

# CYCLES BIOLOGIQUES ET MIGRATIONS ONTOGÉNIQUES CHEZ QUELQUES COPEPODES PÉLAGIQUES DES EAUX IVOIRIENNES

Denis BINET

Océanographe biologiste O.R.S.T.O.M., B.P. A5, Nouméa, Nouvelle Calédonie.

## RÉSUMÉ

*Les cycles biologiques et la répartition verticale de quatorze espèces de Copépodes sont étudiés à partir de quatorze mois d'échantillonnage bi-hebdomadaire d'une station côtière et de quatre stations de 24 heures au milieu du plateau continental.*

*Les longueurs du céphalothorax des femelles adultes sont corrélées avec la température des eaux ainsi qu'avec la concentration en phytoplancton. Les corrélations avec la température sont très significatives ; les corrélations d'ordre zéro avec le phytoplancton sont significatives, mais les corrélations partielles (après élimination de la température) ne le sont plus que pour une seule espèce.*

*On peut distinguer parmi les Copépodes trois types de cycles biologiques selon que les espèces ne se reproduisent au-dessus du plateau que pendant la saison chaude, froide ou presque toute l'année. La durée de vie moyenne d'une cohorte varie de 16 à 27 jours — pendant la période d'activité génitale — selon les espèces et selon les estimations ; les cohortes ne peuvent être assimilées à des générations que lorsqu'il n'y a qu'une seule ponte par génération.*

*Les migrations nyctémérales sont modérées pour Eucalanus pileatus, bien marquées pour Euchaeta paraconcinna et faibles ou nulles pour les autres espèces.*

*Les migrations saisonnières sont toujours très nettes : les espèces sont plus proches de la surface en saison froide et s'enfoncent avec le réchauffement. Ce comportement leur permet d'éviter l'élévation de température de la couche supra-thermoclinale et d'accompagner le maximum de phytoplancton. Les seules espèces qui ne suivent pas ce modèle et demeurent toute la saison chaude dans les couches superficielles sont les plus thermophiles.*

*La migration ontogénique est généralement descendante, plus ou moins forte : les stades les plus jeunes sont les plus superficiels et les plus âgés s'enfoncent, sauf chez Euchaeta paraconcinna pour qui le mouvement est inversé. Il n'est pas impossible qu'il puisse exister une relation entre le type de migration ontogénique et le régime alimentaire des adultes. Les œufs de Copépodes carnivores sont riches en réserves et les premiers nauplii ne s'alimentent pas. Les Copépodes carnivores peuvent donc se livrer à une migration ascendante, qui serait très défavorable aux herbivores.*

*La combinaison de ces variations de répartition verticale et des variations d'épaisseur et de vitesse du courant de Guinée et du sous-courant ivoirien déterminent le maintien ou l'éloignement hors du golfe ivoirien des différentes espèces. Au début de la saison froide, l'égalité des transports superficiels vers l'est et en profondeur vers l'ouest pourrait favoriser le démarrage de la production.*

## ABSTRACT

*Life-history and vertical distribution of 14 Copepods species are studied from samples collected twice a week during 14 months at a coastal station and at four 24 h stations on the middle of the continental shelf.*

*Cephalothorax lengths of adult females are correlated with water temperature and phytoplankton concentration. Temperature correlations are very significant ; zero order phytoplankton correlations with length are significant too, but partial correlation (after temperature's elimination) is significant for only one species.*

Among Copepods there are three patterns of life-history, according to whether the species breed over the shelf only during the warm, the cold season or all the year-round. During the period of genital activity, the mean life-span of a cohort (which may be assimilated to a generation time only if there is one brood by generation) varies from 16 to 27 days according to species and to methods.

Diurnal migrations are moderate for *Eucalanus pileatus*, marked for *Euchaeta paraconcinna* and weak or null for the other species.

Seasonal migrations are very clear-cut for all the species. They are near the surface in cold season and sink down when it warms up. This behaviour allows them to go with the phytoplankton maximum and to avoid the supra-thermocline temperature increase. The only species which don't follow this pattern and remain for whole of the warm season in superficial layers are the most thermophilic ones.

The ontogenetic migration, is more or less a downward pattern: early copepodid stages keep to the upper layers, whereas the later ones drift down. This pattern is reversed for *Euchaeta paraconcinna*. The ontogenetic migration pattern and adult's diet might be related. Carnivorous Copepods eggs have good vitellus reserves and their early nauplii don't feed. Carnivores can therefore follow upward ontogenetic migration which would be very unfavourable to herbivores.

The vertical distribution variations combined with the variations of speed and depth of the Guinea current and the Ivorian under-current determine for the different species whether they remain or move off the Ivorian gulf. At the beginning of the cold season, eastward surface transport equals westward deep transport, it may be a favourable factor for starting production.

La connaissance du cycle biologique des espèces d'un écosystème est un élément essentiel à la compréhension de celui-ci. Les périodes de reproduction, la vitesse de développement des juvéniles, la durée des générations déterminent en effet les possibilités de production d'un système vivant. Les cycles des espèces planctoniques des mers bordières de l'Atlantique nord sont les plus anciennement connus; GAUDY (1972) les passe en revue. Les mers tropicales n'ont pas fait l'objet d'autant de travaux. On admet (HEINRICH, 1962) que la plupart des espèces tropicales sont pérennes et se reproduisent toute l'année. Mais le nombre des générations est difficile à saisir à cause de la rapidité des développements, des mouvements qui animent les masses d'eaux et de la fréquence des récoltes, souvent insuffisantes. A la limite, la reproduction ayant lieu toute l'année, s'il n'existe pas de facteur capable de maintenir en phase les individus d'une même population, on peut s'interroger sur les possibilités de dénombrer les générations en milieu naturel. Rares sont les cas où ce travail a été accompli dans des eaux tropicales (WOODMANSEE, 1958; DESSIER, communication personnelle). Les travaux de MENSAH (1974 a et b), BINET & SUISSE DE SAINTE-CLAIRE (1975) et PETIT & COURTIES (1976) sur le cycle de *Calanoides carinatus* dans les eaux ivoiro-ghanéennes ne portent pas sur une espèce typiquement tropicale puisqu'elle ne se développe au-dessus du plateau continental que pendant la période d'upwelling.

GAUDY (1972) établit une liste critique des méthodes utilisées avant lui pour déterminer le nombre de générations; il conclut à l'utilité d'en utiliser plusieurs. VALENTIN (1972) détermine les périodes

préférentielles de ponte d'une façon originale; il utilise un indice de fertilité (nombre d'œufs / nombre de femelles). Nous avons obtenu de bons résultats pour *Calanoides carinatus* (*loc. cit.*) en ne considérant que les effectifs des différents stades, avec éventuellement leur proportion par rapport à l'ensemble de la population. Les autres techniques sont moins fiables pour différentes raisons: l'utilisation des classes de taille et du sex-ratio nécessiterait l'examen de plus d'individus que nous n'en comptons généralement, l'indice de fertilité ne peut être utilisé dans un milieu à diversité élevée (difficulté d'identification des œufs libres) ou lorsque le fractionnement est obtenu par agitation (arrachement des sacs ovigères), la succession des pics de la population totale est sujette aux fluctuations que causent l'hétérogénéité spatiale et la prédation. Les résultats ci-dessous sont obtenus par l'examen des effectifs des différents stades copépodites (dans certains cas les différents stades juvéniles n'ont pas été distingués). Les autres méthodes seront mentionnées lorsqu'elles confirment celle-ci.

Nous examinerons ensuite la répartition verticale des différents stades de chaque espèce. On devine l'influence que peut avoir cette répartition sur le mode alimentaire. D'après MENSAH (1974 b), les C 5 de *Calanoides carinatus* hivernant en profondeur vivraient aux dépens de bactéries, tandis que ceux récoltés au-dessus du plateau pendant la période de multiplication se nourriraient de diatomées et dinoflagellés. Nous avons vu pour la même espèce le rôle de la migration ontogénique sur la répartition spatiale (dérive des stades jeunes et des stades âgés dans des courants opposés) et sur la

colonisation du plateau en période d'upwelling. Nous examinerons donc dans quelle mesure la profondeur à laquelle vit une espèce varie avec son âge et quelles en sont les implications sur la répartition spatiale et le cycle biologique.

Nous commencerons par étudier les variations de longueur des adultes de quelques espèces en relation avec les conditions thermiques et trophiques du milieu.

## MATÉRIEL

Les échantillons utilisés dans cette étude proviennent de deux séries de récoltes :

### 1. La station côtière d'Abidjan

Située à 2 milles à l'ouest de l'embouchure du canal de Vridi, au-dessus de fonds de 35 m, elle est visitée 2 fois par semaine depuis le 9 septembre 1972. Deux traits verticaux fond-surface y sont effectués lors de chaque sortie, à 5 minutes d'intervalle, au filet WP 2 (Anonyme, 1968). Le présent travail provient des échantillons recueillis du 9.09.72 au 31.10.73. Les deux récoltes de chaque sortie étaient mélangées avant examen. Au cours de ces sorties on procédait également à des mesures de température et à des récoltes de phytoplancton. Nous avons utilisé les températures à 10 m et les comptages de phytoplancton (effectués par DJEDJE) d'un échantillon d'eau de surface, après sédimentation.

