

Le zooplancton du plateau continental ivoirien. Essai de synthèse écologique

Zooplankton
Migrations verticales
Cycles biologiques
Biomasse
Zooplankton
Vertical migrations
Life cycle
Biomass

D. Binet
Centre. ORSTOM, BP n° A5, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie.

Reçu le 26/12/78, révisé le 11/5/79, accepté le 25/5/79.

RÉSUMÉ

La plupart des taxons sont pérennes, leur abondance maximale se situe à la fin de la saison froide, lorsque les enrichissements des crues succèdent à ceux des upwellings. Beaucoup d'espèces océaniques sont amenées au-dessus du plateau par les remontées d'eaux, mais ne s'y développent pas. Tandis que certaines espèces, comme *Calanoides carinatus*, venues de profondeurs importantes colonisent rapidement les eaux néritiques. On observe quelques espèces très thermophiles, peu abondantes, uniquement pendant la saison chaude (*Undinula vulgaris*, *Farranula gracilis*...).

Toutes ces espèces se reproduisent continuellement quand elles sont présentes au-dessus du plateau. Les cohortes de quelques espèces de Copépodes vivent de 2 à 4 semaines. Tandis que les C5 de *C. carinatus* qui passent les 9 mois de saison chaude en profondeur ne se reproduisent pas avant que le déclenchement des upwellings n'ait déterminé leur remontée dans les eaux néritiques.

La plupart des espèces ont une migration verticale saisonnière : proches de la surface en saison froide, elles s'enfoncent sous la thermocline en saison chaude. Il existe également une migration ontogénique qui se traduit en général par un enfoncement au fur et à mesure du développement. Ces comportements sont comparés aux répartitions verticales du phytoplancton et des courants. Quelques stratégies trophiques et démographiques, fondées sur la migration ontogénique sont rattachées à la théorie des sélections *r*- et *K*-. L'étude des variations saisonnières et annuelles des peuplements par des analyses multi-variables montre que les principaux facteurs écologiques sont les différents types d'enrichissement du milieu (résurgences et crues) et les modes de production primaire (nouvelle ou de régénération).

Ceci permet de rendre compte de quelques caractéristiques de la répartition spatio-temporelle : au cours d'une saison froide, le déplacement horizontal du maximum de biomasse s'interprète par le jeu de la migration ontogénique au sein de deux courants opposés. D'une année à l'autre les variations de la biomasse peuvent être expliqués par les fluctuations des apports profonds et terrigènes.

Oceanol. Acta, 1979, 2, 4, 397-410.

ABSTRACT

Shelf zooplankton of the Ivory Coast:
a tentative ecological synthesis

Superficial tropical water spreads out over the Ivory Coast shelf during the warm season. Seasonal upwellings result in low enrichment during the "little" cool season and high enrichment during the main cool season. Rains and floods, which carry terrestrial nutrients, lower the salinity of neritic waters at the beginning and at the end of the main cool season. The superficial layer flows eastwards (Guinea current), the bottom layer westwards (Ivory Coast undercurrent).

Most taxa are perennial; their maximum abundance occurs at the end of the cool season, when flooding enrichment follows the enrichment caused by upwellings. Upwellings carry many offshore species which cannot survive in coastal waters. Others, however, including *Calanoides carinatus*, which has spent the warm season at depths of more than 500 m quickly develop in the neritic waters. Some thermophilic species appear in small quantities, only during the warm season (*Undinula vulgaris*, *Farranula gracilis*...). All these species breed continuously when they are over the shelf, the life span of certain Copepod cohorts varying between 15 and 27 days, with an average of 19 days. On the other hand, the C5 of *C. carinatus* which spend the 9 months of summer in the depths, do not breed before the onset of upwelling has induced their upward migration to neritic waters.

Most species exhibit seasonal vertical migrations. During the cool season, primary production is very high in the superficial layers, where the biomass is also at a maximum. During the warm season, the bulk of primary production occurs at the thermocline depth, which limits the upward vertical range of most species. Ontogenetic migrations have been observed: as a general rule, the first Copepodit stages inhabit the superficial layers, while the later stages lie at greater depths. This behaviour is compared with the vertical distribution of phytoplankton and currents. Trophic and demographic strategies based on the presence or absence of ontogenetic migration are discussed in terms of the *r*- and *K*-selection concepts.

Multivariate analysis of seasonal and annual variations shows that the main ecological factors are the different modes of enrichment (upwellings, river floods) and of primary production (new or regenerated).

The main patterns of spatio-temporal biomass distribution may thus be described as follows: during the cool season, a horizontal drift of the maximum of biomass occurs as the result of ontogenetic migration between two currents flowing in opposite directions. During the warm season, a downward, offshore movement of the biomass may be compared with the sinking of the thermocline. Variations of upwellings and river flooding must be taken into account when analysing zooplankton biomass fluctuations observed at the coastal station between 1969 and 1977.

Oceanol. Acta, 1979, 2, 4, 397-410.

Cet article est le bilan d'un travail (Binet, 1977 c) mené de 1969 à 1975 dans le cadre du Projet de Développement de la Pêche Pélagique Côtière (FAO/PNUD/Côte-d'Ivoire), puis du Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan (ORSTOM/Côte-d'Ivoire).

La plupart des 2000 récoltes étudiées se répartissent entre : une station côtière près d'Abidjan, visitée depuis 1969, d'abord une fois, puis deux fois par semaine; 28 campagnes échelonnées de juillet 1969 à avril 1972, qui se sont déroulées sur le plateau continental du

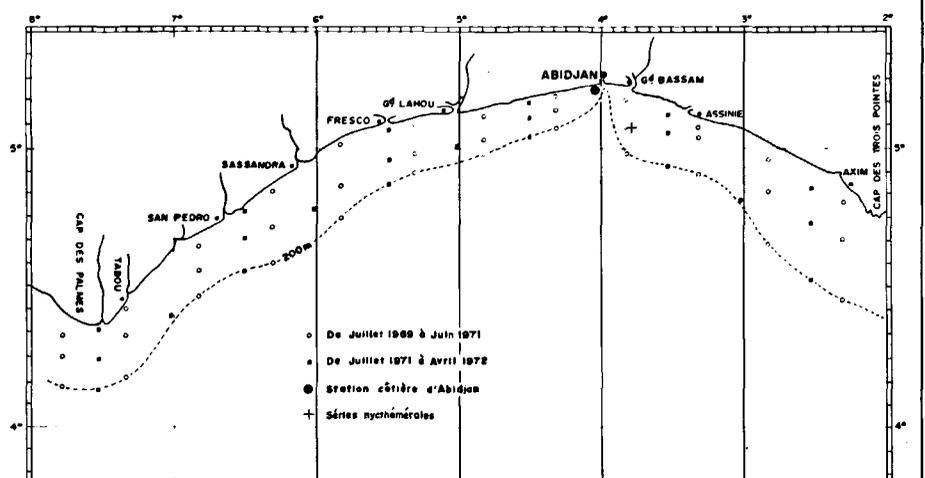
Cap des Palmes au Cap des Trois Pointes; quatre sorties destinées à mettre en évidence les migrations verticales circadiennes en un point (cf. fig. 1).

L'étude des cycles biologiques de quelques espèces, la définition des grands peuplements et l'analyse des variations de la biomasse zooplanctonique à la lumière des connaissances disponibles sur le milieu permettront d'élaborer quelques schémas explicatifs rendant compte des observations réalisées.

Figure 1

Position des stations dans la région étudiée du cap des Palmes au cap des Trois Pointes. L'échelle des latitudes est dilatée.

Location of stations in the surveyed area from Cape Palmas to Cape Three Points. Latitudinal scale is exaggerated.



LE MILIEU

Le littoral ivoirien connaît deux saisons des pluies (juin et septembre) tandis qu'il n'y a qu'une seule saison des pluies sur le nord du pays (août). Les fleuves côtiers ont donc deux crues (juin-juillet et octobre) tandis qu'à leur embouchure, les grands fleuves venant du Sahel (Bandama et Comoé notamment) n'en ont qu'une seule (septembre-octobre) (Avenard *et al.*, 1971).

Morlière (1970) puis Morlière et Rebert (1972) ont décrit un cycle hydrologique à quatre saisons, auquel il convient d'ajouter les périodes de crue des fleuves et lagunes (cf. tableau). On observe de janvier à mai, plus particulièrement de mars à mai, l'eau tropicale superficielle, chaude et relativement salée : c'est la grande saison chaude, période de stabilité hydrologique.

En juin, il se produit dans l'ouest du golfe ivoirien des upwellings dont les eaux dérivent progressivement dans toute la région. Mélangée aux eaux douces des fleuves côtiers et des lagunes en crue, l'eau subtropicale remontée de la thermocline forme une eau froide et dessalée aux embouchures : c'est la première saison de décharge.

Mais dès fin juillet, les remontées d'eau froide se produisent tout le long du littoral ivoirien et se maintiennent jusqu'en septembre. Les apports d'eau douce diminuent : c'est la grande saison froide. La thermocline disparaît pratiquement.

A partir de septembre et jusque fin octobre, la crue principale de tous les fleuves se produit : c'est la seconde saison de décharge.

La couche superficielle est progressivement dessalée et se réchauffe dès octobre. L'apport des fleuves ivoiriens est relayé en novembre-décembre par les masses d'eau guinéennes chaudes et dessalées (Berrit, 1966). Elles atteignent leur plus grande extension après les saisons des pluies (novembre-décembre) et occupent le golfe ivoirien sur une grande épaisseur : c'est la petite saison chaude.

En janvier et février quelques remontées d'eaux se produisent, surtout dans la région occidentale. Bien qu'intermittentes, elles entraînent une remontée de la thermocline : c'est la petite saison froide, qui interrompt sporadiquement l'établissement de la grande saison chaude.

De façon générale, la couche superficielle dérive vers l'est (courant de Guinée), la couche profonde vers l'ouest (sous-courant ivoirien). Des variations saisonnières importantes, plus ou moins régulières, se produisent dans l'épaisseur, la vitesse et la distance à la côte du noyau de ces deux courants (Lemasson, Rebert, 1973).

