

Copépodes calanoides
Upwelling africain
Taxonomie
Biogéographie
Dynamique de population
Calanoid copepods
African upwelling
Taxonomy
Biogeography
Population dynamic

Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains I. Composition faunistique et structure démographique

J. Boucher
Centre Océanologique de Bretagne, B.P. n° 337, 29273 Brest Cedex.

Reçu le 17/4/81, révisé le 24/9/81, acceptée le 30/9/81.

RÉSUMÉ

— L'étude comparée des copépodes peuplant les écosystèmes d'upwelling du Cap Ghir (Maroc) et du Cap Blanc (Nord-Mauritanie) est réalisée. 187 espèces différentes sont déterminées pour cette région centrale nord-est atlantique. Parmi celles-ci *Diaixis pigmaea* (T. Scott) au Maroc et au Cap Blanc, *Temora longicornis* (Müller) au Cap Blanc, sont mentionnées pour la première fois. La comparaison de cet inventaire faunistique avec ceux des régions voisines fait ressortir son identité biogéographique marquée par la limite méridionale de distribution de *Calanus helgolandicus* et *Oncaea curta*. Parmi les 87 espèces présentes en zone côtière les formes dominantes sont *Acartia clausi*, *Oncaea curta*, *Oithona nana*, *Paracalanus parvus*, *Clausocalanus jobei*, *Temora stylifera* et *Temora longicornis*. Espèces présentes, proportions, formes dominantes, sont similaires pour les régions nord-ouest africaines étudiées. La similitude est renforcée par la présence sur le plateau continental d'espèces océaniques telle *Metridia lucens* ou de profondeur comme *Eucalanus crassus*, *Rhincalanus nasutus*, *Euchirella messinensis*. Ces caractéristiques permettent de définir un peuplement type de ces régions. Cette notion est renforcée par l'analyse de la structure des principales populations *O. curta*, *A. clausi*, *T. longicornis*, *T. stylifera* et *C. helgolandicus*. Les mensurations et l'identification du stade de développement permettent de déterminer les individus allochtones et de définir générations et cohortes. Les tailles moyennes, leur faible variabilité pour les petites formes par rapport aux grandes, l'homogénéité des classes, sont similaires pour les deux régions marocaine et nord-mauritanienne. Ceci indique la prédominance des conditions ambiantes sur les différences géographiques. La durée du développement est supérieure pour chaque stade à la durée des observations (5 à 8 jours). Les observations effectuées en d'autres saisons (Cineca I et II) combinées aux résultats d'autres auteurs conduisent à estimer la durée maximale de génération à 2 mois. Les tailles, leurs dispersions et la durée du développement sont comparées avec les observations disponibles pour les mêmes espèces en zone tempérée et saison printanière (15 à 18°C). L'influence prépondérante de la température mise en évidence, est discutée en fonction des résultats expérimentaux d'autres auteurs sur la régulation du développement par les facteurs thermiques et trophiques.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 1, 49-62.

ABSTRACT

Copepod populations of northwest african coastal upwellings
I. Faunistic composition and demographic structure

— A comparative study of the copepod populations in the upwelling ecosystems of Cap Ghir (Morocco) and Cap Blanc (north Mauritania) was carried out. 187 different copepod species are identified for this north-eastern central part of Atlantic ocean. Among these, *Diaixis pigmaea* (T. Scott) in Morocco and Cap Blanc, and *Temora longicornis* (Müller) are new records. The biogeographical identity of this area is set in evidence by a

comparison with other atlantic regions and is particularly well defined by the southern limit of distribution of *Calanus helgolandicus*, *Temora longicornis* and *Oncaea curta*. Among the 87 species currently present in the shelf area, dominant taxas are: *Acartia clausi*, *Oncaea curta*, *Oithona nana*, *Paracalanus parvus*, *Clausocalanus jobei*, *Temora stylifera* and *T. longicornis*. Species present, proportions in the community and dominant species are the same for the northwest african areas studied. This similarity is enhanced by the occurrence on the shelf of oceanic species such as *Metridia lucens* or bathyplanktonic species as *Eucalanus crassus*, *Rhincalanus nasutus* and *Euchirella messinensis*. These results lead to the definition of standard populations of these ecosystems.

This notion is confirmed by the analysis of principal populations structure: *O. curta*, *A. clausi*, *T. longicornis*, *T. stylifera* and *C. helgolandicus*. Measurements of cephalothoracic length and determination of development stages permitted the recognition of allochthone organisms and the definition of generation and/or cohorts. Mean sizes, weak variabilities of the smaller forms in regard of the large ones, homogeneity of the size class are similar for both the Moroccan and North-Mauritanian area. This result indicates predominance of environmental conditions on geographic differences. Duration in each stage is longer than duration of observations (5 to 8 days). Observations during other seasons (Cineca I and II) and the results of other authors lead to estimate generation times of two months. Mean sizes, size variabilities and development rates are compared with observations for the same species in temperate systems during Spring (15 to 18°C). Predominant influence of temperature is discussed in view of experimental results from other authors concerning size and development regulation by temperature and food.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 1, 49-62.

INTRODUCTION

La comparaison des peuplements de systèmes éloignés en latitude mais très voisins par les conditions hydrologiques, dynamiques et chimiques du milieu est une opportunité de mettre en évidence la part respective d'influence de la biogéographie et des conditions de l'environnement sur les types d'organismes qui les peuplent. Les zones de résurgence d'eau profonde constituent des milieux favorables pour cette approche. De plus, pour ces systèmes, des informations spécifiques sur la structure des populations sont nécessaires pour la compréhension des mécanismes de production (Thiriot, 1978). Pour répondre à ces questions, l'analyse des copépodes récoltés au cours des six campagnes Cineca I, II, III, IV, V et Gibraltar du N/O *Jean-Charcot* en zone d'upwellings côtiers nord-ouest africains, a été réalisée de manière exhaustive. Cet article est basé sur les comptages d'abondance des espèces de copépodes qui peuplent les régions marocaines et nord-mauritaniennes d'upwelling. La comparaison de ces caractéristiques avec celles des peuplements d'autres systèmes du littoral africain, puis la comparaison intra et inter-régions marocaines et mauritaniennes, permettent de définir l'identité du peuplement de la zone côtière nord-ouest africaine et son degré d'homogénéité.

La définition de l'identité du peuplement de copépodes est renforcée par l'analyse de la structure démographique du peuplement basée sur la mesure des tailles, de sex-ratio et d'âge. Cette étude conduit à mettre en évidence dans l'intervalle de quelques semaines de réalisation de chaque campagne, le stade d'évolution (âge) de la population, la présence simultanée de plusieurs cohortes

et/ou la contamination par des individus allochtones. A ces caractéristiques qui permettent de définir avec une très grande précision le peuplement observé, s'ajoute l'intérêt propre des observations dans un milieu aux caractéristiques écologiques particulières. La résurgence d'eau profonde se traduit par un refroidissement, une homogénéisation verticale de la température et une activation de la production primaire, donc un enrichissement du stock trophique. Ces conditions de milieu correspondent pour partie (température) à celles de la période printanière des systèmes des régions tempérées, mais avec une plus longue durée dans le cycle annuel. Elles devraient entraîner par rapport à ceux-ci, des différences des caractéristiques biométriques et de croissance des individus. Nous avons effectué une telle analyse pour les campagnes Cineca IV, V et Gibraltar, réalisées au Maroc et au Cap Blanc en période d'upwelling actif. L'analyse des prélèvements réalisés lors des campagnes Cineca I et II en d'autres saisons hydrologiques permet de compléter cette étude par des indications sur le cycle annuel.

Cette notion de peuplement recouvre également une localisation spatiale des individus; ses caractéristiques et les comportements particuliers pour en assurer le maintien font l'objet d'un second travail (Boucher, 1982).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Prélèvements

Les pêches de zooplancton ont été réalisées avec un filet type W.P. 2 (Scor UNESCO, 1968). C'est un filet de 50 cm de diamètre équipé d'une soie de 200 µm de vide de

Le nombre minimal d'individus à observer pour obtenir des proportions représentatives du nombre réel total d'individus d'une classe représentée au moins à 5 % est déterminé par la méthode de Cochran (1953). Le coefficient de variation α d'un pourcentage estimé P dans le cas d'une population finie peut se calculer suivant l'expression :

$$\alpha = \frac{\sigma_{NP}}{NP} = \frac{1}{\sqrt{n}} \sqrt{\frac{1-P}{P}} \sqrt{\frac{N-n}{N-1}}$$

où P est la probabilité de rencontre ou pourcentage réel d'une catégorie donnée à partir de l'observation de n individus d'une population de N individus. N est connu : c'est le nombre d'individus du genre ou de la famille. Nous avons effectué le calcul de n en fixant le coefficient de variation à 20 %. Pour diverses valeurs de N de 200 à 1 000 individus, l'aliquote à analyser varie de 140 à 320 individus. Dans les cas de genre à très faible densité, nous avons simplement identifié les espèces présentes et l'espèce dominante.

