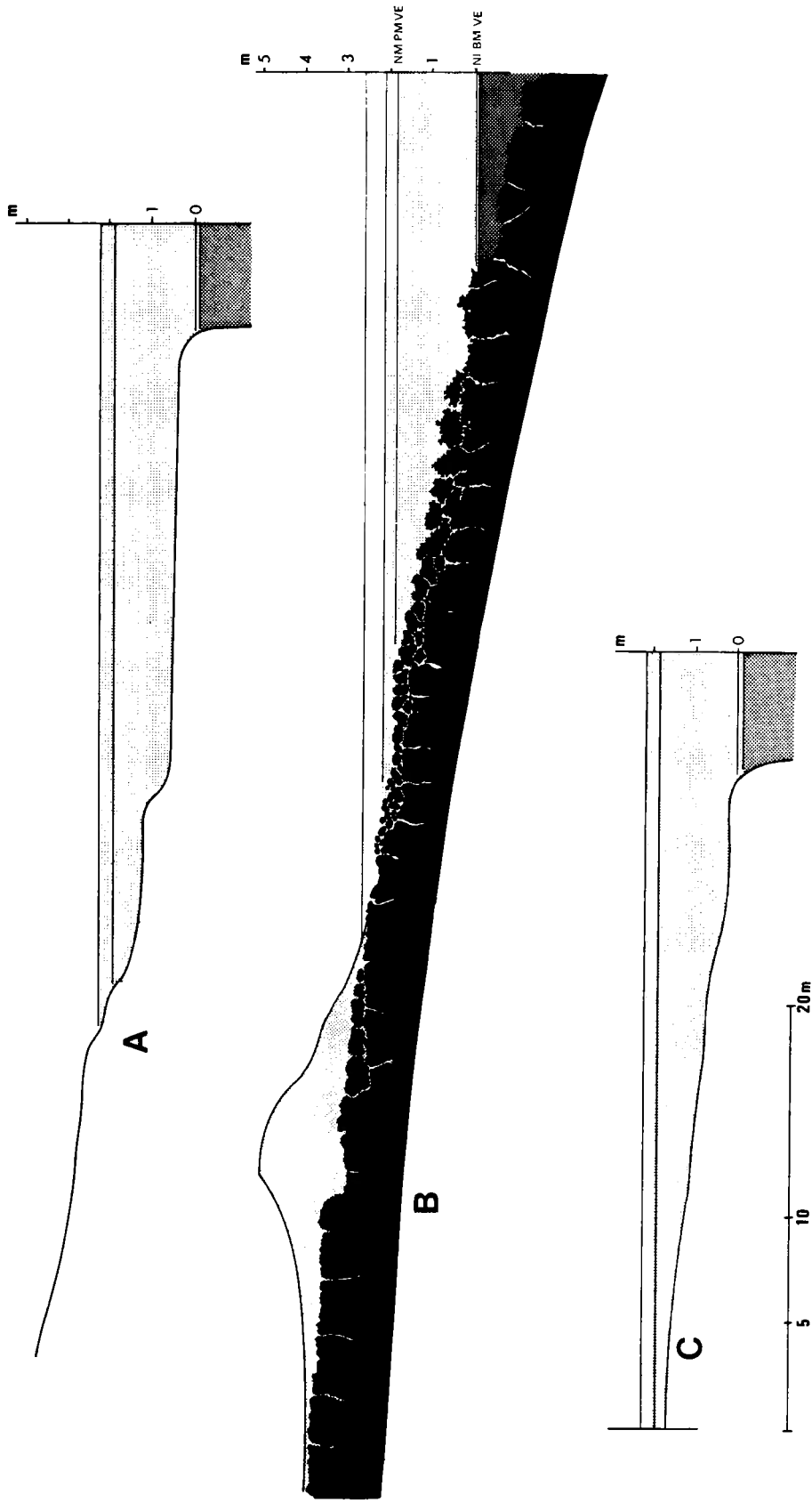


Figure 32: Bahia Academia: Transect A.

Figure 33: Bahia Academia: Transect B.

Figure 34: Bahia Academia: Transect C.

2.3.1.1. ÉTAGE SUPRALITTORAL

Cet étage, appartenant au domaine terrestre, est représenté ici par la dune de sable coralligène. On y trouve essentiellement des végétaux halophytes dont les racines stabilisent le sédiment. En plus des Graminées (*Amophila*), les Convolvulacées (*Ipomea*) constituent les premières espèces colonisatrices. Elles maintiennent le sable en place. Plus à l'intérieur, on trouve des *Atriplex*, des buissons de *Cryptocarpus* et çà et là des arbustes d'*Hibiscus*.

2.3.1.2. ÉTAGE MÉDIOLITTORAL

Étage médiolittoral — Horizons supérieurs

La partie supérieure de cet étage est caractérisée par la couverture des basaltes par des algues encroûtantes, d'épaisseur microscopique, très étendues: il s'agit probablement des genres *Ralfsia* et *Calothrix* (?). Elles se rencontrent jusqu'au niveau de marnée. Leur développement apparaît plus important dans les petites dépressions de basaltes qui contiennent encore un peu d'eau à basse mer.

Dans les anfractuosités, on trouve des petites Littorines: *Tectarius galopagiensis*. Elles occupent ici la niche écologique des Littorines de hauts niveaux du groupe *neritoïdes*.

Dans le bas de ce niveau, les crevasses abritent des petits pulmonés noirs *Watsoniella lesliei*, qui sortent de leur retraite pour brouter le tapis végétal pendant les basses mers, la nuit ou les jours nuageux.

Les crabes *Grapsus grapsus*, répandus dans tout l'archipel sont herbivores et broutent la couverture végétale de toute la zone intertidale en se déplaçant au fil de l'eau en suivant la marée. Ils ne se laissent jamais immerger. Lorsque la mer monte, la densité des *Grapsus*, dans l'espace intertidal émergé devient de plus en plus grande. Des concentrations parfois importantes de *Grapsus* sont alors visibles de loin, car chacun d'entre eux forme une grande tache de vermillon qui contraste avec la lave sous-jacente. Craintifs, ils fuient à l'approche d'un corps en mouvement. Leur démarche est saccadée et rapide; ils peuvent aussi faire un bond de plus de 50 cm pour passer d'un rocher à l'autre. Les *Octopus* et les Hérons verts les chassent abondamment.

Etage médiolittoral — Horizons moyens

A ce niveau ci, ce sont encore les *Ralfsia* et les *Calothrix* qui couvrent les parties exposées des laves. Le reste du peuplement se développe dans les cuvettes et anfractuosités: on y trouve, çà et là, des rameaux rabougris de la Phéophycée *Abnfeltia svensonii* et des feuilles d'Ulves; le fond est tapissé de petites taches de Lithothamnion.

Dans certaines cavités, exigües, il y a des petites anémones rouges solitaires (*Isactinia?*) dont certaines retiennent quelques grains de sable à leur surface. Dans d'autres petites cavités, on rencontre la balane *Tetraclita squamosa*. Cette balane, également présente dans l'horizon inférieur de l'étage atteint son développement maximum à ce niveau et plus spécialement dans les endroits protégés.

Les Gastéropodes caractéristiques de cet horizon sont *Purpura columellaris* et *Nerita scabricostata*.

*Etage médiolittoral — Horizons inférieurs**Le gazon d'algues*

Les parties superficielles de l'horizon inférieur, qui dans le transect B. sont représentées par la plate-forme de basse mer, se distinguent aisément du reste de la zonation: on assiste ici à un développement important d'un tapis d'algues basses. Celui-ci, appelé « algal turf » correspondrait à la communauté à *Jania rubens* décrite par MOLINIER et PICARD (1953) en Atlantique et en Méditerranée. Les espèces principales contribuant à la formation de cette couverture gazonnante appartiennent aux groupes suivants:

- Chlorophycées: *Bryopsis*, *Enteromorpha*, Cladophoraceae
- Rhodophycées: Gelidiaceae (*Gelidium*, *Pterocladia*), Rhodomelaceae (*Laurencia*), Rhizophyllidaceae (*Ochtodes*), Corallinaceae (*Amphiroa* spp.).

Quelques frondes disséminées parmi cet « algal turf » constituent la strate élevée:

Glossophora galapagense, *Abnfeltia Durvillaei*, *Padina*.

