

Zooplankton des régions côtières à upwellings saisonniers du Golfe de Guinée

Denis BINET (1)

RÉSUMÉ

Cet article tente une synthèse des travaux effectués sur le zooplankton des régions d'Abidjan et de Pointe-Noire en les situant dans le contexte écologique du Golfe de Guinée.

Du Cap Vert à l'embouchure du Zaïre, les fortes concentrations planctoniques coïncident avec les upwellings. Les zones les plus pauvres semblent la côte du Liberia et la baie de Biafra. Par contre, le plateau guinéen, malgré l'absence d'upwelling, est beaucoup moins pauvre que les régions précédentes. Ce pourrait être dû à des enrichissements d'origine terrigènes. Dans les zones d'upwelling, l'influence terrigène n'apparaît pas au premier examen. Les maximums de zooplankton ont toujours lieu pendant la saison froide. Les pics les plus importants se situent en août-septembre devant la Côte d'Ivoire, un mois plus tôt devant le Congo. Des pics secondaires ont lieu pendant les petites saisons froides du début de l'année.

Le suivi d'une station pendant plusieurs années, devant Abidjan, a montré que les déficits du régime pluviométrique et des débits fluviaux se répercutent plus fortement sur les biovolumes planctoniques que les différences d'intensité des upwellings. Les rôles respectifs des upwellings et des crues ne peuvent être distingués que par comparaison entre années « normales » et années « sèches », dans la zone sahélienne.

Il est possible de calculer douze régressions linéaires prédisant chaque mois une quantité de plancton en fonction de la température de la mer et des débits fluviaux. Au large du Congo, cet enrichissement terrigène n'a pas été mis en évidence, si ce n'est au large de quelques embouchures.

Les populations sont sensiblement les mêmes dans l'ensemble de la zone étudiée. Quand la saison chaude est bien établie, on observe à la côte un peuplement diversifié inféodé aux eaux suprathermoclineales. L'installation de la saison froide donne lieu à un mélange de communautés néritiques et sub-thermoclineales océaniques, qui augmente brusquement la diversité. Mais la plupart des espèces sub-thermoclineales amenées à la côte par le mouvement d'upwelling disparaissent, supplantées par le développement rapide de *Calanoides carinatus* et dans une moindre mesure de *Eucalanus monachus*. Ces deux espèces qui estivent au-dessous de 500 m en bordure du plateau dominant très rapidement le plancton des remontées d'eaux froides. En fin de saison froide, elles disparaissent des eaux superficielles après avoir reconstitué le stock profond. Pendant la fin de la saison froide ce sont des espèces plus petites (*Centropages chierchiai*, *Penilia avirostris*) qui deviennent prépondérantes, à la suite du remplacement des eaux d'upwelling par des eaux plus chaudes et moins salées.

La répartition verticale moyenne est marquée par une tendance à l'enfoncement sous la thermocline au fur et à mesure qu'elle se développe.

La migration ontogénique, peu prononcée chez les espèces thermophiles, peut être accusée chez certaines espèces de saison froide et avoir des implications biologiques et démographiques remarquables : alimentation des premiers stades larvaires et maintien de la population dans une aire donnée par migration entre deux courants superposés.

MOTS-CLÉS : Zooplankton — Golfe de Guinée · Upwelling — Biomasse — Copépodes · Migrations — Variations saisonnières · - Variations annuelles.

(1) Antenne O.R.S.T.O.M., C.O.B., B.P. 337, 29273 Brest cedex, France.

ABSTRACT

NERITIC ZOOPLANKTON OF THE SEASONAL UPWELLING AREAS IN THE GULF OF GUINEA

This paper attempts to synthesize the zooplankton studies off Abidjan and Pointe-Noire in the ecological background of the Gulf of Guinea.

From Cape Verde to Zaire river, heavy planktonic concentrations are related to upwellings. The poorest areas seem to be the Liberian coast and the bay of Biafra. On the contrary the guinean shelf — though without upwelling — is less poor than these areas. It might be due to terrestrial runoff nutrients. In upwelling areas the terrestrial influence is not obvious at the first look. Zooplankton maximums always occur during the cool seasons. The most important peaks are in August-September off Ivory Coast, one month before off Congo. Secondary peaks occur during small cool seasons of the outset of the year.

An Abidjan coastal station monitored during several years showed that zooplankton volumes have a better correlation with pluviometry and river flow anomalies than with upwellings intensity. The respective parts of upwellings and floods on the planktonic standing stock may only be determined in comparing data of "normal" and "dry" years in Sahel.

Off Abidjan, twelve multiple regressions predicting monthly zooplankton abundance have been computed, correlating plankton with temperature and river flow. Off Congo, this terrestrial enrichment is not obvious, except at some rivers mouths.

The planktonic populations are approximately the same in the whole studied area. During the warm season stable conditions of a diversified, oceanic suprathermoclinal community is found near the shore. At the beginning of the cold season, a mixing between neritic and oceanic subthermoclinal populations increases abruptly the diversity. But, most of the subthermoclinal species, carried towards the shore by upwellings, disappear, outnumbered by the Calanoides carinatus outburst and, in a lesser extent, Eucalanus monachus. These two species, summer-resting over the shelf slope, below 500 m, become quickly dominant in the upwelled waters plankton. Then, they disappear from superficial waters, after having restored their deep stock. During the end of the cold season, smaller species (Centropages chierchiae, Penilia avirostris) become preponderant, as warmer waters with low salinity take place.

The vertical distribution changes along the year. The bulk of zooplankton is superficial in cool season, then it sinks just under the thermocline as the thermal gradient increases and deepens.

The ontogenetic migration is weak for thermophilic species and may be important for some cold season species. Some biological and demographic consequences are discussed: feeding of the first larval stages and advection loss reduction of the population by keeping it in a given area due to the migration between two opposite currents.

KEY WORDS : Zooplankton — Gulf of Guinea — Upwelling — Biomass — Copepods — Migrations — Seasonal variations — Annual variations.

Après avoir passé en revue l'hydrologie et le phytoplancton des régions côtières soumises à une alternance de périodes stables et de remontées d'eaux (BINET, 1983), nous tenterons de rassembler, dans cet article, les conclusions des derniers travaux sur le zooplancton de cette région. En 1977 une synthèse de tous les travaux portant sur le zooplancton des régions d'upwelling de la côte ouest africaine était présentée par THIRIOT. Depuis cette date d'autres travaux ont été publiés, notamment par BINET (1977 c, 1979), DESSIER (1979, 1981), PETIT et COURTIES (1976) et PETIT (1978, 1982) sur le littoral ivoirien et congo-gabonais. On s'efforcera d'en faire ressortir les traits les plus marquants, en les situant dans le cadre des études antérieures. Il sera aussi fait appel aux travaux de MENSAH (1969, 1974) et de BAINBRIDGE (1960 a, b, 1972) qui portent sur les côtes du Ghana, Nigeria et Sierra-Leone.

1. RÉPARTITION SPATIO-TEMPORELLE DES BIOMASSES

1.1. Schéma général : le plateau continental du Cap Roxo à l'embouchure du Zaire (fig. 1)

La dynamique saisonnière des biomasses zooplanktoniques est assez bien connue dans les régions à upwellings saisonniers : le littoral de la Côte d'Ivoire au Bénin et celui du Gabon et du Congo au sud du cap Lopez. Mais en dehors de ces régions on ne dispose que de peu de données. En effet, les campagnes « Équalant » (CORCORAN et MANHKEN, 1969; KINZER, 1969; GREEZE, GORDEJEVA et SHMELEVA, 1969) ont permis de décrire à grands traits la répartition des biomasses dans l'Atlantique tropical et mettent en évidence l'enrichissement équatorial, mais les zones côtières — aux particularismes nombreux — sont négligées. Les campagnes

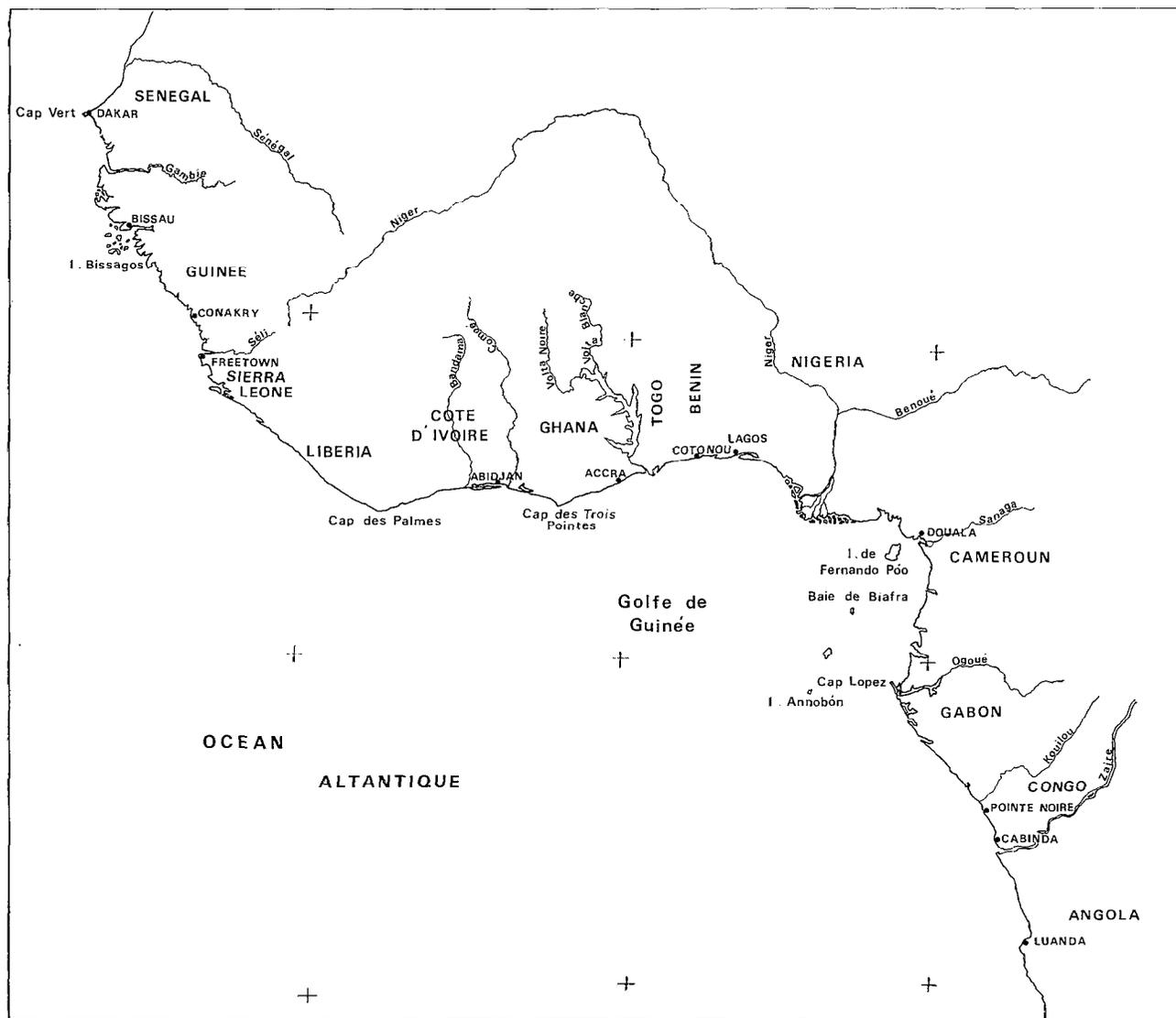


FIG. 1. — Le Golfe de Guinée, du Sénégal à l'Angola
 The Gulf of Guinea, from Senegal to Angola

« G.T.S. » organisées à la même époque (1963-64) décrivent au contraire les régions chalutables. Elles complètent les campagnes du « Cape Saint-Mary » (1952) du Cap Vert à Freetown et du Cap des Trois Pointes à Fernando-Po (BAINBRIDGE, 1972). Les concentrations de seston, chlorophylle, albumine et microbiomasse publiées par ZEITSCHEL (1969) sont très cohérentes. Elles montrent pendant la campagne G.T.S. (septembre-octobre 1963) un maximum dans la région des Bissagos, un second au cap des Palmes et un troisième (le plus important) au cap des Trois Pointes. La région côtière la plus pauvre est celle du Liberia. ZEITSCHEL (1969) publie une figure de Khromov confirmant l'existence

d'enrichissement planctonique de Dakar à Freetown, ainsi qu'à l'est du cap des Palmes. BAINBRIDGE (1972) fait état de biovolumes de plancton particulièrement élevés du cap Vert à la Gambie, en mai 1952, dans un upwelling très fort. Au sud du front des Bissagos, dans des eaux très chaudes (27 °C), les quantités de plancton sont encore relativement importantes. En septembre-octobre de la même année toute la région est baignée par des eaux très chaudes; le plancton est particulièrement pauvre au large du Sénégal, tandis que de la Guinée-Bissau à Conakry, il y a autant ou davantage de plancton qu'en mai.

Les plus fortes densités planctoniques sont obser-

vées en même temps que les températures les plus basses (20 à 24 °C), tandis que les concentrations les plus faibles se trouvent dans les régions les plus chaudes (26 à 28 °C). Il y a donc une relation manifeste entre enrichissement et présence d'upwelling, bien que ZEITSCHER note que les apports terrigènes puissent aussi contribuer à cet enrichissement, notamment le long des côtes guinéennes.

A ma connaissance, les seules données concernant la baie de Biafra proviennent de deux campagnes. L'une du cap des Trois Pointes à Fernando-Po en août-septembre 1952 (BAINBRIDGE, 1972), l'autre de Pointe-Noire à Fernando-Po en octobre 1971 (DESSIER, 1979). Les deux auteurs s'accordent sur la pauvreté de cette région. BAINBRIDGE note des quantités de plancton élevées dans l'upwelling ghanéen et très faibles de l'embouchure de la Volta au Cameroun; il relève aussi l'absence virtuelle de phytoplancton au large du Nigeria. Selon DESSIER, la frontière sud de ces eaux chaudes et pauvres passe par la latitude du cap Lopez.