### 2. Les sorties « migrations nyctémérales »

Elle se sont déroulées au-dessus des fonds de 55 m, au large de Grand Bassam, 11 milles à l'est du canal de Vridi. Durant 24 heures, 9 séquences de 4 traits obliques ont été effectuées au filet MILLER (1961), à raison d'une toutes les 3 heures. Lors de chaque séquence, 4 filets accrochés sur un même câble échantillonnaient simultanément les couches 0-10 m, 10-20 m, 20-30 m et 30-40 m approximativement. La durée du trait avoisinait 30 mn, à 4 nœuds environ. Un débit-mètre était fixé à l'intérieur de chaque filet. Notons que les filets ne possédaient aucun système de fermeture et qu'il existe donc une certaine contamination des récoltes : les filets profonds filtraient les couches sus-jacentes au début et à la fin du trait, lors de la mise à l'eau et de la relevée de la palanquée.

Les Copépodes ont été comptés sur des fractions aliquotes comprenant de 500 à 2 000 individus. Les stades juvéniles (copépodites 1 à 5), ainsi que les adultes mâles et femelles ont été distingués sur les espèces les plus grosses ou celles dont les copépodites étaient faciles à identifier. Pour la plupart des espèces

on a uniquement séparé les adultes mâles et femelles de l'ensemble des stades larvaires ; mais nous n'avons pu utiliser ces dernières données pour établir le nombre annuel de cohortes que pour quelques Copépodes. Dans la majorité des cas les espèces sont trop petites pour que les premiers stades larvaires soient retenus par le filet. Il s'ensuit que les courbes de variations saisonnières des adultes et des stades larvaires âgés ne présentent pas un déphasage suffisant pour être interprétables en termes de « générations ». Nous ne présentons que les espèces dont le nombre de cohortes ou la migration ontogénique ont pu être déterminés : *Nannocalanus minor*, *Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus*, *Eucalanus crassus*, *Eucalanus monachus*, *Euchaeta paraconcinna*, *Centropages furcatus*, *Centropages chierchiae*, *Temora turbinata*, *Temora styliifera*, *Oncaea venusta*, *Ditrichocorycaeus africanus*, *Farranula gracilis*.

## IDENTIFICATION DES STADES LARVAIRES

Les 5 stades copépodites de *Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus*, *Euchaeta paraconcinna*, *Centropages furcatus*, *C. chierchiae*, *Temora turbinata* et *T. styliifera* ont été dénombrés séparément. Nous avons pour cela utilisé les travaux de BJORNBERG (1966, 1967) sur *Undinula vulgaris* et *Eucalanus pileatus*, ceux de GAUDY (1961) sur *Temora styliifera*, de CORKETT (1967) sur *Temora longicornis*, de LAWSON et GRICE (1970) sur *Centropages typicus*, de CRISAFI (1958-1959, 1965 a et b) sur *Centropages chierchiae*, *Euchaeta hebes* et *Euchaeta marina*, ainsi que les remarques suivantes. La détermination du stade se fait parfois par une mesure de longueur et généralement à partir du nombre de pattes et de segments.

Les principaux critères de distinction des *Calanidae* les plus fréquents dans les eaux ivoiriennes ont déjà été signalés (BINET et SUISSE DE SAINTE-CLAIRE, 1975).

Parmi les *Eucalanidae* : *E. elongatus* et *E. attenuatus* sont rares et très différents des autres espèces par leur morphologie générale. *E. crassus* a des proportions voisines de *E. pileatus*, mais il est beaucoup plus gros : un *E. crassus* de la même taille qu'un *E. pileatus* sera d'un ou deux stades moins âgé. La distinction entre *E. pileatus* et *E. monachus* est moins aisée : à nombre de mues égal, *E. monachus* est légèrement plus grand, mais c'est surtout par la forme de la tête (proche de celle des adultes femelles) qu'on peut séparer les copépodites des deux espèces. Enfin *E. monachus* n'apparaît pratiquement qu'en saison froide et n'a donc pas été très abondant en 1973 où la saison froide a été interrompue par un retour des eaux chaudes.

Chez les *Euchaetidae*, *E. paraconcinna* est l'espèce la plus courante ; on distingue ses copépodites de

ceux de *E. marina* et *E. hebes* par leur taille inférieure.

Il n'y a pas de difficulté à reconnaître les copépodites âgés des deux espèces de *Temora* : *T. stylifera* a des pointes à la carapace céphalothoracique, *T. turbinata* n'en a pas. Par contre les premiers stades des deux espèces ont des pointes à cette carapace, mais celles de *T. stylifera* sont beaucoup plus importantes.

Enfin il n'y a aucune confusion possible entre les copépodites des deux *Centropagidae* (forme de la tête et de Th 5) qui s'identifient par récurrence à partir des adultes.

### RELATION ENTRE LA LONGUEUR, LA TEMPÉRATURE ET LE PHYTOPLANCTON

Relier la taille d'un Copépode d'un stade donné aux conditions de milieu qui ont prévalu durant son développement est une idée déjà ancienne. RAZOULS et GUINNESS (1973) font le point des travaux réalisés dans des eaux tempérées : d'une façon générale la taille est d'autant plus élevée que la température est plus faible et que le phytoplancton est plus riche. On observe généralement les tailles maximales lors de la poussée printanière de phytoplancton. Dans les eaux tropicales, à upwelling saisonnier, le bloom végétal correspond aussi, approximativement à la saison froide. Il n'y a donc aucune surprise à constater que la taille d'une espèce inféodée aux upwellings (*Calanoides carinatus*) est maximale dans les eaux les plus froides (BINET et SUISSE DE SAINTE-CLAIRE, 1975). Ce résultat est moins évident pour une espèce comme *Eucalanus pileatus*, pratiquement pérenne dans les eaux congolaises (DESSIER, communication personnelle).

Dans les eaux ivoiriennes, l'examen des variations saisonnières des longueurs de *Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus*, *Euchaeta paraconcinna*, *Centropages furcatus*, *C. chierchiaie*, *Temora turbinata* et *T. stylifera* suggère une relation avec le cycle thermique. Pour quantifier cette relation on a calculé des corrélations à partir de moyennes par quinzaine, d'une part pour compenser l'insuffisance de l'échantillonnage de chaque récolte en zoo et phytoplancton, d'autre part pour tamponner les variations rapides du milieu (température et phytoplancton) (1). On a utilisé le  $\log^2$  du nombre de cellules végétales par litre d'eau de mer, afin de rapprocher leur distribution de la normalité. Les longueurs des Copépodes sont celles des céphalothorax des femelles adultes,

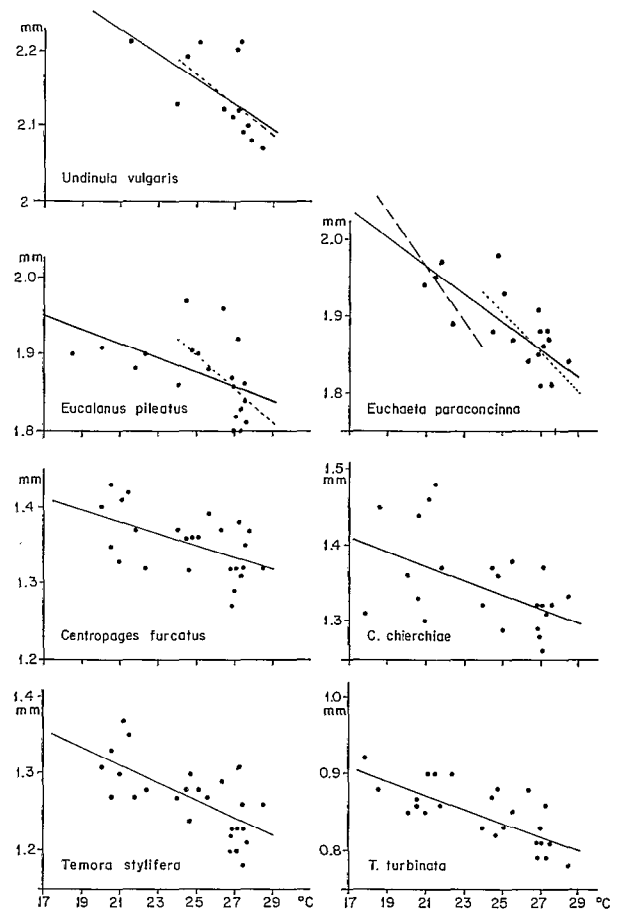


Fig. 1. — Corrélations entre les moyennes par quinzaine des longueurs des céphalothorax femelles et les températures à 10 m de la quinzaine précédente.

Correlation between cephalothorax lengths of females and 10 m temperature of preceding fortnight (fortnightly averages).

mesurées de la base de l'épine rostrale, quand elle existe (*Euchaeta*), à l'extrémité des pointes céphalothoraciques.