Pendant la période de transition (juin-juillet), la vitesse du courant de Guinée est maximale (1,4 kn) et son épaisseur atteint 20 m. En grande saison froide (juillet à septembre) les vitesses diminuent (0,5 et 0,8 kn pour les courants superficiels et subsuperficiels). L'épaisseur du courant de Guinée n'est plus que de 10 m. Enfin, en octobre, le courant de Guinée est repoussé au large, le transport vers l'est des eaux d'upwelling s'annule; le contre-courant apparaît en surface.

Tableau : Récapitulatif des principaux éléments de l'hydroclimat. *Recapitulation of the hydroclimate main components.*

	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai
Précipitations			Saison sèche dans le Sud, fortes pluies dans le Nord	Petite saison des pluies dans le Sud				Saison sèche	Étiage			« Tornades »
Hydrographie			Crues de tous les fleuves									
Upwellings	++	++++	++++	+++	+	+	+	++	++	+	+	+
Dessalure	++	+										
Masse d'eau en surface	Froide et dessalée	Froide et salée				Chaude et dessalée	Chaude et salée parfois froide et salée					Chaude et salée
Saisons hydrologiques (écologiques)		(SD 1)		GSF	(SD 2)				PSF			GSC
Courant de Guinée :												
hauteur (m)		20		10	Repoussé au large	20			15			30
vitesse (kn)		1,4		0,5	En surface	0,5			0,4 irrégulier			1
Sous-courant ivoirien (kn)		Proche de la côte : 0,8	Loin de la côte : 0,8			Talus : 0,5						Repoussé au large
Production primaire nouvelle	++	++	+++	+++	+++	++	+	+	+	+	+	+
Production primaire de régénération	+	+	+	+	+	+						

GSF, PSF, grande et petite saison froide. GSC, PSC, grande et petite saison chaude. SD 1, SD 2, première et seconde saison de décharge.

Des ondes internes dues à la marée ont récemment été mises en évidence à proximité d'Abidjan (Park, 1977). Ces ondes sont particulièrement sensibles au niveau de la thermocline qui peut monter ou descendre d'une dizaine de mètres en quelques heures.

La production primaire dépend directement des apports en sels nutritifs dans la couche superficielle (Dandonneau, 1973). Cette production est maximale lorsque les crues déversent dans les eaux côtières des matériaux terrigènes, ou lorsque des eaux profondes remontent en surface. Au contraire elle est faible pendant les périodes stables où une couche homogène se développe, c'est essentiellement une production de régénération.

CYCLES BIOLOGIQUES, RÉPARTITIONS VERTICALES ET IMPLICATIONS BIOLOGIQUES

Variations saisonnières

Les variations d'abondance suivies à la station côtière pendant deux périodes d'une année, montrent que la plupart des espèces sont pérennes (Binet, 1977 *a* et *b*, 1978). Cependant leur abondance n'est pas constante et le maximum se situe en fin de grande saison froide et lors de la seconde saison de décharge (septembre-octobre). *Temora turbinata* et *Centropages chierchiae* sont les Copépodes les plus caractéristiques de ce comportement; en outre ce type de variations saisonnières est celui de la plupart des taxons : Chaetognathes, Doliolles, *Penilia avirostris*, etc.

Il existe quelques exceptions; le maximum d'abondance de deux Copépodes pérennes : *Paracalanus parvus* et *P. scotti* se situe en juin-juillet, lors de la première saison de décharge.

Les Copépodes les plus thermophiles : *Undinula vulgaris*, *Paracalanus aculeatus*, *Clausocalanus furcatus*, *Oncaea media*, *Farranula gracilis* ne sont jamais très abondants en saison chaude, mais ils disparaissent totalement des eaux néritiques pendant la saison froide.

Les larves de Crustacés décapodes ont, de même que *Lucifer faxonii*, une plus grande abondance durant les périodes chaudes. Cependant, leurs effectifs ne sont maximaux que lorsque de légers enrichissements se produisent, sans entraîner de refroidissement trop important : petite saison froide, première et seconde saison de décharge.

Enfin, certaines espèces ne sont présentes au-dessus du plateau que pendant la saison froide. Elles apparaissent avec les premières remontées d'eaux. Les unes (*Euaetideus giesbrechti*, *Paivella inaciae*, *Scolecithricella* spp., *Haloptilus* spp., *Heterorhabdus papilliger*) sont récoltées en petit nombre, juste après un upwelling et disparaissent ensuite : elles proviennent des eaux infrathermoclineales des premiers milles au large du plateau et ne subsistent pas en milieu néritique. Les autres (*Calanoides carinatus*, *Eucalanus monachus*), bien que venues de profondeurs supérieures à 500 m, sont capables de se développer rapidement et d'envahir tout le plateau, où elles comptent

parmi les espèces les plus importantes en grande saison froide.

Cycles biologiques

L'ensemble des individus qui accomplissent leur cycle simultanément, de l'éclosion à la reproduction, constitue une « génération ». En milieu tropical les générations se succèdent plus rapidement que dans les eaux tempérées et il n'est pas certain que les individus issus d'une même ponte restent en phase. Il paraît plus sûr de s'en tenir à l'identification des cohortes : l'ensemble des individus issus d'une même période de ponte. S'il n'y a qu'une seule ponte par génération, chaque cohorte correspond à une génération, mais il n'en est pas toujours ainsi.

Lorsqu'une espèce est présente au-dessus du plateau, on la trouve en général à tous les stades de développement, indice d'une reproduction récente et de l'absence de phase de repos génital. Ce qui complique l'étude des cycles.

Durant 14 mois nous avons dénombré les cohortes à la station côtière d'Abidjan (Binet, 1977 *b*) en suivant les variations d'effectifs et de pourcentages des différents stades.

Les durées de vie des cohortes de *Calanus minor*, *Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus*, *Centropages furcatus*, *C. chierchiae*, *Temora turbinata*, *T. stylifera*, *Oncaea venusta*, *Ditrichocorycaeus africanus*, *Farranula gracilis* seraient en moyenne comprises entre 17,5 et 21,2 jours. Les écarts maximaux observés allant de 15 à 27 jours.

Cependant les maxima des différents stades apparaissent souvent simultanément dans une récolte et l'on n'observe pas toujours un glissement du maximum d'un stade au suivant, au cours du temps, glissement qui prouverait réellement le passage d'une cohorte. On peut alors être tenté de voir dans ces pics simultanés la marque de l'hétérogénéité spatiale bien connue des répartitions planctoniques; les individus d'une même espèce se reproduiraient sans synchronisation et il n'y aurait aucune possibilité de séparer des cohortes.

Cette hypothèse ne nous semble pas devoir être retenue car s'il en était ainsi le pourcentage des différents stades devrait évoluer de façon aléatoire d'une récolte à l'autre et indépendamment des variations d'effectifs. Or il varie généralement de façon synchrone avec les fluctuations d'effectifs (Binet, 1977 *b*). D'autre part, les intervalles entre cohortes (ou générations) que nous trouvons chez les espèces ivoiriennes, coïncident avec les observations dans la région de Pointe-Noire sur *Eucalanus pileatus* (17,7 jours : Dessier, comm. pers.) et sur *Calanoides carinatus* (22 jours : Petit, Courties, 1976). Enfin les élevages pratiqués à des températures élevées et dans des conditions trophiques optimales aboutissent à des durées de vie semblables à celles que nous trouvons (Haq, 1972; Uye, Onbe, 1975; Gibson, Grice, 1976).

Migrations verticales

Quelques séries de récoltes circadiennes ont été effectuées au cours de diverses saisons : septembre et décembre 1971,

juin 1972, mai 1973. Elles ont montré que les zooplanktontes se livrent à des déplacements verticaux que l'on peut classer selon leur périodicité.

On peut observer différents types de migrations nycthémerales selon que les concentrations maximales sont observées dans les eaux superficielles au milieu de la nuit, au début ou à la fin de la nuit ou durant la journée (Binet, 1977 a, 1978). Il est néanmoins possible que les déplacements de masse d'eau engendrés par les ondes internes interfèrent avec les migrations nycthémerales réelles.

Au contraire, le calcul, à quatre profondeurs différentes, de l'effectif moyen de neuf récoltes réparties sur 24 heures annule une éventuelle influence d'ondes de marées et fait clairement apparaître des migrations saisonnières : la plupart des taxons occupent des niveaux superficiels au cours des saisons froides et s'enfoncent sous la thermocline pendant la saison chaude (Binet, 1977 a). Les seules exceptions à ce schéma viennent des espèces les plus thermophiles : larves de Brachyours, Copépodes *Undinula vulgaris* et *Farranula gracilis*, qui restent dans la couche superficielle quand elle est la plus chaude.

Cette migration limite l'élévation de température à subir et par conséquent la dépense énergétique qu'elle entraîne. Elle permet également le maintien au niveau de la production primaire maximale : en saison froide la production nouvelle se tient dans les couches superficielles, en saison chaude la production de régénération se tient au niveau de la thermocline.

Il existe encore un type de migration verticale, celui

qui concerne les diverses phases de l'existence d'un même individu. On met en évidence cette migration ontogénique en comparant les répartitions verticales moyennes sur 24 heures des différents stades de développement (fig. 2). Courante chez nombre de Copépodes, elle a également été observée chez *Lucifer faxonii* (Binet, 1977 a). La migration est généralement descendante; les stades âgés vivent plus profond que les jeunes. On n'observe qu'une seule exception : *Euchaeta paraconcinna*, en saison froide effectue une migration ascendante. En saison chaude la thermocline limite vers le bas la migration d'une espèce thermophile (*Undinula vulgaris*) et vers le haut la migration d'une espèce pérenne (*Euchaeta paraconcinna*).