Les campagnes «Égalant» (CORCORAN et MANH-KEN, 1969) montrent bien une certaine richesse en plancton des eaux semi-hauturières du cap Lopez à l'embouchure du Congo, en saison froide. Les données de KINZER (1969) et surtout les multiples campagnes de DESSIER (1981) sont encore plus éloquentes et montrent que la région du cap Lopez est — même en saison chaude — une frontière écologique.

En résumé, de la presqu'île du cap Vert à l'embouchure du Zaïre, les fortes concentrations planctoniques coïncident avec les upwellings. Les zones les plus pauvres semblent la côte du Liberia et la baie de Biafra, mais les observations y sont peu nombreuses. Par contre le plateau guinéen, malgré l'absence d'upwelling, est beaucoup moins pauvre que les régions précédentes. Les îles Bissagos marquent la limite de l'extension méridionale de l'upwelling du courant des Canaries. Durant l'hiver et le printemps boréal les quantités de plancton

sont très élevées au nord de ce front. Pendant l'été boréal le front disparaît et les biomasses sont faibles devant le Sénégal et fortes au large de la Guinée. Ceci pourrait être dû à un enrichissement d'origine terrigène. Notons aussi que le plateau continental est particulièrement large, bordé par des hauts fonds et des récifs, donc vraisemblablement plus productif qu'un plateau étroit et abrupt.

1.2. Quelques exemples de dynamique saisonnière

1.2.1. ESTUAIRE DE FREETOWN (SIERRA LEONE)

C'est, parmi les régions sans upwelling, la seule où des observations régulières aient été faites pendant un cycle annuel (BAINBRIDGE, 1960 a). À l'intérieur de l'estuaire la biomasse zooplanctonique moyenne est approximativement la moitié de ce qu'elle est à l'embouchure. Dans l'estuaire les quantités de zooplancton sont particulièrement faibles pendant la saison des pluies et juste après (août à décembre), puis deux pics sont observés en janvier et juillet quand une circulation à deux couches peut s'établir. À l'embouchure, un premier maximum a lieu en octobre, un second de décembre à février. Les crues ont donc un effet de chasse sur tout le plancton estuarien, mais lorsque la violence du courant de sortie diminue (octobre), les éléments terrigènes semblent avoir un effet bénéfique sur la production secondaire, à leur arrivée en mer. La faune est alors composée à 80 % des cladocères *Penilia avirostris*, *Evadne tergestina* et du copépode *Temora turbinata*. Au contraire durant juin et juillet la faune est plus diversifiée et montre une influence océanique (salpes : *Thalia democratica*, *Salpa cylindrica*, chaetognathe : *Khronitta subtilis*, siphonophore : *Chelophyes appendiculata*). Cette faune océanique ne pénètre pas à l'intérieur de l'estuaire, mais lorsqu'une circulation à deux couches s'établit, la recolonisation des eaux estuariennes, notamment par *Temora turbinata*, s'effectue à partir des eaux côtières. BAINBRIDGE

FIG. 2. — « Année moyenne » à la station côtière d'Abidjan et à celle du wharf de Pointe-Noire. Les moyennes sont calculées à partir des différentes séries d'observations

Abidjan : Poids secs : avril 1973 - mai 1981. — Total copépodes : février 1969 - décembre 1974. — Pointe-Noire : Poids secs et total copépodes : avril 1969 - octobre 1974. D'après BINET (1977 a), LE BORGNE et PRIVÉ (1981) et DESSIER (non publié)

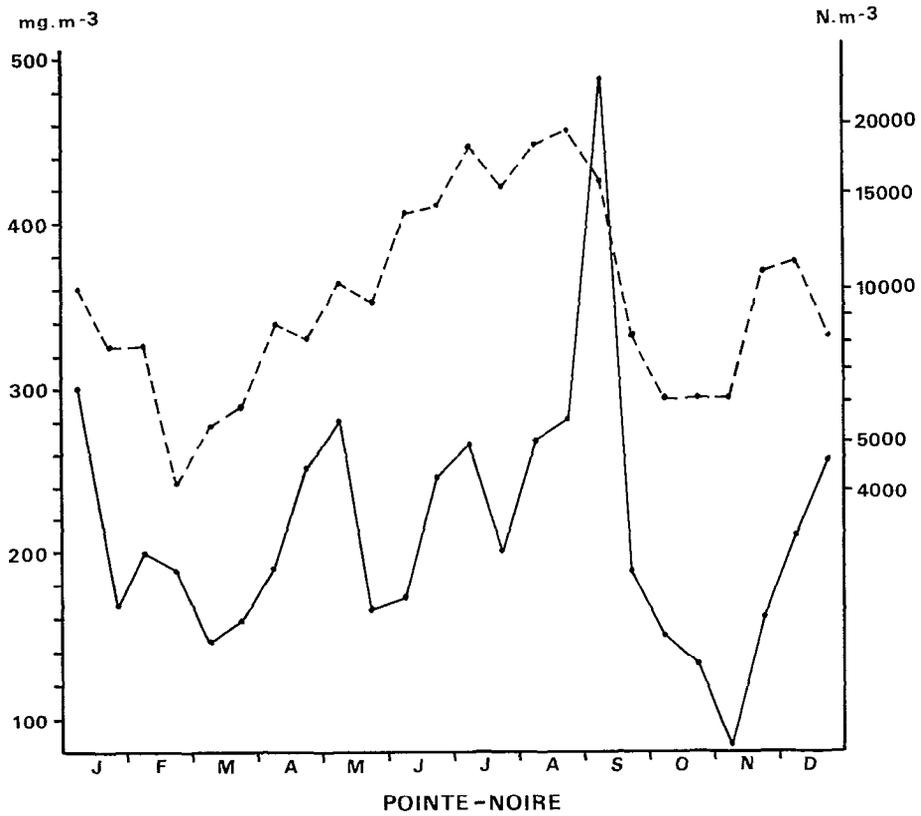
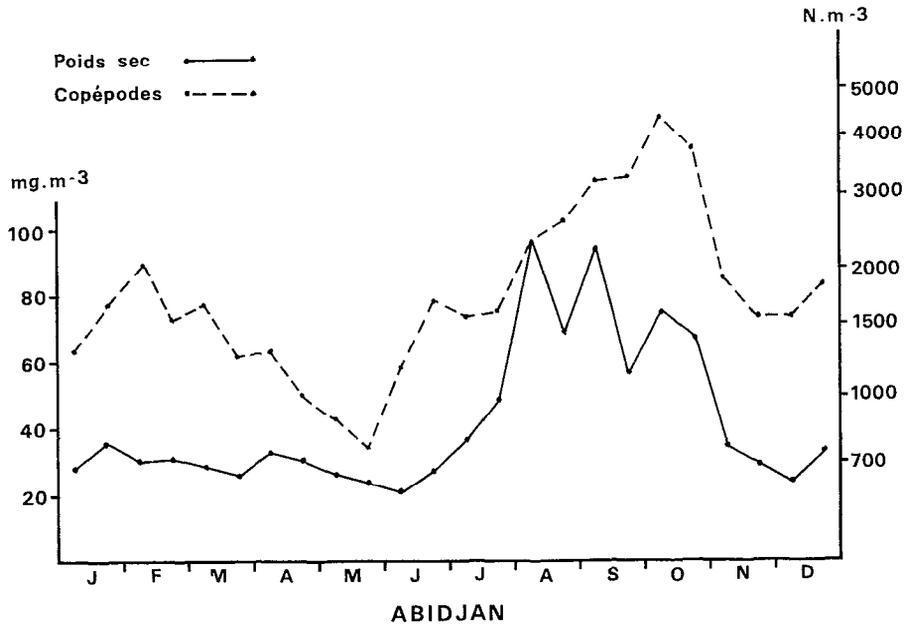
Les différences d'abondance entre les deux stations tiennent notamment à la différence de profondeur : la station d'Abidjan est située au-dessus de fonds de 35 m, celle de Pointe-Noire au-dessus de fonds de 17 m

“Average year” at the Abidjan coastal station (Ivory coast) and the Pointe-Noire wharf station (Republic of Congo). Means are calculated from different sets of data

Abidjan: Dry weights from: April 1973 to May 1981, total Copepods number from: February 1969 - December 1974. Pointe-Noire: Dry weights and total Copepods number from April 1969 to October 1974. Solid line: dry weight, dashed line Copepods number.

From BINET (1977 a), LE BORGNE et PRIVÉ (1981) et DESSIER (unpublished)

The differences in plankton abundance between the two stations are related to the situation of these stations over different depths. The Abidjan samples were collected over 35 m depth, the Pointe-Noire samples over 17 m depth only



attribue l'implantation d'une faune océanique dans les eaux côtières à une modification saisonnière de la circulation régionale.

1.2.2. GOLFE IVOIRIEN

Vingt-huit campagnes échelonnées sur trois ans et une station côtière suivie pendant 10 ans (fig. 2), permettent de dresser un schéma cohérent (BINET, 1979). A l'est du cap des Palmes il se produit fréquemment des remontées d'eaux, même pendant la saison chaude. Assez brèves, elles parviennent néanmoins à accroître passagèrement la biomasse le long de la côte. En effet, le courant de Guinée fait dériver vers l'est les lentilles d'eaux d'upwelling et l'enrichissement qui leur est associé. Cependant la biomasse secondaire décroît progressivement du début à la fin de la saison chaude et atteint son minimum en mai. En juin, lors de la première crue, on assiste à une très légère augmentation des quantités de plancton dans les eaux les plus côtières. Puis en juillet les upwellings se déclenchent, d'abord dans la région du cap des Palmes, dans tout le golfe ensuite. Les teneurs en plancton augmentent sur l'ensemble du plateau et même au-delà. Elles demeurent élevées en septembre et même en octobre, après l'interruption des upwellings. Il y a en effet enrichissement à partir des effluents de la grande crue. Puis l'inversion du courant de surface en octobre bloque dans l'ouest les dernières eaux remontées, et appauvrit sérieusement le milieu en éléments nutritifs. Il n'y a plus qu'une seule couche de courant et toute la biomasse dérive avec elle. En saison chaude, la biomasse secondaire diminue partout, la frange côtière reste généralement la plus riche.

La succession saisonnière des événements est vraisemblablement la même à l'est du cap des Trois Pointes, jusqu'à Cotonou (BAINBRIDGE, 1972; MENSAH, 1969). L'extension du maximum hivernal de zooplancton vers l'est dépend elle-même de l'extension de l'upwelling côtier qui est parfois observé jusqu'à Lagos (LONGHURST, 1964), mais dont la probabilité d'apparition décroît d'ouest en est.

1.2.3. PLATEAU CONGO-GABONAIS

Vingt-deux campagnes entre le cap Lopez et Lobito ainsi qu'une station côtière suivie pendant six ans (fig. 2), fournissent un échantillonnage analogue à celui de la Côte d'Ivoire (DESSIER, 1979). Schématiquement, la succession des saisons chaude et pauvre, froide et riche semble la même. En fait il existe plusieurs différences avec le modèle ivoirien :

— L'ensemble du cycle thermique est d'environ trois semaines plus précoce à Pointe-Noire qu'à Abidjan, à cause de la différence de latitude (MERLE et LE FLOCH, 1978).

— En Côte d'Ivoire, saisons fraîche et humide coïncident, c'est l'inverse sur le littoral du Gabon et du Congo où la saison des upwellings est parfaitement sèche.

— Dans le golfe ivoirien la succession des événements observés peut être interprétée comme l'évolution de phénomènes locaux sous l'influence de la circulation côtière. Le long de la côte congogabonaise il faut faire appel à des phénomènes plus lointains : courant de Benguela, de Lomonosov, eaux du Zaïre... Les changements saisonniers sont davantage liés au transit des masses d'eau. Pour ces diverses raisons le décalage entre les événements écologiques de Pointe-Noire et d'Abidjan pourra largement excéder les trois semaines de décalage thermique.

La grande saison chaude est uniformément pauvre sur l'ensemble du plateau, à l'exception de quelques zones côtières enrichies par les apports fluviaux de l'Ogoué, du Kouilou, éventuellement du Zaïre. A la côte, le refroidissement de petite saison froide (décembre-janvier) peut être très prononcé et s'accompagner de fortes biomasses planctoniques; d'autres refroidissements, moins intenses, interrompent la saison chaude. De brèves poussées phytoplanctoniques peuvent se produire (février, avril 1974), liées à des dessalures, donc à des apports terrigènes. Le maximum qui apparaît en avril-mai au cours de l'année moyenne (fig. 2) paraît coïncider avec la crue du Kouilou (cf. BINET, 1983). En mai, la thermocline commence à remonter dans le sud, les quantités de plancton augmentent, plus particulièrement au large du Cabinda où de très fortes quantités de phytoplancton sont probablement dues aux effluents du Zaïre en crue (DESSIER, 1981).

Pendant le début de la saison froide (juin-juillet) l'accroissement des biomasses est particulièrement sensible aux accores à cause du développement d'une population de *Calanoides carinatus* qui accompagne l'upwelling. Au contraire, en fin de saison froide (septembre), les biomasses maximales sont à la côte, dues à une communauté d'affinités plus néritiques : *Penilia avirostris*, *Temora turbinata*, *Centropages chierchiae*, amenées du sud du cap Lopez par la circulation côtière. Ce phénomène marque la transition grande saison froide - petite saison chaude. Cependant, au wharf de Pointe-Noire même, la grande saison froide est marquée par deux maxima : en juillet et septembre. Ils correspondent à la double origine des eaux côtières en saison froide. Jusqu'en juillet, ce sont des eaux issues de la branche S.-E. du courant de Lomonosov, puis après inversion de la circulation générale (GUILLERM, 1981), ce sont les eaux du courant de Benguela (moins salées) qui sont soumises à upwelling.