Analyse des populations

La structure des populations des espèces importantes par leur abondance telles *Oncaea curta*, *Acartia clausi*, *Temora stylifera*, ou par leur intérêt écologique comme *Calanus helgolandicus* et *Temora longicornis*, a été analysée. Les stades de développement ont été identifiés suivant les différences anatomiques décrites par Conover (1956) pour *Acartia clausi*, Corkett (1967) pour *Temora longicornis*, Gaudy (1962) pour *T. stylifera*. Les différentes espèces de Calanidés ont des stades juvéniles très voisins. Pour des stades âgés (3, 4, 5), la détermination de l'espèce nécessite l'examen de la première paire de pattes natatoires (soies externes coudées et excroissance arrondie du basipodite chez *Neocalanus gracilis*); la numération du nombre de segments céphalothoraciques (Gaudy, 1962) et l'absence de dent au coxopodite de la P5, permettent de séparer *Calanus helgolandicus* de *Calanoides carinatus*. Les informations sur la structure des populations sont obtenues par l'analyse critique de la taille (longueur céphalothoracique) des individus de chaque stade de développement (Copépodites 1 à 5, mâles et femelles) et de la fréquence de ces catégories dans la population. Gaudy (1972) puis Razouls (1972), outre un historique de ce type de travaux, ont analysé de manière critique le choix des mensurations, les critères de discrimination utilisables, et montré la validité d'une telle méthode.

RÉSULTATS

Composition faunistique

Aspects qualitatifs et biogéographiques

Le premier inventaire réalisé pour les prélèvements de la campagne Cineca I avait fait apparaître une liste de 154 espèces différentes de copépodes pélagiques (Boucher et

al., 1973). Le mode d'échantillonnage faisait appel à des filets à hyponuston ainsi qu'au filet W.P.2, et des prélèvements profonds (1 000 m) avaient été réalisés dans les eaux du large. L'analyse des prélèvements effectués au cours des campagnes ultérieures permet d'augmenter cette liste de 21 espèces, pour la plupart récoltées sur le plateau continental. Ce sont :

Neocalanus robustior (Giesbrecht), *Megacalanus princeps* Wolfenden, *Pseudocalanus minutus* (Kröyer), *Clausocalanus mastigophorus* (Claus), *Clausocalanus jobei* Frost et Fleminger, *Clausocalanus pergens* Farran, *Aetideopsis carinata* Bradford, *Chiridium armatus* Boeck, *Euchaeta gracilis* Sars, *Cornucalanus chelifera* Thompson, *Scaphocalanus magnus* (T. Scott), *Scolecithrix danae* Lubbock, *Scolecithricella dentata* (Giesbrecht), *Scolecithricella ovata* (Farran), *Diaixis pigmea* T. Scott, *Temora longicornis* (Müller), *Lucicutia gemina* Farran, *Arietellus setosus* Giesbrecht, *Candacia tenuimana* (Giesbrecht), *Sapphirina intestinata* Giesbrecht et *Corycaeus anglicus* Lubbock.

La comparaison de cet inventaire faunistique avec la liste des espèces déjà mentionnées pour ces régions nord-ouest africaines fait apparaître deux faits principaux :

Diaixis pigmea est signalé pour la première fois sur les côtes nord-ouest atlantiques. Les spécimens ont été capturés assez régulièrement dans les prélèvements de fond et de surface près des côtes du Cap Ghir et du Cap Blanc. Cette espèce, comme *D. hibernica*, est généralement considérée comme une espèce semi-benthique; son apparition en pleine eau est peut-être liée à l'apport en surface d'eau profonde.

Temora longicornis était présent avec d'importantes densités dans les prélèvements réalisés au cours des campagnes Cineca IV, V et Gibraltar. La seule mention de cette espèce pour les côtes marocaines est due à Furnestin (1957). Nous n'avons pas trouvé d'autres mentions de *T. longicornis*, qui pour les côtes atlantiques africaines n'était signalée que dans la région du Cap Vert et les côtes sénégalaises (Furnestin, 1960; Paiva, 1970 et Seguin, 1973). Nous n'avons par contre, pas identifié *Temora turbinata*, signalée fréquemment des Iles Canaries au Golfe de Guinée (Corral-Estrada, 1970; Vives, 1975; Seguin, 1973; Binet, Dessier, 1971).

Excepté ces deux particularités, les comparaisons faunistiques avec les travaux antérieurs conduisent à constater de grandes similitudes. Roe (1972 et 1975) inventorie 212 espèces pour la zone au large des Iles Canaries (Fuerte-Ventura). Cet inventaire comprend essentiellement des espèces océaniques et bathypélagiques de Calanoides. Il est complété par Corral-Estrada (1970), qui étudie les variations de compositions spécifiques des peuplements de copépodes au cours du cycle annuel. L'ensemble de ces inventaires et du notre permet de recenser 319 espèces différentes de copépodes pour la région nord-est atlantique. Au sud du Cap Blanc, Vives (1975) recense 280 espèces. La liste de 141 espèces qu'il communique dans ce travail comporte 113 espèces communes à la région nord. Nous avons étendu cette comparaison à des régions de latitude plus basse, régions de Dakar et du Golfe de Guinée, pour lesquelles Seguin (1973), Binet et Dessier (1971) donnent des analyses

faunistiques et bibliographiques très complètes. 13 des 72 espèces inventoriées par Seguin sont différentes de celles signalées des Iles Canaries au Cap Blanc, dont 5 seulement sont communes au Golfe de Guinée. Parmi les 128 espèces citées par Binet et Dessier, 26 seulement ne figurent pas dans les inventaires cités précédemment.

Ainsi les principales différences observées conduisent à isoler une zone de transition correspondant aux régions sénégalaise et mauritanienne. Elle correspondrait à la limite de distribution vers le sud de *Calanus helgolandicus*, *Temora longicornis*, *Oncaea curta*, tandis qu'*Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus*, *Euchaeta paracoincina*, *Acartia plumosa*, *Corycaeus africanus* y atteindraient leur limite septentrionale. Cette frontière faunistique se superpose parfaitement à la séparation hydrologique des eaux centrales nord et sud-atlantique (Minas *et al.*, 1978). Les différences portant sur les espèces dites bathypélagiques ne sont pas détaillées, bien qu'elles constituent une grande part des différences observables. Les difficultés de capture et d'identification de ces espèces rarement bien décrites, hypothèquent la signification que l'on peut attacher à leur absence dans un inventaire. Pour ces raisons également, nous ne chercherons pas à exploiter de manière plus détaillée les critères de présence et d'absence; c'est à partir des données quantitatives que nous analyserons les caractéristiques des peuplements de Copépodes des upwellings nord-ouest africains.

Composition spécifique quantitative

87 espèces ont été identifiées dans les prélèvements réalisés sur les plateaux continentaux marocain et nord-mauritanien en saison d'intense activité d'upwelling. Leur liste est exposée dans le tableau 1. L'indication de la fréquence et de la probabilité de rencontre dans les prélèvements figure en regard de chaque espèce. La moyenne des abondances par espèce est calculée pour l'ensemble des prélèvements analysés d'une même campagne. Nous avons utilisé la cotation d'abondance de Binet et Dessier (1971) : de 0 à 1 % très rare, de 1 à 4 % rare, de 4 à 10 % commun, de 10 à 20 % fréquent, de 20 à 40 % très fréquent, supérieur à 40 % dominant. Cette progression correspond à une échelle logarithmique.

La valeur de cette moyenne dépend de la distribution spatiale des individus. L'existence d'une distribution particulière pour certaines des catégories spécifiques est traduite en partie par la probabilité de rencontre de l'espèce dans les prélèvements successifs. Cependant, dans les cas de faibles abondances de certaines catégories, cette probabilité de rencontre est également liée à la méthode d'échantillonnage. Dans ce cas, grâce à la répétition des prélèvements, il est possible d'utiliser l'information correspondant à une absence répétée dans une série particulière de pêches. Nous utiliserons les termes irrégulier ou régulier suivant que ces espèces présentent ou non une distribution spatiale particulière. Sinon, l'adjectif aléatoire désigne les catégories dont la faible densité liée au hasard de leur présence dans les prélèvements ne permet pas de conclure avec sécurité quant à leur distribution. Les espèces dont seulement

quelques exemplaires ont été répertoriés après examen de la totalité des prélèvements, sont signalées par un astérisque.

De cette analyse, il ressort que 53 des 87 espèces identifiées sont communes aux deux écosystèmes du Cap Ghir et du Cap Blanc; 44 d'entre elles sont présentes dans les prélèvements réalisés aux trois campagnes. Cette similitude qualitative est confirmée par les aspects quantitatifs de la composition des peuplements.

Ce sont les mêmes espèces, au nombre d'une douzaine, qui sont abondantes et leurs importances relatives sont similaires quelle que soit la région considérée. *Oncaea curta* très fréquent, *Acartia clausi* fréquent, *Oithona nana* commun, *Calanus helgolandicus*, *Ctenocalanus vanus*, *Centropages chierchiai* et *Euterpina acutifrons* espèces rares, ont la même importance dans les peuplements échantillonnés lors de Cineca IV, V et Gibraltar. Les différences observées dans ces peuplements ne concernent que des variations de proportions de quelques espèces : *Paracalanus parvus* (fréquent) et *Clausocalanus jobei* (commun) sont mieux représentés en zone nord-mauritanienne, tandis que *Temora stylifera* et *Temora longicornis*, très fréquents près des côtes marocaines, sont relativement moins abondants dans la région mauritanienne (communs). On peut également remarquer que *Pleuromanna borealis*, *Metridia lucens*, et à un degré moindre, *Calanoïdes carinatus*, sont mieux représentés dans cette dernière région.