Dans un système de deux courants superposés, on conçoit l'importance de cette migration sur la répartition spatiale. Dans le cas d'une migration descendante, les stades jeunes dérivent dans le courant de Guinée, les stades âgés dans le sous-courant. Donc selon les fluctuations de vitesse et d'épaisseur des deux courants et selon les modalités de la migration ontogénique, la population subira en moyenne un transport est, ouest ou bien restera dans le golfe ivoirien.

L'exemple de *Calanoides carinatus* en est une illustration (Binet, Suisse de Sainte-Claire, 1975). En saison froide, la migration ontogénique dans les eaux néritiques est descendante, un peu plus prononcée que pour *Eucalamus pileatus* (fig. 2). Au cours des saisons froides 1969 et 1971 les campagnes mensuelles ont permis de suivre le déplacement de la population.

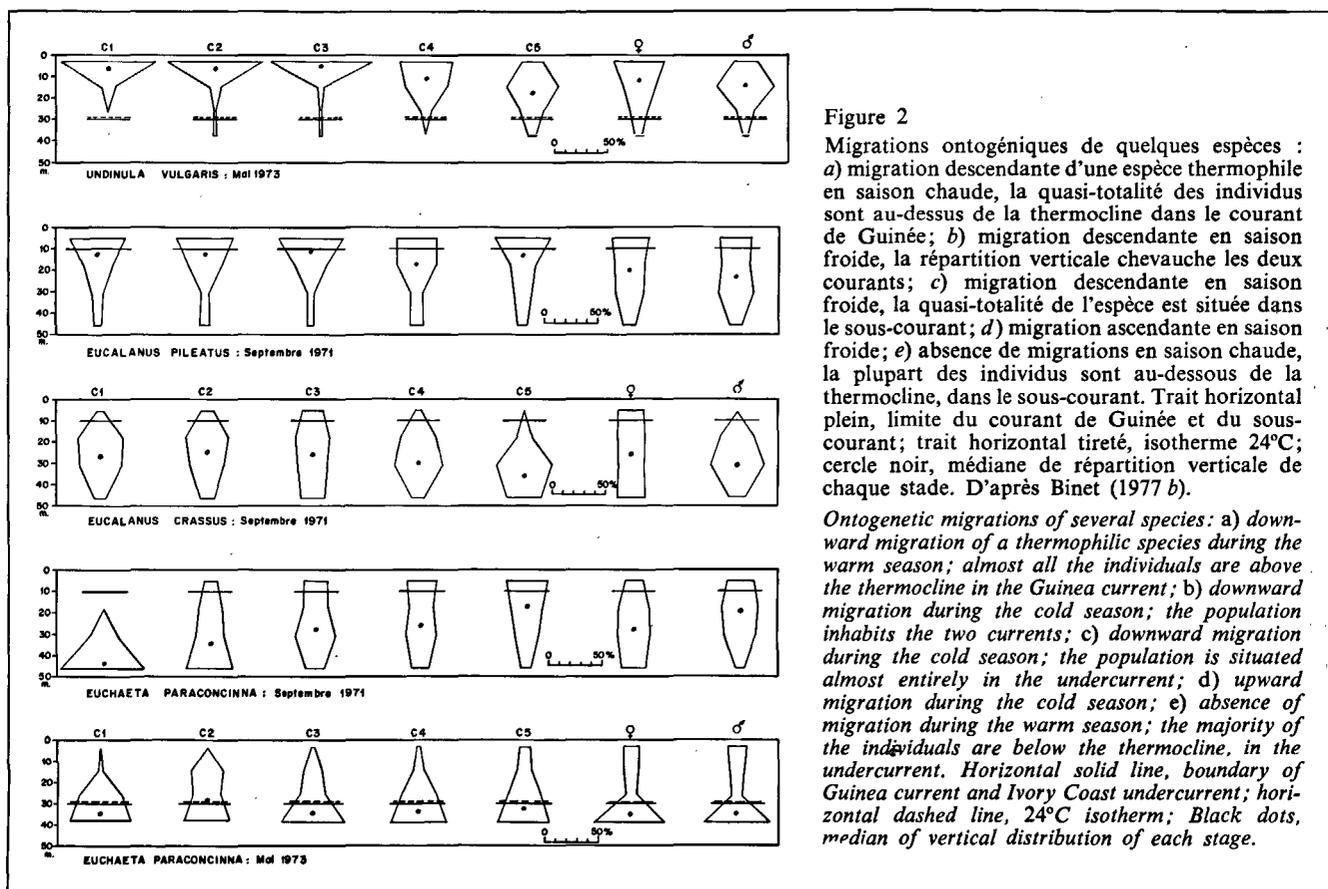


Figure 2

Migrations ontogéniques de quelques espèces : a) migration descendante d'une espèce thermophile en saison chaude, la quasi-totalité des individus sont au-dessus de la thermocline dans le courant de Guinée; b) migration descendante en saison froide, la répartition verticale chevauche les deux courants; c) migration descendante en saison froide, la quasi-totalité de l'espèce est située dans le sous-courant; d) migration ascendante en saison froide; e) absence de migrations en saison chaude, la plupart des individus sont au-dessous de la thermocline, dans le sous-courant. Trait horizontal plein, limite du courant de Guinée et du sous-courant; trait horizontal tireté, isotherme 24°C; cercle noir, médiane de répartition verticale de chaque stade. D'après Binet (1977 b).

Ontogenetic migrations of several species : a) downward migration of a thermophilic species during the warm season; almost all the individuals are above the thermocline in the Guinea current; b) downward migration during the cold season; the population inhabits the two currents; c) downward migration during the cold season; the population is situated almost entirely in the undercurrent; d) upward migration during the cold season; e) absence of migration during the warm season; the majority of the individuals are below the thermocline, in the undercurrent. Horizontal solid line, boundary of Guinea current and Ivory Coast undercurrent; horizontal dashed line, 24°C isotherm; Black dots, median of vertical distribution of each stage.

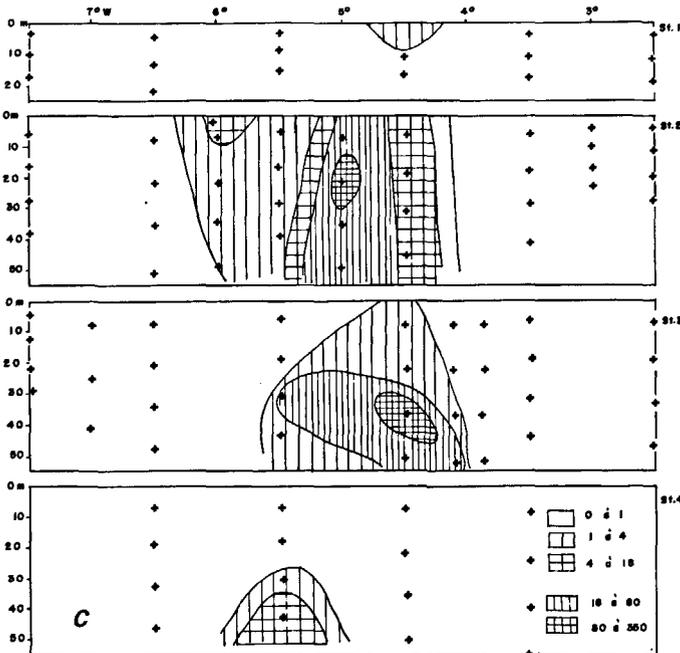
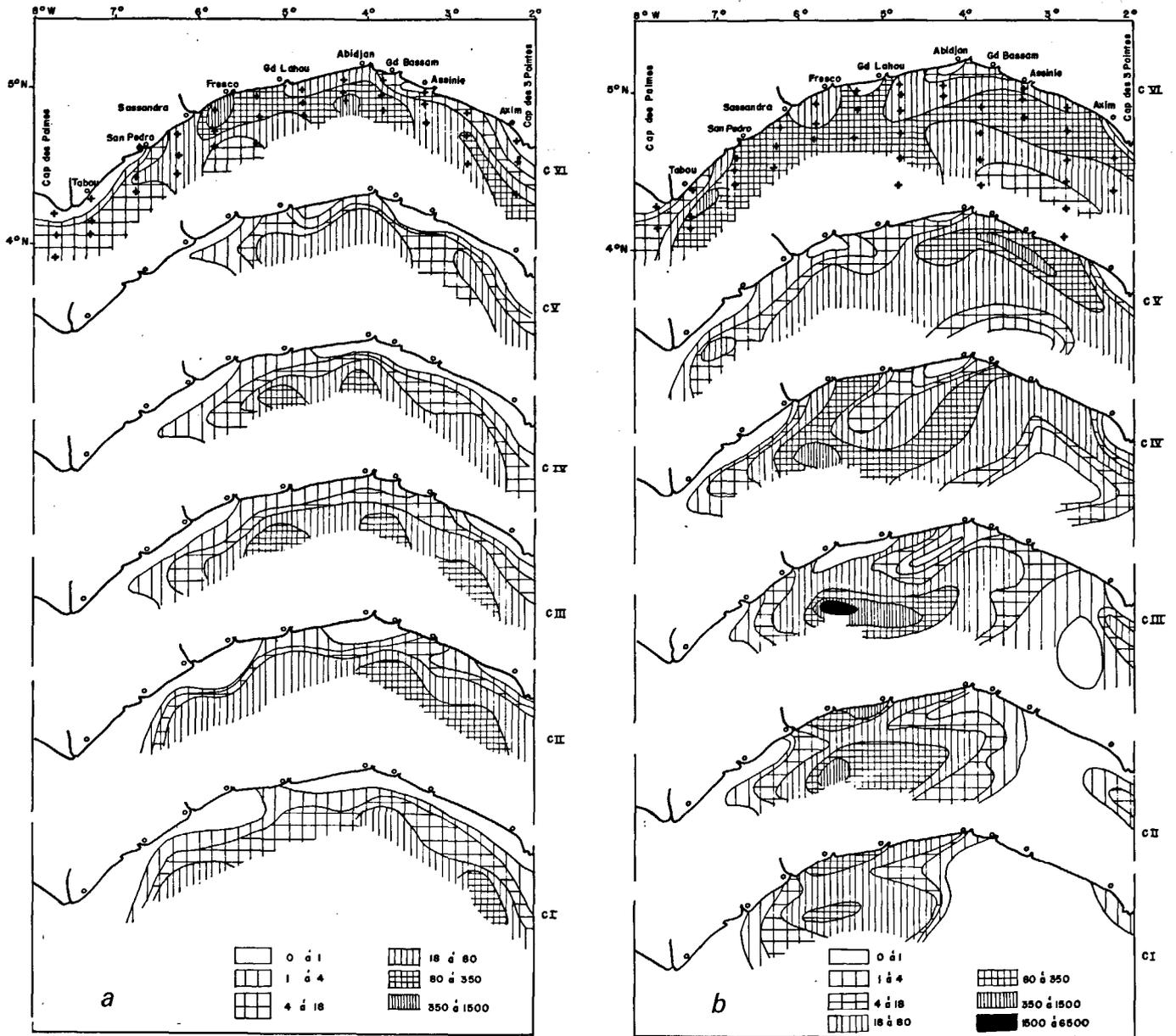