En principe, la longueur d'un Copépode adulte devrait être mieux reliée à la température des eaux dans lesquelles il a passé sa vie larvaire qu'à la température où il a été récolté. En effet la mue imaginale est la dernière, il n'y a plus de croissance ultérieure. Cependant, vu le déplacement des masses d'eaux, il est difficile de savoir à quelle température s'est passé le développement d'un adulte d'une récolte donnée : il n'est pas évident que la température et même le phytoplancton observés 15 jours plus tôt à la station côtière soient ceux qui ont prévalu durant sa dernière vie larvaire.

(1) Mais on renonce en même temps à voir une relation à court terme.

TABLEAU I

Corrélations et régressions prédictives (droite des moindres carrés) entre les moyennes par quinzaine des longueurs du céphalothorax ♀ (l) et la température à 10 m de la même quinzaine (t) ou de la quinzaine précédente (t<sub>-1</sub>). Les régressions s'écrivent :

$$l \text{ (mm)} = a t \text{ (°C)} + b$$

\*, \*\*, \*\*\* : Significatif à 0.05, 0.01, 0.001.

Correlations and predictive regressions (least squares lines) between the fortnightly averages of the ♀ cephalothorax lengths (l) and the 10 m temperature of the same fortnight (t) or of the preceding fortnight (t<sub>-1</sub>). Each regression is written :

$$l \text{ (mm)} = a t \text{ (°C)} + b$$

\*, \*\*, \*\*\*: Significant at 0.05, 0.01, 0.001 level.

Espèces	n	Température de la même quinzaine			Température de la quinzaine précédente		
		r <sub>l,t</sub>	a × 10 <sup>2</sup>	b	r <sub>l,t<sub>-1</sub></sub>	a × 10 <sup>2</sup>	b
<i>Undinula vulgaris</i> .....	14	— 0.58 *	— 1.68	2.59	— 0.61 *	— 1.68	2.58
<i>Eucalanus pileatus</i> .....	27	— 0.30	— 0.546	2.02	— 0.53 **	— 0.906	2.10
<i>Euchaeta paraconcinna</i> .....	22	— 0.51 *	— 1.29	2.22	— 0.79 ***	— 1.87	2.36
<i>Centropages furcatus</i> .....	26	— 0.47 *	— 0.722	1.53	— 0.52 **	— 0.754	1.54
<i>Centropages chierchiae</i> .....	25	— 0.59 **	— 1.21	1.64	— 0.49 **	— 0.955	1.57
<i>Temora turbinata</i> .....	25	— 0.60 ***	— 1.06	1.53	— 0.68 ***	— 1.13	1.55
<i>Temora stylifera</i> .....	26	— 0.75 ***	— 0.986	1.09	— 0.72 ***	— 0.885	1.06

Néanmoins, les corrélations entre longueur et température sont généralement plus élevées lorsque l'on compare les longueurs aux températures de la quinzaine précédente. La corrélation est significative dans tous les cas (tabl. I). L'amélioration du coefficient de corrélation paraît plus nette pour les espèces les plus grandes (*Eucalanus pileatus*, *Euchaeta paraconcinna*), qui ont vraisemblablement un développement plus long.

Mais les points du diagramme de dispersion (fig. 1) sont assez éloignés des droites de régression, on a donc cherché s'il existait une action non linéaire de la température. On a donc corrélié les longueurs à des fonctions quadratique et cubique des températures de la quinzaine précédente. La corrélation est parfois améliorée, mais si peu que la transformation ne mérite pas d'être retenue. Par ailleurs, on peut supposer que la température n'a pas la même action en saison froide et en saison chaude. Pour *Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus* et *Euchaeta paraconcinna* la corrélation entre longueurs et température, pour des températures  $\geq 24$  °C est significative. Mais pour les températures  $< 24$  °C la corrélation n'est plus

significative que pour *Euchaeta paraconcinna*. Pour ces trois espèces un même refroidissement a beaucoup plus d'influence en période chaude que froide. Pour les quatre autres espèces : *Centropages furcatus*, *C. chierchiae*, *Temora stylifera* et *T. turbinata*, il n'y a plus de corrélation significative si l'on distingue saisons froides et chaudes (1).

L'influence de la température sur le métabolisme de la croissance est-elle directe ou se fait-elle par l'intermédiaire d'un enrichissement trophique ? Les corrélations d'ordre zéro entre longueurs et concentrations en cellules végétales de la même quinzaine ou de la quinzaine précédente ne sont significatives que pour *Euchaeta paraconcinna*. Pour 23 couples de valeurs :

$$r_{l,p} = 0.53 \text{ ** et } r_{l,p-1} = 0.46 \text{ * (2)}$$

mais si on élimine l'influence de la température par le jeu des corrélations partielles :

$$r_{l,p,t} = 0.45 \text{ * et } r_{l,p-1, t-1} = 0.14,$$

la corrélation n'est plus significative qu'entre variables de la même quinzaine.

(1) Nous retrouvons ici une analogie précise avec les relations entre biovolumes de plancton et températures (BINET, 1976) : dans la mesure où on peut mettre en évidence cette relation en séparant les données des saisons froides et des saisons chaudes, on constate qu'un même abaissement de température entraîne un accroissement de biomasse plus considérable en période chaude que froide ; mais on ne peut pas toujours dégager cette relation à l'intérieur d'une gamme de température trop étroite.

(2) Signification des indices, l, p, t : moyennes par quinzaine des : longueurs céphalothoraciques, log<sup>2</sup> de la concentration phytoplanctonique, températures à 10 m ; —l : valeurs de la quinzaine précédente ; \*, \*\* : significatif à 5 %, à 1 %.

*Euchaeta paraconcinna* est donc la seule espèce étudiée pour laquelle on observe une corrélation significative entre la taille du céphalothorax et la teneur en phytoplancton. Ce qui laisse perplexe étant donné le régime carnivore qu'on reconnaît aux *Euchaeta* (TIMONIN, 1971). A cette exception près, ces résultats rejoignent ceux de RAZOULS et GUINNESS (1973) sur *Temora stylifera* et *Centropages typicus* : il existe des corrélations d'ordre zéro entre longueur et température ou entre longueur et phytoplancton, significatives ; mais les corrélations longueur-phytoplancton, à température constante, ne sont plus significatives.

L'examen des régressions entre longueurs céphalothoraciques et températures de la quinzaine précédente (tabl. I, fig. 1) montre apparemment deux types de relation. Pour *Undinula* et *Euchaeta* l'influence de la température sur la longueur adulte paraît plus forte que pour *Eucalanus*, *Centropages furcatus*, *C. chierchiae*, *Temora stylifera* et *T. turbinata*. On ne peut pas démontrer statistiquement qu'il existe une différence entre les coefficients de régression des deux groupes, les variances du second groupe n'étant pas homogènes (test de Bartlett) et ne satisfaisant donc pas aux conditions de l'analyse des variances. Nous donnons néanmoins les coefficients de régression des deux groupes :

$$a_1 = -0.0183 \pm 0.0058 \text{ (} \textit{Undinula, Euchaeta} \text{)}$$

$$a_2 = -0.00933 \pm 0.0024 \text{ (} \textit{Eucalanus, Centropages, Temora} \text{)}$$

En résumé, il existe une influence très nette de la température de la même quinzaine ou de la quinzaine précédente sur la taille du céphalothorax des femelles adultes des sept espèces considérées. La taille est d'autant plus élevée que la température est basse. Il semble que cette relation soit plus sensible chez *Undinula vulgaris* et *Euchaeta paraconcinna* que chez les autres espèces. On remarquera que les deux premières espèces sont les moins néritiques et par conséquent, peut-être, les plus sensibles à des variations du milieu. Enfin on ne peut mettre en évidence de relation entre la taille et la concentration en phytoplancton que pour une seule espèce.

## SUCCESSION DES COHORTES A LA STATION CÔTIÈRE

On appelle cohorte l'ensemble des individus issus d'une même période de ponte (marquée par

un maximum dans le temps). Nous opposerons ce terme à celui de génération désignant l'ensemble des individus accomplissant leur cycle vital (de l'éclosion à la reproduction) en même temps. S'il n'y avait qu'une seule ponte par génération, chaque cohorte correspondrait à une génération. Mais si les mêmes femelles pondent plusieurs fois, les différentes cohortes issues de chaque ponte peuvent former une même génération, si elles arrivent à maturité en même temps. Réciproquement, si les générations se succèdent très rapidement au cours d'une période déterminée, l'échantillonnage peut ne faire apparaître qu'une seule cohorte, mais cette éventualité est plus rare.

Nous verrons que beaucoup d'espèces se reproduisent la plus grande partie de l'année, il est donc malaisé de distinguer les générations et nous nous en tiendrons à l'identification des cohortes. Leur nombre représente vraisemblablement le maximum de générations possible et leur durée, la vie minimale d'une génération.

Nous essaierons d'identifier les cohortes par les variations des effectifs des différents stades. Le passage d'une cohorte par un stade est signalé par un pic. Dans un milieu stable, échantillonné de façon assez dense — dans l'espace et dans le temps — on devrait voir un certain décalage des pics d'un stade au suivant, prouvant qu'il s'agit bien de l'évolution d'une même cohorte. Ce n'est pas toujours le cas et souvent les maxima des divers stades sont simultanés. Cette simultanéité pourrait s'expliquer de deux façons :

— Il existe une reproduction permanente, les pontes des femelles d'une même espèce ne sont pas en phase, les pics ne représentent que des variations d'abondance de l'espèce, tous les stades variant en même temps.