L'arrivée d'eaux benguéléennes rajeunit les peuplements et fait d'abord chuter la biomasse. Elle augmente ensuite jusqu'en septembre, en même temps que se développe la communauté à *Penilia*, *C. chierchiai*, *T. turbinata*. Puis avec le retour des eaux chaudes et dessalées les biomasses diminuent rapidement et passent par un minimum début novembre.

1.3. Conclusion à la répartition des biomasses

Les travaux de Touré (1972) montrent qu'au contraire des régions précédentes, au Sénégal, la biomasse est maximale en avril. Les îles Bissagos marquent donc une frontière entre des écosystèmes de type boréal, et des écosystèmes de type austral à maximum de biomasse en août-septembre (région ivoiro-ghanéenne et sud du cap Lopez).

En conclusion, dans les upwellings saisonniers, le maximum zooplanctonique coïncide approximativement avec le minimum thermique. À l'inverse, dans les régions hydrologiquement stables on pourrait s'attendre à un maximum planctonique après la saison des pluies, c'est-à-dire pendant la saison chaude, s'il est permis de généraliser les observations de BAINBRIDGE (1960 a) devant la Sierra Leone à l'ensemble des côtes guinéennes.

Il n'y a pas de grandes différences entre les moyennes des bio-volumes par déplacement aux stations côtières de Freetown ($0,35 \text{ ml.m}^{-3}$) et d'Abidjan ($0,37 \text{ ml.m}^{-3}$), d'après BAINBRIDGE (1960 a) et LE BORGNE et PRIVÉ (1980). Ce qui prouverait que dans certains cas au moins, la biomasse secondaire développée à partir d'enrichissements terrigènes peut valoir celle qui dépend des upwellings saisonniers. Il est vrai que la station de Freetown est à l'embouchure du fleuve et que la biomasse décroît probablement assez rapidement sur le reste du plateau. Dans le golfe ivoirien, la biomasse moyenne mesurée de la côte aux accores est $0,27 \text{ ml.m}^{-3}$ (BINET, 1972). Ces valeurs semblent significativement supérieures aux moyennes des 7 campagnes de DESSIER (1981) sur le plateau congo-gabonais : $0,12 \text{ ml.m}^{-3}$, pour la frange côtière, comme pour l'ensemble du plateau et des accores. Toutes ces valeurs sont notablement inférieures à la moyenne des mesures de Touré (1972), au Sénégal : $0,52 \text{ ml.m}^{-3}$.

2. PRINCIPAUX PEUPELEMENTS

Les peuplements planctoniques sont très diversifiés, avec néanmoins une dominance de copépodes. Il arrive cependant que les ostracodes atteignent des effectifs équivalents, ou même supérieurs (BINET, 1977 a). L'espèce la plus abondante est *Euconchoecia chierchiai*.

Malgré les particularismes des diverses régions côtières du golfe de Guinée, l'endémisme est peu développé. Le seul exemple incontestable est celui de *Nyctiphanes capensis*. Cet euphausiacé, le seul présent au-dessus du plateau congolais, disparaît complètement au-delà des accores (DESSIER, 1981). L'espèce, décrite en Afrique du Sud, y a longtemps été considérée comme endémique (BODEN, 1955). Il est vraisemblable qu'il y a continuité du stock, de Pointe-Noire au Cap. Par contre, dans l'upwelling mauritanien, nous avons rencontré des essaims d'un euphausiacé très similaire. Casanova (1974) n'hésite d'ailleurs pas à l'identifier à *N. capensis*. S'il s'agit de la même espèce, il est à peu près évident qu'il y a séparation totale entre les deux populations. En effet, *N. capensis* n'a jamais été signalé dans la région ivoirienne (BINET, 1976 a).

À cette exception près, et d'après les travaux de GAUDY et SEGUIN (1964), MARQUES (1947, 1949, 1951 a, b, 1957, 1961), BAINBRIDGE (1960 a et b, 1972), BINET (1978), MENSAH (1969, 1974), DESSIER (1981), BINET et DESSIER (1971), il semble que les peuplements néritiques soient sensiblement les mêmes du cap Vert au Congo, ce qui pose d'ailleurs le problème de la continuité des stocks de part et d'autre des régions de stabilité hydrologique.

Diverses méthodes d'analyses multivariées ont permis de dégager les peuplements caractéristiques des différentes saisons hydrologiques devant Abidjan et Pointe-Noire (BINET, 1978; DESSIER, 1981). On retiendra cinq groupes, dont on citera seulement les espèces ou les taxons les plus typiques.

2.1. Peuplement des eaux chaudes superficielles

On l'observe à la côte, quand la saison chaude est bien établie (couche homogène au-dessus d'une thermocline profonde et bien marquée), devant le Congo ou la Côte d'Ivoire, ainsi que devant la Sierra Leone, en dehors des crues. Ce peuplement, inféodé aux eaux tropicales, témoigne toujours d'une influence hauturière quand on le trouve à la côte. Les espèces les plus caractéristiques sont : *Undinula vulgaris*, *Paracalanus aculeatus*, *Clausocalanus furcatus*, *Euchaeta marina*, *Centropages furcatus*, *Acartia danae*, *Farranula gracilis*. Liées à des eaux chaudes suprathermoclineales, oligotrophes, ces espèces ne sont jamais très abondantes et disparaissent complètement en saison froide.

Signalons aussi que les crustacés décapodes holoplanctoniques (*Lucifer faxonii*) ou méroplanctoniques (larves) passent par un maximum pendant la saison chaude. Néanmoins, en Côte d'Ivoire, ce maximum n'a lieu qu'à la faveur de petits enrichissements qui interrompent la saison oligotrophe : remontée de la thermocline, crues (BINET, 1977 b).

2.2. Peuplement très néritique

En période de crue, la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire) exporte vers la mer d'importantes quantités d'eau douce avec leur peuplement associé. *Acartia clausi* qui vit habituellement dans les eaux saumâtres de la lagune (RAHM, 1964), se trouve ainsi rejeté en assez grand nombre avec les effluents lagunaires. BAINBRIDGE (1960 a) remarque aussi qu'*A. clausi* est, au centre de l'estuaire de la rivière de Sierra Leone, l'espèce la plus abondante, en période de dessalure.

Les maxima de *Paracalanus scotti* ont lieu au moment des crues également, devant Abidjan. Néanmoins, cette espèce, bien que très inféodée aux eaux côtières est beaucoup moins liée que la précédente aux apports saumâtres. Elle est présente presque toute l'année près de la côte, de même qu'*Oithona nana* dont les préférences hivernales sont plus nettes. A Pointe-Noire *P. scotti* et *O. nana* constituent l'essentiel du peuplement côtier hivernal. Les influences terrigènes y sont alors minimales (saison sèche). En fin de saison froide, une veine d'eau plus chaude (mélange d'eaux guinéennes et benguéléennes) disperse sur tout le plateau la population de *P. scotti* et *O. nana* (DESSIER, 1979). Néanmoins ce peuplement côtier se reconstitue pendant toute la saison chaude.

Pseudodiaptomus serricaudatus est encore une espèce à affinités saumâtres. Cependant son maximum dans l'estuaire de Sierra Leone a lieu après les crues. Dans les eaux ivoiriennes on note sa préférence pour les eaux froides et les saisons de décharge. Devant Pointe-Noire on observe également la pérennité de l'espèce, avec une préférence hivernale. DESSIER (1979) note son absence au nord du cap Lopez.

Parmi les espèces les plus abondantes recueillies par Marques (1955, 1961) dans la région de Guinée-Bissau on relève *Paracalanus scotti*, *Oithona nana* ainsi que *Pseudodiaptomus serricaudatus* en petit nombre et pendant la saison fraîche. Ce sont des indices d'une communauté néritique bien développée.

On constate donc que le maximum annuel de ces espèces néritiques est loin d'avoir lieu dans les mêmes conditions hydroclimatologiques selon les localités. A l'exception d'*Acartia clausi*, franchement lié aux eaux saumâtres, les autres espèces se développent dans des gammes variées d'eaux côtières, leur abondance maximale se produisant vraisemblablement lors de la plus grande richesse du milieu en certains éléments trophiques : saison chaude et débit modéré de la rivière de Sierra Leone, saison froide et apports terrigènes devant la Côte d'Ivoire, saison froide sans effluents continentaux sur le plateau congo-gabonais.

2.3. Peuplements subthermoclinaux océaniques

Lorsque les premiers upwellings de saison froide se déclenchent, on voit apparaître à la station côtière d'Abidjan (où le plateau continental est étroit), un certain nombre d'espèces océaniques subsuperficielles. La diversité augmente brutalement, mais brièvement car ces espèces sont incapables de se développer dans les eaux néritiques et font place à un autre peuplement. La liste de ces espèces subthermoclinales serait longue; on ne citera que les plus caractéristiques, selon BINET (1978) :

<i>Euaelideus giesbrechti</i>	<i>Pleuromamma gracilis</i>
<i>Paivella inaciae</i>	<i>Lucicutia gemina</i>
<i>Euchaeta hebes</i>	<i>Haloptilus longicornis</i>
<i>Scotceithrix bradyi</i>	<i>Oithona setigera</i>
<i>Scotceithricella ctenopus</i>	<i>Agelus flaccus</i>
<i>S. tenuiserrata</i>	<i>A. limbatus</i>
<i>S. dentata</i>	<i>Urocorycaeus furcifer</i>
<i>Temoropia mayumbaensis</i>	

Au large du Congo, le même phénomène d'établissement de l'upwelling est caractérisé également par l'apport à la côte d'espèces subsuperficielles du proche large. Leur abondance reste faible, mais leur présence est très caractéristique de l'établissement de la grande saison froide; ce sont, d'après DESSIER (1981) :

<i>Mecynocera clausi</i>	<i>Lubbockia squillimana</i>
<i>Lucicutia flavicornis</i>	<i>Farranula rostrata</i>
<i>L. clausi</i>	

La différence entre les espèces retenues par les deux auteurs tient certainement — outre les vicissitudes de l'échantillonnage et les biais des méthodes de classification employées — à la différence de largeur des plateaux continentaux. La station d'Abidjan est à 2 milles d'un canyon (le « trou sans fond ») et à 10 milles du talus, tandis que la station de Pointe-Noire est située à 30 milles du bord du plateau, donc plus éloignée des influences profondes. Les espèces citées au Congo semblent vivre moins profond que celles retenues devant la Côte d'Ivoire, conformément aux observations de HOPKINS *et al.* (1981), selon qui l'avancée vers la côte est fonction de la profondeur de répartition spécifique.

2.4. Peuplement pionnier de grande saison froide

Dès le début du refroidissement, en même temps que les espèces précédentes, apparaissent *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus*. Mais, à la différence des espèces subthermoclinales, elles ont passé la saison chaude à des profondeurs importantes, supérieures à 500 m, au voisinage du talus, au stade C5. Leur apparition au-dessus du plateau continental ne résulte donc pas seulement d'un

entraînement passif. Une migration active les a auparavant amenées aux immersions où prennent naissance les remontées d'eaux. Et, dès qu'un refroidissement un peu intense se produit, on les voit apparaître sous forme de C5 ou le plus souvent d'adultes. Une multiplication intense a lieu pendant toute la grande saison froide. *C. carinatus* devient fréquemment l'espèce dominante dans les upwellings de la Mauritanie à l'Afrique du Sud (BINET et SUISSÉ DE SAINTE-CLAIRE, 1975). Elle colonise le plateau continental et les accores, où se font sentir les influences enrichissantes de l'upwelling, mais elle reste un peu moins abondante dans les régions les plus côtières, particulièrement lorsque le plateau est large (DESSIER, 1981). A la fin de la saison froide, les C5 issus de la dernière génération s'enfoncent au-delà du plateau continental (BINET et SUISSÉ DE SAINTE-CLAIRE, 1975) et reconstituent le stock qui va passer la saison chaude à l'état de vie ralentie. D'après les observations de PETIT et COURTIES (1976) la reconstitution du stock estivant a lieu pendant toute la saison froide.

E. monachus a un comportement similaire, mais attire moins l'attention parce qu'il est moins strictement inféodé aux eaux les plus froides. Le mode de sa distribution correspond en effet à une température superficielle de 22 °C, contre 20 °C pour *C. carinatus* (DESSIER, 1981). Son développement dans les eaux d'upwellings ne donne pas non plus lieu à la même explosion démographique que *C. carinatus*.

2.5. Peuplement de fin de saison froide

Dès que s'amorce le réchauffement (fin août), les effectifs de *Calanoides carinatus* diminuent et on assiste au très important développement d'autres copépodes calanoïdes plus petits (*Centropages chierchiae*, *Temora turbinata*) ainsi que du cladocère *Penilia avirostris*. Puis, peu à peu, ces peuplements font place, à leur tour, aux espèces de saison chaude, mentionnées au § 2.1.

L'évolution des peuplements du début à la fin de la saison froide a des allures de « succession écologique » : augmentation rapide, mais brève, de la diversité, avec l'apparition des espèces subthermoclineales, rapidement éliminées par le développement de quelques grands phytophages (*Calanoides carinatus*, *Eucalanus monachus*), puis diversification progressive du peuplement avec des espèces plus petites, omnivores et vraisemblablement plus aptes à recueillir des particules plus fines (*Centropages chierchiae*, *Temora turbinata*). Ce dernier peuplement est responsable des biomasses les plus élevées de l'année et vraisemblablement des productions les plus fortes, étant donné la succession rapide des générations sexuées chez les copépodes (BINET, 1977 b) ou asexuées chez les cladocères. Dans le nord

du golfe de Guinée, ce peuplement paraît particulièrement adapté à exploiter l'accroissement de production induit par les crues qui succèdent aux upwellings. Dans la région congo-gabonaise, on ne peut invoquer ce phénomène, bien qu'en fin de saison froide des masses d'eau moins salées venues du cap Lopez s'étendent sur le plateau, à la place des eaux d'upwellings.

Notons que la « succession » de saison froide, schématisée par trois peuplements — eux-mêmes résumés à quelques espèces — se déroule en trois mois environ.