Figure 3

a) Répartition des stades copépodites de *C. carinatus* fin juillet 1969 (N/m^3) : le courant de Guinée est épais et rapide et la dérive vers l'est est importante au cours du développement des C1 aux C5. D'après Binet et Suisse de Sainte-Claire (1975).

a) Distribution of the Copepodid stages of *C. carinatus* in late July 1969 (N/m^3): the Guinea current is thick and fast-moving, and an important eastward drift occurs during development from stages C1 to C5.

b) Répartition des stades copépodites de *C. carinatus* en août 1969 (N/m^3) : le courant de Guinée est moins épais et moins rapide. Les stades âgés pénètrent dans le sous-courant et peuvent coloniser l'ouest du golfe ivoirien. D'après Binet et Suisse de Sainte-Claire (1975).

b) Distribution of the Copepodid stages of *C. carinatus* in August 1969 (N/m^3). The Guinea current is less thick and fast-moving. The later stages enter the undercurrent and may colonize the western area.

c) Répartition verticale des C5 de *C. carinatus* le long de quatre coupes parallèles à la côte fin novembre 1971 (N/m^3). Stations 1 : fonds de 20 m; stations 2 : fonds de 60 m; stations 3 : fonds de 200 m; stations 4 : 5 milles au large du talus. On voit un enfoncement vers le proche large. D'après Binet et Suisse de Sainte-Claire (1975).

c) Vertical distribution of C5 of *C. carinatus* along four vertical sections parallel to the coastline in late November 1971 (N/m^3). Stations 1: depth of 20 m, stations 2: depth of 60 m, stations 3: depth of 200 m, stations 4: 5 nm off the edge of the continental shelf. Offshore sinking is apparent.

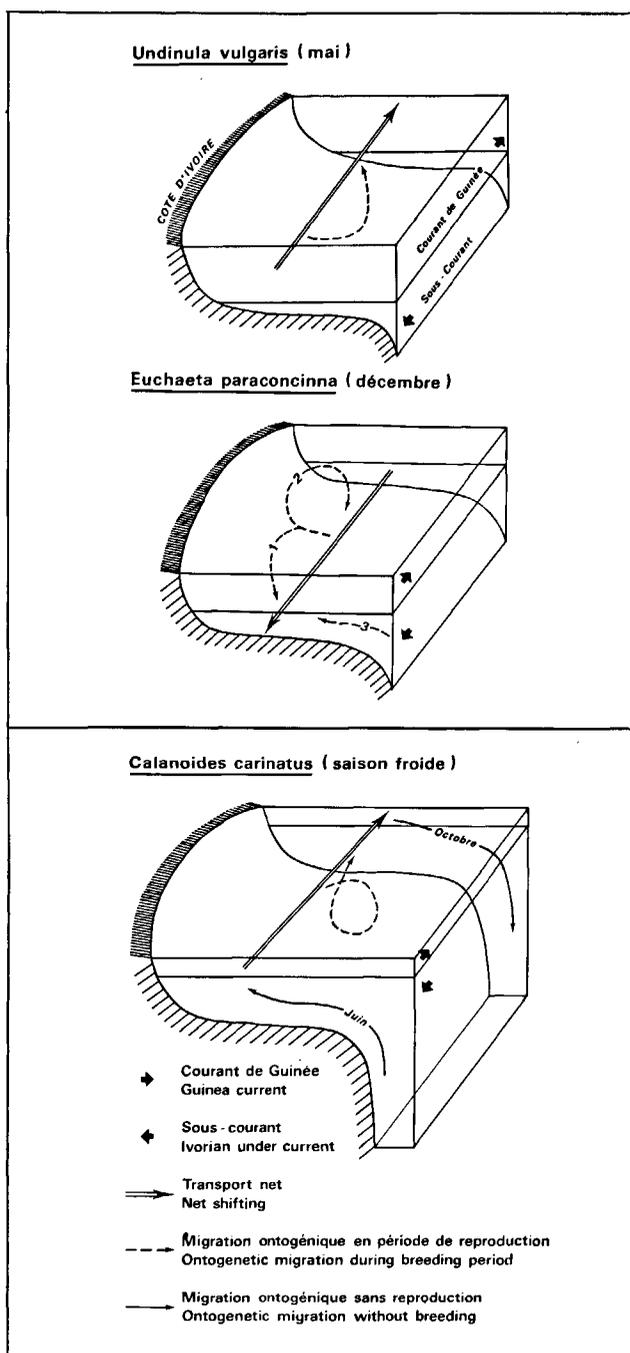


Figure 4

Diagramme montrant le rôle des migrations ontogéniques dans le transport de quelques espèces à différentes saisons. *Undinula vulgaris* (migration descendante) : les copépodites au cours de leur développement ne descendent pas au-dessous du courant de Guinée : transport vers l'est; *Euchaeta paraconcinna* (migration ascendante) : si les copépodites restent dans la couche inférieure le transport se fait vers l'ouest; mais si les copépodites âgés atteignent la couche superficielle le mouvement net est ralenti; *Calanoides carinatus* (migration descendante) : pendant la période de reproduction (saison froide), le développement des copépodites se fait dans les deux couches de courant, ce qui réduit le transport net vers l'est. D'après Binet (1977 b).

Diagram showing the horizontal transport of several species as a result of ontogenetic migration during different seasons. *Undinula vulgaris* (downward migration): during their development, the Copepodid stages remain above the Guinea current; eastward shifting; *Euchaeta paraconcinna* (upward migration): if the Copepodid stages remain in the lower layer, the shifting is westward, but if the older stages reach the superficial layer, net shifting is slowed; *Calanoides carinatus* (downward migration): during the breeding period (cool season), the development of Copepodid stages occurs in the two current layers, with a consequent reduction of eastward net shifting.

Fin juillet 1969 (fig. 3 a), le décalage d'ouest en est des copépodites 1 à 5 peut être attribué au courant de Guinée, épais et rapide à cette période. En août 1969 (fig. 3 b), le courant de Guinée est moins épais et moins rapide, les copépodites âgés qui s'étendaient déjà vers l'est, colonisent également la région ouest grâce au sous-courant. En fin de saison froide les upwellings sont interrompus, ainsi que le développement de *Calanoides carinatus*. En novembre 1971 (fig. 3 c), une série de coupes parallèles à la côte, passant par des fonds de 25, 60, 200 m et à 5 milles au large du talus montre l'enfoncement des stades 5 vers le large, au centre du golfe ivoirien. Ils s'enfonceront au-dessous de 500 m et y passeront toute la saison chaude. On ne les retrouvera au-dessus du plateau que lorsque les upwellings se réactiveront.

On peut donc schématiser quelques cycles biologiques caractéristiques par les exemples suivants (fig. 4) :

Undinula vulgaris, espèce thermophile, effectue pratiquement toute sa migration au sein du courant de Guinée qui l'éloignera toujours d'éventuelles remontées d'eaux froides dans la région ouest. Il est vraisemblable que le cycle vital des espèces thermophiles se déroule uniquement dans des eaux chaudes. La colonisation du plateau se ferait à partir du large ou de la région libérienne et serait interrompue par les upwellings.

Euchaeta paraconcinna accomplit une migration ascendante, au contraire des autres espèces étudiées. Selon l'ampleur de cette migration et selon la profondeur de séparation des deux courants, le transport se fera dans une direction ou dans l'autre.

Calanoides carinatus montre deux sortes de migrations. L'une ne concerne que les C5 au début et à la fin de la grande saison froide : en juin, les C5 montent des profondeurs jusque dans les eaux superficielles, y parviennent à maturité et s'y reproduisent. En octobre ou novembre les C5 de la dernière génération s'enfoncent au-dessous de 500 m et passent la saison chaude à l'état de vie ralentie. L'autre migration se déroule pendant la période de multiplication intense de l'espèce : l'étagement vertical des différents stades de développement aboutit à maintenir au sein du golfe ivoirien, enrichi pendant cette saison, une partie importante de la population.