— Le passage d'un stade au suivant est trop rapide pour que la durée d'intermue apparaisse, étant donné la périodicité insuffisante de nos récoltes et le déplacement des masses d'eau.

Si la première hypothèse était juste, le pourcentage des différents stades devrait évoluer de façon aléatoire d'une récolte à l'autre et indépendamment des variations d'effectifs, ce qui n'est généralement pas le cas (cf. fig. 3, 6, 7). Nous considérerons qu'une série de maxima des différents stades, même synchrones, traduit le passage d'une cohorte à la station côtière (1).

### *Nannocalanus minor*

Les stades larvaires n'ont pas été séparés les uns des autres, mais il semble que les courbes

(1) Nous admettrons même qu'à cause de l'hétérogénéité spatiale, accrue par les différences de répartition verticale des stades (cf. ci-dessous) et par les variations de courant, le pic d'un stade ultérieur puisse exceptionnellement être échantillonné à la côte juste avant le pic du stade précédent.

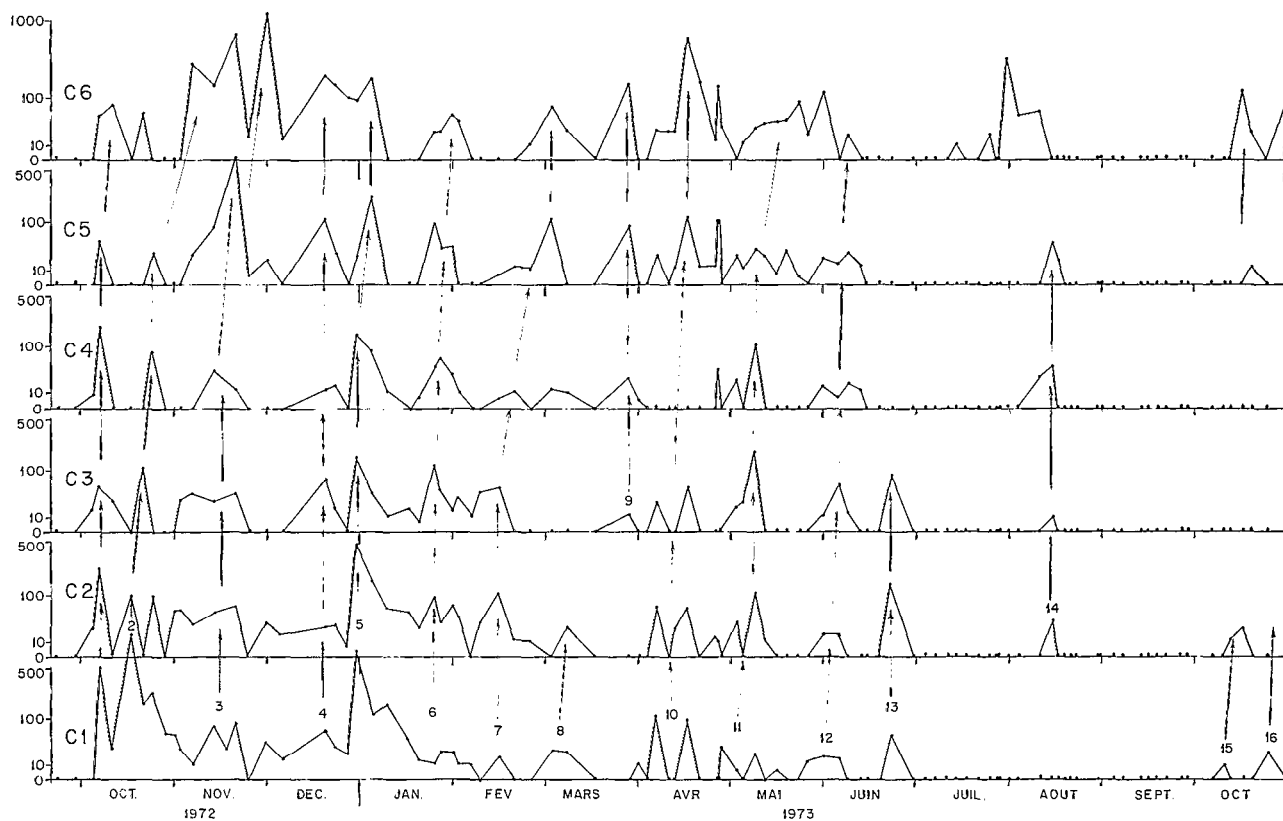


Fig. 2. — *Undinula vulgaris*, cycle biologique : effectifs par  $10\text{ m}^3$  des 6 stades copépodites.  
*Undinula vulgaris*, life history :  $n/10\text{ m}^3$  of the 6 copepodite stages.

d'abondance du total des copépodites et des adultes permettent de reconstituer la succession des cohortes. On observe quelques individus dès la fin de la saison froide, mais la reproduction ne débute dans les eaux côtières qu'au début de novembre. On dénombre de 11 à 13 cohortes jusqu'au 30 mai. L'espèce disparaît courant juin puis réapparaît du 10 juillet au 16 août. Le développement de 3 cohortes à cette saison est vraisemblablement favorisé par le réchauffement exceptionnel qui a eu lieu cette année. Bien que la production de copépodites continue ensuite, on ne récolte plus d'adultes. En 1969 *N. minor* avait pratiquement disparu pendant la saison froide, les générations de juillet-août 1973 semblent donc exceptionnelles, si l'on n'en tient pas compte, la durée moyenne d'une cohorte pendant la période d'abondance (novembre à mai) est de 19,1 jours.

#### *Undinula vulgaris* (fig. 2)

C'est une espèce très thermophile et sténotherme, comme le montre son cycle. Les premiers stades juvéniles apparaissent début octobre 1972, avec le réchauffement des eaux. Il y a apparemment 6 géné-

rations complètes jusque début février 1973. Le développement de la cohorte suivante (7) est interrompu par les upwellings intermittents de saison chaude. La reproduction est assurée par une population plus âgée (C 5 et C 6) qui vient probablement du large et donne naissance à une 8<sup>e</sup> cohorte, avortée également. Les générations 9 et 10 se déroulent normalement, bien que certains stades n'apparaissent pas à la station côtière. La 11<sup>e</sup> cohorte parvient peut-être à l'état adulte (avec un certain retard), mais la cohorte 13 n'atteint pas la maturité à la côtière. L'upwelling chasse alors *Undinula vulgaris*. Mais à la fin de juillet un retour des eaux chaudes amène à la côte des adultes qui donnent naissance à la cohorte 14, dont le développement est à nouveau interrompu par le refroidissement. Au mois d'octobre, on observe les premiers et les derniers stades des deux premières générations « normales » de l'année hydrologique.

*Undinula* se reproduit de façon continue pendant la saison chaude ; les refroidissements interrompent son développement qui se poursuit vraisemblablement