Le gazon algal agglomère des sédiments organogènes entre ses touffes. Les parois des basaltes qui ne sont pas recouvertes par le gazon le sont par le Lithomnion (*Lithophyllum* spp.).

*La ceinture à *Blossevillea galapagensis**

En dessous de la zone à « gazon algal », la limite des basses mers est occupée par une ceinture de phéophycées: *Blossevillea galapagensis*. Ce niveau est peuplé par des organismes appartenant à la zone infralittorale qui lui fait suite.

La limite supérieure de cette ceinture se situe un peu en dessous du niveau moyen des basses mers de morte eau.

Les cuvettes

De nombreuses cuvettes, où l'eau stagne à basse mer remplissent toutes les dépressions de cette plate-forme. Leur fond est souvent couvert de « gazon algal ». Souvent aussi des touffes isolées de *Blossevillea* en garnissent les bords.

Dans les fissures et les zones d'ombre non ensablées, c'est le Lithotamnion qui domine.

*La faune benthique*a) *La faune benthique sessile*

Le microcosme que constituent les cuvettes et les surplombs de l'horizon médiolittoral inférieur est le milieu le plus riche que l'on puisse trouver dans la zone intertidale. De nombreux invertébrés sessiles, encroûtants ou dressés, vivent sur les parois ombragées, sous les surplombs et dans les crampons et les frondes des *Blossevillea*:

— Eponges: *Dysidea*, *Adocia*, *Ophlitaspongia*, *Halichondria*, *Hymeniacion*, *Tethya*, *Pachymatisma*

— Hydraires: *Coryne*, *Cladocoryne*, *Obelia*, *Aglaophenia*, *Dynamena*

— Actinie: *Anthopleura*

— Kamptozoaires: *Barentsia*

— Bryozoaires: *Bugula*, *Scrupocellaria*, *Electra*

— Polychaetes: Terebellidae, Sabellidae, Serpulidae

— Mollusques: *Chama*, *Barbatia*

— Tuniciers: Stylidae, Didemnidae, Polyclinidae

Dans les sédiments colmatés par le gazon, la vie animale macroscopique est pauvre. Dans les anfractuosités les sédiments sont consolidés par des organismes tubicoles et sessiles:

— Vers: Chaetopteridae, Serpulidae, Sabellariidae

— Mollusques: *Barbatia*, *Chama*

a) *La faune benthique vagile*

Les éléments vagiles de la faune des bas niveaux sont nombreux et variés. Les Echinodermes sont particulièrement bien représentés, l'espèce la plus apparente et aussi la plus abondante est l'oursin, *Eucidaris thouarsi*. Cette espèce appartenant aux communautés infralittorales de faciès rocheux et même sédimentaires se trouve dans les horizons moyens et inférieurs de l'étage médiolittoral. Les individus subissant l'émersion se caractérisent par des radioles locomoteurs nus; par contre les individus confinés dans les cuvettes ont leurs appendices recouverts d'algues appartenant au « gazon algal ». Certains *Eucidaris* disparaissent parfois complètement sous une couverture de frondes d'Ulves!

Sous les blocs, dans le transect B. on rencontre l'oursin noir *Coenocentrotus gibbosus* et *Lytechinus semituberculatus*. Ce dernier de petite taille et endémique adhère aux surplombs.

Enfin, dans les cuvettes, en plus d'*Eucidaris* et du *Coenocentrotus*, il y a aussi des individus isolés de *Echinometra Van Brunti*.

Chez les Echinodermes, citons encore l'Etoile *Heliaster cumingi* de couleur sombre et trouvée indifféremment exposée ou abritée entre la mi-marée et le bas de l'eau. Dans le fond des cuvettes ensablées, il y a l'Holothurie *Brandtothuria arenicola*. Des *Ludwigothuria kerfersteini* et des *Microthele difficilis* s'abritent sous les blocs et de ce fait peuvent remonter jusqu'à mi-marée. Des *Ophionereis perplexa* occupent le même biotope.

Parmi les autres éléments de la faune vagile, il faut signaler des Crustacés classiques du milieu intertidal:

- Isopodes: Idotheidae, Sphaeromidae, Aegidae
- Amphipodes: Gammaridae, Hyperidae, Caprellidae
- Décapodes: Crevettes (*Alpheus*, *Betaeus*); Langoustes (*Palinurus penicillatus*, surexploitées par une pêche intensive); Anomoures (Pagures, *Petrolisthes*); de nombreux Macroures représentés surtout par des Xanthidae (*Pilumnus*, *Actea*, *Glyptoxanthus*), des Grapsidae avec le *Grapsus grapsus* venant des niveaux supérieurs de la zonation et les Majidae avec l'*Acanthonyx petiverri* appartenant à la faunule associée aux algues *Blossevilea*

Les mollusques sont représentés par un *Octopus*, des Chitons, dont certains de grande taille (*Chiton goodalli*, *C. sulcatus*) et de nombreux Gastéropodes: des Nudibranches, des Prosobranches brouteurs (*Acmea*, *Nerita*, *Calyptraeidae*, *Fissurella*), microphages (*Diodora* Cerithidae, Strambidae), carnivores (*Fissurella*, Cypreacea, Conidae, Muricidae), filtreurs (Capulidae et ectoparasites (Eulimidae) et des Pulmonés (*Siphonaria*, *Oncidiella*).

Les *Ceritium* sont répandus en grand nombre dans l'horizon médiolittoral inférieur.

Enfin comme Arthropodes non Crustacés, il faut encore signaler, outre les Pycnogonides, les araignées Agelenidae (*Desis galapagoensis* et *D. isolata*), un petit Halacarien rouge et un Hémiptère Hétéroptère Aepophidae (*Aepophilus bonnairei*).

Dans la faune vagile des grèves, il convient aussi d'ajouter les vertébrés: Poissons, Reptiles, Oiseaux. Indiquons seulement les Iguanes marins (*Amblyrhynchus cristatus*), qui séjournent dans l'étage supralittoral ou dans le domaine terrestre, mais qui se nourrissent d'algues dans l'étage infralittoral ainsi que dans le médiolittoral lorsqu'il est submergé à la pleine mer, les Hérons verts (*Butorides sundevalli*) chassant crabes et poissons dans la zone intertidale et Huîtres pie (*Haematopus galapagensis*).

2.3.2. *Les biofacies*

Il y a dans une même zone, des modalités différentes de colonisation d'un endroit à l'autre selon l'importance de facteurs tels que température, éclaircissement, humectation, forme et nature du substrat.

Dans l'ensemble, les côtes rocheuses des Galapagos sont assez homogènes et l'exemple choisi à Bahia Academia en est représentatif.

Deux types de zones intertidales assez différentes et ne répondant pas à la description faite ci-dessus doivent être mentionnés: il s'agit de falaises de tufs, généralement assez pauvres, et des côtes extérieures escarpées de l'île Genovesa (Tower). Là sur les éboulis soumis au ressac, il y a une extension verticale de la

zonation due au mode très battu qui la caractérise. La frange infralittorale (Lithotamnon + Rhodophycées) atteint plus de 1 m de puissance. Les grandes Balanes (*Balanus tintinnabulum*) dominent. Il n'y a pas de ceinture de *Blossevillea*.

Des variations locales de l'extension verticale des peuplements peuvent aussi dépendre de la composition du substrat. Dans le transect B. la frange infralittorale installée sur la roche mère est semblable à celle du transect A. On assiste cependant à une remontée des organismes de l'horizon inférieur de la zone médio-littorale jusqu'à la mi-marée car l'amoncellement des blocs leur offre jusqu'à ce niveau un milieu ombragé et humide. Sur cette grève, il y a aussi une remontée générale des hauts niveaux à cause du déferlement des vagues. Des quantités importantes de sédiments sont retenus dans les blocs. Il en découle un grand développement des hypobioses ensablées. Les sédiments favorisent aussi la formation de nombreuses dépressions dans lesquelles l'eau peut être retenue à la basse mer. Une couverture d'Ulves peut s'y développer. Elle confère à l'horizon médiolittoral moyen une coloration verte.