La répartition spatiale, largement conditionnée par la migration ontogénique, n'est pas sans conséquences sur la biologie des espèces. En effet, une migration au sein d'un même courant équivaut à une absence de migration : toute la population se déplace dans la même direction. Ceci représente pour l'espèce un avantage à court terme : elle se maintient dans une eau de caractères physiques constants. Mais à long terme, le milieu s'appauvrit progressivement. Tandis qu'une migration ontogénique dans un système de deux courants entraîne un maintien approximatif de la population dans un volume donné. Ceci est donc un avantage à moyen terme : l'espèce est assurée de retrouver toujours des conditions favorables. Ceci pourrait conduire à des stratégies démographiques et alimentaires différentes. Il peut être intéressant pour une espèce de se multiplier rapidement quand les conditions sont favorables, puis de posséder une phase de résistance. Une alternance de reproduction asexuée et

sexuée pourrait permettre à l'espèce d'exploiter rapidement un milieu favorable (par multiplication asexuée), de reconstituer une population importante et, lorsque les conditions deviennent défavorables, une reproduction sexuée pourrait donner naissance à des formes résistantes, capables d'attendre le retour de meilleures conditions. Les Cladocères, certains Thaliacés pourraient adopter cette stratégie (courante chez les Cladocères d'eaux douces), liée à une absence de migration ontogénique. D'autre part, un régime alimentaire omnivore pourrait être utile aux espèces qui demeurent dans la même veine d'eau, car il leur permet de survivre à son premier appauvrissement. En effet diverses espèces dont les régimes alimentaires ne sont pas exclusivement herbivores (les *Evadne* : Tregouboff, Rose, 1957; les *Salpes* : Van Zyl, 1960) ou sont même franchement omnivores (les *Temora* et *Centropages* : Wickstead, 1962) ont une répartition assez superficielle. Au contraire les espèces qui se livrent à une migration ontogénique prononcée n'ont pas besoin de se livrer au gaspillage que représente une multiplication asexuée, dans la mesure où leur migration les assure de se maintenir toujours dans une zone riche (*Calanoides carinatus*). Pour la même raison elles peuvent se contenter d'un régime herbivore.

Il semble exister une autre relation entre le type de migration ontogénique (ascendante, descendante) et le régime alimentaire (herbivore ou carnivore). En effet les œufs des Copépodes herbivores ne possèdent pas de réserves vitellines (Bernard, 1964; Marshall, 1973) donc les premiers stades larvaires doivent s'alimenter; ils n'ont pas une grande mobilité et il leur est donc nécessaire de se trouver au même niveau que le phytoplancton, c'est-à-dire dans les couches superficielles. Donc s'il existe une migration ontogénique, elle ne peut qu'être descendante, les stades âgés vivant plus profondément que les jeunes et pouvant se livrer à des migrations trophiques circadiennes. Au contraire, les œufs de Copépodes carnivores possèdent des réserves vitellines; il n'est donc pas nécessaire à leurs premiers stades larvaires de s'alimenter. Par conséquent il leur est possible de vivre en profondeur à des niveaux moins peuplés où les prédateurs sont vraisemblablement moins nombreux. Quand, après plusieurs mues, il leur sera nécessaire de s'alimenter, ils monteront vers des niveaux supérieurs, plus riches. La migration ascendante, semble donc une meilleure stratégie pour les Copépodes carnivores, dont les nauplii sont lécitotrophes.

Nous avons en effet remarqué que les herbivores les plus stricts *Calanidae*, *Eucalanidae* ont une migration ontogénique descendante, tandis qu'un carnivore notoire comme *Euchaeta paraconcinna* a une migration ascendante. Par ailleurs nous n'avons pas remarqué de migration ontogénique chez les omnivores comme les *Temora* et les *Centropages*.

Les exemples de migration ontogénique descendante sont assez courants dans la littérature (in Vinogradov, 1970). Les espèces qui s'y livrent sont des herbivores. Plus rares sont les observations de migration ascendante (Shmeleva, Zaika, 1973; Morioka, 1975). Mais ces dernières sont presque toujours le fait d'espèces carnivores. Comme le suggère Sekiguchi (1975 a et b) la migration

ontogénique est à relier au comportement alimentaire des nauplii.

Stratégies *r*- et *K*-

Deux types de sélection correspondent aux deux situations extrêmes de l'espèce vis-à-vis de son milieu et engendrent deux types de stratégies démographiques (in Stearns, 1976). Les stratégies de type *r*- repondent à un environnement fluctuant et correspondent à des phases d'expansion de l'espèce; tandis que les stratégies de type *K*- correspondent à un environnement stable et une phase d'équilibre de la population. Dans une stratégie de type *r*- : une maturité précoce, beaucoup de juvéniles de petite taille, de gros efforts de reproduction (une seule ponte très importante, suivie de la mort des adultes) peuvent être favorisés. Tandis que dans une stratégie de type *K*- : une maturité tardive, des pontes multiples, peu de descendants dans chaque portée, une taille à l'éclosion importante, des juvéniles réclamant des soins parentaux, un effort de reproduction faible, seront les comportements privilégiés. La réponse à la prédation se fait en saturant le prédateur dans une stratégie *r*- (multiplicité des larves planctoniques par exemple), en évitant la prédation dans une stratégie *K*-.

Aucun organisme n'est complètement « *r*-sélectionné » ni « *K*-sélectionné », tous doivent atteindre un compromis entre ces deux extrêmes (Pianka, 1970). D'autre part, dès qu'un vide écologique est comblé, la sélection fera glisser la population d'une stratégie de type *r*- au type *K*- (McArthur, Wilson, 1967). Donc une même espèce suivra éventuellement des stratégies différentes selon les variations saisonnières du milieu. Nous avons tenté de classer quelques cycles en fonction de leur position dans le continuum *r*-*K*. Nous n'avons pas de données chiffrées sur l'effort de reproduction mais il semble que nous puissions rattacher certains comportements à un type de stratégie. Ainsi, une poussée démographique brutale est un comportement de type *r*-; tandis qu'une migration ontogénique prononcée, limitant les pertes par dérive, une migration nycthémerale permettant un ralentissement du métabolisme (McLaren, 1963) et un évitement des prédateurs sont des comportements complexes de type *K*-.

Le cycle biologique des Cladocères et des Thaliacés, avec des phases de multiplication asexuée, est sans conteste une stratégie de type *r*-.

Chez les petits Copépodes pérennes, herbivores (*Paracalanus*) ou omnivores (*Temora*, *Centropages*), il n'y a pratiquement pas de migration nycthémerale ni ontogénique, on constate parfois des poussées démographiques importantes (juin ou septembre-octobre selon les espèces). La stratégie est encore nettement de type *r*-.

Le cycle d'un gros Copépode herbivore, thermophile, comme *Undinula vulgaris*, ne présente pas de poussées brutales, la population est donc toujours plus ou moins proche de sa densité d'équilibre. Par contre les migrations verticales sont faibles et presque tous les individus restent dans la même veine d'eau (fig. 2). Ce cycle comporte encore beaucoup d'éléments du type *r*-.

Chez les Copépodes herbivores à migration saisonnière profonde, comme *Calanoides carinatus*, on assiste à une

explosion démographique au début de la saison favorable (stratégie *r*-), mais les migrations ontogéniques qui se succèdent ensuite font penser à une stratégie *K*-. En effet la migration qui a lieu au-dessus du plateau diminue les pertes d'effectifs (pas de dispersion au-delà de l'aire favorable). La migration profonde en fin de saison froide a les mêmes conséquences; en outre la maturité des C5 est retardée pendant 9 mois, comportement typique d'une stratégie *K*-. Les deux stratégies semblent donc utilisées au cours d'un cycle de saisons.

Les variations d'abondance d'*Euchaeta paraconcinna* au cours de l'année sont assez limitées, comme si l'espèce était proche de sa densité maximale. On relève d'autres indices de stratégie *K*- : le nombre d'œufs est faible (une dizaine par sac ovigère), ils sont gros (riches en vitellus); enfin la migration nycthémerale est forte, indice d'un comportement élaboré.

Le développement des embryons de Mysidacés sous la protection des oostégites est un élément de stratégie *K*- que confirment les observations de Wittman (1978) sur l'« adoption » des jeunes larves.

Les concepts de sélection *r*- et *K*- permettent donc de classer les cycles biologiques en fonction du type de réponse démographique apporté aux pressions qu'exerce le milieu sur les espèces. D'autre part, la notion de migration verticale — nycthémerale ou ontogénique — dont le rôle dans la survie de l'espèce est certain, semble pouvoir être utilisée comme l'un des traits du cycle biologique d'une espèce planctonique, et par conséquent comme un critère de stratégie *r*- ou *K*-.

ANALYSE DES PEUPELEMENTS : FACTEURS DE VARIATIONS SAISONNIÈRES ET ANNUELLES

On peut étudier les peuplements en ne considérant plus les espèces individuellement, mais en analysant leurs variations globalement, au moyen d'analyses multivariées.

La première analyse exposée (analyse en composantes principales) porte sur un cycle annuel moyen des 24 principaux groupes reconstitué à partir des récoltes de la station côtière effectuées entre 1969 et 1974. Une moyenne par quinzaine, pondérée par année, est calculée à partir du \log^2 des effectifs des taxons suivants classés par ordre d'abondance décroissante : Copépodes, Ostracodes, Appendiculaires, Chaetognathes, véligères de Lamellibranches, *Limacina* spp., *Lucifer faxonii*, *Calycophores*, véligères de Gastéropodes, *Penilia avirostris*, larves de *Natantia* et d'Anomoures, Dolioles, Amphipodes, *Creseis* spp., Polychètes, Cirripèdes, larves de *Brachyours*, Salpes, Hydroméduses, *Evadne tergestina*, *Desmopterus papilio*, *Atlanta* spp., Mysidacés, Euphausiacés (Binet, 1977 a).

Les analyses suivantes (analyses des correspondances) portent sur les effectifs spécifiques des Copépodes de la même station côtière de février 1969 à mars 1970 et de septembre 1972 à octobre 1973, d'une part en considérant séparément les deux années, d'autre part en les analysant simultanément (Binet, 1978).

Le choix de ces analyses est fondé sur les critères suivants (Dessier, Laurec, 1978) :

- pour l'année moyenne calculée à partir des principaux taxons : on a voulu accorder la même importance écologique aux taxons rares et abondants, d'où l'utilisation d'une matrice de corrélations entre taxons réduits et centrés. D'autre part le calcul des moyennes par quinzaine portant sur des \log^2 d'effectifs, il n'était pas nécessaire de procéder à une nouvelle transformation. On a donc choisi une analyse en composantes principales, à partir de la matrice de corrélations entre taxons;
- pour les Copépodes des années 1969-1970 et 1972-1973 : on a préféré redonner une certaine importance aux espèces les plus abondantes, tout en atténuant leurs variations. Ce seront en général les espèces responsables des « structures » déduites de l'analyse. On a également voulu profiter de la représentation duale qui permet de superposer l'espace « espèces » et l'espace « récoltes ». Le choix s'est donc porté sur l'analyse des correspondances.