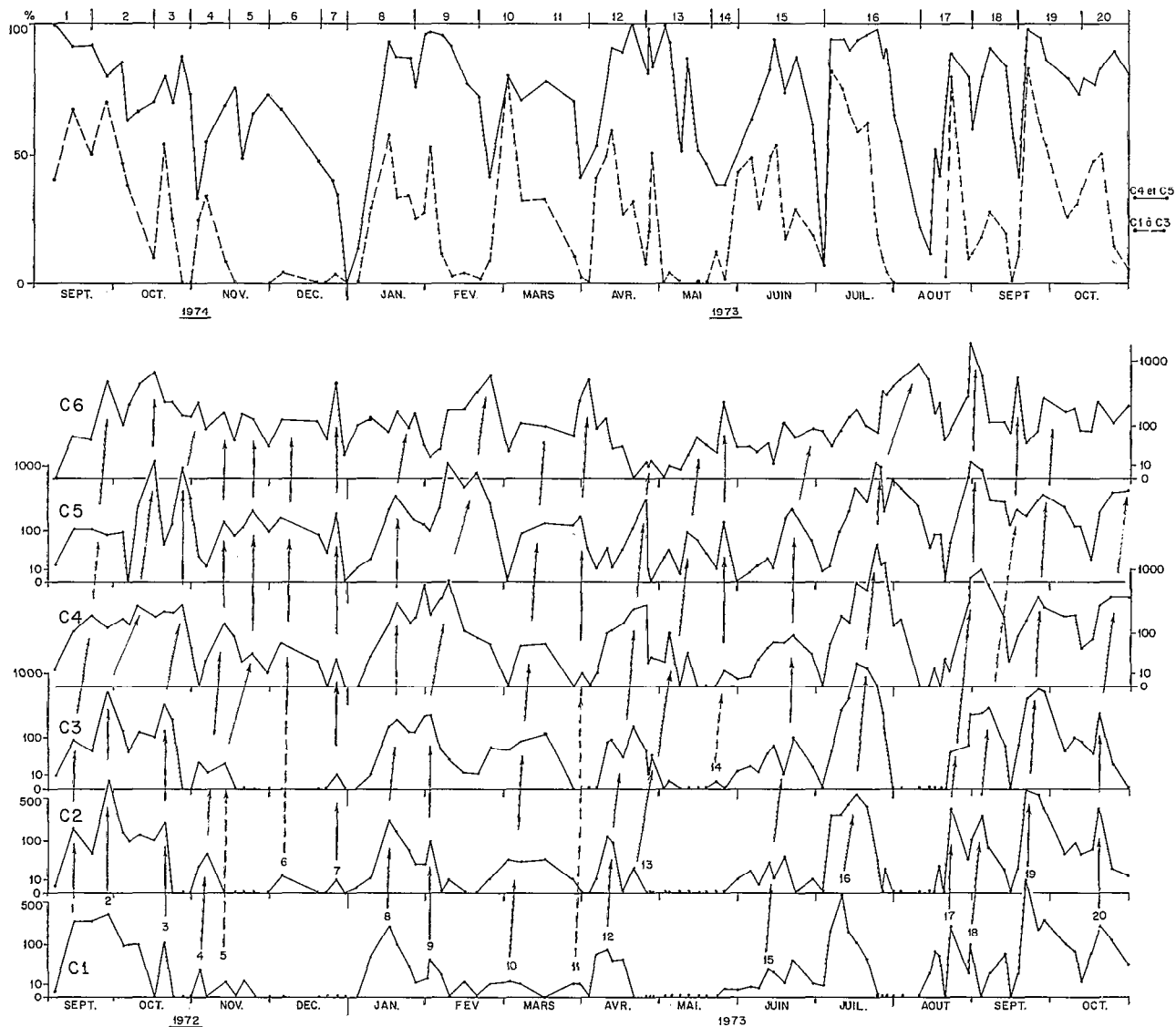


Fig. 3. — *Eucalanus pileatus*, cycle biologique : pourcentage des stades copépodites 1 à 3, 4 et 5, 6 ; effectifs par 10 m<sup>3</sup> des 6 stades copépodites.

*Eucalanus pileatus*, life history : percentage of copepodite stages 1 to 3, 4 and 5, 6 ; n/10 m<sup>3</sup> of the 6 copepodite stages.

blement plus au large. En effet, « l'habitat » normal d'*Undinula* se situe plus au milieu du plateau et d'autre part tous ses stades se trouvent en mai et juin dans les couches les plus superficielles, entraînées à l'est et au large par le moindre upwelling. La durée moyenne d'une cohorte entre octobre et juin est de 20,6 jours.

#### *Eucalanus pileatus* (fig. 3)

Espèce présente toute l'année, abondante, son cycle est assez clair parce que les premiers stades

juvéniles sont correctement échantillonnés, à cause de leur taille importante. On obtient par l'examen des effectifs des différents stades jusqu'à 20 cohortes en 14 mois. Les variations des pourcentages ne confirment que partiellement cette analyse : les cohortes 5, 7, 11, 14 sont douteuses, les premiers stades ayant été peu nombreux. La durée moyenne d'une cohorte serait donc comprise entre 21,2 et 26,6 jours. Mais il existe des cohortes aux effectifs beaucoup plus abondants que les autres et qu'on observe longtemps à la côtière (cohortes 8, 9, 16, 19 par exemple) et d'autres aux effectifs moins abondants



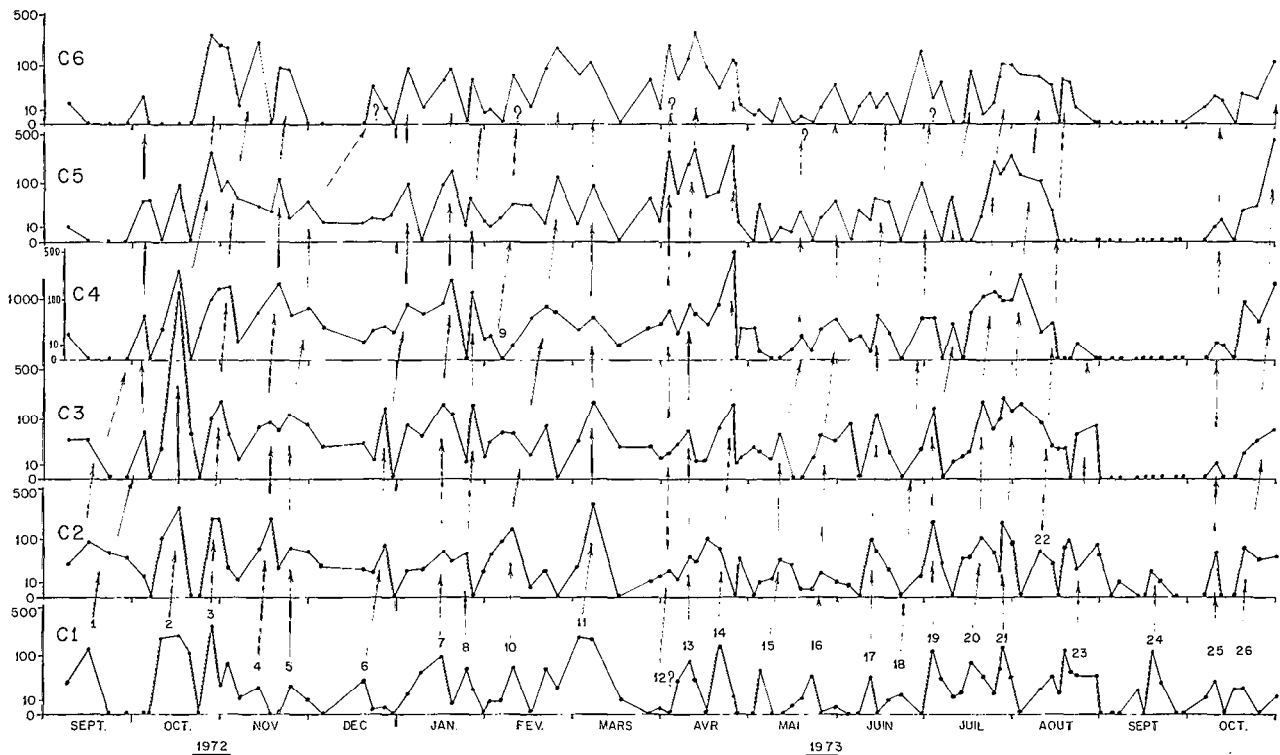


Fig. 4. — *Euchaeta paraconcinna*, cycle biologique : effectifs par  $10\text{ m}^3$  des 6 stades copépodites.  
*Euchaeta paraconcinna*, life history:  $n/10\text{ m}^3$  of the 6 copepodite stages.

et dont l'existence est très brève (7, 14). Ce que nous prenons pour une seule génération longue (cohorte étalée dans le temps) est une période de production très forte au cours de laquelle il y aurait peut-être déphasage des individus les uns par rapport aux autres, pontes successives des mêmes femelles et même éventuellement plusieurs générations très brèves. Nous estimerons donc que la durée moyenne d'une cohorte est de 21,2 jours au maximum. Les observations de DESSIER (à paraître) sur *E. pileatus* à Pointe-Noire chiffrent à 17,7 jours la durée moyenne d'une génération, ce qui est assez proche de notre dernière estimation.

#### *Eucalanus crassus*, *E. monachus*

Ces deux espèces ne sont présentes à la côte que l'hiver, toutes deux sont très rares (fréquence  $< 1\%$ ), particulièrement la première. Nous ne disposons pas d'éléments suffisants pour décrire leur cycle, mais il est probable que celui de *E. monachus* est voisin de celui de *Calanoides carinalis*, ces deux espèces sont presque toujours associées dans nos récoltes : présentes à tous les stades de développement au-dessus du plateau en saison froide, retirées au-delà du talus continental

en dessous de 500 m, à l'état de C 5 le reste de l'année.