Des algues brunes d'aspect boursoufflé poussent nombreuses par endroits au-dessus de la zone où les Ulves dominent, ce sont des *Colpomenia sinuosa*. Ces dernières sont les algues macroscopiques trouvées le plus haut dans la zonation. Vers les niveaux supérieurs, il ne reste plus que les encroûtements de *Ralfsia*.

La frange infralittorale du transect C. se distingue par la présence d'une croûte compacte de Zoanthaires verts couvrant la face supérieure de la lave sur plusieurs mètres carrés. La puissance de cette ceinture de Zoanthaires est environ 50 cm. Elle s'étend sur la plate-forme située près du niveau de basse mer et sur la microfalaise qui borde cette plate-forme vers le récif. La limite inférieure de la ceinture à Zoanthaires se situe au niveau moyen de basse mer de morte eau. Elle n'est émergée que lors des moyennes et grandes vives eaux. Les blocs présents sur cette plate-forme ne sont recouverts, par cette croûte verte, que du côté exposé aux vagues.

Nous avons aussi observé une telle ceinture, se développant dans les mêmes conditions et au même niveau, sur le récif situé

à l'Est de l'entrée de Bahia Tortuga. Ces deux localités sont distantes de seulement 3 miles. A aucun autre endroit de l'archipel, nous n'avons retrouvé une telle ceinture de Zoanthaires.

2.3.3. *Description de la zonation: conclusion*

En faisant abstraction des variations locales de la zonation, on peut considérer les côtes rocheuses examinées à Bahia Academia comme représentatives de l'ensemble des facies rocheux de mode battu ou faiblement battu. Les côtes très battues étant d'un accès difficile, dangereux et impossible même, nous ne possédons que peu de renseignements sur leurs peuplements. Lorsqu'on examine la répartition des organismes dans la zone intertidale, on remarque surtout l'abondance de la vie dans les niveaux inférieurs de la zonation.

L'horizon inférieur de l'étage médiolittoral, caractérisé par sa richesse relative en algues, contraste très nettement avec les niveaux supérieurs dénudés. L'image qu'il donne correspond bien à la notion de « infralittoral fringe » de T.A. et A. STEPHENSON. On peut distinguer dans cette zone trois couvertures d'algues différentes: 1. le Lithotamnion; 2. la ceinture de *Blossevillea*; 3. le gazon d'algues.

1. Le *Lithotamnion* est cosmopolite dans les mers tempérées et chaudes. En dehors des parties restant immergées à basse mer (dépressions diverses, cuvettes) cette coralline encroûtante est ombrophile et se développe partout où l'humectation subsiste.

2. La *Ceinture de Blossevillea*. Dans les portions frangeantes des roches, et sous le niveau moyen des basses mers de morte eau, le Lithotamnion est surmonté par la strate des Phéophycées *Blossevillea* qui se développent en une ceinture dense. Cette dernière correspond à la zone des Laminaires dans les mers tempérées du Nord, des « kelp zones » américaines, des sargasses, des cystoseires, ... La particularité de cette ceinture est l'endémisme de son seul constituant.

3. Le *gazon d'algues*. Sur les surfaces planes émergentes, le Lithotamnion est supplanté par des algues vertes, brunes et rouges qui forment un gazon fin ou « algal turf ».

Les biofacies, liés à l'agitation de l'eau comprennent:

— *En milieu battu*: une augmentation de la puissance de la zone, avec développement maximum du Lithotamnion et des grandes *Balanus*. Des Rhodophycées remplacent les Phéophycées disparues pour des raisons méconnues. Ce facies correspond à celui décrit par SOURIE (1954) pour les côtes très battues du littoral Sénégalais.

— *En milieu abrité*: une disparition de la strate de *Blossvillea* et une réduction du Lithotamnion et du gazon.

Un facies à *Caulerpa* a été observé dans Bahia Tortuga. DAWSON (1944) signale une association de *Dictyosphaeria*, *Gelidiella* et *Caulerpa* dans des petits fonds coralliens des baies chaudes du Sud de Bahia California (Mexique), SOURIE (1954) trouve un groupement à *Caulerpa* dans la zone moyenne d'un bassin à substrat rocheux peu ensablé (Sénégal), et de BAISSAC et al. (1962) renseignent une pelouse mixte de *Caulerpa*, *Laurencia* et *Gracillaria* dans les lagons coralliens de l'Île Maurice. D'autre part la substitution du Lithotamnion par une couverture de *Caulerpa* se produit dans la frange infralittorale des Îles Kermadec (Nouvelle Zélande) en passant des roches battues vers un mode protégé (MORTON et MILLER 1968).

Une ceinture à *Zoanthaires* a été observée seulement en deux endroits de la côte Sud de Santa Cruz. Nous ne pouvons affirmer qu'une telle ceinture est absente dans d'autres îles, ou à d'autres endroits de Santa Cruz, car les quelque 100 stations visitées dans l'archipel ne le furent pas toutes par basse mer de vive eau ou en plongée. Des encroûtements de grandes populations de *Zoanthaires* ont été décrits dans plusieurs régions tropicales ou subtropicales:

PAX (1920): côte Ouest africaine (ex allemande)

STEPHENSON (1944): côte du Natal (roches exposées dans l'horizon du gazon de corallines)

SOURIE (1954): côte du Sénégal (zone bordière d'un bassin rocheux, grandes plaques dans les bas niveaux)

DE BAISSAC et al. (1962): Île Maurice (côte rocheuse exposée et barre corallienne, ceinture très constante au niveau 0 des cartes)

MORTON et MILLER (1968): Iles Kermadec (côte modérément exposée, bas niveau).

D'après ces répartitions, les peuplements de *Palythoa*, qui recouvrent les plus bas niveaux de la zone intertidale, semblent affectionner tantôt les côtes ouvertes, tantôt les bassins protégés. A plusieurs endroits (Iles Kermadec, Sénégal) de tels Zoanthaires ont été trouvés à proximité de *Caulerpa*. Ils voisinent même parfois dans un facies identique. Il est curieux dès lors de constater qu'à Bahia Tortuga, des Zoanthaires ont colonisé les bas niveaux des basaltes de l'entrée (battus) de la baie, alors que les *Caulerpa* se développent sur ceux du fond de la baie (eau calme).

Un facteur physique qui pourrait entrer en ligne de compte pour distinguer les deux peuplements est la température de l'eau de surface; en effet le fond de la baie est plus chaud et moins accessible aux remontées d'eaux froides (analogie avec le régime thermique dans Bahia Academia).

A notre connaissance, il n'y a pas de ceinture à Zoanthaires décrite pour l'Amérique tropicale et GUILER (1959) n'en mentionne pas dans son analyse des zonations littorales à Montemar-Chili (eaux tempérées). Nous serions donc en présence d'un facies à Zoanthaires subtropical et de caractère austral.

Les organismes vagiles que l'on trouve dans l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral sont nombreux, beaucoup appartiennent aussi à l'étage infralittoral. Les plus apparents d'entre eux sont les *Eucidaris Thouarsi* et les plus nombreux les Fissurellidae. Chez les Fissurellidae, on reconnaît des brouteurs herbivores et des brouteurs carnivores (GRAHAM, 1955). Les grandes *Fissurella macrotensa* et *Diodora inaequalis* rampent dans les anfractuosités et sous les blocs, ils ont un régime carnivore. Les *Fissurella rugosa* sont herbivores et moins ombrophiles.

Les microphages sont représentés par des *Calyptrea*, vivant en association avec les Fissurellidae, les Strombidae et surtout les *Cerithium*. Les Fissurellidae se réduisent en passant dans les eaux calmes et chaudes. Là, ce sont les *Cerithium* qui dominent. Les premiers sont des organismes d'eaux tempérées, les autres sont tropicaux et sub-tropicaux. Il est intéressant de constater que les Fissurellidae sont quasi absentes des Iles Hawaii.

L'horizon moyen de l'étage médiolittoral est caractérisé par la balane plate *Tetraclita*. La ceinture qu'elle détermine à ce niveau ne peut donc être comparée à celle des chitamales d'une zonation classique. L'aire d'extension de *Tetraclita* correspondrait cependant à la portion inférieure de celle des chitamales et plus encore au niveau de *Balanus balanoides* en Europe.

En mode battu, les *Tetraclita* peuvent remonter nettement au-delà de la mi-marée. En mode abrité, elles se tiennent juste au-dessus du niveau moyen des basses mers de morte eau. L'anémone *Isactinia* doit être associée au groupement de *Tetraclita*.