Il faut d'abord souligner, outre la faible diversité spécifique de ces peuplements, fait classique pour des écosystèmes productifs, la quasi monospécificité des familles et des genres énumérés. Ceci se traduit, pour les taxons à forte densité, par une représentation massive, jamais inférieure à 80 %, des individus du genre par une seule espèce; dans le cas de familles ou de genres à faible densité, il est toujours possible de distinguer une espèce particulière par sa plus grande régularité dans les prélèvements.

Pour la famille des *Calanidae* par exemple, *Calanus helgolandicus* est le principal représentant; *Nannocalanus minor* et *Neocalanus gracilis* ne sont représentés que par quelques individus capturés lors des campagnes Cineca IV et Gibraltar. De même *Calanoïdes carinatus* ne figure qu'à quelques rares exemplaires lors de Cineca IV. Cette dernière espèce est représentée plus fréquemment en zone mauritanienne au sud du Cap Blanc où les proportions sont en moyenne de 15 % de *C. helgolandicus* pour 85 % de *Calanoïdes carinatus*.

Eucalanidae et *Rhincalanidae* : les espèces différentes d'*Eucalanus crassus*, comme *E. attenuatus* et *E. elongatus*, n'ont été prélevées que durant la campagne Gibraltar, où elles représentent moins de 1 % des individus du genre, tandis que *Rhincalanus nasutus* est le seul représentant de cette famille rencontré dans nos prélèvements. De même pour la famille des *Acartiidae*, *Acartia clausi* est l'espèce la mieux représentée. Par exemple, lors de la campagne Gibraltar, *A. danae* et *A. negligens* ne représentent respectivement que 3,6 et 2,3 % des individus de la famille aux stations du large (zones E et F), quatre individus seulement étant

Tableau 1

Comparaisons entre campagnes de la fréquence et de la probabilité de rencontre des 87 espèces de copépodes dans les prélèvements réalisés en zone côtière d'upwelling du Maroc (Cineca IV), du Cap Blanc (Gibraltar), des deux systèmes (Cineca V). La présence ou l'absence des espèces dans les régions voisines : Iles Canaries, Mauritanie-Sénégal, Golfe de Guinée, est indiquée. T.R., très rare; R, rare; C, commune; F, fréquente; T.F., très fréquente; A, aléatoire; Rg., régulière; Ir., irrégulière.

Comparisons between the cruises of the frequency and the probability of occurrence for the 87 copepods species from sampling in coastal upwelling from Morocco (Cineca IV), Cap Blanc (Gibraltar) and both (Cineca V). Presence or absence of the species in Canary Islands, Mauritania-Senegal and Gulf of Guinea is reported.

	Cineca IV Maroc	Cineca V Maroc et Cap Blanc	Gibraltar Cap Blanc	Canaries	Mauritanie Sénégal	Golfe de Guinée
<i>Calanus helgolandicus</i> (Claus)	Rg. R.	Rg. R.	Rg. R.	x	x	
<i>Calanus tenuicornis</i> Dana	Rg. R.	0	0	x		
<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer)	A. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Nannocalanus minor</i> (Claus)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Megacalanus princeps</i> Wolfenden				x		
<i>Eucalanus elongatus</i> (Dana)				x	x	x
<i>Eucalanus attenuatus</i> (Dana)				x	x	x
<i>Eucalanus crassus</i> Giesbrecht	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Rhincalanus nasutus</i> Giesbrecht	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus)	Ir. C.	Ir. F.	Ir. T.F.	x	x	x
<i>Calocalanus pavo</i> (Dana)				x	x	x
<i>Calocalanus styliremis</i> Giesbrecht	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	
<i>Mecynocera clausi</i> Thompson	Rg. T.R.		Rg. T.R.	x	x	x
<i>Pseudocalanus minutus</i> Krøyer	Rg. T.R.		Rg. T.R.	x		
<i>Clausocalanus mastigophorus</i> (Claus)	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.			x
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana)	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x		
<i>Clausocalanus jobei</i> Fros et Fleminger	Ir. R.	Ir. T.R.	Ir. C.			x
<i>Clausocalanus paululus</i> Farran	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x		
<i>Clausocalanus pergens</i> Farran	Ir. T.R.	Ir. R.	Ir. R.			
<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady)				x		x
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht	Rg. R.	Rg. R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Actideus armatus</i> (Boeck)				x	x	x
<i>Actideopsis carinata</i> Bradford				x		
<i>Chiridius armatus</i> (Boeck)		Ir. T.R.	Ir. T.R.	x	x	x
<i>Euchirella messinensis</i> (Claus)				x	x	x
<i>Euchirella rosirata</i> Claus				x		x
<i>Chirundina streetsi</i> Giesbrecht				x		x
<i>Undeuchaeta plumosa</i> (Lubbock)				x	x	
<i>Euchaeta marina</i> (Prestandrea)				x		
<i>Euchaeta acuta</i> Giesbrecht	A. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Scottocalanus helenae</i> (Lubbock)				x		x
<i>Scaphocalanus magnus</i> (T. Scott)				x	x	
<i>Scaphocalanus echinatus</i> Farran		+	+	x	x	x
<i>Scaphocalanus curtus</i> (Farran)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Scolecithricella ovata</i> (Farran)			A. T.R.	x	x	x
<i>Scolecithricella dentata</i> (Giesbrecht)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Scolecithrix danae</i> (Lubbock)				x	x	x
<i>Scolecithrix bradyi</i> Giesbrecht	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x		x
<i>Diaixis pigmaea</i> T. Scott	Rg. T.R.	A. T.R.	A. T.R.			
<i>Temora stylifera</i> (Dana)	Ir. T.F.	Ir. C.	Ir. C.	x	x	x
<i>Temora longicornis</i> (Muller)	Ir. T.F.	Ir. C.	Ir. C.			
<i>Metridia lucens</i> Boeck	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	
<i>Metridia brevicauda</i> Giesbrecht				x	x	x
<i>Pleuromamma abdominalis</i> (Lubbock)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Pleuromamma xiphias</i> (Giesbrecht)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Pleuromamma gracilis</i> (Claus)	Ir. T.R.	Ir. T.R.	Ir. T.R.	x	x	x
<i>Pleuromamma borealis</i> Dahl	Ir. T.R.	Ir. T.R.	Ir. T.R.	x	x	x
<i>Pleuromamma piseki</i> Farran	A. T.R.	A. T.R.		x	x	x
<i>Pleuromamma robusta</i> Dahl	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Centropages violaceus</i> (Claus)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht	Rg. R.	Rg. R.	Rg. R.	x	x	x
<i>Centropages typicus</i> Krøyer	A. T.R.			x		
<i>Lucicutia clausi</i> (Giesbrecht)			A. T.R.	x	x	x
<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Lucicutia gemina</i> Farran	A. T.R.	A. T.R.				x
<i>Heterorhabdus spinifrons</i> (Claus)		A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Heterorhabdus papilliger</i> (Claus)	A. T.R.		A. T.R.	x	x	x
<i>Heterorhabdus abyssalis</i> Giesbrecht			A. T.R.	x	x	
<i>Haloptilus longicornis</i> (Claus)				x	x	x
<i>Candacia armata</i> (Boeck)	Ir. T.R.	Ir. T.R.	Ir. T.R.	x	x	
<i>Candacia bipinnata</i> (Giesbrecht)	A. T.R.			x		x
<i>Candacia tenuimana</i> (Giesbrecht)		A. T.R.		x		
<i>Labidocera wollastoni</i> (Lubbock)				x		
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht		Rg. F.	Rg. F.	x	x	
<i>Acartia danae</i> Giesbrecht	A. T.R.	A. T.R.	Ir. T.R.	x	x	x
<i>Acartia negligens</i> Dana			A. T.R.			
<i>Oithona nana</i> Giesbrecht	R. C.	R. F.	R. F.	x		x
<i>Oithona plumifera</i> (Baird)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Microsetella rosea</i> (Dana)	A. T.R.	A. T.R.		x	x	x
<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana)	A. T.R.	A. T.R.	+	x	x	x
<i>Miracia efferata</i> (Dana)						x

Tableau 1

	Cineca IV Maroc	Cineca V Maroc et Cap Blanc	Gibraltar Cap Blanc	Canaries	Mauritanie Sénégal	Golfe de Guinée
<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana)	Rg. R.	Rg. R.	Rg. R.	x		x
<i>Clytemnestra</i> sp.	A. T.R.		A. T.R.			x
<i>Aegisthus mucronatus</i> Giesbrecht				x	x	
<i>Oncaea venusta</i> Philippi	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus)	A. T.R.	A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Oncaea media</i> (Giesbrecht)		A. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Oncaea conferta</i> (Giesbrecht)	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Oncaea curta</i> Sars	Rg. T.F.	Rg. T.F.	Rg. T.F.	x	x	
<i>Lubbockia squillimana</i> (Claus)				x	x	x
<i>Sapphirina intestinata</i> Giesbrecht				x		x
<i>Sapphirina opalina</i> Dana				x		
<i>Corycaeus latus</i> (Dana)	Rg. T.R.	Rg. T.R.	Rg. T.R.	x	x	x
<i>Corycaeus furcifer</i> (Claus)	A. T.R.	Rg. T.R.	A. T.R.	x	x	x
<i>Corycaeus anglicus</i> (Lubbock)	A. T.R.		A. T.R.		x	
TOTAL.....	87 espèces	60	59	66		

identifiés en zones côtières (A, B, C, D). Ces deux espèces n'ont été mises en évidence que de manière très épisodique et pour quelques spécimens seulement lors des campagnes Cineca IV et V. Pour les *Oncaeidae*, l'espèce dominante est *Oncaea curta* pour toutes les zones et toutes les campagnes. Les espèces *O. venusta*, *O. mediterranea* et *O. conferta* représentent quelques pour cent des individus du genre lors de la campagne Gibraltar.