#### *Euchaeta paraconcinna* (fig. 4)

Il n'est pas facile de distinguer les générations de cette *Euchaeta*, en effet, l'apparition de C 1 d'une nouvelle cohorte précède parfois la disparition des adultes de la cohorte précédente, ou même coïncide avec leur maximum, au contraire de ce que l'on observe généralement : apparition de C 1 après un maximum d'adultes. La maturation et la reproduction auraient lieu très rapidement après la mue imaginale, à moins que les différences de répartition verticale n'expliquent ce « télescopage » apparent des générations. La plus grande partie de la population est, à tous les stades, située relativement profond, dans le sous-courant. Les stades les plus jeunes sont les plus profonds et, au fur et à mesure de leur développement les *Euchaeta* montent vers la surface et une partie d'entre elles est soumise au courant de Guinée. Ainsi les C 1 et les C 5 dérivent à des vitesses différentes si ce n'est en des directions opposées. Le mouvement de surface est plus rapide que celui des couches sous-jacentes et les jeunes « rattrapent » les plus âgés, d'où un raccourcissement

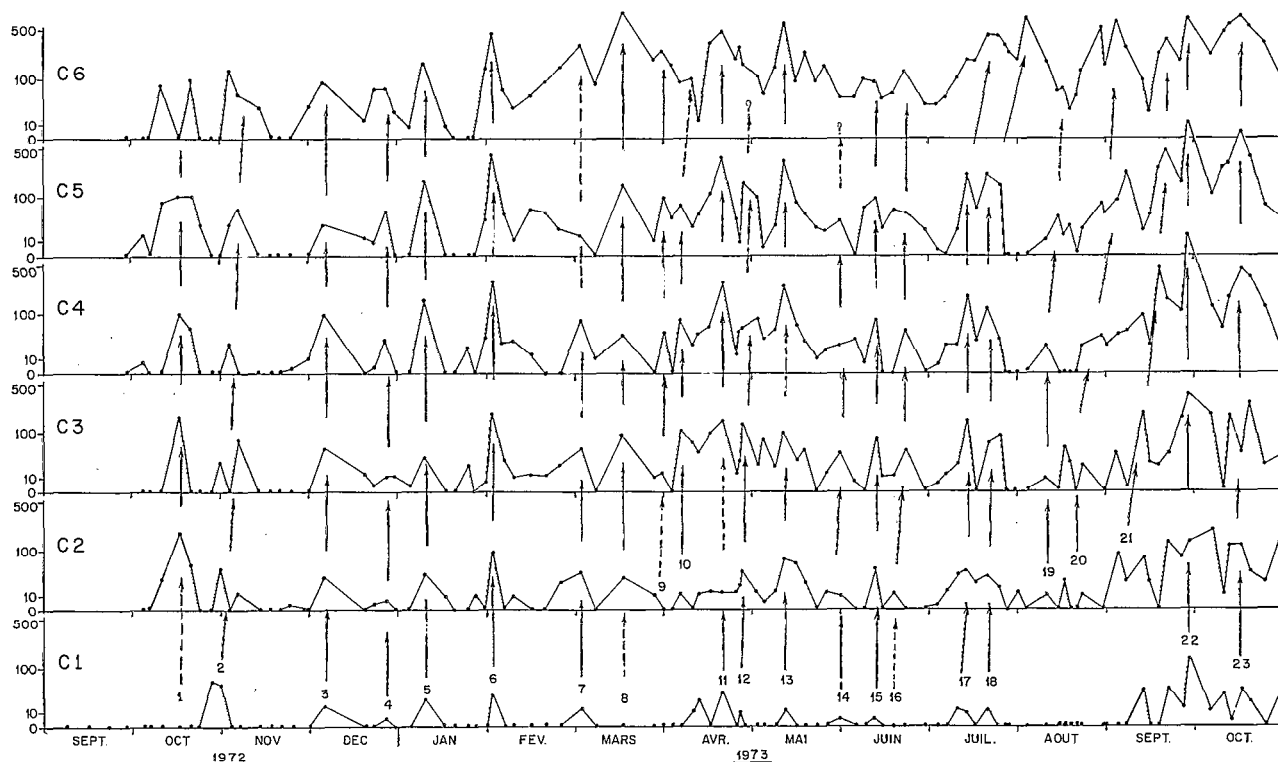


Fig. 5. — *Centropages furcatus*, cycle biologique : effectifs par 10 m<sup>3</sup> des 6 stades copépodites.  
*Centropages furcatus*, life history: n/10 m<sup>3</sup> of the 6 copepodite stages.

apparent des générations qu'il est plus difficile d'identifier. On dénombre environ 23 cohortes en une année, dont une ou deux (la 5 et la 23) ont probablement avorté. Le passage d'un stade au suivant est parfois douteux pour les cohortes 9, 12, 15, 18 et 22 ; ce qui ne laisserait plus qu'un minimum de 18 cohortes dans l'année. La durée moyenne d'une cohorte serait donc comprise entre 16 et 20 jours. La seconde valeur paraît plus plausible, eu égard à la taille d'*E. paraconcinna* et aux durées de génération des autres espèces.

#### *Centropages furcatus* (fig. 5)

Bien que les différents stades larvaires aient été dénombrés, il est difficile d'établir avec précision le nombre de générations. En effet les deux premiers stades sont rares dans nos récoltes (ils passent vraisemblablement au travers des mailles du filet WP 2 et leur durée de vie est probablement très courte) ; ce qui empêche de dater les pontes avec précision. Du 1<sup>er</sup> décembre au 15 juin, soit durant la saison chaude, les variations d'abondance des différents stades sont parfaitement synchrones ;

tandis que du 1<sup>er</sup> juillet au 15 novembre (grande saison froide) il peut s'écouler 15 jours entre le pic des C 1 (ou des C 2) et celui des C 6. *C. furcatus* est une espèce thermophile qui ne s'est maintenue durant cette dernière période qu'à la faveur du réchauffement exceptionnel de la saison froide 1973. Il semble donc que dans des eaux plus froides les générations soient un peu plus longues et mieux individualisées, tandis qu'en eaux chaudes le développement serait très accéléré. Le problème est de savoir si cette accélération permet aux différents individus d'une population de rester en phase et si les pics traduisent le passage d'une cohorte ou simplement un facteur d'abondance. Si chaque pic correspond à une cohorte, il y en aurait 20 à 22 dans l'année soit une tous les 16,6 ou 18,3 jours.

#### *Centropages chierchiae* (fig. 6)

Au contraire de *C. furcatus*, c'est en saison froide que cette espèce est la plus abondante et que les cohortes se succèdent le plus rapidement. Mais pour les deux espèces de *Centropages*, c'est en saison froide que les stades les plus jeunes sont les mieux

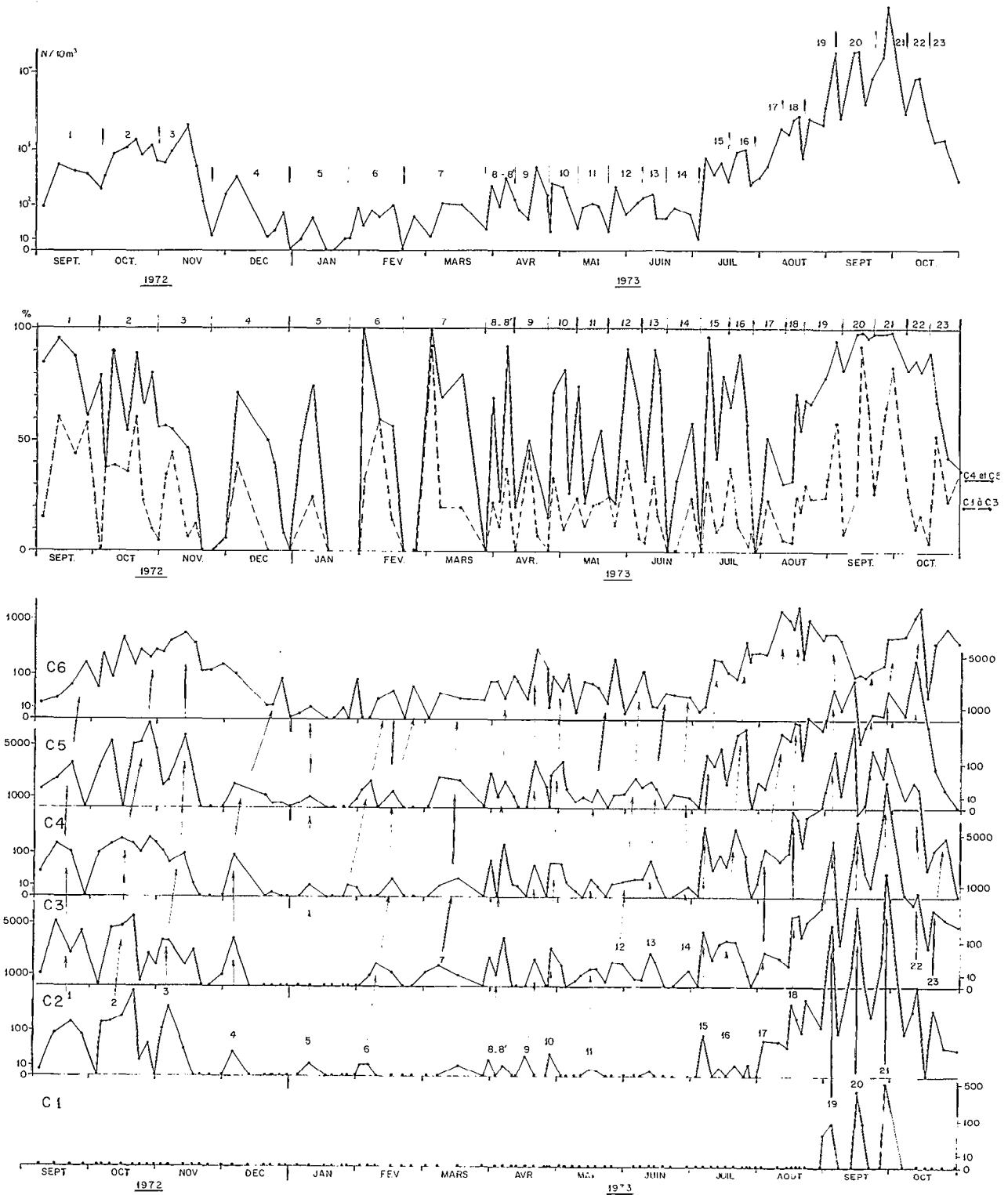


Fig. 6. — *Centropages chierchiae*, cycle biologique : de haut en bas : effectif par 10 m<sup>3</sup> du total de l'espèce ; pourcentage des stades copépodites 1 à 3, 4 et 5, 6 ; effectifs par 10 m<sup>3</sup> des 6 stades copépodites.  
*Centropages chierchiae*, life history : from the top :  $n/10\text{ m}^3$  of the whole species ; percentage of copepodite stages 1 to 3, 4 and 5, 6 ;  $n/10\text{ m}^3$  of the 6 copepodite stages.