Dans cet horizon moyen, où le Lithotamnion ne se rencontre plus qu'en milieu ombragé (sauf sur les côtes extrêmement battues), la couverture végétale est quasi nulle. En plus des *Ralfsia* on trouve, essentiellement:

- des *Abnfeltia* en mode battu
- des Ulves et des *Calpomenia* en facies rocheux d'ensablement.

L'horizon supérieur de l'étage médiolittoral n'est guère peuplé que par des *Tectarius*, des *Nerita* et des *Purpura* peu nombreux. Il faut aussi signaler la présence dans le bas de ce niveau du Pulmoné *Watsoniella lesliei*. En mode battu et moyennement battu, les *Ralfsia* remontent dans ce niveau.

2.4. LA ZONATION — SCHÉMA GÉNÉRAL

La *Figure 35* résume la zonation des organismes qui fut observée à Bahia Academia sur un facies rocheux basaltique modérément battu. Une telle zonation peut être considérée comme étant représentative pour ce facies dans l'ensemble de l'archipel des Galapagos.

Il apparaît nettement que la zonation se divise en trois parties:

UN HORIZON SUPÉRIEUR dans lequel on distingue deux parties:

— une première s'étendant depuis la zone supralittorale jusqu'au niveau moyen de pleine mer de vive eau: c'est l'horizon à *Tectarius*;

— une deuxième s'étendant depuis le niveau moyen de pleine mer de vive eau jusqu'à l'horizon moyen: il s'agit de l'horizon à *Watsoniella lesliei*, *Nerita scabricostata* et *Purpura petula*.

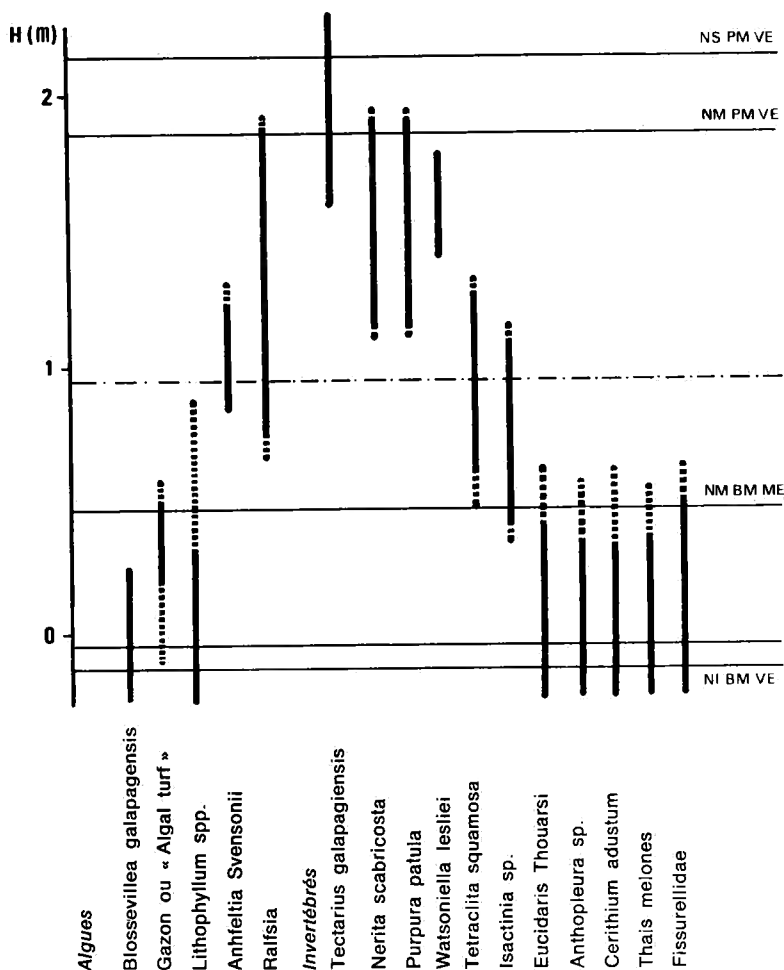


Figure 35: Schéma de la zonation des organismes intertidaux à Bahia Academia.

UN HORIZON MOYEN centré sur le niveau de mi-marée et descendant jusqu'au niveau moyen de basse mer de morte eau et caractérisé par une ceinture de Cirripèdes et d'Actinies: il s'agit de l'*horizon à Tetracilita*.

UN HORIZON INFÉRIEUR correspondant à la frange infra littorale et dont le peuplement de base est constitué par le Lithotamnion

qui, selon le mode et le faciès, peut rester pur ou se différencier en:

- un gazon d'algues
- une ceinture à Zoanthaires
- une ceinture à *Caulerpa*
- une ceinture à *Blossevillea*, largement répandue et nettement visible en mode non abrité et non fortement battu.

Dans cet horizon inférieur, une endofaune très diversifiée contraste avec l'épifaune peu riche.

2.5. LA ZONATION: DISCUSSION

Une frange infralittorale composée de Lithotamnion et d'une ceinture de grandes Phéophycées est caractéristique de plusieurs faciès rocheux dans des mers tempérées chaudes, sub-tropicales et tropicales. Ce qui distingue essentiellement la zonation observée aux Galapagos de celles décrites ailleurs, c'est l'aspect dénudé et peu peuplé des horizons moyens et supérieurs. En raison de ces caractéristiques, HEDGPETH (1969), qui fit une brève visite dans l'archipel en 1968, considère que la zonation « tripartite » de STEPHENSON n'est pas démontrée parce que:

1. il n'a pas retrouvé de zone supralittorale,
2. les Littorines, les Patelles et les Chtamales de la « spray zone » sont absentes,
3. la ceinture de *Tetraclita* est présente d'une manière irrégulière.

Nous ne pouvons pas souscrire au rejet de l'existence d'une zonation à trois niveaux sur les roches basaltiques des Galapagos. En effet, trois zones apparaissent nettement sur le schéma de la répartition des organismes intertidaux (*Figure 35*). Il est certain que l'extension et l'amplitude des horizons de hauts niveaux ne sont pas très grandes et ne dépassent guère, même en milieu modérément battu (comme au transect A), le niveau supérieur de pleine mer de vive eau. GILSEN (1944) a reconnu, pour le Pacifique Est et Ouest, une diminution de l'extension verticale des zones écologiques homologues lorsque l'on passe des côtes tempérées vers des côtes plus chaudes. Une faible amplitude de l'extension verticale de la zonation aux Galapagos se place donc dans le cadre de la théorie de GILSEN.

En tenant compte de cette théorie et en considérant le mode de vie de *Tectarius* et de *Watsoniella*, on peut assimiler d'une part l'horizon à *Tectarius* à la zone à Littorines, et d'autre part l'horizon à *Watsoniella lesliei* à la zone à Patelles.

Les *Tetraclita* se développent à un niveau qui correspond à la fois à la ceinture des Balanes et à la partie inférieure de celle des Chtamales de la zonation « classique ».

Les *Nerita* peuvent aussi être pris comme organismes de niveau permettant de caractériser l'horizon supérieur de l'étage médiolittoral; en effet on trouve des *N. scabrivostata* dans les hauts niveaux à Panama (cf. GALSTOFF 1950 in HEDGPETH 1969), et des espèces voisines sont rapportées des hauts niveaux des côtes basaltiques des Iles Seychelles (*N. textilis* — TAYLOR 1968), des Iles Mariannes (*N. plicata* — VERMEIJ 1971), des Iles Carolines (*N. p.* — VERMEIJ, 1971) et des Tuamotu (*N. p.* — FISCHER-PIELETTE 1952).