A ces observations de dominance d'une espèce sur les autres représentants de la famille, il convient d'opposer les cas particuliers des familles de *Para-* et *Pseudocalanidae* et des *Temoridae*.

Pour les *Paracalanidae* et les *Pseudocalanidae*, il n'est pas possible d'identifier les taxons à une même espèce. La représentation des différentes espèces de ces deux familles pour les trois campagnes analysées, est résumée dans le tableau 2 (moyenne et écart-type de la fréquence de chaque espèce de ces deux familles). Pour les trois campagnes les espèces dominantes sont les mêmes : *Paracalanus parvus*, *Clausocalanus jobei*, *C. pargens* et *Ctenocalanus vanus*.

Cependant d'une campagne à l'autre les proportions de ces différentes espèces dans les peuplements varient.

L'abondance globale des individus de ces deux familles étant les mêmes en zone marocaine et au voisinage du Cap Blanc, on remarque simplement une meilleure représentation de *Paracalanus parvus* et *Clausocalanus pargens* en région nord-mauritanienne, tandis que *Clausocalanus jobei* et *Ctenocalanus vanus* sont mieux représentés en zone marocaine (Cineca IV). La très forte dispersion des valeurs moyennes indique d'ores et déjà une distribution spatiale très variable de ces différentes espèces. Enfin, il en est de même pour les *Temoridae*, *Temora styliфера* et *T. longicornis* sont représentés par des effectifs de même ordre de grandeur. Cependant, leurs distributions géographiques particulières, étudiées dans un second article (Boucher, 1982) ne permettent pas de les confondre.

Le deuxième fait saillant de l'analyse des peuplements est la présence en nombre non négligeable sur le plateau continental d'espèces de profondeur telles que *Eucalanus crassus*, *Rhincalanus nasutus*, *Euchirella messinensis*, *Aetideopsis carinata*, ou d'espèces océaniques comme *Metridia lucens*. Cette observation est identique pour les peuplements de Cineca IV, V et Gibraltar, bien que la région prospectée durant cette dernière campagne englobe une part plus importante de la rupture de pente

Tableau 2

Comparaisons de la fréquence (moyenne des pourcentages et écart-type) des espèces de copépodes *Pseudocalanidae* et *Paracalanidae* entre les trois campagnes Cineca IV, V et Gibraltar.

Comparison between the cruises Cineca IV, V and Gibraltar of the frequency (mean of the percentage and standard deviation) from copepods species of *Pseudocalanidae* and *Paracalanidae*.

	<i>Paracalanus parvus</i>	<i>Calocalanus styli-remis</i>	<i>Mecynocera clausi</i>	<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	<i>Clausocalanus jobei</i>	<i>Clausocalanus pargens</i>	<i>Clausocalanus paululus</i>	<i>Clausocalanus mastigophorus</i> <i>Clausocalanus furcatus</i>	<i>Ctenocalanus vanus</i>	<i>Pseudocalanus minutus</i>
Cineca IV { \bar{m} (%)	48,5	2,6	0,1	3,2	25,3	3,5	1,1	0,9	14,6	0,15
{ σ	28,7	5,2	-	6,6	22,8	3,1	-	-	11,1	-
Cineca V { \bar{m} (%)	80,10	0,5	-	2,9	3,5	5,1	1,0	-	6,4	-
{ σ	29,3	-	-	7,1	3,1	6,5	-	-	11,6	-
Gibraltar { \bar{m} (%)	70,6	1,5	-	2,0	12,9	8,8	0,4	0,5	2,1	0,1
{ σ	38,9	2,0	-	2,5	13,5	14,5	-	-	4,8	-

du plateau continental. On peut relier pour partie ces perturbations des localisations bathymétriques des espèces à l'entraînement ou à l'homogénéisation des conditions hydrologiques par l'upwelling, comme le montre Vives (1975).

Analyse de la structure démographique

Oncaea curta

Quelques Copépodites et quelques mâles très rares ont été identifiés, mais la quasi-totalité des individus observés étaient des femelles adultes. Leur longueur céphalothoracique est identique pour les trois campagnes analysées. Elle varie de 0,43 à 0,60 mm; le mode est de 0,46 mm. Les quelques femelles de taille supérieure à 0,51 mm (Cineca V) et 0,55 mm (Gibraltar) ne constituent respectivement que 5 et 2 % des individus mesurés. Des femelles ovigères ont été fréquemment capturées. L'absence de copépodites dans les échantillons peut être due en partie à leur petite taille, proche de la limite inférieure de sélectivité du filet WP₂ (200 µm de vide de maille).

Acartia clausi

Toutes les catégories de développement stades 1, 2, 3, 4, 5 et 6 sont présentes. Chaque stade, excepté les femelles adultes, est représenté par une seule classe de taille. Les tailles déterminées (valeurs modales) sont rigoureusement identiques pour les trois campagnes (fig. 1 a, b, c). Elles sont respectivement de 0,34-0,42-0,51-0,60-0,71 et 0,69-0,85 mm. Les femelles de petite taille (0,69 mm) ne représentent qu'une petite fraction de la population : moins de 1 % pour la campagne Gibraltar où elles sont le plus abondantes (fig. 1 c). Le sex ratio, rapport du

nombre de mâles au nombre de femelles, est de 1/3.

Des différences de proportions des divers stades de développement sont observées d'une campagne à l'autre. Pour Cineca IV, 78 % d'adultes et 15 % de copépodites 5 ont été observés. Le pourcentage d'adultes décroît pour Gibraltar et Cineca V à 64 et 60 % tandis que les copépodites 4 et 5 augmentent à 31 %.

Temora longicornis

Pour les trois campagnes analysées, les classes de taille sont très homogènes. Elles sont bimodales pour les stades copépodites 4 et 5. Cette différence de taille correspond à l'apparition chez les stades copépodites âgés de caractères morphologiques liés au sexe. Les mâles juvéniles ou adultes ont une taille plus petite que celle des femelles correspondantes. La dispersion de taille des adultes (coefficient de variation 4,20 à 4,40 %) n'est pas plus importante, bien que ces classes présentent également un aspect plurimodal. Nous avons mesuré pour les copépodites 2, 3, 4, 5 et les adultes mâles et femelles des tailles respectives de 0,45-0,48, 0,50-0,60, 0,60-0,70, 0,68-0,83 et 0,75-0,95 mm. Ces classes de taille et leur mode sont identiques pour les trois campagnes; il en est de même du sex-ratio de 1/2. Les différences observées entre les campagnes concernent les proportions des diverses catégories dans la population. Les adultes représentent 92 % et les copépodites 5 près des 8 % restants pour la région nord-mauritanienne lors de Gibraltar. L'année précédente, lors de la campagne Cineca V dans la même région, les adultes représentaient 31,5 % de la population alors que les copépodites 2, 3, 4 en constituaient près de 50 %.

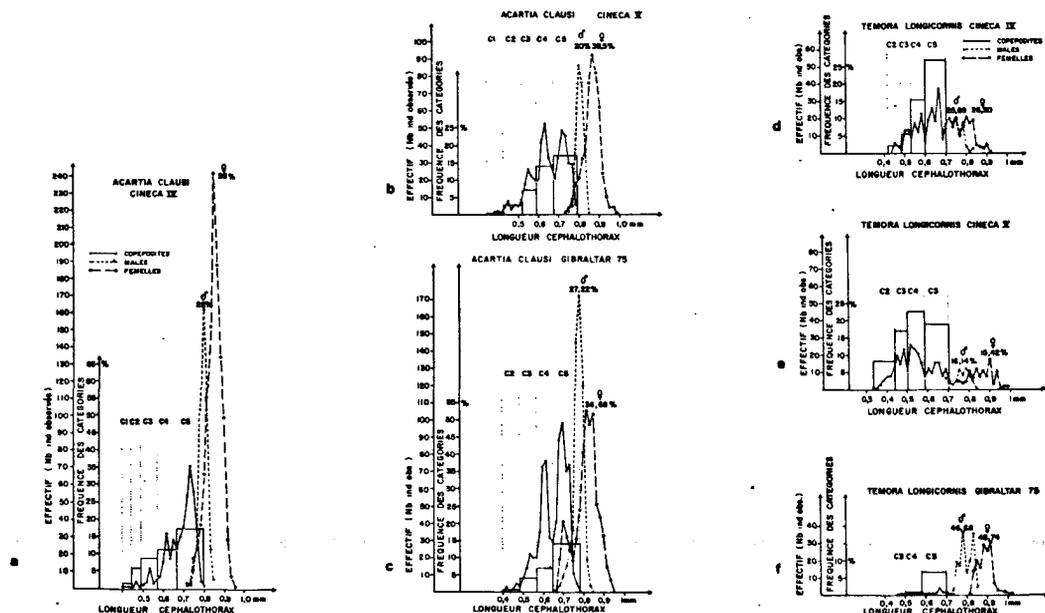


Figure 1

Courbes de dispersion des longueurs céphalothoraciques mesurées (mm) sur *Acartia clausi* (a, b, c) et *Temora longicornis* (d, e, f), récoltés lors des campagnes Cineca IV, Cineca V et Gibraltar. Les fréquences

des stades de développement sont superposées aux classes de tailles correspondantes.