L'analyse en composantes principales de l'« année moyenne » établie à partir des taxons montre que le découpage de l'année en saisons hydrologiques correspond à une réalité écologique (Binet, 1977 a). Sur le premier axe il y a une opposition entre la grande saison froide et le reste de l'année; dans le plan bissecteur des axes I et II, on note des oppositions plus subtiles entre le début et la fin de la grande saison froide. Dans le plan des axes II et III la première et la seconde saison de décharge s'opposent ainsi que la petite et la grande saison froide; enfin, l'axe III sépare les saisons froides (petite et grande) des saisons de décharge (première et seconde) (fig. 5).

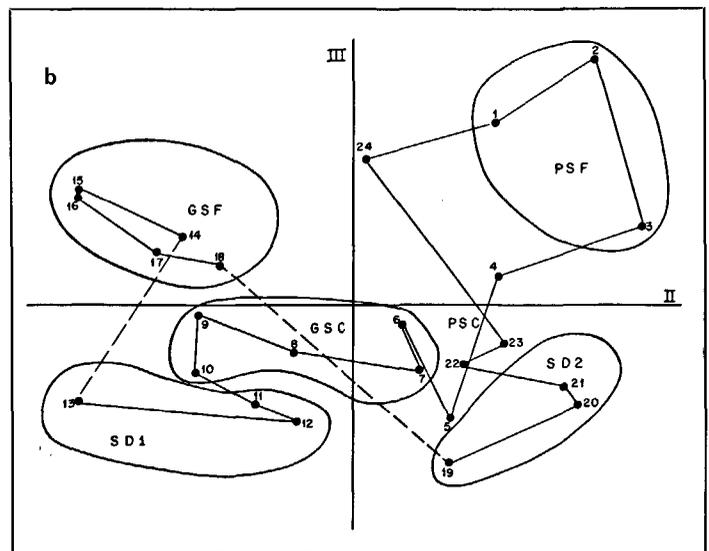


Figure 5

Analyse en composantes principales des corrélations entre taxons. Les chiffres représentent les projections des 24 quinzaines de l'« année moyenne ». PSF, GSF : petite et grande saison froide, PSC, GSC : petite et grande saison chaude, SD 1, SD 2 : première et seconde saison de décharge. Les tirets figurent les « coupures écologiques ». Plan des axes II et III. D'après Binet (1977 a).

Principal component analysis of the taxons correlation matrix. The numbers represent the projections of the 24 fortnights of the "mean year". PSF, GSF : "little" and main cold seasons; PSC, GSC : "little" and main warm seasons; SD 1, SD 2 : first and second flooding seasons. In dashed lines: the "ecological gaps". Plane 2-3.

phénomènes planctoniques. On utilisera pour cela les mesures de biomasses, les plus rapides et les plus faciles à obtenir (par conséquent les plus nombreuses). Elles ont l'avantage de porter sur un niveau d'intégration écologique élevé, par conséquent mieux régulé et plus facile à modéliser. Nous examinerons les variations des biovolumes à différentes échelles d'espace et de temps; au fur et à mesure que les dimensions spatio-temporelles s'accroîtront il sera nécessaire d'introduire de nouveaux paramètres explicatifs.

Variations saisonnières à la station côtière : influence des résurgences

La figure 7 représente les variations de volume sédimenté de zooplancton au cours d'une « année moyenne », calculée à partir des valeurs, pondérées par quinzaine, obtenues entre 1969 et 1975; les variations saisonnières de chaque année, différentes dans le détail, suivent le même schéma : abondance moyenne en janvier-février (petite saison froide), abondance décroissante de mars à juin (grande saison chaude), augmentation rapide de juillet à fin août (grande saison froide), suivie d'une décroissance de début octobre à la fin de l'année (petite saison chaude). Tout se passe comme si les remontées d'eaux froides entraînaient un accroissement de biomasse zooplanctonique au cours de la grande saison froide, suivi d'une lente décroissance durant le reste de l'année. Les pertes de l'écosystème planctonique (sédimentation, prédation) n'étant pas compensées par la production de régénération. La petite saison froide entraîne une faible et brève augmentation de la biomasse.

On peut donc apparemment interpréter les variations saisonnières par l'influence des upwellings et de leurs variations d'intensité. Nous n'expliquons cependant pas l'existence de deux pics en grande saison froide : fin août et début octobre.

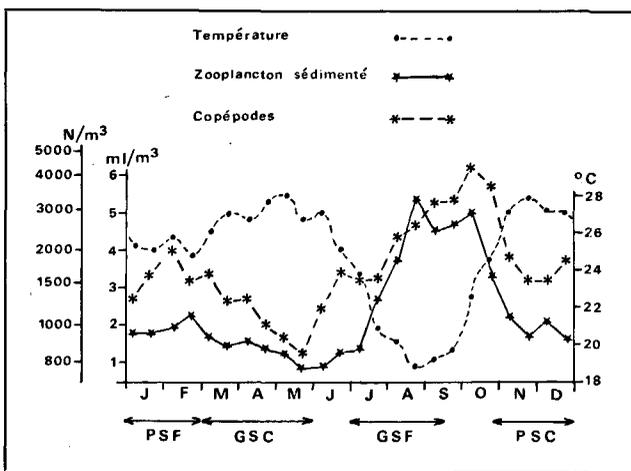


Figure 7 Température à 10 m, biovolume sédimenté de zooplancton et effectif total de Copépodes à la station côtière d'Abidjan au cours d'une année moyenne (1969-1975). D'après Binet (1977 a).

10 m temperature, zooplankton settled volume and total number of Copepods at the Abidjan coastal station. Fortnightly average (1969-1975).

Variations saisonnières sur l'ensemble du plateau continental

Rôle des upwellings, de la thermocline et des migrations ontogéniques entre deux courants superposés. Au mois de juillet, en début de saison froide on observe un upwelling très actif dans l'ouest du golfe ivoirien. Le courant de Guinée est épais et rapide; les zones les plus riches en zooplancton sont décalées d'une centaine de milles à l'est de la remontée la plus forte (fig. 8).

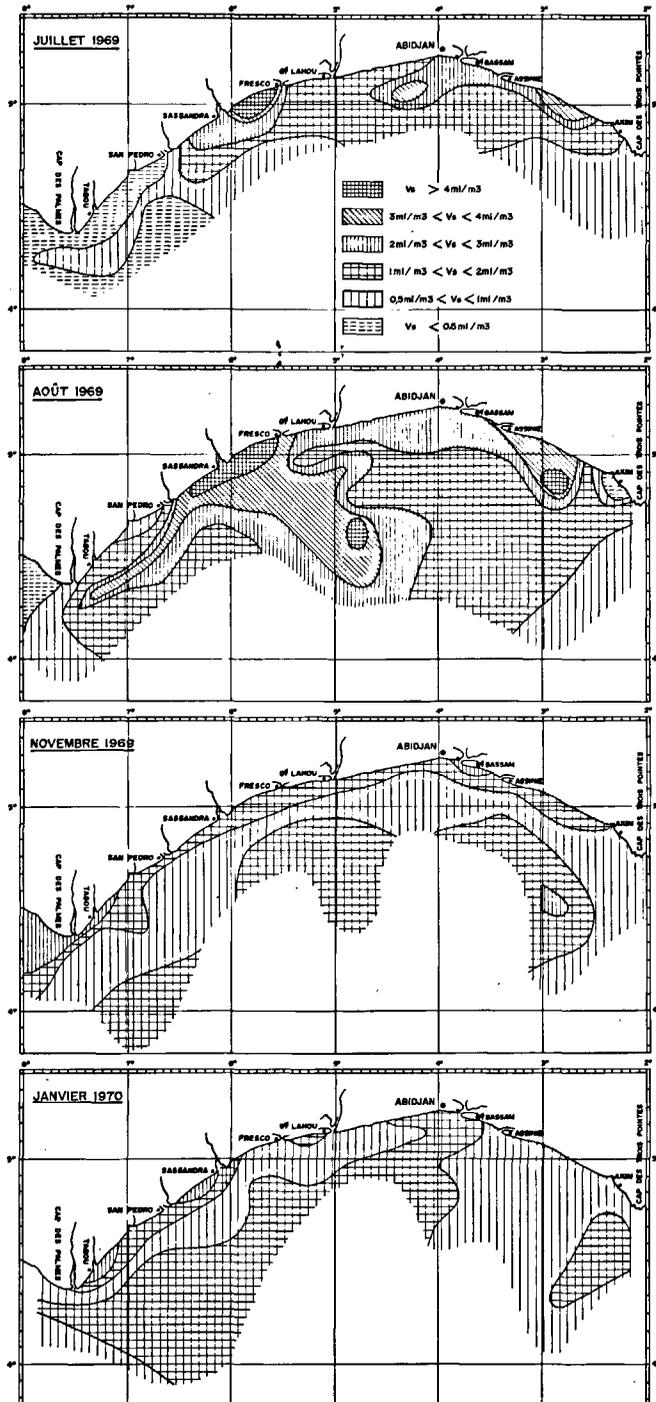


Figure 8 Répartition des biovolumes sédimentés de zooplancton (ml/m³) recueilli au cours de quelques campagnes « PK », en traits obliques au filet ICITA : 22 au 28 juillet 1969, 19 au 24 août 1969, 19 au 23 novembre 1969, 16 au 23 janvier 1970.

Zooplankton settled volume distribution (ml/m³) during several "PK" cruises (oblique hauls with ICITA nets): 22-28 July, 19-24 August and 19-23 November 1969, and 16-23 January 1970.