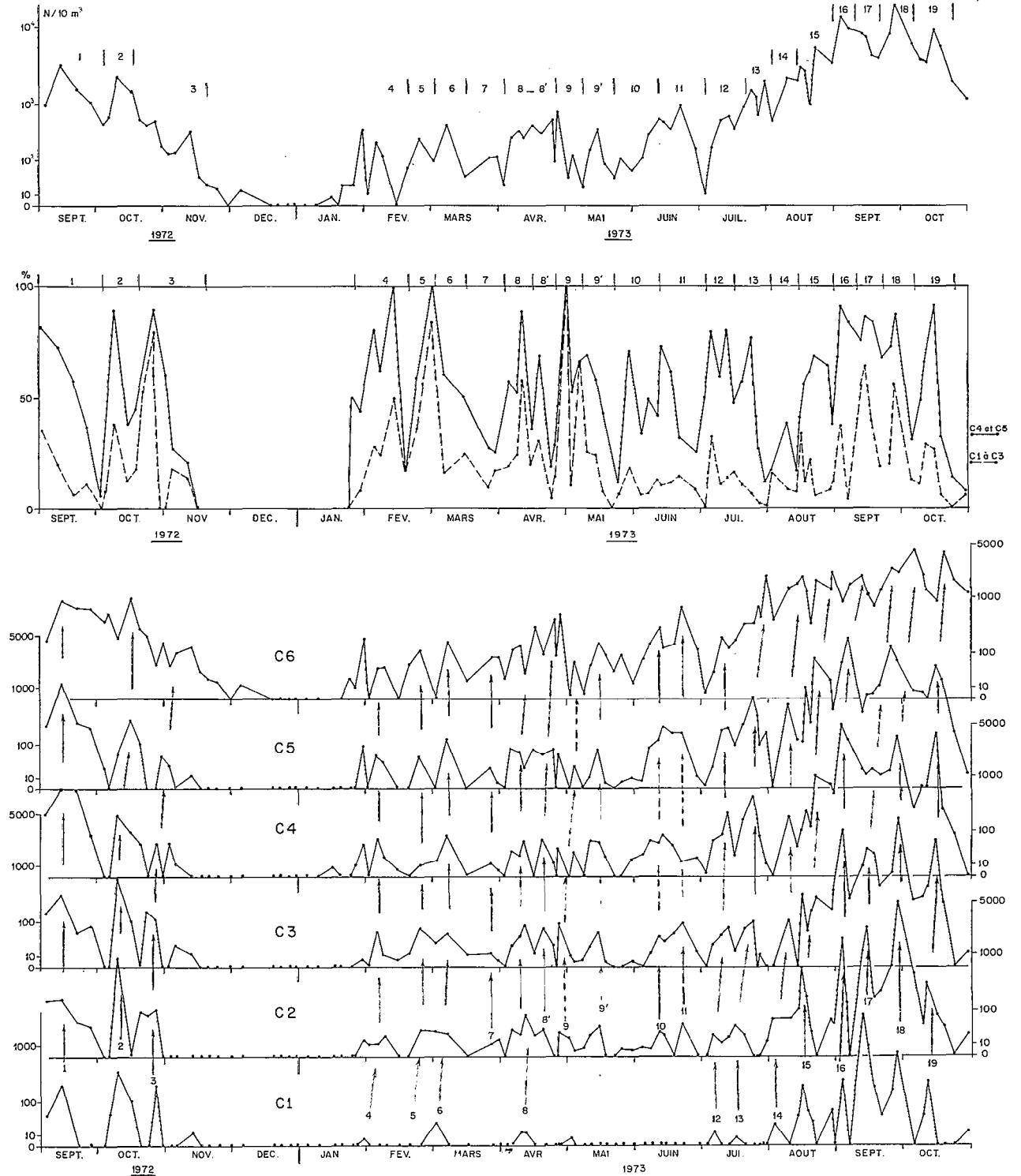


Fig. 7. — *Temora turbinata*, cycle biologique : de haut en bas : effectif par 10 m<sup>3</sup> du total de l'espèce ; pourcentage des stades copépodites 1 à 3, 4 et 5, 6 ; effectifs par 10 m<sup>3</sup> des 6 stades copépodites.

*Temora turbinata*, life history : from the top :  $n/10\text{ m}^3$  of the whole species ; percentage of copepodite stages 1 to 3, 4 and 5, 6 ;  $n/10\text{ m}^3$  of the 6 copepodite stages.

récoltés. Ce phénomène, commun aux espèces suivantes est peut-être dû à des pontes plus importantes, ou à une meilleure survie mais encore plus vraisemblablement à une diminution apparente du maillage du filet par le colmatage dû au phytoplancton. Les variations d'effectifs et de pourcentage des différents stades concordent entre eux et avec les variations de l'effectif total pour définir environ 20 cohortes en un an, soit (en moyenne sur 14 mois) 18,5 jours par cohorte.

#### *Temora turbinata* (fig. 7)

Du 15 novembre au 30 janvier il n'y a pas de reproduction. L'espèce disparaît quasiment. Pour les 14 mois de récolte on recense au moins 19 cohortes, mais il est possible que les cohortes 8 et 9 soient dédoublées. La durée moyenne d'une cohorte, pendant la période de reproduction serait donc de 16,7 ou 18,4 jours. Il existe un certain « chevauchement » entre cohortes durant les mois de juillet à octobre 1973, comme on l'a déjà vu pour *Euchaeta paraconcinna*. Pour *T. turbinata* ce « chevauchement » d'une cohorte sur la suivante résulte probablement

d'une sorte d'emballement de la production pendant la période la plus riche.

#### *Temora stylifera* (fig. 8)

La reproduction a lieu pratiquement toute l'année, malgré un ralentissement très marqué du 15 novembre 1972 au 15 janvier 1973, comme pour *T. turbinata*, qui entraîne une forte diminution des effectifs. Les premiers stades de développement d'un certain nombre de cohortes ne sont pas visibles. Les C 1 peuvent échapper au filet, mais l'absence des C 2 et C 3 suggère que la cohorte est arrivée à la station côtière à un certain degré de développement. Comme pour *T. turbinata*, on constate à partir du début de la grande saison froide une accélération de la reproduction et du développement, si bien que les premiers copépodites d'une nouvelle génération sont présents dans le plancton en même temps que les adultes dont ils semblent issus. On dénombre 25 cohortes en 14 mois, soit une cohorte tous les 17 jours ; mais si l'on ne tient compte que des 21 cohortes dont les C 1 ou les C 2 ont été observés (qui prouvent incontestablement des pontes récentes), l'intervalle s'élèverait à 20,0 jours.