Dispersion curves of cephalothoracic lengths (mm) from *Acartia clausi* (a, b, c) and *Temora longicornis* (d, e, f) sampled during Cineca IV, Cineca V and Gibraltar, are superposed on the corresponding size classes.

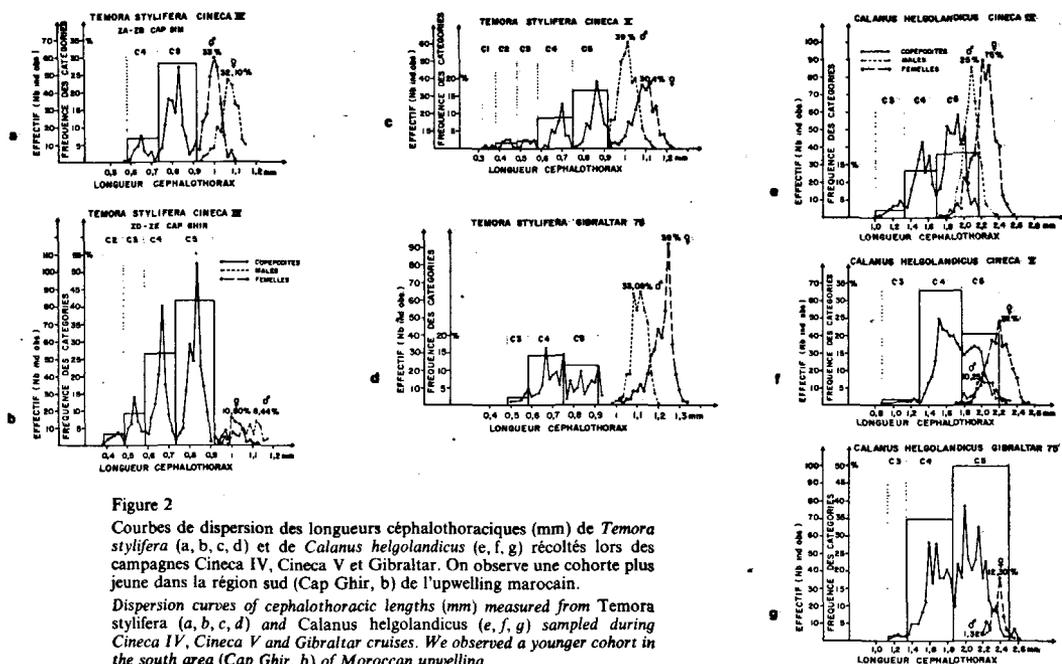


Figure 2

Courbes de dispersion des longueurs céphalothoraciques (mm) de *Temora stylifera* (a, b, c, d) et de *Calanus helgolandicus* (e, f, g) récoltés lors des campagnes Cineca IV, Cineca V et Gibraltar. On observe une cohorte plus jeune dans la région sud (Cap Ghir, b) de l'upwelling marocain.

Dispersion curves of cephalothoracic lengths (mm) measured from *Temora stylifera* (a, b, c, d) and *Calanus helgolandicus* (e, f, g) sampled during Cineca IV, Cineca V and Gibraltar cruises. We observed a younger cohort in the south area (Cap Ghir, b) of Moroccan upwelling.

La population échantillonnée lors de Cineca IV est intermédiaire : 52 % d'adultes et 25 % de Copépodites 5. Ces résultats sont résumés dans la figure 1 (d, e, f).

Temora stylifera

Les stades 1, 2, 3, 4, 5, 6 sont présents. Le sex-ratio est de 1/2. Comme dans le cas de *T. longicornis*, il apparaît une hétérogénéité de taille liée à la différenciation sexuelle à partir du stade copépodite 4. Pour les deux populations du Maroc et la région nord-mauritanienne (campagnes Cineca IV et V), les classes de taille sont identiques : elles sont respectivement pour les copépodites 2, 3, 4, 5 de 0,38-0,48, 0,48-0,58, 0,60-0,72, 0,74-0,90 mm. Les adultes présentent une dispersion de taille plus importante, 0,90-1,10 mm (moyenne 1,0) et 0,90 à 1,20 (moyenne 1,10 mm) pour les femelles. Quelques femelles adultes de petite taille, mais très faiblement représentées introduisent une légère dissymétrie de la courbe de dispersion (fig. 2a, b, c, d).

Les tailles observées sont plus grandes pour les individus récoltés lors de la campagne Gibraltar : copépodites 5 de 0,80 à 0,95 mm, mâles de 1,0 à 1,20 mm, femelles de 1,0 à 1,30 mm. La composition de la population est légèrement différente : seuls les stades 3, 4, 5 sont présents. La quantité d'adultes est similaire pour les deux campagnes réalisées en zone mauritanienne (69 et 72 %, fig. 2d).

L'analyse des variations de proportion des diverses catégories de développement suivant la distribution géographique permet pour Cineca IV de mettre en évidence deux cohortes; ceci est traduit par deux courbes de dispersion (fig. 2a et b) pour lesquelles les modes de classe sont conservés mais les proportions des stades de développement varient. La région du Cap Sim (zones de

prélèvements A et B) est peuplée presque uniquement de stades âgés (adultes 62 %, copépodites 5-30 %); les stades jeunes 1, 2 et 3 sont absents. Au contraire dans la région du Cap Ghir (zones de prélèvements D et E, plus au sud et au large que précédemment), les adultes ne constituent que 19 % de la population tandis que tous les stades de développement sont bien représentés. Aucune distribution particulière n'a pu être mise en évidence pour les deux autres campagnes.

Calanus helgolandicus

Pour les trois campagnes Cineca IV, V et Gibraltar, des stades 3, 4, 5 et 6 ont été identifiés. Le pourcentage d'adultes varie respectivement pour ces campagnes de 60 à 42 et 13 % (fig. 2). Pour ces trois populations, les copépodites 3 sont peu représentés, moins de 5 %, et les stades âgés 4 et 5 très abondants, parfois dominants (50 % pour Gibraltar). Les mâles toujours présents sont très peu abondants; le sex ratio observé est de 1/4, excepté pour la campagne Gibraltar où le très petit nombre d'adultes présents n'a permis d'observer que quelques mâles. Pour cette campagne, les limites de tailles des stades de développement sont respectivement de 1,40-1,88 mm; 1,88-2,56 mm; 2,20-2,60 mm pour les copépodites 4, 5 et les femelles. Les populations échantillonnées lors de Cineca IV et V ont des tailles plus petites et similaires pour les deux régions : elles varient respectivement de 1,34-1,68; 1,68-2,18 et 1,80-2,56 mm pour les copépodites 4, 5 et les femelles.

La distribution des tailles des individus de cette espèce apparaît plus hétérogène dans les trois cas d'analyses. Cette hétérogénéité se traduit par l'absence d'un seul mode de taille bien marqué correspondant à chaque stade de développement, un chevauchement des classes et une plus grande dispersion (mesurée par le coefficient de

Tableau 3

Nombre de mesures, moyenne (mm) et coefficient de variations (%) des longueurs céphalothoraciques des stades âgés de *Acartia clausi*, *Temora stylifera* et *Calanus helgolandicus* pour les campagnes Cineca IV, V et Gibraltar. La comparaison des valeurs montre leur similitude pour l'ensemble des observations et la faiblesse des dispersions, excepté chez *C. helgolandicus*.

Number of measurements, mean (mm) and coefficient of variation (%) of cephalothoracic length for older stages of *Acartia clausi*, *Temora stylifera* and *Calanus helgolandicus* for the cruises Cineca IV, V and Gibraltar. Comparison of the values shows their similitudes for the set of observations and the very low dispersions excepted for *C. helgolandicus*.

		C4	C5	♂	♀	
<i>Acartia clausi</i>	Cineca IV	<i>n</i>	175	280	441	1 105
		<i>m</i>	0,645	0,727	0,795	0,847
		C.V. (%)	2,47	3,47	2,27	4,34
	Cineca V	<i>n</i>	175	201	242	475
		<i>m</i>	0,61	0,71	0,79	0,85
		C.V. (%)	3,91	3,92	2,44	5,09
	Gibraltar	<i>n</i>	251	402	550	718
		<i>m</i>	0,624	0,719	0,792	0,825
		C.V. (%)	3,34	3,54	3,24	6,62
<i>Temora stylifera</i>	Cineca IV	<i>n</i>	289	604	354	361
		<i>m</i>	0,66	0,81	1,01	1,08
		C.V. (%)	4,58	4,86	3,90	4,71
	Cineca V	<i>n</i>	77	145	353	269
		<i>m</i>	0,687	0,864	1,01	1,076
		C.V. (%)	3,93	3,61	3,58	5,23
	Gibraltar	<i>n</i>	111	103	352	416
		<i>m</i>	0,684	0,849	1,127	1,214
		C.V. (%)	6,36	6,78	3,18	4,43
<i>Calanus helgolandicus</i>	Cineca IV	<i>n</i>	209	333	394	598
		<i>m</i>	1,52	1,90	2,07	2,23
		C.V. (%)	5,18	5,73	4,13	5,53
	Cineca V	<i>n</i>	376	217	108	336
		<i>m</i>	1,61	1,97	2,02	2,195
		C.V. (%)	7,08	5,08	6,45	6,98
	Gibraltar	<i>n</i>	379	520	13	121
		<i>m</i>	1,67	2,11	2,15	2,38
		C.V. (%)	7,80	6,29	-	3,64

variation) des mesures. La comparaison des tailles (modes et moyennes) et du coefficient de variation (indice de dispersion) pour les stades âgés des différentes espèces analysées est résumée dans le tableau 3. Les copépodites 4 et 5 de *Calanus helgolandicus* présentent une dispersion plus élevée; les valeurs maximales du coefficient de variation 7,80 et 6,29 % sont observées lors de la campagne Gibraltar. La recherche de distribution spatiale particulière des individus conduit pour la campagne Cineca IV à mettre en évidence une population composée de 75 % d'adultes dans la région du Cap Sim; cette proportion diminue à 36 % pour la région du Cap Ghir. Cette distribution particulière est similaire à celle décrite précédemment pour *Temora stylifera* récolté lors de la même campagne. Pour chacun de ces deux groupes régionaux, les classes de taille sont similaires. Nous n'avons donc tracé (fig. 2 a) que le graphique représentant la dispersion des mesures réalisées sur l'ensemble des individus. Aucune variation de proportions des diverses catégories n'a pu être mise en

évidence entre les observations à l'intérieur de chacune des autres campagnes.