Dans tout ce qui précède, on a mis l'accent sur les espèces caractéristiques de chaque saison; on a délibérément omis les espèces pérennes, eurhythmes, qui peuvent néanmoins atteindre des effectifs élevés (*Paracalanus parvus*, *Ditrichocorycaeus africanus*, *Onychocorycaeus giesbrechti*...) et jouer un rôle important dans l'économie des écosystèmes.

3. RÉPARTITION VERTICALE : STATIQUE ET DYNAMIQUE

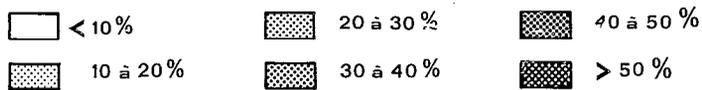
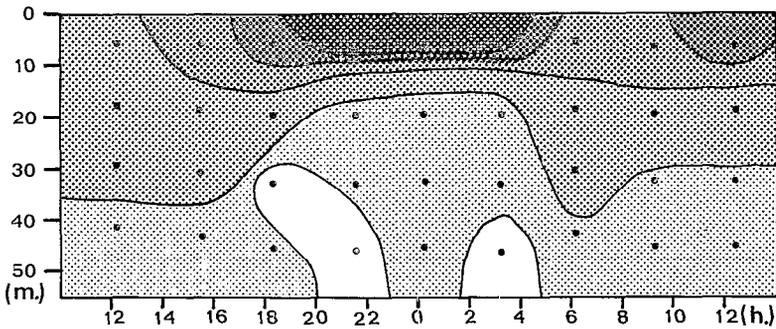
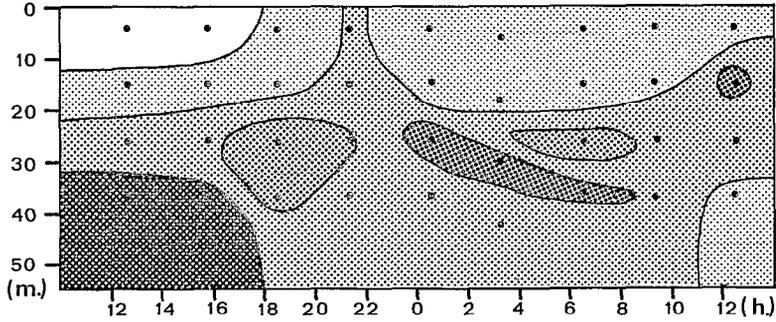
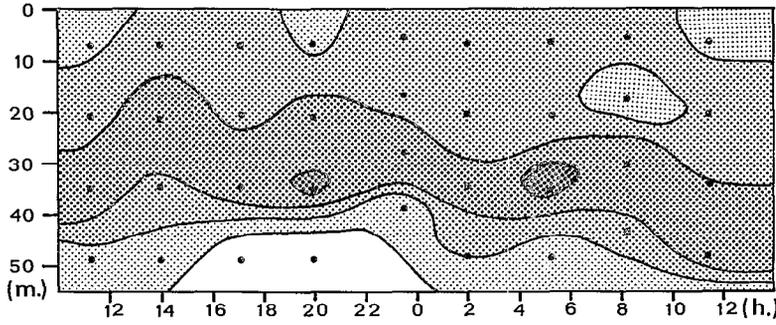
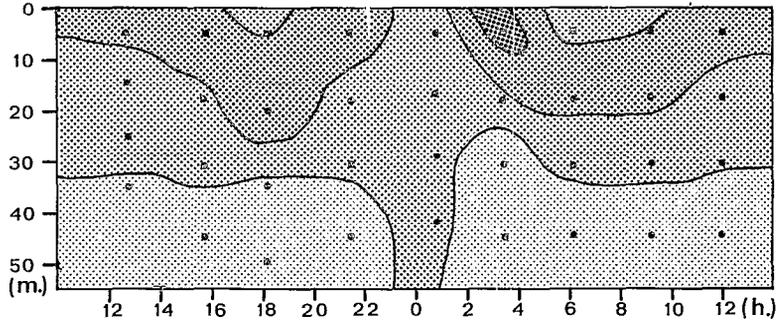
Physiologie et éthologie des animaux planctoniques dépendent largement de la profondeur à laquelle ils habitent, ainsi que des éventuelles migrations verticales auxquelles ils peuvent se livrer. Leur répartition horizontale elle-même dépend également de leur distribution verticale : en traversant des masses d'eaux superposées, ils peuvent être déplacés dans des directions différentes.

3.1. Migrations nyctémérales, saisonnières, ontogéniques

La manifestation la plus frappante des changements de répartition verticale du zooplancton est la montée vers la surface à la tombée de la nuit. La plupart des observations font état d'une migration de type classique (BINET, 1977 a, 1978) : les animaux montent vers les couches superficielles à la fin de la journée, y demeurent la nuit et regagnent les profondeurs diurnes à l'aube. Dans certains cas, on observe la « dispersion de minuit » : les planctontes se dispersent sur toute la colonne d'eau au milieu de la nuit. Enfin, rarement, on observe une migration inverse avec un maximum superficiel diurne (fig. 3).

DESSIER (1981), à partir de pêches verticales avec un filet fermant au-dessus du talus continental congolais, distingue plusieurs catégories de copépodes selon l'amplitude de leur migration. Cependant, la méthode utilisée ne lui permet pas de détecter d'éventuelles migrations à l'intérieur de la couche 0-50 m. On retiendra les groupes suivants :

— Espèces superficielles ne migrant pas ou peu hors de la couche 0-50 m : On retrouve les espèces



estivales : *Undinula vulgaris*, *Paracalanus aculeatus*, *Centropages furcatus*, *Farranula gracilis*, *Temora stylifera*, ainsi que des espèces néritiques en petit nombre : *Paracalanus scolli*, *Centropages chierchiae*, *Eucalanus pileatus*, *Ditrichocorycaeus africanus*.

— Espèces profondes, toujours au-dessous de 200 m : Ce groupe comprend de nombreuses espèces dont on ne citera que *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus* (en dehors des saisons froides).

— Espèces migrant entre 0 et 100 m : *Calanus minor*, *Temora turbinata*, *Acartia danae*, *Oncaea venusta*.

— Espèces migrant entre 0 et 200 m : *Neocalanus gracilis*, *Eucalanus subtenuis*, *Oncaea conifera*, *O. mediterranea*, *O. curta*.

— Espèces migrant de la surface à plus de 200 m : *Pleuromamma abdominalis*, *P. gracilis*, *P. xiphias*.

On peut essayer d'interpréter globalement les migrations nycthémerales en termes de modifications de peuplements. Par des analyses multivariées de la composition spécifique pendant 24 heures au-dessus du plateau ivoirien, BINET (1978) dégage plusieurs schémas de rythme circadien, suivant les saisons. En saison froide (septembre), aucune thermocline ne s'oppose aux migrations : il y a néanmoins peu de modifications de structures du peuplement au cours du cycle nycthémeral, hormis une certaine remontée d'espèces profondes en subsurface au milieu de la nuit. En petite saison chaude (décembre) il existe une forte stratification verticale des peuplements qui s'atténue nettement au crépuscule (montée des espèces profondes) et légèrement à l'aube (retour progressif vers les niveaux diurnes). Au milieu de la nuit les espèces profondes atteignent le niveau superficiel. En mai, les eaux chaudes superficielles sont à leur plus grande épaisseur ; la stratification verticale des espèces est très nette. Pendant la journée les peuplements de la couche superficielle sont pauvres, caractérisés par des Pontellidés et par la plupart des éléments de la

faune chaude (*Farranula gracilis*, *Undinula vulgaris*, *Calocalanus pavo*, *Oncaea media*, *Corycaeus speciosus*). Au crépuscule, des espèces issues des couches profondes parviennent au-dessus de la thermocline et s'y maintiennent pendant la nuit. À l'aube, le retour vers l'état diurne se fait progressivement.

Répartition verticale et migration nycthémerale varient donc au cours des saisons. Il existe une tendance générale à l'enfoncement sous la thermocline au fur et à mesure qu'elle apparaît et que son gradient se renforce. Cette migration saisonnière est bien visible sur le plateau ivoirien (BINET, 1977 a, b : fig. 4).

La migration ontogénique est une intégration de toutes les migrations qui se succèdent pendant la vie d'un individu. Elle est mise en évidence par les répartitions verticales moyennes des stades successifs d'une même espèce. Au large de la Côte d'Ivoire BINET (1977 b) parvient aux résultats suivants (fig. 5) :

— la plupart des espèces ont une migration « descendante » : les stades jeunes sont les plus superficiels et les stades âgés vivent plus profondément ;

— l'exemple inverse de migration « ascendante » est celui d'*Euchaeta paraconcinna* : les stades jeunes vivent en profondeur et montent vers la surface au cours de leur développement ;

— enfin, chez quelques espèces : *Centropages*, *Temora*, la répartition verticale reste constante d'un stade à l'autre, il n'y a pas de migration ontogénique ;

— il existe chez *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus* deux modes de migration suivant les générations, d'amplitudes très différentes. Il y a une remontée des profondeurs d'estivage (500 à 800 m) des C5 qui donneront naissance à la population hivernale superficielle, migration descendante des générations qui se succèdent au-dessus du plateau pendant la saison froide (BINET et SUISSE DE SAINTE

←

FIG. 3. — Migrations nycthémerales en différentes saisons, au large de Grand-Bassam (Côte d'Ivoire). Les quantités de zooplancton sont exprimées aux différentes profondeurs en pourcentage du volume sédimenté total de chaque série de récoltes. Les points matérialisent l'heure et la profondeur moyennes des récoltes. L'isotherme 24 °C (proche de la thermocline) est situé aux profondeurs suivantes :

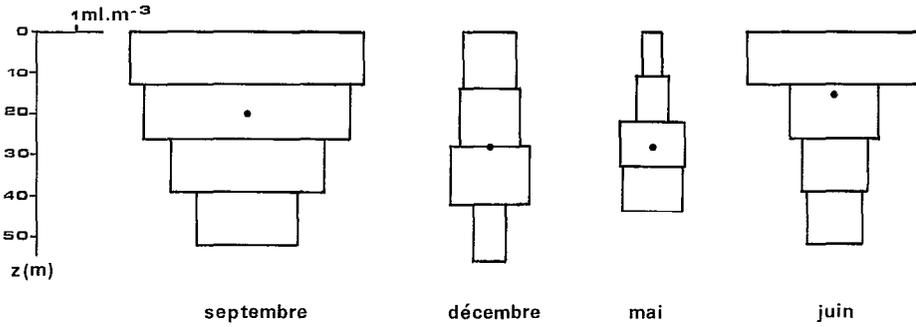
24 m en décembre 1971 (Petite saison chaude),
30 m en mai 1973 (Grande saison chaude),
18 m en juin 1972 (Début de la grande saison froide).

Il est inexistant en septembre 1971 (fin de la grande saison froide). D'après BINET (1972)

Diurnal migrations in different seasons, off Grand-Bassam (Ivory Coast). Amounts of zooplankton are expressed at the different depths in percent of the total settled volume of each samples set. The dots show the mean depth and time of samplings. 24 °C isotherm (close to the thermocline) is at the following depths:

24 m in December 1971 (little cold season)
30 m in May 1973 (great warm season),
18 m in June 1972 (beginning of the great cold season)

From BINET (1972)



Repartition verticale du zooplancton sédimenté

moyenne sur 24 h

FIG. 4. — Migration saisonnière au large de Grand-Bassam (Côte d'Ivoire). Répartitions verticales moyennes pendant 24 h (cf. fig. 2)
 Seasonal vertical distribution off Grand-Bassam (Ivory Coast). The zooplankton concentration of each depth interval is the mean of the 9 concentrations recorded during the 24 h sampling (see fig. 2)

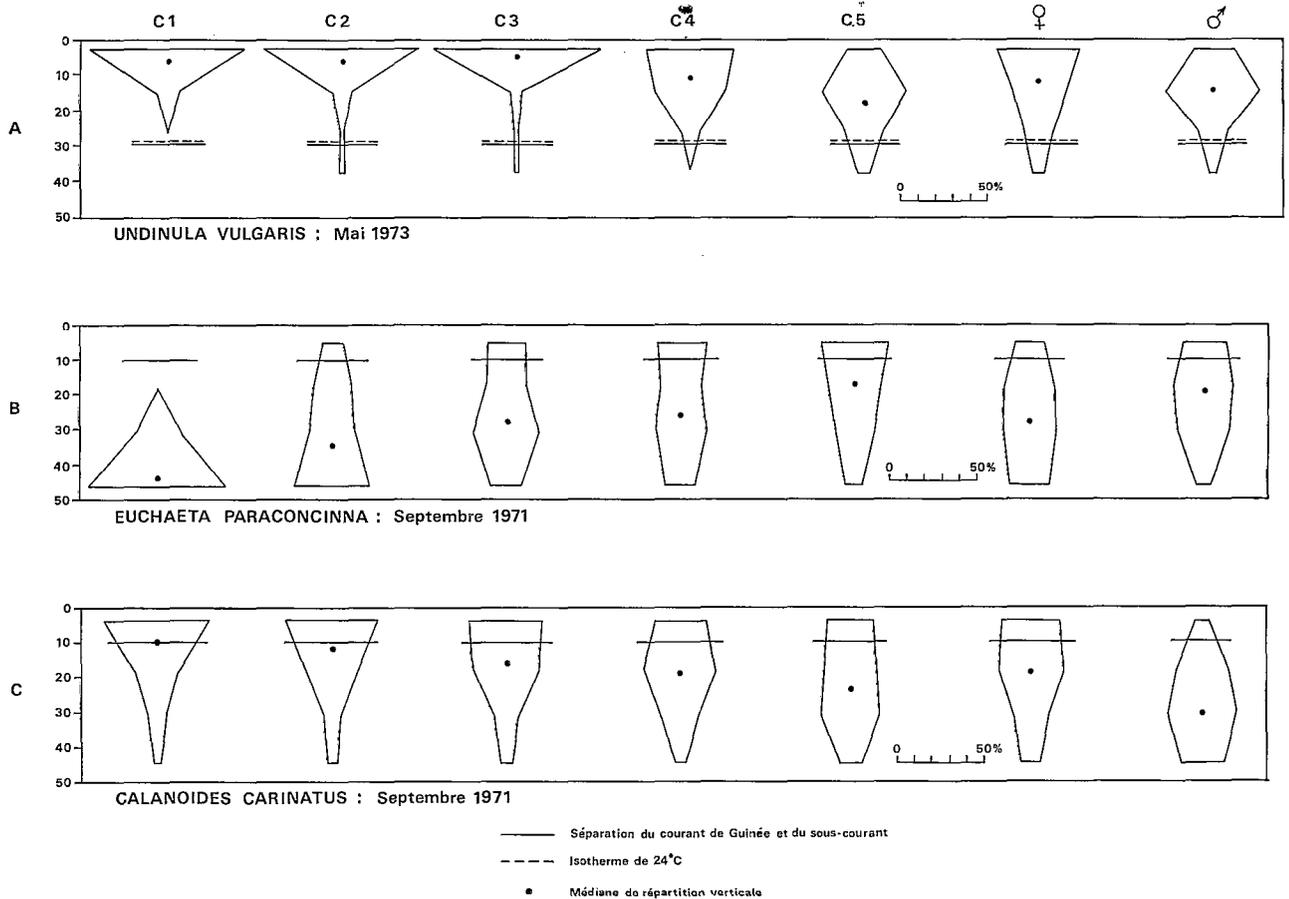


FIG. 5. — Migrations ontogéniques de quelques espèces : répartition verticale moyenne (pendant 24 h) des stades copépodites
 (a) Migration descendante d'une espèce thermophile en saison chaude, la quasi-totalité des individus sont au-dessus de la thermocline dans le courant de Guinée. (b) Migration ascendante en saison froide. (c) Migration descendante en saison froide, la répartition verticale chevauche les deux courants