Les Patellidae sont absentes de la zonation observée HEDGPETH signale aussi cette absence remarquable; il l'attribue à l'isolement géographique des Iles Galapagos qui n'auraient pas été colonisées par ces Mollusques. Il cite à cet égard STEPHENSON (1952) qui invoque, pour expliquer l'absence de Patelles sur les côtes de Caroline du Nord, la situation intermédiaire de cette région entre deux entités biogéographiques distinctes. Nous ne pensons pas que c'est à l'isolement de l'archipel que l'on doit l'absence des Patelles: ce seraient plutôt les propriétés physiques du substrat qui en seraient responsables, et plus particulièrement les propriétés calorifiques. Les laves soumises à l'action du soleil voient leur température monter jusqu'à plus de 45 °C. Ces roches constituent un substrat peu hospitalier pour les organismes de l'épifaune. Cette situation défavorable affecte d'autant plus les Mollusques qui ont un grand pied. En effet, SEGAL et DEHNEL (1962) et DAVIES (1970) remarquent que chez les Mollusques possédant un grand pied, la température interne de l'organisme est plus élevée lorsqu'il se trouve sur du basalte que sur du grès. De même, la perte d'eau par transpiration est également plus grande dans le cas du basalte. Étant donné les hautes températures atteintes par la surface des basaltes sur les côtes des Galapagos, il est logique d'attribuer à cette particularité calorifique du substrat le non développement des

Patelles. Ceci est d'autant plus plausible que VERMEIJ (1971) dans une étude comparative de la colonisation des substrats intertidaux par les Gastéropodes, a observé à deux reprises que, dans une même localité (Iles Mariannes et Iles Carolines), les Patelles sont présentes sur un substrat calcaire et absentes sur un substrat d'andésite et de basalte. En rapport avec ces considérations calorifiques relatives aux possibilités de colonisation du basalte des hauts niveaux aux Galapagos, il est particulièrement intéressant de constater que le seul Mollusque à grand pied qui se trouve dans ces milieux est le Pulmoné *Watsoniella lesliei*. Il se réfugie dans les crevasses du substrat pendant les heures ensoleillées de la journée et broute la surface du substrat pendant la nuit et pendant le jour lorsque le ciel est très couvert. La coloration noire de *Watsoniella lesliei* serait due au mimétisme. Plusieurs oiseaux chassent abondamment dans la zone intertidale (Héron vert, Héron de nuit, Huïtrier-pie,...). Il n'est pas interdit non plus de penser que la présence de ces oiseaux est préjudiciable à l'implantation de Patelles sur les roches découvertes des côtes de l'archipel.

Les hauts niveaux aux Galapagos se caractérisent aussi par le faible développement de la couverture végétale. HEDGPETH donne comme raison, pour expliquer la rareté des algues intertidales macroscopiques, le broutage que ces dernières subissent de la part des Iguanes marins. A un broutage probable des Iguanes (qui se nourrissent cependant en plongée et dans les champs d'algues infralittorales), nous pensons devoir ajouter celui effectué en permanence et à l'échelle de toute la zone intertidale par les crabes *Grapsus grapsus*. Les Mollusques brouteurs herbivores entravent également le développement des thalles et notamment de leurs premiers stades. Ces diverses actions de broutages peuvent effectivement entraîner la disparition des algues dans une zone où, en l'absence de brouteurs, elles se développeraient abondamment ainsi que l'a déjà mis en évidence SOUTHWARD (1956). Inversement, la densité des Mollusques brouteurs est déterminée par la quantité d'algues offertes comme nourriture (SUTHERLAND 1970). Il faut reconnaître aussi que les algues sont sensibles à la température et que beaucoup d'entre elles ne pourraient sans doute pas survivre aux températures atteintes par les basaltes chauffés par le soleil (plus de 45 °C).

Notons que DE HARTOG (1959) a montré que la limite supérieure de colonisation de certaines espèces d'algues est moins élevée sur un substrat basaltique que sur du calcaire.

Tous les facteurs, régissant la nature et la densité des peuplements animaux et végétaux des niveaux supérieurs de la zonation intertidale en facies rocheux, qui ont été abordés ci-dessus, contribuent en ordres divers au faible développement de la couverture végétale de ces niveaux et des populations des quelques espèces animales qui y vivent.

3. BIOTOPES PARTICULIERS

3.1. LES CORAUX

Les récifs de coraux sont connus pour se développer dans des eaux dont la température a plus de 23,5 °C et ne descend de toute façon jamais en dessous de 18 °C. Quelque 32 espèces de coraux ont été dénombrées aux Galapagos, 13 d'entre-eux sont hermatypiques (DURHAM 1966). Cependant aucune formation récifale importante n'a été trouvée. Les coraux sont à peu près omniprésents dans toutes les eaux peu profondes de l'archipel (Figure 36). C'est à l'accumulation de leurs débris que l'on doit la formation de plages ainsi que nous l'avons vu précédemment.

Il y a peu de formations coralligènes à l'Ouest d'Isabella. Les seuls Madréporaires courants sont des *Balanophyllia*. Ils forment de petites colonies dans les anfractuosités ombragées de l'étage infralittoral. Les autres Anthozoaires dominants sont des Gorgones. Tous deux sont abondants sur les parois escarpées et notamment les falaises. Un tel peuplement pourrait être assimilé aux facies à *Dendrophyllia corimigera* de la biocénose coralligène méditerranéenne (PERES 1961).

Deux facteurs pourraient conditionner la pauvreté en corail de cette région: l'étendue restreinte du milieu infralittoral bien exposé au soleil (pentes sous-marines abruptes) et les conditions thermiques.

Nous avons vu, dans le chapitre de l'hydrologie, que la région Ouest d'Isabella est caractérisée par un régime de températures plus froides que dans le reste des îles. Des températures de sur-

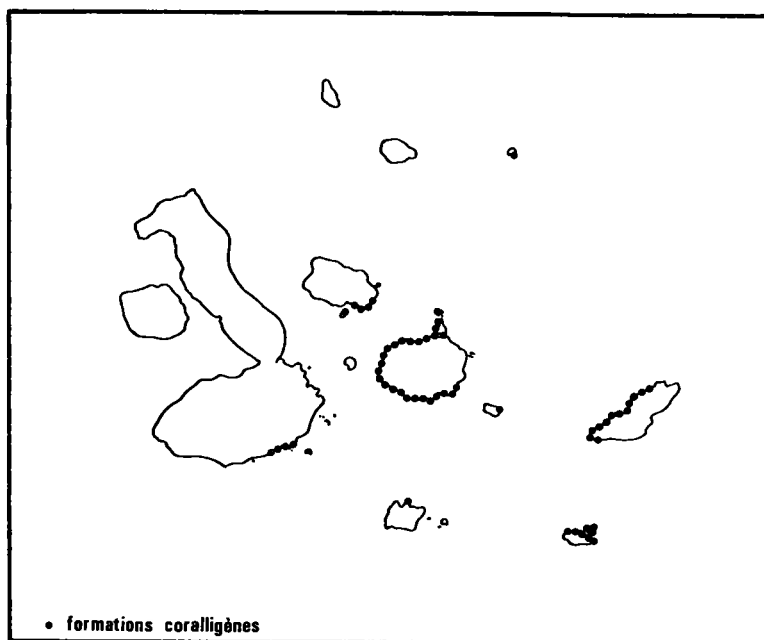


Figure 36: Carte de la répartition des principales zones coralligènes dans l'archipel.

face de 18 °C sont fréquentes, et oscillent entre cette limite et environ 25 °C. Le milieu dans cette région des Galapagos, offre donc des conditions thermiques nettement défavorables pour les coraux. Le fait de ne pas rencontrer des plages coralligènes dans cette partie des Galapagos est également un indice qui démontre l'absence des coraux.

Dans le reste de l'archipel, où les conditions thermiques sont meilleures, les coraux hermatypiques donnent naissance à des blocs de corail de taille variable, mais généralement petits. Les formations les plus importantes qu'il nous a été donné de voir sont celles du Canal de Itabaca (Nord de Santa Cruz) et surtout celles de Onslow (Nord de Floreana), où le fond d'un petit cratère immergé (2 à 5 m de profondeur) est recouvert par des coraux arborescents (*Pocillopora*, *Porites*) et ses parties extérieures, situées en mode battu, par des formes encroûtantes (*Astrangia*) et foliacées (*Pavona*).

Ces formations de corail abritent de nombreux invertébrés et vertébrés appartenant à l'épi- et l'endofaune coralligène: Portunidae, Xanthidae, Pinnotheridae, Alpheidae, Vermetidae, Lithophaga, Tetradontidae, Labridae, Scaridae,...