Interprétation de l'analyse démographique

La taille des individus, comme il sera discuté plus loin, est très influencée par les conditions du milieu dans lequel ils se développent. C'est un critère privilégié pour définir, à stade de développement identique, le degré de contamination d'une population par des individus exogènes et séparer ainsi les cohortes (ensemble des individus issus d'une même ponte) d'une génération. L'étude des proportions des différents stades juvéniles et leur évolution dans le temps permet ensuite de chiffrer la durée du développement des individus et du cycle vital de la population.

Définition des générations et contamination par des individus exogènes

L'analyse des courbes de dispersion fait ressortir la bonne correspondance des classes, qu'elles soient définies par la distribution unimodale des tailles ou par le stade de développement déterminé par des critères morphologiques. La plupart des cas particuliers observés ont une explication simple, comme le dimorphisme sexuel décelable dès le stade 4 chez *Temora stylifera* et *T. longicornis*. Les adultes mâles et femelles de *T. longicornis* présentent également deux tailles distinctes. Les effectifs égaux de ces deux classes quelle que soit la proportion d'adultes dans la population, diminuent la probabilité d'une explication par contamination d'individus exogènes. Deux cas seulement d'hétérogénéité des tailles peuvent refléter une telle contamination : *Acartia clausi* échantillonné lors de la campagne Gibraltar et *Calanus helgolandicus*.

Les femelles adultes d'*A. clausi* présentent deux groupes de taille dont la plus petite est identique à celle des copépodites (cf. fig. 1 c). Ces individus ne peuvent donc pas appartenir à la même population. Il peut s'agir soit d'une autre génération soit d'individus exogènes. Une taille plus petite sous-entend un développement plus rapide lié à une température ambiante plus élevée pendant la croissance. La première hypothèse d'un recouvrement de génération est peu probable, compte tenu des temps de développement et des faibles amplitudes de variations thermiques annuelles. En effet, l'upwelling du nord du Cap Blanc est pratiquement permanent (Barton *et al.*, 1977); de décembre à avril dans cette région, il n'y a pas de variations particulières de la température qui reste voisine de 15°C au fond et varie jusqu'à 18 à 19°C en surface (Maigret, Brulhet, 1973; Brulhet, 1974; Maigret *et al.*, 1974). La présence des individus de petite taille peut être reliée à une contamination par d'autres populations, provenant de zones voisines non refroidies par la résurgence d'eau profonde.

De même pour *Calanus helgolandicus*, les copépodites 4 et 5 montrent quatre catégories de taille (fig. 3) mises en évidence par une analyse suivant la méthode de Bhattacharya (1967). L'existence de différenciation

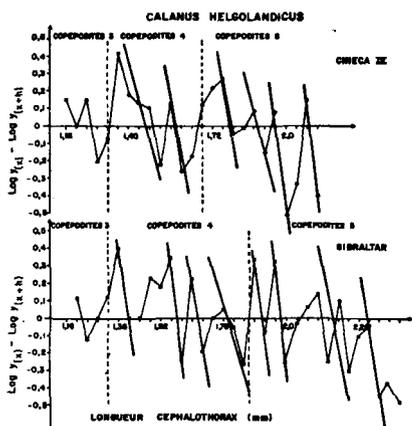


Figure 3
Classes de tailles déterminées par la méthode de Bhattacharya pour différents stades juvéniles de *Calanus helgolandicus*. Le stade copépodite 5 présente quatre classes de tailles distinctes.
Size classes of different stages of *Calanus helgolandicus* determined by Bhattacharya's method. The fifth stage presents four distinct size classes.

sexuelle dès le stade 5 (Woodhead, Riley, 1957) est insuffisante pour expliquer cette variabilité. De plus, les effectifs de chaque catégorie sont équivalents et conservés d'un stade au suivant (cf. fig. 2 e, f, g et 3). Il est par conséquent impossible que ces classes traduisent l'existence d'individus exogènes ou d'une autre génération. Par contre elles pourraient traduire une hétérogénéité génétique des individus observés. Une telle explication a été émise pour l'espèce très voisine *Calanus finmarchicus* par Marshall et Orr (1972). Elle repose sur les effets combinés du dimorphisme sexuel probable dès le stade 4 (Bogorov, 1973; Woodhead, Riley, 1959), des différences allométriques des populations (Barnes, Barnes, 1953) et de l'observation de la métamorphose des individus de la petite classe de taille en femelle et inversement pour les mâles (Marshall, 1933). A l'appui de cette hypothèse on peut signaler pour *C. helgolandicus* l'importance des individus d'origine méditerranéenne qui pénètrent des Açores aux côtes d'Afrique (Jaschnov, 1970) et pourraient coloniser après acclimatation des biotopes nouveaux pour eux. Une seconde cause de variabilité de la taille de *C. helgolandicus* qui n'est pas incompatible avec celle-ci, est fonction des conditions ambiantes de température et de nutrition. Elle sera discutée au chapitre suivant.

Classes d'âge et générations

Dans la majorité des cas les classes définies sont homogènes et les proportions des stades successifs de développement permettent de donner un âge à la population si la reproduction est synchrone. Cette condition est généralement admise dans les écosystèmes tempérés, où la succession des événements écologiques au cours d'un cycle annuel présente des variations de grande amplitude. Par contre, pour les deux régions analysées ici, l'influence permanente de l'upwelling au cours de l'année au Cap Corveiro ainsi qu'au Cap Ghir (Furnestin, 1959) se traduit par de très faibles variations qui n'affectent essentiellement que la couche de surface.

Bien que la durée du cycle vital des copépodes soit relativement courte, il serait possible d'arriver à un recouvrement des générations non discernables par la taille, si la période de ponte est longue ou si les femelles pondent à plusieurs reprises comme l'indiquent les résultats expérimentaux pour *Calanus finmarchicus* (Marshall, Orr, 1952), les *Paracalanidae* (Corkett, MacLaren, 1970), *Temora stylifera* (Bernard, 1970).

Plusieurs observations nous permettent de conclure à une certaine synchronisation des pontes :

Temora stylifera (Cinéca IV et Gibraltar), *Temora longicornis* (Gibraltar), *Calanus helgolandicus* et *Oncaea curta* (les trois campagnes), constituent des populations dont les premiers stades juvéniles de développement sont absents. Dans les cas où ces stades sont présents, et notamment pour *Acartia clausi* et *Temora longicornis*, les variations de proportion entre stades copépodites juvéniles et âgés et les adultes sont inverses (tableau 4). Lorsque la proportion d'adultes diminue dans la population, celle des copépodites âgés 5 augmente. Si l'effectif de ces adultes décroît plus fortement, les copépodites 5 sont moins abondants et ce sont les stades juvéniles 2, 3, 4 qui sont en augmentation.

En tenant compte de ces critères, définitions de classes d'âge, variations de proportions des effectifs des classes, sex-ratio, nous concluons à la présence de génération unique pour chaque population. Ces générations sont à des stades plus ou moins proches de la fin de leur développement suivant les cas d'espèces et de campagnes. Il n'est pas possible, en tenant compte du degré de développement des populations analysées, d'établir un classement des trois campagnes.

Par contre, *Calanus helgolandicus* et *Temora stylifera* présentent pour la zone marocaine, deux stades déphasés d'âge des populations; ces deux stades sont séparés par la distribution géographique (cf. fig. 2 a et b). Les prélèvements de la génération la plus jeune (zones D et E, région Cap Ghir) ont été effectués 10 jours après ceux de la plus âgée (région Cap Sim, zones A et B). Il ne s'agit donc pas d'une observation de vieillissement d'une même génération. De plus les faibles différences entre les classes de taille (moyenne et limites semblables) indiquent des

Tableau 4

Variations comparées de la fréquence des différents stades de développement d'*Acartia clausi* et *Temora longicornis* pour les trois campagnes.

Compared variations of the frequency of the different stages of *Acartia clausi* and *Temora longicornis* between the three cruises.

		Fréquence des catégories	Cinéca IV	Gibraltar	Cinéca V
<i>Acartia clausi</i>	C6	78	63,9	59,5	
	C5	14	19,15	17	
	C4	6,15	12,12	14	
	C3	1,34	4,15	7	
	C2	0,30	0,64	2,80	
<i>Temora longicornis</i>	C1	0,15	-	0,30	
	C6	52,20	92,42	32,20	
	C5	26,93	6,00	18,00	
	C4	15,45	1,00	22,50	
	C3	3,13	0,58	17,00	
	C2	2,30	-	8,00	

conditions de développement voisines pour ces deux groupes. On est donc en présence de deux cohortes.