D'après BINET (1977 b) et BINET et SUISSE DE SAINTE-CLAIRE (1975)

Ontogenetic migrations of three species : mean 24 h vertical distribution of the copepodid stages

(a) Downward migration of a thermophilic species in warm season, almost all the individuals are above the thermocline in the Guinea current. (b) Upward migration in cold season. (c) Downward migration in cold season, the population inhabits in the two currents.
 From BINET (1977 b) and BINET & SUISSE DE SAINTE-CLAIRE (1975)

CLAIRE, 1975) et, enfin, reconstitution du stock estival profond par des C5 (PETIT et COURTIES, 1976).

3.2. Quelques implications biologiques

L'importance écologique des migrations nycthé-
mérales a été maintes fois discutée et le sujet n'est
pas épuisé. On envisagera seulement quelques-unes
des conséquences biologiques des migrations à long
terme : ontogéniques et saisonnières.

L'enfoncement du maximum zooplanctonique qui
accompagne celui de la thermocline au cours de la
saison chaude est un phénomène général, auquel
ne font exception que les espèces les plus thermo-
philes. Cette migration limite l'élévation de tempé-
rature à subir et par conséquent la dépense énergé-
tique qu'elle entraîne. Elle permet également le
maintien des espèces au niveau de la production
primaire maximale : en saison froide dans les couches
superficielles, en saison chaude au niveau de la
thermocline.

Les migrations ontogéniques entre deux courants
relèvent de comportements plus élaborés qui ont
des conséquences remarquables. Dans le golfe
ivoirien -- comme sur toute la côte nord du golfe
de Guinée, -- la circulation superficielle (courant
de Guinée) se fait en sens contraire de la circulation
profonde (sous-courant ivoirien). Ce schéma est

FIG. 6. — Rôle des migrations ontogéniques dans le transport
de quelques espèces à différentes saisons

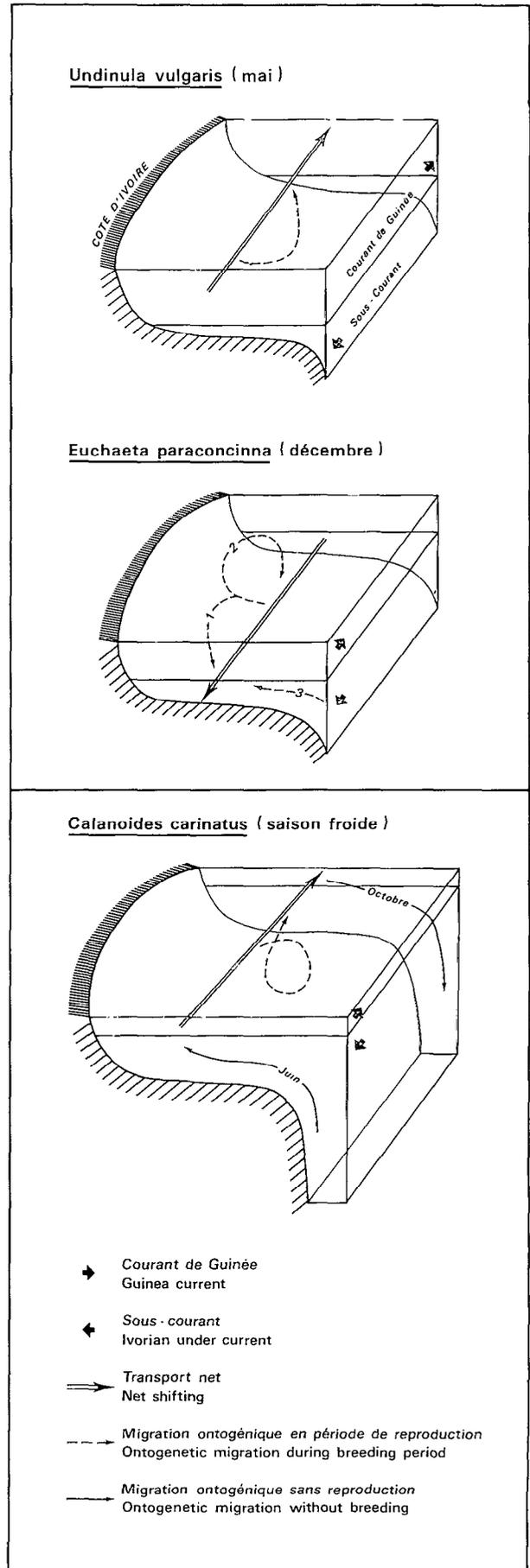
Undinula vulgaris (migration descendante) : les copépodites au
cours de leur développement ne descendent pas au-dessous du
courant de Guinée : transport vers l'est. *Euchaeta paraconcinna*
(migration ascendante) : si les copépodites restent dans la cou-
che inférieure le transport se fait vers l'ouest ; mais si les copé-
podites âgés atteignent la couche superficielle le mouvement
net est ralenti. *Calanoides carinalus* (migration descendante) :
pendant la période de reproduction (saison froide), le dévelop-
pement des copépodites se fait dans les deux couches de cou-
rant, ce qui réduit le transport net vers l'est. A la fin de la saison
froide les C5 s'enfoncent au-delà du plateau.

D'après BINET (1977 b)

Diagram showing the horizontal transport of several species
through their ontogenetic migration, at different seasons

Undinula vulgaris (downward migration) : during their develop-
ment, the copepodid stages don't dive below 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 old stages reach the superficial layer, the
net shifting is slowed. *Calanoides carinalus* (downward migra-
tion) : during the breeding period (cool season), the develop-
ment of copepodid stages occurs in the two currents layers, that
reduces the eastward net shifting. At the end of the cold season
the fifth copepodid stages sink off the continental shelf.

From BINET (1977 b)



sans doute assez fréquent tout autour du golfe pour que l'évolution ait pu privilégier certains comportements migratoires adaptés.

On peut en effet considérer qu'une masse d'eau superficielle passe progressivement, mais inéluctablement, d'un état eutrophique à un état oligotrophique — si elle n'est pas purement et simplement vouée à un état oligotrophique permanent. Les planctontes non migrateurs, ou ceux dont la migration est insuffisante pour les extraire de la couche superficielle bénéficieraient d'un environnement stable ou évoluant lentement vers un état oligotrophique (fig. 6). Les copépodes thermophiles considérés comme herbivores (*Undinula vulgaris*) ou carnivores (*Farranula gracilis*, *Oncaea media*) ne seront jamais entraînés vers des eaux froides, mais leurs effectifs resteront toujours modérés. Les copépodes moins sténothermes et plus omnivores (*Temora lurbinata*, *Centropages chierchiae*) seront capables d'exploiter le bloom de fin de saison froide, puis d'attendre avec des effectifs réduits, et peut-être une alimentation différente, le retour de conditions favorables. Les cladocères (*Penilia avirostris*, *Evadne tergestina*) et les tuniciers pélagiques (salpes et doliolles) exploitent les poussées phytoplanctoniques des remontées d'eaux par une active multiplication asexuée, puis sont capables d'attendre le retour de conditions favorables grâce à des formes de résistance issues d'une reproduction sexuée. Ce sont des exemples d'adaptation à un milieu instable ou peu prévisible. La répartition spatiale de ces espèces est généralement vaste, modelée par les courants de surface.

On conçoit que la survie d'une espèce dans la couche superficielle implique certaines options alimentaires et démographiques. La vie dans les seules couches superficielles a des implications négatives : le développement numérique de l'espèce est limité (stratégie démographique de type K : *Undinula vulgaris*) ou, s'il est important (Cladocères, Tuniciers), conduit au gaspillage de la multiplication asexuée (stratégie de type r).

Au contraire, une migration ontogénique prononcée, maintenant l'espèce dans un environnement prévisible, permet une meilleure exploitation des ressources du milieu, à de moindres coûts démographiques. En effet, les stades jeunes de *Calanoides carinatus* dérivent d'ouest en est dans le courant de Guinée, puis les stades âgés sont ramenés vers leur point de départ au fur et à mesure que leur enfoncement les amène dans le sous-courant (fig. 6). Le maintien d'une population dans une zone donnée, la limitation des pertes qu'elles subira par entraînement hors de la zone favorable, dépendent de l'épaisseur et de la vitesse des deux veines de courant superposées et des modalités de la migration entre ces deux couches. Un calcul approximatif des déplacements de *Calanoides carinatus* devant la

Côte d'Ivoire montre que ce comportement contribue à maintenir la population à l'intérieur du golfe ivoirien (BINET et SUISSSE DE SAINTE CLAIRE, 1975). Les pertes par entraînement hors de la zone favorable sont minimisées, le retour des géniteurs près de la source de l'upwelling accroît les chances de survie de leur ponte.

Au cours d'un cycle annuel les quatre à six générations de *C. carinatus* utiliseront diverses stratégies démographiques. Ainsi, les C 5 qui migrent au-dessous de 500 m, après avoir accumulé des réserves lipidiques à la fin de la saison froide, font preuve d'une stratégie « K », en évitant les prédateurs en se réfugiant en profondeur, et en retardant leur maturité sexuelle jusqu'au déclenchement des remontées d'eaux froides. Puis, quand le phytoplancton devient abondant, les individus issus de cette génération profonde se multiplient rapidement en exploitant la floraison planctonique et colonisent toutes les eaux du plateau continental. Ils montrent alors un comportement typiquement « r ».

Ces stratégies démographiques et ces comportements migratoires forment un ensemble remarquablement adapté à un milieu variable, mais « prédictible », dont la période de variation est supérieure à la durée d'une génération. Il permet le maintien d'une espèce dans une région où les conditions trophiques et thermiques ne lui sont favorables que quelques semaines par an et où un courant superficiel permanent empêche le maintien d'espèces uniquement épiplanctoniques.

La direction de la migration ontogénique (ascendante ou descendante) semble liée au régime alimentaire (BINET, 1979). 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 nécessaire de se trouver au même niveau que le phytoplancton, c'est-à-dire dans les couches superficielles. Par conséquent, s'il existe une migration ontogénique, elle ne peut qu'être descendante, les stades âgés vivant plus profondément que les jeunes et pouvant accomplir 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, il leur est possible de vivre en profondeur à des niveaux moins peuplés. 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 lécithotrophes.

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 (fig. 5). Par ailleurs nous n'avons pas remarqué de migration ontogénique chez des omnivores comme les *Temora* et les *Centropages*.

4. FLUCTUATIONS ANNUELLES

Les schémas de variations saisonnières que nous avons dégagés correspondent à des situations typiques. La réalité s'en écarte plus ou moins, selon les caractères hydroclimatiques des différentes années. Avec les stations côtières de Pointe-Noire (DESSIER, 1979) et d'Abidjan (LE BORGNE et BINET, 1979), on dispose du rare avantage de mesures hydrologiques et planctoniques durant plusieurs années consécutives, et ce, de façon suffisamment fréquente et régulière (1 à 2 sorties hebdomadaires) pour mettre en évidence des différences inter-annuelles.

4.1. Variation d'intensité de l'upwelling et du réchauffement

L'upwelling de saison froide est l'événement majeur de l'année hydrologique. Tout retard, interruption ou accroissement de ce phénomène a des conséquences manifestes sur le plancton.

DESSIER (1981) met en évidence une relation directe entre l'intensité du refroidissement et la teneur en phosphates à la station du wharf de Pointe-Noire. De 1974 à 1976, les refroidissements supérieurs à la moyenne pluri-annuelle sont accompagnés des plus fortes valeurs de phosphates dissous, et inversement. Les variations de la biomasse chlorophyllienne sont, elles aussi, nettement reliées à l'intensité des refroidissements : teneurs en chlorophylle élevées durant la saison froide 1974 (plus froide que la moyenne pluriannuelle), teneurs beaucoup moins élevées l'année suivante où le refroidissement est médiocre.