3.2. LES MANGROVES

Les mangroves et les récifs de coraux sont les biocénoses caractéristiques des mers tropicales. Si les coraux sont peu représentés dans les eaux des Galapagos, les mangroves par contre sont communes dans tout l'archipel. Les palétuviers sont les seules Phanérogames marines de la flore des Galapagos. Aucune herbe marine ne fut rencontrée au cours de notre séjour. Il n'est cependant pas impossible que des fragments de rhizomes ou des formes en reproduction se soient échoués sur les îles, les probabilités qu'elles ont de s'implanter dans du sédiment sont minimales: peu de sédiments littoraux conviennent au développement de prairies d'herbes marines (pas d'apports de matières organiques).

Les mangroves se sont implantées partout le long des côtes des Galapagos, là où le déferlement des vagues est faible. Quasi tous les milieux protégés, baies et criques sont bordés de mangroves. (Figure 37) Les côtes basses et dentelées, entourant des étendues d'eaux calmes, sont recouvertes par une forêt épaisse de palétuviers (Bahia Academia, Bahia Tortuga et Bahia Tortuga Negra (= Turtle Cove). Le palétuvier le plus répandu est *Rhizophora mangle*. Il colonise indifféremment les laves nues et les sédiments. *Rhizophora* est une espèce pionnière: elle est la première à se développer au bord de l'eau dans les zones tidales. On en trouve même isolés à la base de falaises prenant appui sur les éboulis. Les palétuviers que l'on observe dans les zones littorales ne sont pas de grandes tailles. Ceux situés vers l'intérieur de la côte sont plus imposants. Ceci témoigne certainement d'un développement récent de la frange extérieure de la mangrove.

Dans les régions où il y a des sédiments, une deuxième espèce de palétuvier se joint à *Rhizophora mangle* et à certains endroits domine même. Il s'agit de *Avicennia officinalis*.

Cette espèce possède des racines à pneumatophores qui se dispersent dans un grand rayon autour de l'arbre et émergent du sédiment dans l'étage médiolittoral. Les pneumatophores assu-

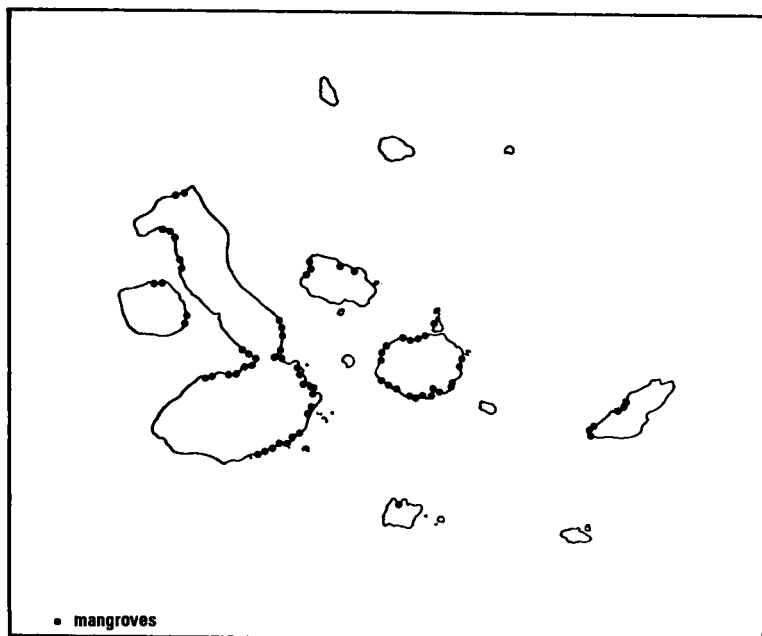


Figure 37: Carte de la répartition des mangroves dans l'archipel.

rent la ventilation des radicelles. Ce palétuvier se rencontre à des niveaux plus élevés de la zone de marée et moins en bordure de la côte que le *Rhizophora*.

Là où des particules se trouvent en suspension dans l'eau, la mangrove intensifie leur dépôt. La présence de mangroves dans la zone intertidale est un obstacle à la propagation du courant et des vagues, le ralentissement des mouvements de l'eau dû à la présence de nombreuses racines provoque la sédimentation de particules fines qui recouvrent d'un film de vase racines et fond. Les mangroves sont souvent associées aux plages dont elles intensifient la formation.

A l'étage supralittoral des mangroves ensablées, on assiste souvent au développement d'une zone de végétation de transition. On y trouve diverses plantes halophytes associées aux mangroves (*Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa*, *Hibiscus* sp.).

Il y a donc deux types de mangroves: les unes formées essentiellement par *Rhizophora* se développent seules en milieu rocheux intertidal; les autres, plus diversifiées en espèces colonisent les côtes ensablées des baies protégées. Les différents palétuviers qui les composent sont répartis en une succession écologique zonée depuis la pleine eau jusqu'à l'étage supralittoral.

Les mangroves forment une végétation feuillue pérennante, elles confèrent aux régions où elles croissent un aspect verdoyant qui contraste avec la végétation zérophytique et terne de l'intérieur des îles. La présence des mangroves contribue à l'apport de matières organiques dans le milieu marin côtier (sédiments surtout). Ceci est d'autant plus marqué que la mangrove pousse en milieu clos par rapport à la mer. Cet apport de matières organiques est constitué notamment par la dégradation des feuilles tombées et des parties ligneuses d'arbres morts.

Dans plusieurs mangroves des régions tropicales Indo Pacifiques ou Atlantiques, une zonation verticale a été reconnue (GERLACH 1958 — MACNAE 1967 — WALSH 1967).

La quantité énorme des racines qui sont fichées dans le sol constitue un substrat possible pour la colonisation par les organismes intertidaux. Parmi ces derniers, on retrouve d'une manière générale les balanes *Tetraclita squamifera* ainsi que l'Hydraire *Dynamena crisioides*. Ce substrat abrite aussi une petite Rhodophycée: *Bostrichia*. Cette algue est typique des communautés des mangroves (PERES 1961). La faune vagile et les peuplements des blocs de lave sur lesquels les palétuviers se développent sont quasi identiques à ceux observés dans un biotope semblable hors de la mangrove. Cette faune comprend essentiellement le crabe *Grapsus grapsus* et les gastéropodes *Cerithium*. Dans les étendues de sables des mangroves et des plages avoisinantes, des crabes *Uca galapagensis* et *Uca helleri* creusent leurs terriers où ils se maintiennent à la pleine mer. A la basse mer, ils explorent toute la surface des sédiments. Dans la zone supralittorale, un Pagure non identifié erre parmi la litière des feuilles mortes de palétuviers.

La mangrove offre un abri pour divers oiseaux marins qui y bâtissent leur nid. En plus du pélican (*Pelecanus occidentalis*) on y trouve, selon les endroits, le héron gris (*Ardea herodias*),

l'aigrette (*Herodias egretta*), le héron vert des Galapagos (*Butorides sundevalli*), le héron de nuit (*Nyctanassa violacea*) et le héron argenté (*Casmerodius albus*).

3.3. LE RÉSEAU SOUTERRAIN SAUMÂTRE

Un milieu intertidal de type particulier est constitué par le réseau souterrain d'eaux saumâtres. Il fut exploré abondamment par N. et J. LELEUP au cours de la première mission belge qu'ils firent aux Galapagos. Les résultats des récoltes ont paru dans la publication « Mission zoologique belge aux îles Galapagos et en Ecuador (N. et J. LELEUP) — Résultats scientifiques » — Première partie (1968); Deuxième partie (1970). Il faut rappeler notamment la découverte d'un genre nouveau de Brotulidae: *Coecogilbia* (POLL et LELEUP 1965). Une deuxième espèce fut ramené par VAN MOL (POLL et VAN MOL 1966 et VAN MOL 1967).

CONCLUSIONS

Le facies rocheux représente le biotope intertidal le plus commun aux Galapagos. La zonation qui caractérise ce dernier se superpose, à des simplifications près, à de nombreuses biocénoses décrites en divers endroits de l'Indo-Pacifique. Ce qui différencie cependant toujours les Galapagos lors d'une telle comparaison, c'est l'extrême pauvreté des niveaux situés au-dessus des basses mers.

Comme nous l'avons vu dans la discussion qui fait suite à la description de la zonation, c'est essentiellement à la nature du substrat, à l'hydrologie et au climat qu'il faut attribuer la pauvreté du peuplement des hauts niveaux. Il serait intéressant à cet égard de procéder à une comparaison entre les zonations intertidales de plusieurs autres côtes basaltiques et spécialement celles appartenant à des îles ou des archipels isolés dans des eaux tropicales et sub-tropicales.