Durée du développement

Nous n'avons pas observé de vieillissement, c'est-à-dire de variations des proportions entre copépodites 5 et adultes, au cours de chaque période de prélèvements; ceci permet de fixer la durée minimum de vie des stades 5 à 8 jours. Cette durée peut être sous-estimée. En effet dans certains cas d'analyses *Temora stylifera*, *Calanus helgolandicus* ou *Acartia clausi*, le vieillissement n'a pas non plus été observé au cours des intervalles de 18 (Cineca IV) et 15 jours (Gibraltar) de répétition des prélèvements. Cette durée de développement est compatible avec les observations saisonnières réalisées dans la région marocaine. L'analyse des populations récoltées en janvier 1971 (Cineca I) met en évidence l'existence de générations dont le développement est en voie d'achèvement et dont certains individus ont atteint le stade de la reproduction.

En mars de la même année (Cineca II), la population a les mêmes tailles moyennes, mais les stades juvéniles plus abondants et les femelles immatures indiquent la présence d'une deuxième génération. Par ailleurs, Vives *et al.* (1975) notent la grande abondance des copépodites de ces espèces dans les prélèvements récoltés à la côte près du Cap Cantin en juin 1972 (campagne Maroc-Iberia I); ils pourraient constituer une génération intermédiaire à celle que nous avons observée en fin juillet-août (Cineca IV). Il existe, à tout le moins, trois générations de janvier à juillet. Remarquons ici que Corral-Estrada et Genicio de Corral (1970) signalent également en septembre au Cap Juby, la dominance des stades copépodites dans les prélèvements. Cette estimation très grossière d'un temps de génération de 2 mois n'est pas différenciée pour les espèces étudiées *C. helgolandicus*, *T. stylifera*, *A. clausi*. Elle correspond de manière très globale à certaines observations antérieures. Une compilation des résultats de différents auteurs (Binet, 1977) indique 50 jours de développement pour *Calanus helgolandicus* à 15-20°C, 2 mois pour *A. clausi* d'après les résultats de Landry (1975). Par contre pour deux espèces différentes, Vidal (1980 a) obtient des développements 2 fois plus rapides. Ces observations et l'influence possible des conditions ambiantes seront discutées en même temps que la taille au chapitre suivant.

Signalons enfin que la distribution très particulière de *Temora longicornis* (Boucher, 1982) n'a permis d'observer cette population qu'à de très courts intervalles. Pour la même raison, on ne dispose pratiquement pas d'observation d'autres auteurs.

DISCUSSION

Influence de la température et de la nourriture sur la taille et le développement

Depuis que Gran (1902) a signalé les variations de taille des copépodes, de nombreux travaux ont été réalisés pour en révéler les causes. Deevey (1960), en comparant quelques espèces récoltées au cours de cycles annuels, dans diverses régions européennes et nord-américaines,

concluait à une influence simultanée de la quantité de nourriture disponible et de la température durant le développement. L'influence de la température sur la taille, signalée dès 1920 par Adler et Jespersen, est corroborée par tous les auteurs. L'influence de la quantité de nourriture disponible par contre, n'a été que très rarement mise en évidence, notamment dans le cas d'études limitées à un seul type d'écosystème (Razouls, 1972; Gaudy, 1972). Les résultats de l'écologie expérimentale apportent diverses explications à ce problème. Mullin et Brooks (1967; 1970 a et b), Paffenhoffer (1970) démontrent pour *Rhincalanus nasutus* et *Calanus helgolandicus* que la quantité et la qualité de nourriture n'influent sur la taille qu'en-dessous d'un seuil au-delà duquel seule la température intervient. MacLaren (1963; 1965), Corkett et MacLaren (1970) pour *Pseudocalanus minutus*, travaux confirmés par Landry (1975) pour *Acartia clausi*, concluent qu'en concentrations saturantes de nourriture, la température au moment de la ponte et de l'éclosion des œufs régule la durée du développement jusqu'au stade adulte. C'est la notion d'isosynchronie. Par contre, d'après les travaux récents de Vidal (1980 a et b) sur *Calanus pacificus* et *Pseudocalanus sp.*, l'influence simultanée de ces facteurs sur la croissance et la durée du développement intervient de façon différentielle pour les différents stades et les grandes ou petites formes.

Ces éléments théoriques permettent d'expliquer les tailles mesurées pour les copépodes d'upwellings nord-ouest africains. La comparaison de ces tailles avec celles d'individus de mêmes espèces provenant d'autres régions à conditions de température similaires (15-20°C) à celles des upwellings africains, ne montre aucune différence notable. En Méditerranée occidentale, Razouls (1972) et Gaudy (1972) indiquent pour *Temora stylifera*, à partir de leurs observations et d'une analyse complète des résultats d'autres auteurs, l'existence de cinq à six générations au cours du cycle annuel et une durée de développement de l'ordre de 2 mois aux températures de 15 à 18°C. Il en est de même pour *Acartia clausi* dans la région de Roscoff (Razouls, 1963), de Plymouth (Digby, 1950) et du golfe de Marseille (Gaudy, 1972). A ces températures, les longueurs céphalothoraciques moyennes correspondent assez étroitement à celles que nous avons observées. Razouls (1972) indique pour *Temora stylifera* 1,08-1,10 mm, Gaudy (1972) 1,00-1,16, 1,10-1,14 mm de 1961 à 1967; pour *Acartia clausi*, ce dernier auteur observe sur plusieurs années des longueurs céphalothoraciques moyennes de 0,96-0,98, 1,0 et 0,97 mm pour les générations se développant à 15-20°C. Par contre, les mensurations d'*Acartia clausi* et de *Temora longicornis* à des températures correspondantes, dans le détroit de Long Island (Conover, 1956; Deevey, 1960) diffèrent. Pour cette dernière espèce ainsi que pour *Calanus helgolandicus*, les comparaisons sont plus difficiles à réaliser du fait du petit nombre de travaux disponibles souvent limités, notamment pour la Méditerranée, à l'observation des successions de générations. Remarquons simplement que Vucetic (1965) mentionne la même longueur céphalothoracique moyenne (2,35) pour *Calanus helgolandicus* de Veliko Jezero (Adriatique).

Il apparaît donc que la production primaire intense des zones d'upwelling, et par conséquent la quantité importante de nourriture disponible, ne se traduit pas au niveau des individus par un accroissement de la taille ou de la vitesse de croissance. Ces caractéristiques des individus traduisent principalement l'influence de la température.

Une seconde observation concerne la dispersion des tailles au sein des catégories de développement. L'upwelling plus ou moins intense mais permanent dans les deux écosystèmes du Cap Ghir et du Cap Blanc se traduit au cours du cycle annuel par des variations de température de faible amplitude et une quantité de nourriture toujours importante (la concentration de carbone organique particulière est au minimum égale aux concentrations saturantes données par Vidal, 1980 a et b). La constance de ces facteurs externes doit se traduire par une plus faible variabilité des tailles, qu'il existe une régulation programmée depuis la ponte ou durant le développement (Vidal, 1980 a et b).

Cette comparaison dépend de la précision des définitions des classes de taille, de développement et des tailles moyennes estimées disponibles dans la littérature. Dans le cas où les valeurs disponibles ne permettaient pas de calculer la dispersion, nous avons utilisé les limites de classes de tailles. Il ressort de cette comparaison que nos observations présentent une dispersion voisine de celles observées par les auteurs énumérés précédemment (de 2 à 7 %, cf. tableau 3). Une seule exception existe pour *T. stylifera* et *C. helgolandicus* de Mer Egée (Moraitou Apostolopoulou, 1969) en automne (18°C) qui ont des

tailles correspondantes mais des dispersions très faibles de 1 à 2 %. Dans le cas de nos observations, c'est *C. helgolandicus* qui présente la dispersion maximum de taille (6 à 7 %), par opposition à *A. clausi* (2 à 4 %). Les stades juvéniles de *Temora longicornis* et *T. stylifera* ont une dispersion des tailles intermédiaire, plus variable.

Ceci confirmerait bien que dans les zones d'upwelling, comme au moment de la floraison printanière en région tempérée, la nourriture est en quantité non limitante pour les espèces de petites tailles. Par contre des formes plus grandes comme *C. helgolandicus*, pourraient être en-deçà de leur seuil d'exigence trophique. Ceci contribuerait à expliquer selon Vidal (1980 b) outre l'hypothèse d'hétérogénéité génétique, leur très forte dispersion de taille.

Il faut enfin remarquer que au gradient thermique plus faible dans les zones côtières nord-ouest africaines, correspond au cours de l'année, toutes générations confondues cette fois, une variabilité de la taille plus faible que celles observées dans les autres systèmes.

Remerciements

L'auteur est reconnaissant à tous ceux qui ont apporté leur concours à ce travail, et plus particulièrement J. Galeron, P. Briand et M. Segonzac du CENTOB, pour le tri des individus, C. Seret pour les numérations. Les arbitrages, très constructifs, de R. Gaudy (Station marine d'Endoume) et d'un spécialiste anonyme, ont été particulièrement appréciés.