L'abondance de *Calanoides carinalus*, le copépode

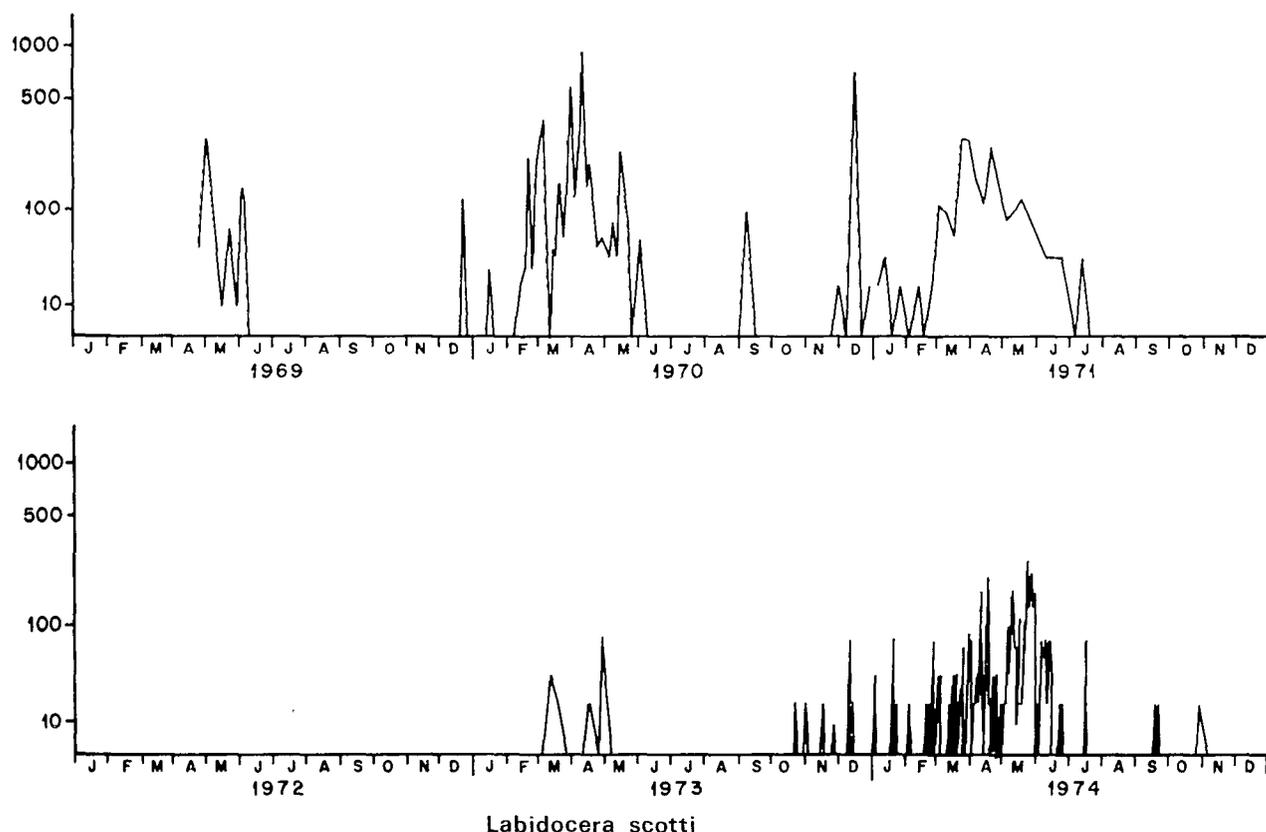


Fig. 7. — *Labidocera scotti* au wharf de Pointe-Noire de 1969 à 1974. Les effectifs sont exprimés par 4,25 m³. D'après DESSIER (1981) *Labidocera scotti* at the Pointe-Noire wharf (République populaire du Congo). Numbers per 4.25 m³. From DESSIER (1981)

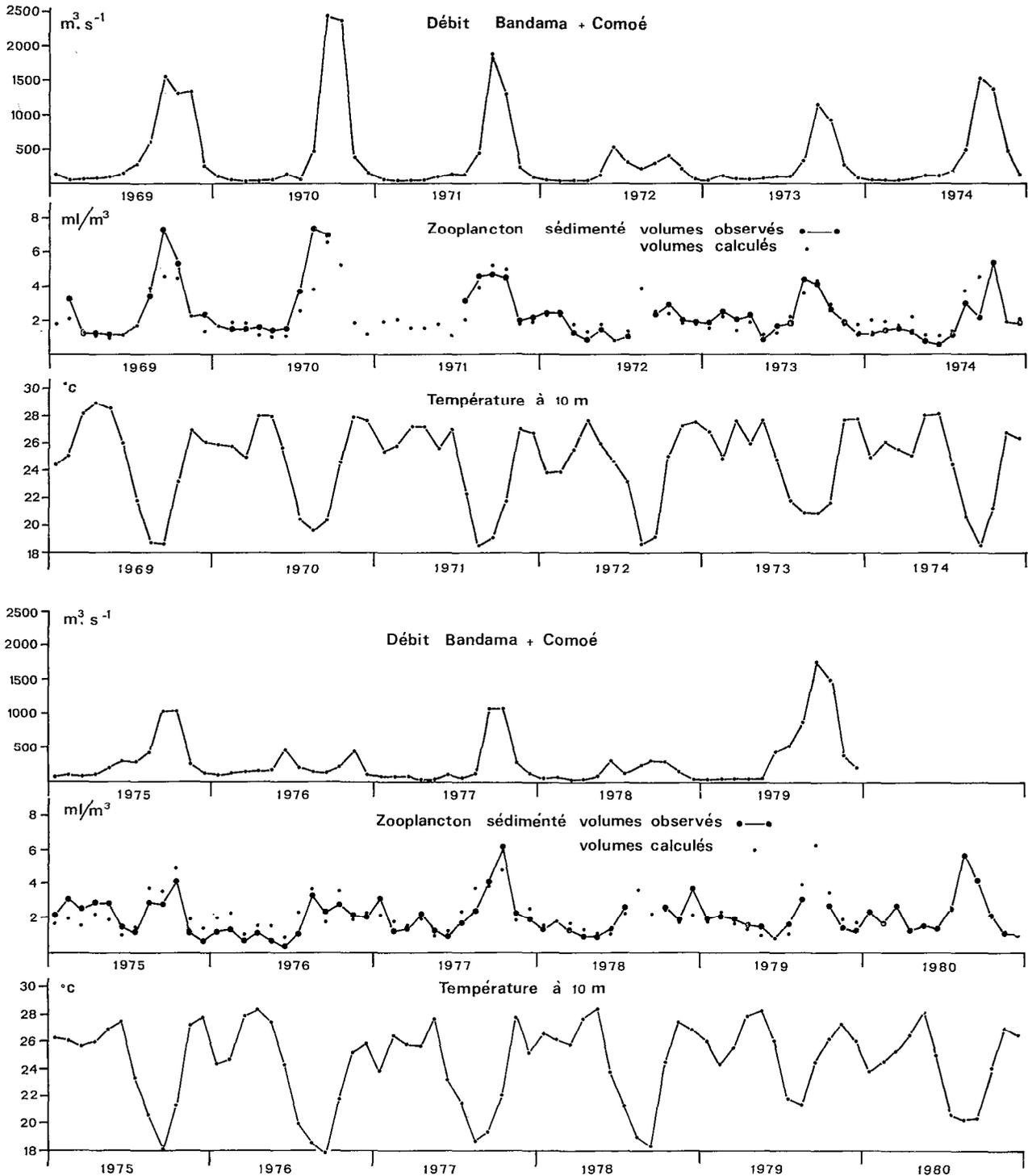


FIG. 9. — De haut en bas : Débits des fleuves Bandama et Comoé à Tiassalé et M'basso (données du Service hydrologique de Côte d'Ivoire), zooplankton sédimenté à la station côtière d'Abidjan, température à 10 m à la station côtière (données du Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan). Les volumes de plancton calculés, le sont au moyen des régressions du tableau I

From the top: Bandama and Comoé rivers flow at Tiassalé and M'basso, zooplankton settled volume at the Abidjan coastal station, 10 m temperature at the same station. Big dots and solid lines: monthly averages of recorded settled volumes. Small dots: predicted monthly zooplankton volumes, using the river-flow and sea-temperature multilinear regressions (see table I)

(1961) sur les côtes de Guinée portugaise. VERVOORT (1965) le signale sur les côtes du Liberia, de la Côte d'Ivoire, du Ghana, du Nigeria, de la Guinée espagnole et du Gabon. Il s'agit donc d'une espèce néritique; nos observations au large du Congo (BINET et DESSIER, 1971) et de la Côte d'Ivoire (données non publiées) le confirment amplement. De plus, cette espèce euryhaline peut fréquenter des eaux dessalées. Elle est présente pendant une grande partie de l'année : de novembre à juin devant Pointe-Noire, de novembre à juillet devant Abidjan. Le maximum annuel se tient en fin de saison chaude et peut déborder sur le début de la saison froide. Ce cycle est régulièrement observé à Pointe-Noire en 1969, 1970, 1971 et 1974. Mais *L. scotti* est totalement absent en 1972 et on ne récolte que quelques individus en 1973 (fig. 7). Un certain nombre d'anomalies climatiques ont marqué l'année 1972 dans toute la zone intertropicale. A Pointe-Noire notamment, il y a eu un net déficit pluviométrique entre septembre 1971 et juin 1972 (fig. 8). On conçoit mal comment ces conditions ont pu totalement supprimer le développement de *L. scotti*. Il faut envisager soit des modifications de circulation privant la région ponténégrine de cette espèce, soit un empêchement local à la reproduction. La première hypothèse signifierait que la sécheresse ait empêché les exportations de cette espèce à partir de zones estuariennes en 1971-72. Quant à la seconde hypothèse, il faudrait pour y répondre connaître le cycle biologique de *L. scotti* et savoir s'il n'y a pas production d'œufs de dormance pendant la saison froide — ce qui est en effet courant chez d'autres espèces du genre *Labidocera* (UYE *et al.*, 1979; MARCUS, 1979). L'une des anomalies de l'année 1972 aurait-elle alors empêché la levée de la dormance ?

Undinula vulgaris, espèce typique de saison chaude, est beaucoup moins néritique que la précédente. Néanmoins ses variations annuelles de répartition géographique paraissent liées à l'anomalie climatique de 1972. DESSIER (1981) observe cette espèce en abondance du cap Lopez jusqu'au large de l'Angola pendant la grande saison chaude 1971 et fait la constatation inverse, l'année suivante. Il rapproche cette observation de la différence d'épaisseur de la couche d'eau chaude dessalée, peu développée en 1972, alors qu'elle atteignait 30 m en 1971. Il semble donc que le volume de ces eaux dessalées vraisemblablement diminué par la sécheresse de 1972, ait entraîné un retrait de l'espèce *U. vulgaris*.

4.3. Variation d'intensité des crues et recherche d'une expression analytique

De ce qui précède, on conçoit que la biomasse de plancton puisse être négativement corrélée à la température des eaux côtières. Devant Abidjan,

BINET (1976) observe des corrélations entre la biomasse (ou les effectifs zooplanctoniques d'une quinzaine) et la température moyenne d'une ou deux quinzaines antérieures. Cependant les corrélations semblent meilleures durant les petits refroidissements qui interrompent la saison chaude que pendant la grande saison froide. Tout se passe comme si le facteur « upwelling » était limitant en saison chaude, non en saison froide.

En effet, si on définit pour chacune des 24 quinzaines de l'année un volume planctonique sédimenté moyen et une température moyenne et que l'on calcule les écarts de chaque année à cette moyenne pluriannuelle, on constate une corrélation hautement significative entre « anomalies zooplanctoniques » et « anomalies thermiques », si l'on excepte les observations des mois d'août, septembre et octobre (BINET, 1976 b, 1979). Fait curieux, cette influence des upwellings sur la biomasse ne s'exerce donc pas pendant le mois le plus froid (août) ni pendant les deux mois suivants. L'upwelling n'est donc plus facteur limitant durant cette période. C'est néanmoins à ce moment qu'on observe les plus fortes biomasses, lesquelles sont assez variables d'une année à l'autre. Pendant la fin des saisons froides 1972, 1976 et 1978 les quantités de zooplancton recueillies à la station côtière sont particulièrement faibles (fig. 9). Or ces années sont marquées par un déficit pluviométrique de la zone soudano-sahélienne, et le régime hydrologique des grands fleuves ivoiriens — qui intègrent ce déficit sur 5° de latitude — est fortement perturbé. La première crue (juin) est plus forte qu'à l'accoutumé, la seconde (septembre-octobre) beaucoup moins. On constate que, si la première crue n'a guère d'effet enrichissant sur le plancton côtier, l'absence ou la faiblesse de la seconde crue entraîne un fort déficit des biomasses zooplanctoniques au cours du second semestre.