Le caractère tropical peu net de l'eau de surface et du climat est un autre facteur de raréfaction des peuplements. Les organismes marins qui se développent aux Galapagos doivent être très eurythermes car ils sont soumis à une grande amplitude de variations de température. Cette amplitude augmente lorsqu'on se déplace de l'étage infralittoral à l'étage supralittoral, où la variation diurne peut atteindre des valeurs de plus de 20 °C.

La nature et la répartition de la vie sur les côtes des Iles Galapagos sont donc influencées, déterminées et limitées par la présence de remontées d'eaux froides au large de ces côtes et par l'extension vers le Sud des masses d'eaux chaudes équatoriales. On peut conclure, en considérant l'ensemble des observations hydrologiques et écologiques relatées dans le présent mémoire, que les régions côtières des Galapagos offrent un caractère double: tropical et tempéré. En aucun endroit des Iles, on ne trouve une communauté tropicale ou tempérée pure. Tout est question de gradation entre ces deux extrêmes selon le régime hydrologique local. Ainsi, il y a passage de communautés à tendance sub-

tropicale ou tempérée vers des communautés plus tropicales lorsque, dans une zonation intertidale, on passe de l'étage infralittoral vers le supralittoral, ou, dans les eaux côtières, lorsque on va des eaux non abritées et à front de mer vers des baies abritées. Inversement, et toujours pour des raisons hydrologiques, les peuplements de la zone infralittorale des côtes ouvertes, situés à quelques mètres de profondeur seulement et baignés par des eaux tempérées, possèdent des caractères biocénitiques propres à ces eaux.

Le présent mémoire consiste en l'analyse des observations hydrologiques et écologiques que nous avons effectuées au cours de notre mission aux Galapagos.

Il contribuera, nous l'espérons, à développer les connaissances écologiques des régions côtières de l'archipel.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOTT, D.P. (1966): Factors influencing the zoogeographic affinities of Galapagos inshore marine fauna.
in The Galapagos (ed. BOWMAN), 108-122.
- ALPERT, L. (1961): The climate of the Galapagos Islands.
Calif. Acad. Sc. (occ. papers No 44), 21-44.
- AUSTIN, T.S. (1960): Oceanography of the East Central Pacific as observed during the expedition Eastropic.
Fish. Bull. US Dept. Int. Fish. Wild. Serv. 60 (168), 257-282.
- BAISSAC (DE), J., LUBET, P.E. et MICHEL, C.M. (1962): Les biocénoses benthiques littorales de l'Ile Maurice.
Rec. Trav. St. Mar. End. 25 (39), 253-291.
- BENNETT, E.D. (1966): Monthly charts of surface salinity in the Eastern Tropical Pacific Ocean.
Int. Amer. Trop. Tuna Comm. 11 (1), 1-44.
- BJERKNES, J. (1961): « El Niño » study based on analysis of ocean surface temperatures 1935-1957.
ibid. 5 (3), 219-303.
- BANFIELD, A.F., BEHRE, C.H. et ST. CLAIR, D. (1956): Geology of Isabella (Albemarle) Island, Archipiélago de Colon (Galapagos).
Bull. Geol. Soc. Am., 67, 215-234.
- CHRISTENSEN, N. (1971): Observations of the Cromwell current near the Galapagos Islands.
Deep-Sea Res., 18, 27-33.
- CHUBB, L.J. (1933): Geology of Galapagos, Cocos and Easter Islands.
B.P. Bishop Museum, Bull. 110, 3-20.
- CLARK, H.L. (1948): A report on the Echini of the warmer Eastern Pacific, based on the collections of the Velero III.
Allan Hancock Pac. Exp. 8 (5), 225-351.
- COLINVEAUX, P.A. (1968): Reconnaissance and chemistry of the lakes and bogs of the Galapagos islands.
Nature, 219 (5 154), 590-594.
- DARWIN, C. (1846): Geological observations on volcanic islands. Smith, Elder et Cie, London.
- (1859): On the origin of species by means of natural selection, or preservation of favoured races in the struggle for life.
Murray, London.
- DAVIES, P.S. (1970): Physiological ecology of *Patella* IV. Environmental and limpet temperatures.
J. mar. biol. Ass. U.K. 50, 1069-1077.

- DAWSON, E.Y. (1953): Marine red algae of Pacific Mexico. Part I.
Alla Hancock Pac. exped. 17, 1-239.
- DE HARTOG, C. (1959): The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands.
Wentia, 1, 1-241.
- DEICHMANN, E. (1941): The Holothurioidea collected by the Vellero III during the years 1932 to 1938, Part 1, Dendrochirota.
Allan Hancock Pac. Exped. 8 (3), 61-194.
- (1958): The Holothurioidea collected by the Vellero III and IV during the years 1932 to 1954, Part II. Aspidochirota.
ibid. 11 (2), 253-349.
- DICKINSON, M.G. (1945): Sponges of the Gulf of California.
ibid. 11 (1), 1-251.
- DURHAM, J.W. (1966): Coelenterates, especially stony corals, from the Galapagos and Cocos Islands.
in The Galapagos (ed. BOWMAN), 123-135.
- FEDOROV, K.N. (1963): Some peculiarities of the currents and the ocean level at the equator.
Okeanologiya, 1, 3-12.
- FISCHER-PIETTE, H. (1952): Observations d'écologie littorale aux îles de la Société.
J. Conchy. 92, 186-194.
- GARTH, J.S. (1946): Littoral Brachyuran Fauna of the Galapagos Archipelago.
Allan Hancock Pac. Exped. 5, 341-602.
- GERLACH, S. (1958): Die Mangroveregion tropischer Kuesten als Lebensraum.
Z. Morph. Oekol. Tiere, 46, 636-730.
- GILSEN, T. (1944): Ecology and physiography of the littoral of the Northern Pacific.
Lund.
- GRAHAM, A. (1955): Molluscan diets.
Proc. malac. Soc. Lond. 31, 144-159.
- GUILER, E.R. (1959): The intertidal ecology of the Montemar area, Chile.
Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania. 93 164-183.
- GUNTHER, E.R. (1936): A report on oceanographical investigations in the Peru coastal Current.
Discovery Repts. 13, 107-276.
- HATTON, H. (1938): Essai de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'Algues et d'Animaux.
Ann. Inst. Oc. 27 (5), 242-348.
- HEDGPETH, J.W. (1969): An intertidal reconnaissance of rocky shores of the Galapagos.
Wasman J. of Biol. 27 (1), 1-24.

- KORRINGA, P. (1941): Experiments and observations on swarming, pelagic life and settling in the European flat oyster, *O. edulis*.
Arch. neerl. zool., 5, 1-249.
- KNAUSS, J.A. (1961): cité par WYRTKI.
- (1963): Equatorial current systems.
in N.M. Hill (ed.) *The sea*, v 2. Interscience London.
- (1969): Further measurements and observations on the Cromwell Current.
J. Mar. Res. 24, 205-240.
- LELEUP, N. (1968): Introduction.
in Mission zoologique belge aux Iles Galapagos et en Ecuador. (N. et J. LELEUP, 1964-1965) Résultats scientifiques. Première partie, 9-34.
- MACNAE, W. (1963): Zonation within mangroves associated with estuaries in North Queensland.
in Estuaries (ed. Lauff), AAAS, Washington. 432-441.
- MCCONNAUGHEY, B.H. (1970): Introduction to marine biology.
The C.V. Mosby Co. Saint Louis. x + 449.
- MOLINIER, R. et PICARD, J. (1952): Recherches sur les herbiers de Phanérogames marines du littoral méditerranéen français.
Ann. Inst. Océan. 27 (3).
- MONTGOMERY, R.B. (1959): Salinity and residence time of subtropical oceanic surface water.
Rosby Memorial Vol., 143-146.
- MOORE, H.B. (1958): Marine ecology.
Wiley & Sons, New York, 493.
- MORRIS, P.A. (1966): A field guide to shells of the Pacific coast and Hawaii including shells of the Gulf of California.
Houghton Mifflin, Boston. 297.
- MORTON, J. et MILLER, M. (1968): The New Zealand sea shore.
Collins, London-Auckland, 638.
- NEUMANN, G. (1968): Ocean currents.
Elsevier, New York, 352.
- OLLIVIER, G. (1929): Etude de la flore marine de la Côte d'Azur.
Ann. Inst. Océan. 7, 53-173.
- PAX, F. (1920): Zoantharia und Actiniaria.
Beitr. Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas, 3 (1), 23-33.
- PERES, J.M. (1961): Océanographie biologique et biologie marine. I.
P.U.F., Paris, viii + 541.
- POLL, M. (1947): Poissons marins.
Faune de Belgique, *Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, 452.
- et LELEUP, N. (1965): Un poisson aveugle nouveau de la famille des Brotulidae provenant des Iles Galapagos.
Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg., s. 5, 51 (4), 464-474.