Les premiers maillons de la chaîne alimentaire se développent dans le courant de Guinée au fur et à mesure de sa dérive. Étant donné l'épaisseur de la couche et la rapidité du transport vers l'est, tous les copépodites n'atteignent pas le niveau inférieur et le développement d'une partie importante de la population se fait dans la strate superficielle, d'où ce décalage.

Au mois d'août, la vitesse et l'épaisseur du courant superficiel diminuent. Les stades âgés des espèces à migration ontogénique descendante (comme *Calanoides carinatus*) atteignent donc le sous-courant ivoirien et sont transportés vers l'ouest, jusque dans la région des upwellings. D'autre part tous les individus d'une même génération ne restent pas en phase. Le passage plus ou moins rapide d'un stade au suivant et donc de la couche superficielle à la sous-jacente entraîne une dispersion est-ouest.

Cette situation se maintient approximativement en septembre. L'ensemble du golfe ivoirien connaît donc des teneurs en plancton élevées. Puis en octobre, lorsque les upwellings sont interrompus et que leurs eaux sont bloquées dans l'ouest par une inversion du courant de surface, les quantités de zooplancton décroissent légèrement.

Le déclin se confirme nettement en novembre, à l'exception d'une frange plus riche, le long de la côte qui pourrait être attribuée aux crues des fleuves.

A nouveau, lorsque les upwellings se réaniment dans l'ouest de la région, au cours de la petite saison froide, on observe un accroissement des quantités de zoo-

plancton près des remontées d'eaux. Cet enrichissement se manifeste plus ou moins loin selon l'importance du phénomène hydrologique.

En grande saison chaude, toute la région est uniformément pauvre. Cependant la répartition verticale du zooplancton : léger enfoncement de la côte vers le large (Binet, 1972) est comparable aux modifications régionales de la thermocline. En effet l'essentiel de la production primaire se tient à ce dernier niveau (proximité des sels nutritifs profonds, ralentissement de la sédimentation des particules superficielles partiellement reminéralisées, à une profondeur euphotique). Une couche homogène épaisse implique donc une production primaire et secondaire faible. En outre, nous avons vu qu'à l'exception des espèces très thermophiles, le zooplancton évitait les eaux les plus chaudes et se trouvait donc bloqué sous la thermocline. Un enfoncement de la thermocline diminue donc le volume habitable par le zooplancton et par conséquent la quantité totale de zooplancton.

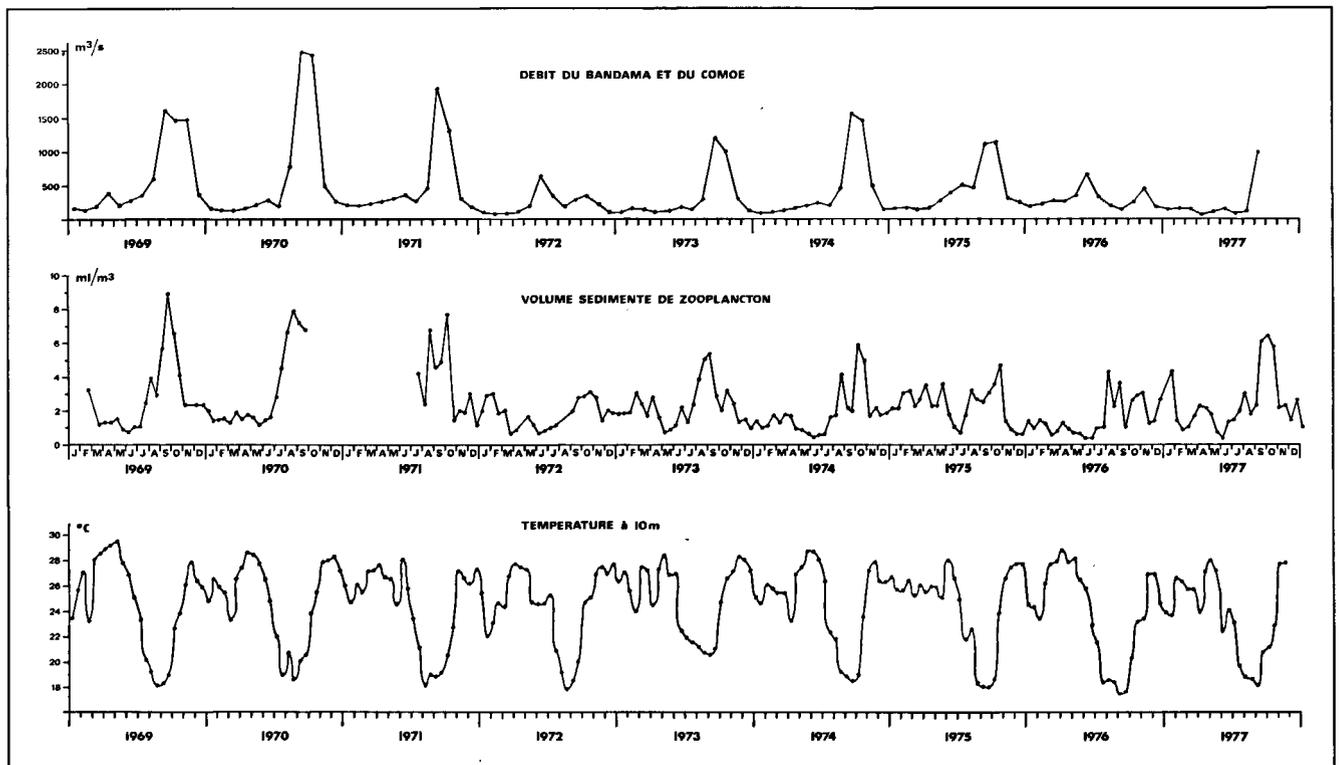
Variations annuelles à la station côtière : influence des crues

L'observation des variations de biovolumes de 1969 à 1977 montre qu'il y a bien chaque année un maximum en fin de saison froide, mais que ce maximum est assez variable d'une année sur l'autre (fig. 9). L'upwelling est lui aussi variable : en 1973 le refroidissement a été plus faible, sans que le pic de zooplancton en soit très

Figure 9

De haut en bas : débits des fleuves Bandama et Comoé à Tiassalé et Alépé (données du Service hydrologique de Côte-d'Ivoire) zooplancton sédimenté à la station côtière d'Abidjan, température à 10 m à la station côtière (données du Centre de Recherches océanographiques d'Abidjan).

From the top : Bandama and Comoé river flow at Tiassalé and Alépé; zooplankton settled volume at the Abidjan coastal station; 10 m temperature at the same station.



affecté. Par contre on remarque que les crues des grands fleuves ont été moins importantes en 1972 et 1976, et que ces mêmes années le maximum hivernal de zooplancton est plus faible que les autres années.

Un calcul de corrélation confirme cette impression. Pour étudier l'hypothèse selon laquelle toute diminution de température entraîne une augmentation de zooplancton, on a porté sur un graphique les écarts à la moyenne de zooplancton en fonction des écarts de température, pour chaque quinzaine (fig. 10). On supprime ainsi la tendance saisonnière pour ne plus garder que la tendance annuelle. Il existe bien une corrélation $r=0,39$ (points noirs) entre refroidissements et quantités de zooplancton, à l'exception des périodes les plus froides (août, septembre, octobre) durant lesquelles les quantités de zooplancton sont indépendantes du refroidissement (cercles blancs). Pendant cette période l'apport de sels nutritifs profonds n'est donc plus le facteur limitant.

Il semble donc que la crue des grands fleuves (septembre-octobre), par l'apport de matériaux terrigènes qu'elle entraîne, ait un rôle important dans l'accroissement des biomasses. Une corrélation entre les moyennes mensuelles de biovolume planctonique et de débit des fleuves Bandama et Comoé est en effet significative à 1‰ ($r=0,69$ pour 68 observations, cf. Binet, 1976).

Les quantités de zooplancton dépendent particulièrement des refroidissements pendant les périodes chaudes,

puis lorsque les upwellings atteignent une certaine intensité le facteur limitant la production secondaire devient l'apport des grands fleuves.

On peut calculer une régression multiple entre bio-volumes, températures et débit fluviaux : $r_{z,td}=0,79$ pour 67 triplets d'observations. Il est cependant vraisemblable que les différents écosystèmes qui se succèdent au cours de l'année ne réagissent pas tous de la même façon aux apports des eaux profondes ou des eaux continentales. Il est intéressant de rechercher ces régressions multiples sur des intervalles de temps beaucoup plus courts qu'une année. On peut ainsi calculer 12 régressions (une par mois). Les valeurs recalculées à partir de ces régressions sont en très bon accord avec les valeurs observées ($r=0,89$ pour 67 observations, Binet, 1976).

Ces régressions multiples ont donc un double intérêt : montrer que dans la région côtière ivoirienne la biomasse planctonique dépend à la fois des enrichissements profonds et terrigènes; constituer un « modèle » mensuel extrêmement sommaire, susceptible d'être amélioré avec davantage d'observations, susceptible en l'absence d'observation directe d'indiquer une anomalie de la biomasse planctonique capable de se répercuter sur la chaîne alimentaire : à partir de 1972, le stock ivoiroghanéen de *Sardinella aurita* a pratiquement disparu (Anonyme, 1976). Il est probable que la faiblesse de la biomasse planctonique de la fin de la saison froide de 1972 en est en partie responsable. L'utilisation d'un tel modèle eut peut-être permis de limiter la pêche et de préserver une partie du stock.

CONCLUSION

L'étude des cycles biologiques de quelques espèces a montré un certain nombre de caractéristiques intéressantes traduisant différents types d'adaptation au milieu : présence saisonnière ou pérenne, existence ou absence de déplacements verticaux (liés à l'alternance du jour et de la nuit, à la succession des saisons, ou au développement des individus), brièveté de l'existence (par rapport aux durées de vie sous les latitudes tempérées), type de stratégie démographique r - ou K -. L'adaptation la plus remarquable semble être la migration ontogénique. Elle est indirectement liée au régime alimentaire et à la stratégie démographique utilisée; elle a, en outre, d'importantes conséquences sur la répartition et les déplacements de la biomasse secondaire.