Les constatations précédentes ont amené à calculer différents types de régression linéaire entre bio-volumes de zooplancton, températures et débits fluviaux. La nature des apports terrigènes varie selon la saison; leur influence, ainsi que celle des apports profonds sur la biomasse secondaire dépend également des peuplements planctoniques présents. Il est donc préférable d'établir plusieurs régressions multiples, pour tenir compte des changements saisonniers d'écosystème. Les meilleurs résultats sont en effet obtenus avec 12 régressions (une par mois) (tabl. I). L'adéquation du modèle empirique proposé est mesurée par une corrélation $r = 0,84$ entre les 118 moyennes mensuelles de biomasses observées et celles qui sont calculées par les régressions. Chaque régression mensuelle s'écrit : $\hat{Z} = B_1 (T - \bar{T}) + B_2 (D - \bar{D}) + \bar{Z}$, Z étant le biovolume sédimenté et \hat{Z} son estimation par la régression en ml.m^{-3}

TABLEAU I

Paramètres des régressions multiples entre les moyennes mensuelles de biovolume sédimenté (Z), de température à 10 m (T), et de débit des fleuves Bandama et Comoé (D). Chaque régression s'écrit $\hat{Z} = B_1 (T - \bar{T}) + B_2 (D - \bar{D}) + \bar{Z}$. R^2 , carré du coefficient de corrélation multiple, est la proportion des variances extraites par chaque régression

Multilinear regressions between monthly averages of settled zooplankton (Z), 10 m sea temperature (T) and rivers flow (D). Each regression is written: $\hat{Z} = B_1 (T - \bar{T}) + B_2 (D - \bar{D}) + \bar{Z}$. $R^2 = \text{var } \hat{Z} / \text{var } Z$, is the square of the multiple correlation coefficient

Mois	B_1	\bar{T} (°C)	B_2	\bar{D} (m ³ .s ⁻¹)	\bar{Z} (ml.m ⁻³)	R^2
Janv.	- 0,231	25,3	- 0,172.10 ⁻²	61,0	1,86	0,18
Fév.	- 0,249	25,3	0,636.10 ⁻³	60,6	2,07	0,08
Mars	- 0,110	26,2	- 0,276.10 ⁻²	55,7	1,53	0,19
Avr.	- 0,275	27,1	0,340.10 ⁻²	58,9	1,60	0,37
Mai	- 0,244	27,6	0,283.10 ⁻²	97,6	1,27	0,24
Juin	- 0,364.10 ⁻¹	25,4	- 0,101.10 ⁻²	261,9	1,03	0,15
Juil.	- 0,237	22,0	- 0,238.10 ⁻²	198,6	1,87	0,31
Août	- 0,123	19,7	0,839.10 ⁻³	426,1	3,81	0,01
Sept.	0,245	19,1	0,180.10 ⁻²	1234,2	4,08	0,52
Oct.	- 0,429	23,2	0,142.10 ⁻²	938,9	3,93	0,66
Nov.	- 0,370.10 ⁻¹	27,0	0,376.10 ⁻³	403,3	1,90	0,14
Déc.	- 0,433	26,6	- 0,477.10 ⁻²	113,3	1,90	0,19

de la colonne d'eau 35 m/surface à la station côtière, T la température moyenne à 10 m, D le débit des fleuves Bandama et Comoé aux stations de Tiassalé et M'basso, en m³.s⁻¹.

Il est étonnant que l'effet enrichissant des crues ait été perçu devant Abidjan et non devant Pointe-Noire où les apports terrigènes sont vraisemblablement plus importants, à cause de la proximité de l'embouchure du Zaïre. Les sels nutritifs des effluents ont probablement une influence positive sur la production primaire, mais l'opacité des eaux a certainement un rôle négatif, déjà discuté (BINET, 1983). Il est vraisemblable que les sels minéraux et les matières organiques rejetées par le Zaïre et les fleuves ivoiriens soient de natures différentes : les bassins versants n'ont pas les mêmes couvertures végétales et n'appartiennent pas aux mêmes ensembles climatiques et surtout, il n'y a aucune comparaison entre les débits. D'autre part le Zaïre n'a pas connu de perturbations aussi importantes (en valeur relative) que celles des fleuves ivoiriens. Or c'est précisément grâce aux années de sécheresse que l'influence de ces fleuves a été mise en évidence. Le rôle des effluents du Zaïre sur la production marine mériterait néanmoins d'être éclairci. Mais il semble de toute façon que dans la région congolaise, les fortes précipitations accroissent le volume des eaux chaudes et dessalées (appelées « guinéennes » par BERRIT, 1966) qui paraissent toujours pauvres par rapport aux eaux d'upwelling qu'elles remplacent.

5. LE ZOOPLANCTON DANS LA CHAÎNE ALIMENTAIRE

5.1. Relations phyto-zooplankton

Dans les régions étudiées l'upwelling est un signal saisonnier particulièrement puissant et on ne s'étonnera pas de constater la synchronisation apparente des fluctuations saisonnières phyto- et zooplanktoniques. Mais ce n'est peut-être que l'impression tirée de l'examen d'une « année moyenne », aux stations côtières.

A partir d'un échantillonnage différent (zooplankton recueilli avec une bouteille de 30 l, chlorophylle mesurée au spectrophotomètre), DANDONNEAU (1975) examine les résultats de quelques campagnes dans le golfe de Guinée et parvient aux conclusions suivantes : dans les zones d'upwelling, chlorophylle et mésozooplankton varient en sens inverse, le zooplankton s'accroissant aux dépens du phyto-plankton développé plus tôt, tandis que dans les zones équilibrées (et oligotrophes) ils varient dans le même sens. Les conclusions de LE BORGNE (1981), fondées sur un échantillonnage différent, de la Mauritanie à l'Équateur, vont dans le même sens.

Avec les données de la station côtière d'Abidjan (nombre de cellules par litre dans l'eau de surface et mesures globales, volumétriques, pondérales ou d'effectifs de zooplankton), on a calculé diverses corrélations entre les moyennes par quinzaine de

ces paramètres (BINET, 1976 b). Il apparaît de bonnes corrélations entre les mesures de phyto- et zooplancton sur l'ensemble des données, toutes saisons confondues. On retrouve ce qui vient d'être dit : les saisons riches en phytoplancton le sont en zooplancton et inversement. Mais, si on affine l'analyse en séparant les saisons chaudes et froides, c'est-à-dire les saisons oligotrophiques de celles où se produit un enrichissement continu, il en va différemment. Les corrélations restent significatives pendant les saisons chaudes, mais pratiquement pas pendant les saisons froides. On rejoindrait donc les conclusions de DANDONNEAU (1975) ou de LE BORGNE (1981) : la production primaire stimulée par les upwellings est très mal utilisée par les herbivores. Il faut sans doute y voir l'effet des différences de « turn-over » : 2 à 4 jours pour le phytoplancton (DUFOUR et MERLE, 1972), environ deux semaines pour les copépodes (BINET, 1977 b; DESSIER, 1981). Or durant ces deux semaines les herbivores risquent de dériver loin du bloom.

On conçoit donc tout l'intérêt d'une migration ontogénique adaptée aux conditions locales, si elle permet le maintien des herbivores dans la région de la poussée végétale. La migration saisonnière à laquelle se livrent la plupart des copépodes leur permet également une meilleure exploitation de la production primaire : pendant la saison chaude le maximum de biomasse animale se tient aux environs de la thermocline, où se trouve l'essentiel de la production primaire estivale; ce maximum remonte en saison froide quand les eaux superficielles deviennent plus productives.

Malgré tout, la production primaire des eaux côtières ouest africaines est probablement très mal exploitée. LONGHURST (1983) le montre à partir de données de biomasses dans l'estuaire de Sierra Leone, avec l'aide de divers rapports P/B puisés dans la littérature. La production phytoplanctonique de l'estuaire serait équilibrée par celle des herbivores, uniquement pendant la saison humide. Sur le plateau continental en toutes saisons et à l'intérieur de l'estuaire en saison sèche, la production primaire excède la consommation de 60 à 70 %. Encore faut-il noter que l'auteur a tenu compte de la filtration des clupéidés phytophages, et du benthos, en plus du zooplancton.

5.2. Relation planctonophages-zooplancton

Il existe d'importants stocks de poissons pélagiques planctonophages au-dessus du plateau continental ouest africain. Ce sont des clupéidés (sardinelles et ethmaloses), des engraulidés, des carangidés, des scombridés (BOÉLY et FRÉON, 1979). Mais la production secondaire planctonique n'est pas seulement utilisée par des poissons pélagiques; elle

profite également, de façon directe ou non, aux poissons benthiques.

Les relations trophiques qui unissent les poissons au plancton peuvent être abordées sous des angles différents : le comportement, la répartition géographique, les variations de stock. On cherchera à dégager quelques idées sans chercher à épuiser chacun de ces thèmes — sur lesquelles la littérature est pourtant discrète.

On peut toujours trouver des ressemblances entre le comportement des sardinelles (*Sardinella aurita*, plus particulièrement) : migrations, horaires d'alimentation, et le zooplancton. D'après DIA (1972) l'alimentation des sardinelles a généralement lieu le soir et le matin (comme pour vraisemblablement la plupart des poissons pélagiques). Ce sont précisément les heures où le plancton monte vers la surface ou commence à la quitter. Les déplacements saisonniers de *S. aurita* montrent aussi des similitudes avec les migrations à long terme du zooplancton : pendant la saison chaude, les poissons s'enfoncent en bordure du plateau, tandis que le maximum de biomasse planctonique se concentre sous la thermocline; au début de la saison froide les *S. aurita* se déplacent vers la côte pour s'y reproduire, tandis que *Calanoides carinatus* envahit l'ensemble du plateau.

Le temps de renouvellement d'un stock halieutique est de plusieurs années. Les variations temporelles de biomasse planctonique que nous venons d'examiner paraissent faibles en regard. Néanmoins une saison anormalement pauvre en plancton peut compromettre la survie d'une classe d'âge. Si cette pénurie trophique se produit en même temps qu'une surexploitation commerciale, elle peut mettre en danger le stock : cela s'est produit pour les *S. aurita* ivoiro-ghanéennes après 1972 (Anon., 1976; BINET, 1982).

La répartition des stocks halieutiques le long du plateau continental ouest africain rappelle également celle du zooplancton. Les cartes d'abondance des espèces pélagiques données par BOÉLY et FRÉON (1979) semblent calquées sur les zones d'upwelling et les teneurs élevées en plancton. *S. aurita* est particulièrement abondante le long des côtes sénégal-mauritaniennes, ainsi qu'au sud de l'embouchure du Zaïre, régions où les remontées d'eau se produisent pendant la majeure partie de l'année. Elle est encore pêchée devant la Sierra Leone, d'Abidjan à l'embouchure de la Volta, ainsi qu'au sud du cap Lopez, régions un peu moins riches en plancton que les précédentes. *S. maderensis*, plus euryhaline et thermophile, a une aire de répartition plus large : du cap des Palmes à l'embouchure du Niger et au sud du Cameroun. Parmi les chinchards, *Caranx ronchus* est plus abondant de part et d'autre du cap des Palmes et autour de l'embouchure du Zaïre,

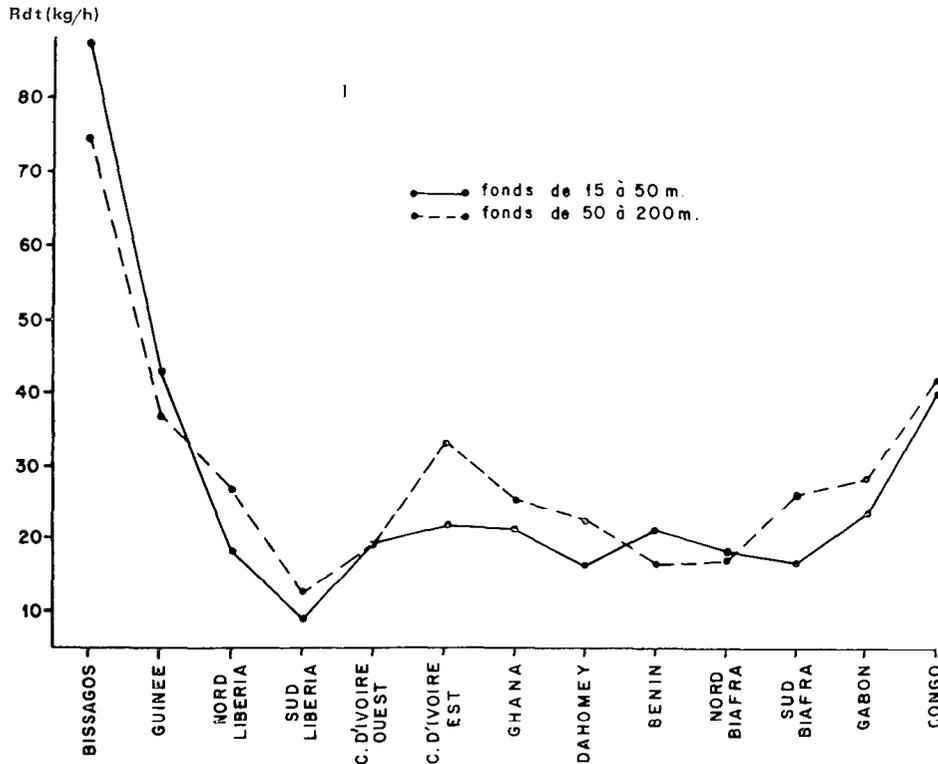


FIG. 10. — Biomasse halieutique démersale exprimée en rendement (kg/h) des traits de chalut des campagnes G.T.S. D'après WILLIAMS (1969) et DOMAIN (1979). Noter la similitude avec les variations de concentrations planctoniques (voir texte)
Yields of the Guinean Trawling Surveys (in kg of demersal fish/hour of trawling). From WILLIAMS (1969) and DOMAIN (1979). Note the similitude with the regional distribution of zooplankton abundance (see texte)

TABLEAU II

Évaluation par écho-prospection des densités de poisson au-dessus des plateaux continentaux du golfe de Guinée. Le classement des régions les plus pauvres (baie de Biafra) aux plus riches (courant des Canaries) en passant par les côtes de Guinée et celles de l'upwelling ivoiro-ghanéen correspond au classement obtenu à partir des biomasses planctoniques

Acoustical evaluation of fish densities over the gulf of Guinea continental shelf. The classification from the poorest (bay of Biafra), to the richest (Canary current) areas through Guinea, Ivory Coast and Ghana is the same as obtained from planktonic biomass

Zones	densité T/mille ²	Auteurs
Mauritanie nord	280	Marchal, Boély 1977
Mauritanie sud	170	"
Sénégal nord	310	"
Sénégal sud	150	"
Bissagos	120	"
Guinée-Bissau, Guinée, Sierra Leone	33	Marchal et al., 1980
Côte d'Ivoire - Ghana	40	Marchal, Picaut 1977
Ghana	100	Robertson (in Boély, Fréon, 1979)
Nigéria	8,8	"
Cameroun	9,0	"

tandis que les *Trachurus* sont plus abondants devant le Sénégal et l'Angola, bien qu'ils soient occasionnellement pêchés partout. Il est plus inattendu de constater que les biomasses des stocks démersaux, des îles Bissagos au Congo, calculées à partir des rendements obtenus lors des campagnes G.T.S. (WILLIAMS, 1969), correspondent au même schéma (fig. 10). Enfin les derniers travaux d'évaluation des biomasses par écho-prospection confirment encore ces résultats (tabl. II). Comme pour le zooplancton, l'abondance des poissons est d'autant

plus forte que les remontées d'eaux profondes se produisent pendant une plus grande partie de l'année. Il est assez remarquable que les zones les plus pauvres soient dans tous les cas le Liberia et la baie du Biafra, ce qui est parfaitement conforme aux quelques mesures de zooplancton citées au début de cet article.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 5 août 1983