RÉFÉRENCES

- Adler G., Jespersen P., 1920. Variations saisonnières chez quelques copépodes planctoniques marins, *Medd. Køn. Danm. Fisk. Og. Hav. Ser. Plankt.*, 2, 1, 46 p.
- Barnes H., Barnes M., 1953. Biometry of the copepod *Calanus finmarchicus* (Gunn.) in stages V and VI, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 32, 305-313.
- Barton E. D., Huyer A., Smith R. L., 1977. Temporal variation observed in the hydrographic regime near Cabo Corveiro in the northwest African upwelling region February to April 1974, *Deep-Sea Res.*, 24, 7-23.
- Bernard M., 1970. Quelques aspects de la biologie de *Temora stylifera*, *Pelagos Bull. Inst. Oceanogr. Alger*, 11, 3-196.
- Bhattacharya C. G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components, *Biometrics*, 23, 1, 115-135.
- Binet D., 1977. Contribution à la connaissance du zooplancton néritique ivoirien, écologie descriptive et dynamique, *Thèse Doct. État., Paris*, 281 p.
- Binet D., Dessier A., 1971. Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 9, 4, 411-457.
- Bogorov B. G., 1933. Modifications in the biomass of *Calanus finmarchicus* in accordance with its age, *Bull. Oceanogr. Inst. Moscou*, 8, 1-16.
- Boucher J., 1982. Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains. II : Maintien de la localisation spatiale, *Oceanol. Acta* (sous presse).
- Boucher J., Gaudy R., Vives F., 1973. Copépodes, liste spécifique, in: *Résultats de la campagne Cineca, Charcot I, Publ. CNEXO, Res. Camp. Mér.*, 6, 135-141.
- Boucher J., Lauree A., Samain J. F., Smith S. L., 1975. Étude de la nutrition du régime et du rythme alimentaire du zooplancton dans les conditions naturelles par la mesure des activités enzymatiques digestives, *10th Europ. Symp. Mar. Biol.*, 2, 85-110.
- Brulhet J., 1974. Onze années d'observations hydrologiques à proximité du Cap Blanc, *Bull. Lab. Pêches Nouadhibou*, 3, 33-42.
- Cochran W. G., 1953. *Sampling techniques*, Wiley, New York, 413 p.
- Conover R. J., 1956. Oceanography of Long Island Sound 1952-1954, IV Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*, *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 15, 156-233.
- Conover R. J., 1966. Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the questions of superfluous feeding, *Limnol. Oceanogr.*, 11, 339-345.
- Corkett C. J., 1967. The copepodid stages of *Temora longicornis* (O. F. Müller, 1792) (Copepoda), *Crustaceana*, 12, 261-273.
- Corkett C. J., MacLaren J. A., 1970. Relationships between development rate of eggs and older stages of copepods, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 50, 161-168.
- Corral Estrada J., 1970. Contribution al conocimiento del plancton de Canarias, *Thèse Doc. État., Univ. Madrid*, 280 p.
- Corral Estrada J., Genicio de Corral M. F., 1970. Nota sobre el plancton de la costa noroccidental africana, *Lab. Oceanogr. de Canarias*, 140, 1-33.
- Deevey G. B., 1960. Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine copepods in some Eastern American and Western European waters, *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 2, 54-86.
- Digby P. S. B., 1950. The biology of the small planktonic copepods of Plymouth, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 43, 2, 339-347.

- Fulsom T. R., McEwen G. F., Johnson M. W., 1954. A statistical analysis of the performance of the fulsom plankton splitter based upon tests observations, *Arch. Meteorol. Geophys. U. Klimatol.*, **A7**, 512-527.
- Furnestin J., 1959. Hydrologie du Maroc atlantique, *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar.*, **13**, 1, 5-78.
- Furnestin M. L., 1957. Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain, *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar.*, **21**, 12, 1-356.
- Furnestin M. L., 1960. Observations sur quelques échantillons de zooplancton d'Afrique occidentale, *Bull. IFAN. XXII, ser. A*, **1**, 142-151.
- Gaudy R., 1962. Biologie des copépodes pélagiques du Golfe de Marseille, *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, **42**, 27, 93-184.
- Gaudy R., 1972. Contribution à la connaissance du cycle biologique des copépodes du Golfe de Marseille. Etudes du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques, *Tethys*, **4**, 1, 175-242.
- Gran H. H., 1902. Das plankton des Norwegischen Nordmeeres, *Rep. Norweg. Fisch. Invest.*, **2**, 5, 1-222.
- Jaschnov W. A., 1970. Distribution of *Calanus* species in the seas of the Northern Hemisphere, *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, **55**, 2, 197-212.
- Landry M. R., 1975. The relationship between temperature and the development of life stages of the marine copepods *Acartia clausi* Giesbr., *Limnol. Oceanogr.*, **20**, 5, 854-857.
- MacLaren I. A., 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration, *J. Fish. Res. Board Can.*, **20**, 3, 685-727.
- MacLaren I. A., 1965. Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate and fecundity of the copepod *Pseudocalanus*, *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 528-538.
- Maigret J., Brulhet J., 1973. Observations océanographiques réalisées en 1972, *Bull. Lab. Pêch. Nouadhibou*, **2**, 5-56.
- Maigret J., Brulhet J., Sy Moussa A., 1974. Observations océanographiques réalisées en 1973, *Bull. Lab. Pêch. Nouadhibou*, **3**, 5-32.
- Marshall S. M., 1933. On the biology of *Calanus finmarchicus*. II Seasonal variations in the size of *Calanus finmarchicus* in the Clyde sea area, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **19**, 111-138.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus* VII : Factors affecting egg production, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **30**, 527-547.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1972. *The biology of a marine copepod Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Minas H. J., Codispoti L. A., Dugdale R. C., 1978. Nutrients and primary production in the N.W. African upwelling region and a comparison of this system with upwelling off Peru and Baja California, *Symposium on the Canarie current*, 1-30.
- Moraitou Apostolopoulou M., 1969. Variability of some morphological factors in six pelagic copepods from the Aegean Sea, *Mar. Biol.*, **3**, 1-3.
- Mullin M. M., Brooks E. R., 1967. Laboratory culture, growth rate and feeding behavior of a planktonic marine copepod, *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 657-666.
- Mullin M. M., Brooks E. R., 1970 a. Growth and metabolism of two planktonic marine copepods as influenced by temperature and type of food, in: *Marine food chains*, 74-95.
- Mullin M. M., Brooks E. R., 1970 b. The effect of concentration of food on body weight cumulative ingestion and rate of growth of the marine copepods *Calanus helgolandicus*, *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 5, 748-755.
- Paffenhöffer G. A., 1970. The cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **20**, 346-359.
- Paiva J., 1970. Nouvelle contribution à l'étude des copépodes de l'archipel du Cap Vert, *Cons. Int. Explor. Mer, Rapp. P.V.*, 159 p.
- Razouls C., 1963. Étude qualitative et quantitative des copépodes planctoniques côtiers de Roscoff, *Thèse 3^e cycle*, Paris, 61 p.
- Razouls C., 1972. Estimation de la production secondaire (copépodes pélagiques) dans une province néritique méditerranéenne (Golfe du Lion), *Thèse Doct. État*, Paris, 301 p.
- Roe H. S. J., 1972. The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the Sond Cruise, 1965. The total population and general discussion, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **52**, 277-314.
- Roe H. S. J., 1975. Some new and rare species of calanoid copepods from the north-eastern Atlantic, *Bull. Brit. Mus.*, **28**, 7, 295-372.
- Scor UNESCO, 1968. Zooplankton sampling, in: *Monographs on oceanographic methods*, edited by UNESCO, Genève, 174 p.
- Seguin G., 1973. Cycles comparés du zooplancton dans l'Ouest africain et la Méditerranée sud occidentale, étude systématique quantitative et écologique, *Thèse Doct. État, Univ. Lille*, 168 p.
- Thiriot A., 1976. Les remontées d'eau (upwelling) et leur influence sur la production pélagique des côtes atlantiques du Maroc, *Bull. Inst. Pêch. Mar. Maroc*, **22**, 5-12.
- Thiriot A., 1978. Zooplankton communities in the west african upwelling area, in: *Upwelling ecosystems*, edited by Boje and Tomczak, Springer Verlag Berlin, 32-61.
- Vidal J., 1980 a. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.*, *Mar. Biol.*, **56**, 111-134.
- Vidal J., 1980 b. Physioecology of zooplankton. II Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.*, *Mar. Biol.*, **56**, 135-146.
- Vives F., 1975. Zooplankton et hydrographie des environs du Cap Blanc (N.O. de l'Afrique), *Comm. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, CM/L*, **10** (unpubl. manuscript).
- Vives F., Santamaria G., Trepât I., 1975. El zooplancton de los alrededores del estrecho de Gibraltar en junio/julio 1972, *Rés. Exp. Sci. Invest. Pesq.*, **4**, 7-100.
- Vucetic T., 1965. Quelques données sur la longueur des adultes de *Calanus helgolandicus* Claus provenant de Veliko jezero (île de Mejet), *Rapp. Comm. Int. Mer Med.*, **18**, 2, 431-438.
- Woodhead P. M. J., Riley J. D., 1957. The separation of potential males and females in stage V copepodites of *Calanus helgolandicus*, I. *Cons. Int. Explor. Mer.*, **23**, 47-50.
- Woodhead P. M. J., Riley J. D., 1959. Separation of the sexes of *Calanus finmarchicus* (Gunn.) in the fifth copepodite stage, with comments on the sex ratio and the duration in this stage, *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, **24**, 465-471.