Les principaux facteurs écologiques que dégagent les analyses multivariées sont les différentes natures d'enrichissement (origine profonde ou tellurique) et les différents types de production primaire (nouvelle ou de régénération). Les variations saisonnières des mécanismes d'enrichissement (upwellings ou crues) permettent d'expliquer, et dans une certaine mesure de prévoir, les variations saisonnières ou annuelles de biomasse zooplanctonique. Mais pour interpréter les variations de cette biomasse dans l'ensemble du golfe ivoirien, il est nécessaire de faire appel à la migration ontogénique entre deux courants opposés.

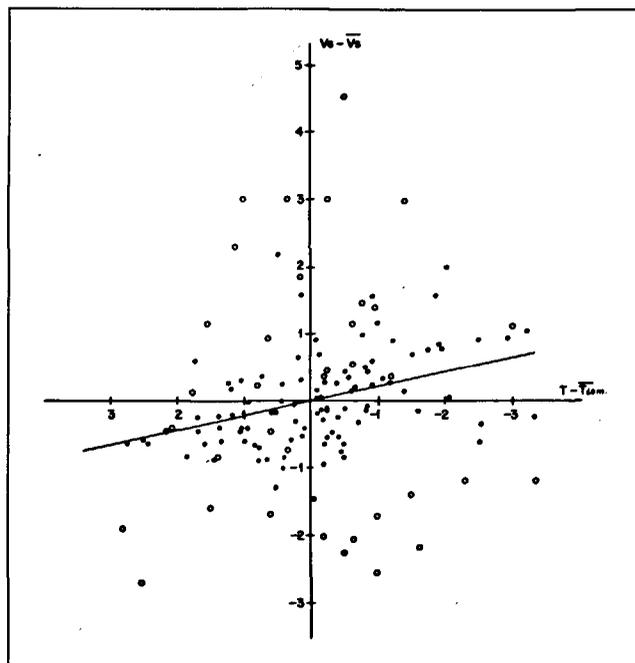


Figure 10
Relation entre les anomalies de zooplancton sédimenté ($\Delta Z = V_s - \bar{V}_s$) et de température ($\Delta T = T - \bar{T}_{10m}$) : écarts de chaque quinzaine à une moyenne pluriannuelle. Les quantités de plancton sont d'autant plus élevées par rapport à la moyenne pluriannuelle que le refroidissement est plus intense (points noirs); à l'exception des mois d'août, septembre et octobre (cercles), $r=0,39$. D'après Binet (1976).

Relationships between the settled zooplankton ($\Delta Z = V_s - \bar{V}_s$) and temperature anomalies ($\Delta T = T - \bar{T}_{10m}$): deviation between each fortnight and a pluriannual mean. Zooplankton quantity is as high, compared with the pluriannual mean, as cooling is intense (black dots)—except in August, September and October (open circles). $r=0,39$.

Il est bien évident que les schémas explicatifs proposés n'ont de sens qu'à l'échelle spatio-temporelle de notre échantillonnage : variations mensuelles ou annuelles, le long d'un golfe de 300 milles de longueur. Il est certain que pour interpréter un échantillonnage plus fin (de l'ordre de la journée, du mille), il faudrait pouvoir disposer de données physiques et biologiques d'une autre qualité.

Les questions relatives aux migrations nyctémérales, à la microdistribution spatiale ou à la variabilité à court terme ne pourront vraisemblablement être résolues sans la connaissance des ondes internes, particulièrement sensibles au niveau de la thermocline. Dans la mesure où cette thermocline est une frontière écologique séparant des eaux de densité planctonique différente, et siège privilégié de la production primaire, on pressent qu'il faudrait peut-être chercher là une des raisons de la variabilité à court terme du zooplancton.

RÉFÉRENCES

- Anonyme, 1976. Rapport du groupe de travail sur la Sardinelle (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes, Abidjan 28-6/3-7-1976, Fishery Research Unit Tema, CRO Abidjan, ORSTOM, 63 p., 27 fig.
- Avenard J. M., Eldin M., Girard G., Sircoulon J., Touchebeuf P., Guillaumet J. L., Adjanohoun E., Perraud A., 1971. *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire*, Mémoire ORSTOM, 50, 391 p.
- Bernard M., 1964. Le développement nauplien de deux Copépodes carnivores : *Euchaeta marina* (Praestandr.) et *Candacia armata* (Boeck) et observations sur le cycle de l'astaxanthine au cours de l'ontogénèse, Pelagos, *Bull. IO Alger*, 2, 1, 51-70.
- Berrit G. R., 1966. Les eaux dessalées du golfe de Guinée, *C.R.O. Abidjan Doc. Sci.*, 9, 1-15.
- Binet D., 1972. Variation des biovolumes de zooplancton du plateau continental entre le cap des Palmes et le cap des Trois Pointes, *C.R.O. Abidjan Doc. Sci.*, 3, 2, 60-93.
- Binet D., 1976. Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique au-dessus du plateau ivoirien, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 14, 4, 301-326.
- Binet D., 1977 a. Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 15, 2, 89-110.
- Binet D., 1977 b. Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques Copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 15, 2, 111-138.
- Binet D., 1977 c. Contribution à la connaissance du zooplancton néritique ivoirien. Écologie descriptive et dynamique, *thèse Doct. Sci. nat.*, Univ. Pierre-et-Marie-Curie, ORSTOM, Paris, 282 p.
- Binet D., 1978. Analyse globale des populations de Copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 16, 1, 19-62.
- Binet D., Suisse de Sainte-Claire E., 1975. Contribution à l'étude du Copépode planctonique *Calanoides carinatus* : répartition et cycle biologique au large de la Côte-d'Ivoire, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 13, 1, 15-30.
- Dandonneau Y., 1973. Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte-d'Ivoire. III. Facteurs dynamiques et variations spatiotemporelles, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 11, 4, 431-454.
- Dessier A., Laurec A., 1978. Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (RP Congo). Description mathématique, *Oceanol. Acta*, 1, 3, 285-304.
- Gibson V. R., Grice G. D., 1976. Developmental stages of *Pontella meadi*, Wheeler (Copepoda : Calanoida), *J. Fish. Res. Board Can.*, 33, (4 pt 1), 847-854.
- Haq S., 1972. Breeding of *Euterpina acutifrons*, a harpacticid Copepod, with special reference to dimorphic males, *Mar. Biol.*, 15, 3, 221-235.
- Lemasson L., Rebert J. P., 1973. Les courants marins dans le golfe ivoirien, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 11, 1, 67-95.
- McArthur R. H., Wilson E. D., 1967. *The theory of island biogeography*, Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, 203 p.
- McLaren I. A., 1963. Effect of temperature on growth of zooplancton and the adaptive value of vertical migration, *J. Fish. Res. Board Can.*, 20, 3, 685-727.
- Marshall S. M., 1973. Respiration and feeding in Copepods, in *Adv. Mar. Biol.*, edited by F. S. Russel and M. Yonge. Academic Press, 11, 57-120.
- Morioka Y., 1975. A preliminary report on the distribution and life history of a Copepod, *Pareuchaeta elongata*, in the vicinity of Sado Island, the Japan Sea (in Japanese), *Bull. Jpn. Sea Reg. Fish. Res. Lab., Niigata*, 26, 41-56.
- Morlière A., 1970. Les saisons marines devant Abidjan, *CRO Abidjan Doc. Sci.*, 1, 2, 1-15.
- Morlière A., Rebert J. P., 1972. Étude hydrologique du plateau continental ivoirien, *CRO Abidjan Doc. Sci.*, 3, 2, 1-30.
- Park Y. H., 1977. Sur les marées internes devant Abidjan, Rapport DEA, Univ. Bretagne occ., 47, p. multigr.
- Petit D., Courties C., 1976. *Calanoides carinatus* (Copépode planctonique) sur le plateau continental congolais. I. Aperçu sur la répartition bathymétrique, géographique et biométrique des stades; générations durant la saison froide 1974, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 14, 3, 177-200.
- Pianka E. R., 1970. On r- and K- selection, *Am. Nat.*, 104, 592-597.
- Sekiguchi H., 1975 a. Distributional expansion of the pelagic Copepod in relation to its large-scale ontogenic vertical migration, *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 2, 19-28.
- Sekiguchi H., 1975 b. Seasonal and ontogenic vertical migrations in some common Copepods in the northern region of the north Pacific, *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 2, 29-38.
- Shmeleva A. A., Zaika V. Ye., 1973. Vertical distribution of Copepodid Stages of Copepods in the Adriatic Sea, *Oceanology*, 13, 5, 722-725.
- Stearns S. C., 1976. Life-history tactics: a review of the ideas, *Q. Rev. Biol.*, 51, 3-47.
- Tregouboff G., Rose M., 1957. *Manuel de planctologie méditerranéenne*, tome 1, Centre national de la Recherche Scientifique, Paris, 587 p.
- Uye S. I., Onbe T., 1975. The developmental stages of *Pseudodiaptomus marinus* Sato (Copepoda, Calanoida) reared in the laboratory, *Bull. Plankt. Soc. Jpn.*, 21, 2, 65-76, ou *Inf. Bull. on Planktol. in Jpn.*, 21, 2, 1-12.
- Vinogradov M. E., 1970. *Vertical distribution of the Oceanic Zooplankton*, translated from Russian, Israël Programme for Scientific translations, Jerusalem, 339 p.
- Wittmann K. J., 1978. Adoption, replacement, and identification of young in marine Mysidacea (Crustacea), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 32, 3, 259-274.
- Wickstead J. H., 1962. Food and feeding in pelagic copepods, *Proc. Zool. Soc. London*, 139, 545-555.
- Zyl R. L. van, 1960. The south African pilchards (*Sardinops ocellata*). A preliminary study of the Salps and Doliolids off the west and south coast of South Africa, *Div. Fish. Invest. Report Cape Town* 40, 31 p.