- et VAN MOL, J.J. (1966): Au sujet d'une espèce inconnue de Brotulidae littoral des Iles Galapagos apparenté à l'espèce aveugle *Caecogilbia galapagoensis*.
ibid. 52 (11), 1444-1461.
- REID, R.O. (1948): The equatorial currents of the Pacific as maintained by the stress of the wind.
J. Mar. Res., 7 (2), 74-99.
- RIDCHARDSON, L.F. (1961): General Systems Yearbook 6, 139.
- SEGAL, E. et DEHNEL, P.A. (1962): Osmotic behavior in an intertidal limpet, *Acmaea limatula*.
Biol. Bull. 122, 417-430.
- SIMKIN, T. et HOWARD, K.A. (1970): Caldera collapse in the Galapagos Islands, 1968.
Science, 169, 429-437.
- SHUMWAY, G. et CHASE, T.E. (1963): Bathymetry in the Galapagos region.
Occ. Papers Calif. Acad. Sci. 44, 11-19.
- SOURIE, R. (1954): Contribution à l'étude écologique des côtes rocheuses du Sénégal.
Mém. de l'IFAN n° 38. 342 + 23 pl.
- SOUTHWARD, A.J. (1956): Population balance between limpets and sea-weeds on wave-beaten rocky shores.
Rep. Mar. Sta. Port Erin. 68, 20-29.
- STEPHENSON, T.A. et A. (1949): The universal feature of zonation between tidemarks on rocky coasts.
J. of Ecology, 37 (2), 289-305.
- STEPHENSON, T.A. (1944): The constitution of the intertidal fauna and flora of South Africa. Part II.
Ann. Natal Museum, 10 (3), 261-358.
- STEWART, A. (1911): A botanical survey of the Galapagos Islands.
Proc. Calif. Acad. Sci. ser. 4, 1, 7-288.
- STRICKLAND, J.D.H. et PARSONS, T.R. (1960): A manual of Sea Water analysis.
Fish. Res. Bd. Canada, Bull. n° 125, 1-185.
- STROUP, E.D. (1961) in WYRTKI 1966.
- SVERDRUP, H.U., JOHNSON, M.W. et FLEMING, R.H. (1946): The Ocean (2° éd.).
Prentice-Hall, Engelwood Cliffs, 1087.
- SVERDRUP, H.U. (1947): Wind driven currents in a baroclinic ocean with application to the equatorial currents of the Eastern Pacific.
Proc. Natl. Acad. Sci. U.S., 33 (11), 318-326.
- TAYLOR, J.D. (1968): Coral reef and associated invertebrate communities (mostly molluscan) around Mahé, Seychelles.
Phil. Trans. R. Soc. (ser B), 254, 130-206.
- TAYLOR, W.R. (1945): Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands.
Allan Hancock Pac. Exped. 12, iv + 528.

- VAN MOL, J.J. (1967): Ecologie comparée de deux espèces de Brotulidae (Pisces) des îles Galapagos: *Caecogilbia deroyi* POLL et VAN MOL 1967 et *C. Galapagosensis* POLL et LELEUP 1965.
Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg., s. 5, 53 (3), 232-248.
- VERMEIJ, G.J. (1971): Substratum relationship of some tropical Pacific intertidal gastropods.
Mar. Biol. 10, 315-320.
- WALSH, G.E. (1967): An ecological study of a Hawaiian mangrove swamp.
in Estuaries (Lauff ed.) AAAS Washington, 420-431.
- WEGEMANN, G. (1920): Der tägliche Gang der Temperatur der Meere und seine monatliche Veränderlichkeit.
Wiss. Meeresuntersuch. N.F., 19 (2).
- WILLIAMS, H. (1966): Geology of the Galapagos Islands.
in The Galapagos (Bowman ed.), 65-70.
- WOLF, T. (1895): Die Galapagos-Inseln.
Ges. fur Erdkunde, Verb. 22, 246-265.
- WOOSTER, W.S. et GILMARTIN, M. (1961): The Peru-Chile Undercurrent.
J. Mar. Res. 19, 97-122.
- WYRTKI, K. (1963): The horizontal and vertical field of motion in the Peru Current.
Bull. Scripps Inst. Oceanogr. 8, 39-64.
- (1965): The thermal structure of the eastern Pacific Ocean.
Deutsche Hydrogr. Z. Ergänzungsheft, 1-84.
- (1966): Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean.
Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 4, 33-68.
- ZIESENHENNE, F.C. (1940): New Ophiurans of the Allan Hancock Pacific Expeditions.
Allan Hancock Pac. Exped. 8 (2), 1-59.
- BOWMAN, R.I. (1966): The Galapagos, Proceedings of the Symposia of the Galapagos International Scientific Project.
University of California Press. Berkeley and Los Angeles xvii + 318.
- Tide Tables 1968. West Coast North and South America. US Dept. of Commerce, ESSA, Coast and Geodetic Survey.
- Charles Darwin Station. Meteorologie (Archives).
- National Oceanographic Data Center, Washington. (Archives).

SOMMAIRE

Résumé	3
Samenvatting	3
Summary	4
Resumen	4
Avant-Propos	5
Introduction	7
Plan du Mémoire	9
Chapitre I.: Le Milieu Physique	11
1. Situation géographique	11
2. Géomorphologie	13
2.1. Géomorphologie sous-marine	14
2.2. Géomorphologie littorale	17
2.3. Dimensions du domaine littoral	18
3. Météorologie	20
3.1. Introduction	20
3.2. Analyse du vent	22
3.3. Analyse de la température de l'air	23
3.4. Analyse des nébulosité, insolation et précipitations	26
3.5. Analyse de l'évaporation et de l'humidité relative	27
3.6. Conclusions	28
4. Hydrologie	30
4.1. Introduction	30
4.1.1. Le système des courants équatoriaux	30
4.1.2. La structure thermique	34
4.1.3. Les masses d'eau et les courants	36
4.2. Aperçu sur l'hydrologie de l'archipel	40
4.2.1. Les marées	40
4.2.2. Analyse de la température et de la salinité	46
4.2.2.1. Analyse de la température de surface	49
4.2.2.2. Analyse de la salinité de surface	55
4.2.2.3. Analyse des masses d'eau	57
4.2.2.4. Conclusions	60
Chapitre II.: Le peuplement	63
Ecologie littorale	63
1. Le faciès sableux	63
1.1. Les plages de sables coralligènes	63

1.2. Les plages de sables volcaniques	65
1.3. Les sables infralittoraux	66
2. Le facies rocheux	67
2.1. Les facteurs du milieu	67
2.2. Les zonations intertidales	70
2.3. Etude de la zonation à Bahia Academia	71
2.3.1. Description de la zonation observée	71
2.3.1.1. Etage supralittoral	73
2.3.1.2. Etage médiolittoral	73
Horizons supérieurs	73
Horizons moyens	74
Horizons inférieurs	74
Le gazon d'algues	74
La ceinture à <i>Blossevillea</i>	75
Le faune benthique	75
2.3.2. Les biofacies	77
2.3.3. Description de la zonation: conclusions	79
2.4. La zonation - schéma général	82
2.5. La zonation - discussion	84
3. Biotopes particuliers	87
3.1. Les coraux	87
3.2. Les mangroves	89
3.3. Le réseau souterrain saumâtre	92
Conclusions	93
Bibliographie	95

Achévé d'imprimer le 30 novembre 1973
par l'imprimerie SNOECK-DUCAJU et Fils, S.A., Gand-Bruxelles