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1976. — Rapport du groupe de travail sur la Sardinelle (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes. F.R.U. Tema, C.R.O. Abidjan, O.R.S.T.O.M., 63 p., 27 fig.
- BAINBRIDGE (V.), 1960 a. — The plankton of Inshore Waters off Freetown, Sierra-Leone. Colonial Office, Fishery Publications. 13, 43 p.
- BAINBRIDGE (V.), 1960 b. — Occurrence of *Calanoides carinatus* (Krøyer) in the Plankton of the Gulf of Guinea. *Nature*, 188 : 932-933.
- BAINBRIDGE (V.), 1972. — The zooplankton of the Gulf of Guinea. *Bull. mar. Ecol.*, 8 : 61-97.
- BERNARD (M.), 1964. — Le développement nauplien de deux copépodes carnivores : *Euchaeta marina* Prestandrea et *Candacia armata* Boeck et observations sur le cycle de l'astaxanthine au cours de l'ontogenèse. *Pelagos*, *Bull. Inst. Océanogr. Alger*, 2 (1) : 51-71.
- BERRI (G. R.), 1966. — Les eaux dessalées du golfe de Guinée. C.R.O. Abidjan Doc. Sci. prov. 9, 15 p., ou : Actes du symposium sur l'océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical. Unesco, Paris (1969) : 13-22.
- BINET (D.), 1972. — Variation des biovolumes de zooplancton du plateau continental entre le cap des Palmes et le cap des Trois Pointes. *Doc. scient. C.R.O. Abidjan*, 3 (2) : 60-93.
- BINET (D.), 1976 a. — Contribution à l'écologie de quelques taxons du zooplancton de Côte d'Ivoire. IV — Euphausiacés. *Doc. scient. C.R.O. Abidjan*, 7 (1) : 85-90.
- BINET (D.), 1976 b. — Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique au-dessus du plateau ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIV, n° 4 : 301-326.
- BINET (D.), 1977 a. — Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 2 : 89-109.
- BINET (D.), 1977 b. — Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 2 : 111-138.
- BINET (D.), 1977 c. — Contribution à la connaissance du zooplancton néritique ivoirien. Écologie descriptive et dynamique. Thèse Doct. État, Univ. Paris 6 ; O.R.S.T.O.M., Paris, 282 p.
- BINET (D.), 1978. — Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XVI, n° 1 : 19-61.
- BINET (D.), 1979. — Le zooplancton du plateau continental ivoirien. Essai de synthèse écologique. *Oceanol. Acta*, 2 (4) : 397-410.
- BINET (D.), 1982. — Influence des variations climatiques sur la pêche des *Sardinella aurita* ivoiro-ghanéennes : relation sécheresse-surpêche. *Oceanol. Acta*, 5 (4).
- BINET (D.), 1983. — Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonnier du golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18 (2) : 331-335.
- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1971. — Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. IX, n° 4 : 411-458.
- BINET (D.) et SUISSE DE SAINTE-CLAIRE (E.), 1975. — Le copépode planctonique *Calanoides carinatus*. Répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 1 : 15-30.
- BODEN (B. P.), 1955. — The euphausiid crustaceans of southern african waters. *Trans. Roy. Soc. S. Africa*, 34 : 181-243.
- BOELY (T.) et FRÉON (P.), 1979. — Les ressources pélagiques côtières. In : Les ressources halieutiques de l'Atlantique centre-est. Première partie : les ressources du golfe de Guinée de l'Angola à la Mauritanie. Pub. par

- Troadec (J. P.) et Garcia (S.), F.A.O., *Document technique sur les pêches*, 186 (1) : 13-78.
- CASANOVA (J. P.), 1974. — Biomasse et distribution du zooplancton dans l'upwelling mauritanien. *Thélus*, 6 (1-2) : 320.
- CORCORAN (E. F.) and MAHNKEN (C. V. W.), 1969. — Productivity of the tropical Atlantic ocean. In: Actes du Symposium sur l'océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical. Abidjan, 20-28/10/1966. Unesco, Paris : 57-67.
- DANDONNEAU (Y.), 1975. — Relations phytoplancton-zooplancton dans l'Atlantique tropical oriental. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 3 : 239-250.
- DESSIER (A.), 1979. — Écologie dynamique des peuplements zooplanctoniques côtiers, et plus particulièrement des copépodes, du sud du golfe de Guinée (côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola). Thèse Doct. État, Univ. Paris 6 : t. 1, 275 p.; t. 2, 126 fig.
- DESSIER (A.), 1981. — La production planctonique : phytoplancton et zooplancton. In: Milieu marin et ressources halieutiques de la République Populaire du Congo. *Trav. Doc. O.R.S.T.O.M.*, 138 : 75-150.
- DIA (A. E. K.), 1972. — Étude de la nutrition de certains poissons clupeidés de Côte d'Ivoire. — Projet de développement de la pêche pélagique côtière. Ministère de la Production Animale. R/S 11/72, 33 p.
- DOMAIN (F.), 1979. — Les ressources démersales (Poissons). — In: Les ressources halieutiques de l'Atlantique centre-est. Première partie : les ressources du golfe de Guinée de l'Angola à la Mauritanie. Publ. par Troadec (J. P.) et Garcia (S.), F.A.O., *Document technique sur les pêches*, 186 (1) : 79-122.
- DUFOUR (P.) et MERLE (J.), 1972. — Station côtière en Atlantique tropical. Hydroclimat et Production primaire. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M., Pointe-Noire*, N¹¹e sér. 25, 48 p., 21 fig.
- GAUDY (R.) et SEGUIN (G.), 1964. — Note sur la répartition annuelle des copépodes pélagiques des eaux de Dakar. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 34 (50) : 211-217.
- GREZE (V. N.), GORDEJEVA (K. T.) and SHMELEVA (A. A.), 1969. — Distribution of zooplankton and biological structure in the tropical Atlantic. In: Actes du symposium sur l'océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical. Abidjan, 20-28/10/1966. Unesco, Paris, pp. 85-90.
- GUILLEM (J. M.), 1981. — Contribution à l'océanographie physique du golfe de Guinée : Hydrologie et circulation saisonnières sur une radiale au large de Pointe-Noire (Congo). Thèse Doct. Univ., Univ. Bretagne Occidentale, 203 p., 3 annexes.
- HOPKINS (T. L.), MILLIKEN (D. M.), BELL (L. M.), McMICHAEL (E. J.), EFFERMAN (J. J.) and CANO (R. V.), 1981. — The landward distribution of oceanic plankton and micronecton over the west Florida continental shelf as related to their vertical distribution. *J. Plank. Res.*, 3 (4) : 645-658.
- KINZER (J.), 1969. — Quantitative distribution of zooplankton in surface water of the gulf Guinea during August and September 1963. In: Actes du symposium sur l'Océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical. Abidjan, 20-28/10/1966. Unesco, Paris : 231-240.
- LE BORGNE (R.), 1981. — Relationships between the hydrological structure, chlorophyll and zooplankton biomasses in the gulf of Guinea. *J. Plank. Res.*, 3 (4) : 577-592.
- LE BORGNE (R.) et BINET (D.), 1979. — Dix ans de mesures de biomasses de zooplancton à la station côtière d'Abidjan : 1969-1979. *Doc. scient. C.R.O. Abidjan*, 10 (2) : 165-176.
- LE BORGNE (R.) et PRIVÉ (M.), 1980. — Données de biovolumes et biomasses de zooplancton à la station côtière d'Abidjan (Côte d'Ivoire). *Doc. tech. O.R.S.T.O.M. B.C. Brest* 14.
- LONGHURST (A. R.), 1964. — The coastal oceanography of Western Nigeria (avec un appendice : The zooplankton, par V. Bainbridge). *Bull. I.F.A.N.*, 26 sér. A (2) : 337-402.
- LONGHURST (A. R.), 1983. — Benthic-pelagic coupling and export of organic carbon from a tropical atlantic continental shelf — Sierra-Leone. *Estuar. coastl. mar. Sci.*, 17 (13) : 261-285.
- MARCHAL (E.) et PICAUT (J.), 1977. — Répartition et abondance évaluées par écho-intégration des poissons du plateau ivoiro-ghanéen en relation avec les upwellings locaux. *J. Rech. Océanogr.*, 2 (4) : 39-57.
- MARCHAL (E.) et BOËLY (T.), 1977. — Évaluation acoustique des ressources en poissons du plateau continental ouest-africain des îles Bissagos (11° N) à la pointe Stafford (28° N). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 2 : 139-162.
- MARCHAL (E.), BURCZYNSKI (J.), GERLOTTO (F.), STÉQUERT (B.) et VARLET (F.), 1980. — Rapport sur une évaluation acoustique des ressources en poissons pélagiques dans la sous région guinéenne : deuxième campagne du N/O Capricorne, mars 1979. Fonds de dépôt norvégien. F.A.O., Rome, 40 p.
- MARCUS (N. H.), 1979. — On the population biology and nature of diapause of *Labidocera aestiva* (Copepoda : Calanoida). *Biol. Bull. mar. Biol. Lab.*, Woods Hole, 157 (2) : 297-305.
- MARQUES (E.), 1947. — Copépodes da Guiné portuguesa. *An. Jta Invest. Col.*, 2 (3) : 41-46.
- MARQUES (E.), 1949. — Nova contribuição para o conhecimento dos Copépodes da Guiné portuguesa. *An. Jta Invest. Col.*, 4 (4) : 17-28.
- MARQUES (E.), 1951 a. — Copépodes encontrados no conteúdo gastrico de alguns Clupeidos da Guiné portuguesa. *An. Jta Invest. Col.*, 6 (4) : 9-18.
- MARQUES (E.), 1951 b. — Nota complementar acerca dos Copépodes coligidos pela Missao zoologica da Guiné. *An. Jta Invest. Col.*, 6 (4) : 19-25.
- MARQUES (E.), 1957. — Copépodes da Guiné portuguesa (Coligidos pela Missao geohydrographica da Guiné). *An. Jta Invest. Ultramar*, 10 (4) (1) : 1-25.

- MARQUES (E.), 1961. — Copépodes da Guiné portuguesa. III. Contribuição para o seu conhecimento. *Mem. Jta Invest. Ultramar*, 23 (2) : 43-57.
- MARSHALL (S. M.), 1973. — Respiration and feeding in Copepods. *Adv. mar. Biol.*, 11 : 57-120.
- MENSAH (M. A.), 1969. — Zooplankton occurrence over the shelf of Ghana. In: Actes du symposium sur l'océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical. Abidjan 20-28/10/1966. Unesco, Paris : 241-254.
- MENSAH (M. A.), 1974. — The occurrence of the marine copepod *Calanoides carinatus* (Kroyer) in Ghanaian water. *Ghana J. Sci.*, 14 (2) : 147-166.
- MERLE (J.) et LE FLOCH (J.), 1978. — Cycle annuel moyen de la température dans les couches supérieures de l'Océan Atlantique intertropical. *Oceanol. Acta*, 1 (3) : 271-276.
- PETIT (D.), 1978. — *Calanoides carinatus* (copépode planctonique) sur le plateau continental congolais. II. Aspects de la variabilité « ponctuelle » de l'abondance des stades copépodites et des adultes. Choix d'une transformation. Comparaison des efficacités de capture de deux filets. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XVI, nos 3-4 : 229-238.
- PETIT (D.), 1982. — *Calanoides carinatus* (copépode pélagique) sur le plateau continental congolais III. Abondance, tailles et temps de génération. Relations avec la chlorophylle. *Océanogr. trop.*, 17 (2) : 155-175.
- PETIT (D.) et COURTIÈS (C.), 1976. — *Calanoides carinatus* (Copépode pélagique) sur le plateau continental congolais. I. Aperçu sur la répartition bathymétrique, géographique et biométrique des stades ; générations durant la saison froide 1974. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIV, n° 3 : 177-199.
- RAHM (U.), von, 1964. — Zur Oekologie des zooplanktons der Lagune Ebrié, Elfenbeinküste. *Acta Tropica*, 21 (1) : 1-47.
- THIRIOT (A.), 1977. — Peuplements zooplanctoniques dans les régions de remontées d'eau du littoral atlantique africain. *Doc. scient. C.R.O. Abidjan*, 8 (1) : 1-72.
- TOURÉ (D.), 1972. — Variations quantitatives et qualitatives du zooplancton dans la région du cap Vert de septembre 1970 à août 1971. D.S.P., C.R.O. Dakar-Thiaroye, 39, 25 p.
- UYE (S.), KASAHARA (S.) and ONBE (T.), 1979. — Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. IV — Effects of some environmental factor on the hatching of resting eggs. *Mar. Biol.*, 51 (2) : 151-156.
- VERVOORT (W.), 1965. — Pelagic Copepoda II. Copepoda Calanoida of the families Phaennidae up to and including Acartiidae, containing the description of a new species of Aetideidae. *Atlantide Report*, 8 : 9-216.
- WILLIAMS (F.), 1969. — Review of the principal results of the Guinean trawling Survey. Actes du symposium sur l'océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical. Abidjan, 20-28/10/1966, Unesco, Paris : 139-146.
- ZEITSCHEL (B.), 1969. — Productivity and microbiomass in the tropical Atlantic in relation to the hydrographical conditions (with emphasis on the eastern area). Actes du symposium sur l'océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical. Abidjan 20-28/10/1966. Unesco, Paris : 69-84.