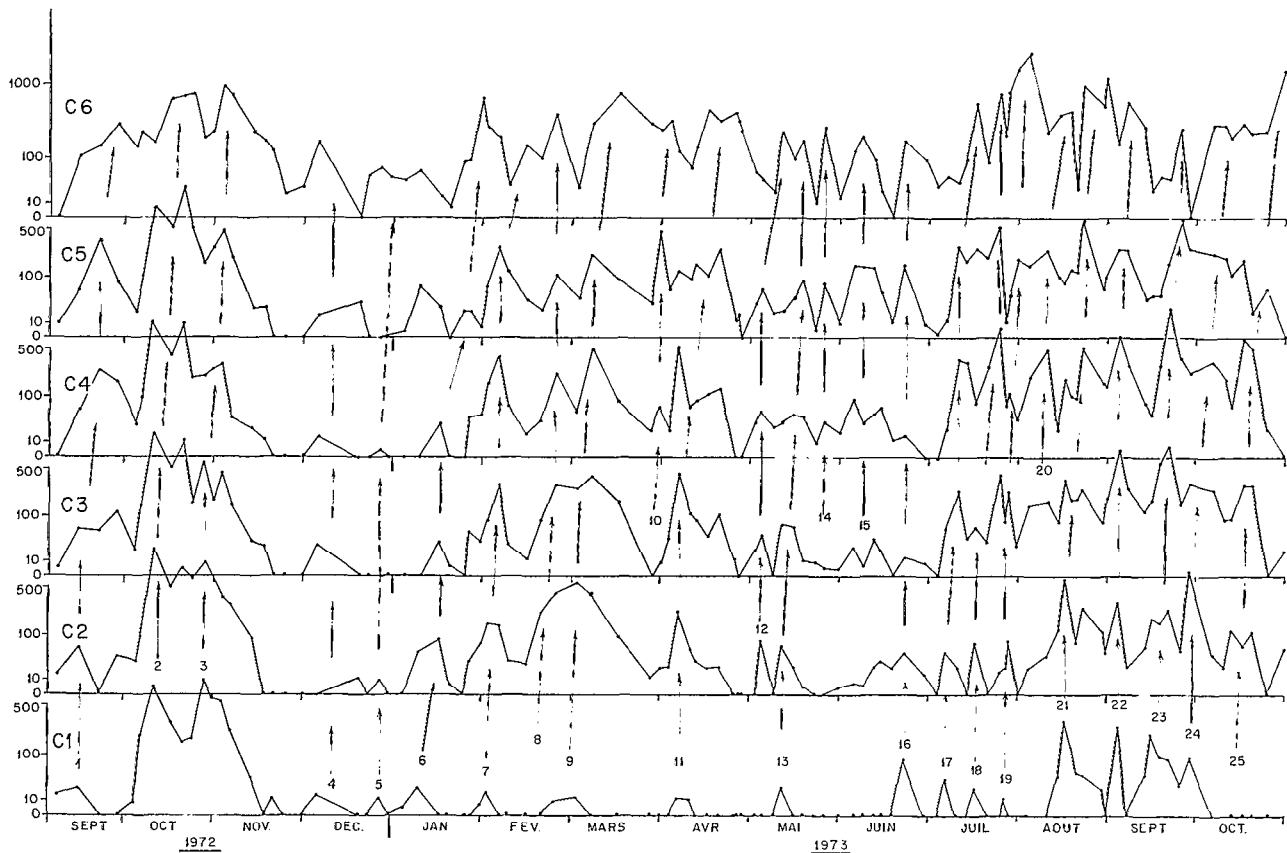


Fig. 8. — *Temora stylifera*, cycle biologique : effectifs par 10 m<sup>3</sup> des 6 stades copépodites.  
*Temora stylifera*, life history : n/10 m<sup>3</sup> of the 6 copepodite stages.

*Oncaeidae, Corycaeidae*

Nous ne disposons pas de comptages par stades détaillés, mais seulement de l'ensemble des copépodites et des adultes mâles et femelles. Les copépodites récoltés sont vraisemblablement les stades les plus âgés (C 4, C 5), ils ne reflètent donc que très imparfaitement les pontes. Quant au sex-ratio, on a vu qu'il n'était pas possible de l'utiliser couramment pour séparer les générations. Ces réserves étant émises et après élimination de plusieurs espèces pour lesquelles il était absolument impossible de délimiter des cohortes, nous mentionnons à titre indicatif quelques résultats, qui — sans être vraiment démontrés — sont plausibles. En l'espace de 14 mois il y aurait 21 cohortes d'*Oncaea venusta*, 22 de *Ditrichocorycaeus africanus* et en 6,5 mois il y en aurait 10 de *Farranula gracilis* (espèce présente seulement en saison chaude). Les durées moyennes des cohortes seraient respectivement de 20, 19 et 19,5 jours.

### Résumé sur les cycles biologiques observés entre septembre 1972 et octobre 1973

Les espèces qui viennent d'être examinées se reproduisent la majeure partie de l'année, à l'exception de *Calanoides carinatus* (étudiée précédemment), — absente en saison chaude — et de *Farranula gracilis* — absente en saison froide —. Cette pérennité apparente de la plupart des espèces est due à une anomalie de la saison froide 1973 qui a permis à *Undinula vulgaris*, *Nannocalanus minor* et *Centropages furcatus* de se reproduire au moins une fois dans les eaux côtières pendant cette période, alors que du 15 juillet au 10 octobre 1969 *U. vulgaris* et *N. minor* avaient complètement disparu et *C. furcatus* n'était récolté qu'une seule fois. De même la disparition de *Temora turbinata* et le ralentissement de la reproduction de *T. stylifera*, de fin novembre 1972 à mi-janvier 1973, sont à rapprocher de l'élévation de température supérieure à la normale de la petite saison chaude 1972. Les périodes de développement dépendent donc des exigences thermiques des espèces et des anomalies hydrologiques d'une année. Dans un cas des espèces thermophiles se maintiennent lors d'une saison froide peu marquée, dans un autre des espèces eurythermes — avec une préférence pour les eaux plus froides — ne peuvent se développer au cours d'une petite saison chaude trop chaude ; enfin nous avons déjà vu que la reproduction d'une espèce strictement inféodée à la saison froide (*Calanoides carinatus*) pouvait être interrompue par un arrêt des upwellings. Enfin, il est remarquable que lorsqu'une espèce est récoltée sur le plateau, elle est plus ou moins proche de la reproduction. Nous n'avons jamais récolté de population en état de repos génital, dans les eaux côtières.

TABLEAU II

Nombre de cohortes en 12 mois et durée de vie moyenne d'une cohorte. La valeur la plus probable est la moyenne des valeurs minimales et maximales ou la valeur la plus plausible. *Number of cohorts during 12 months and mean life-span of a cohort. The most likely life-span is an average of minimum and maximum or the most plausible of them (right column).*

	Nombre de cohortes par an		Durée de vie moyenne d'une cohorte (jours)		
	mini-mum	maxi-mum	mini-mum	maxi-mum	la plus probable
<i>Nannocalanus minor</i>	11	16	19.1	22.8	19.1
<i>Undinula vulgaris</i> ...	12	14	20.2	21.	20.6
<i>Eucalanus pileatus</i> ..	13	17	21.2	26.6	21.2
<i>Euchaeta paraconcinna</i> .....	18	23	15.9	20.2	20.2
<i>Centropages furcatus</i>	20	22	16.6	18.3	17.5
<i>Centropages chierchiae</i> .....	19	21	17.7	19.3	18.5
<i>Temora turbinata</i> ....	15	18	16.7	18.4	17.5
<i>Temora stylifera</i> ....	17	23	17.	20.2	18.6
<i>Oncaea venusta</i> .....	18	20	18.2	21.3	19.7
<i>Ditrichocorycaeus africanus</i> .....	18	19	19.2	20.3	19.2
<i>Farranula gracilis</i> ...	9	10	19.5	21.7	19.5

En période de reproduction, les cohortes se succèdent au rythme d'une toutes les deux à quatre semaines environ. La durée de vie est plus brève pour les petites espèces (16-20 jours pour *Temora*, *Centropages*, etc.) que pour les plus grosses (21 à 27 jours pour *Eucalanus pileatus*). L'ensemble du cycle n'est pas toujours observé : certaines cohortes pouvant disparaître au-delà des premiers stades (conditions défavorables, courants) ou au contraire apparaître en cours d'évolution (apports par les courants). Les vitesses de développement et de maturation sexuelle varient vraisemblablement au cours de l'année pour les espèces pérennes. La maturation des produits génitaux serait accélérée en saison froide par l'abondance de nourriture disponible et la production s'emballerait rapidement aboutissant à un certain mélange de générations. La production est excédentaire en saison froide (les effectifs s'accroissent) tandis qu'elle est équilibrée ou déficitaire en saison chaude (les effectifs diminuent).

Le problème de la synchronisation des générations se pose. Dans les mers tempérées également, il est plus difficile d'individualiser les dernières générations

TABLEAU III

*Migrations nyctémérales* : Le déplacement de la médiane de répartition verticale matérialise celui de la population au cours d'un cycle de 24 heures. Les déplacements sont faibles dans l'ensemble et pas tous dans le sens classique (montée nocturne), les prélèvements du crépuscule (18 h) et de l'aube (6 h) n'ont pas été utilisés dans ce calcul.

\* : Échantillonnage non significatif (effectif moyen < 1 individu/m<sup>3</sup>)  
— : Espèce absente

*Daily migrations*: the shifting of the vertical distribution median indicates that of the population during a 24 h cycle. Generally movements are weak and not always in the usual direction (nocturnal ascent): dusk (18 h) and dawn (6 h) samples are not used in this computation.

\* : non significant sampling (average number < 1 individual/m<sup>3</sup>)  
— : no individual

PROFONDEUR DE LA MÉDIANE DE RÉPARTITION VERTICALE (m)

	Décembre		Mai		Juin		Septembre	
	Jour	Nuit	Jour	Nuit	Jour	Nuit	Jour	Nuit
<i>Nannocalanus minor</i> .....	26	28	37	26	27	18	12	18
<i>Calanoides carinatus</i> .....	*	*	*	*	*	*	21	18
<i>Undinula vulgaris</i> .....	16	22	9	15	22	18	—	—
<i>Eucalanus pileatus</i> .....	35	37	34	38	24	12	17	15
<i>Eucalanus monachus</i> .....	48	48	—	—	*	*	24	32
<i>Eucalanus crassus</i> .....	*	*	*	*	—	—	30	25
<i>Euchaeta paraconcinna</i> .....	37	28	34	25	29	12	33	13
<i>Centropages furcalus</i> .....	*	*	*	*	12	20	*	*
<i>Centropages chierchiai</i> .....	*	*	32	36	11	11	19	17
<i>Temora turbinata</i> .....	—	—	36	36	20	12	18	13
<i>Temora stylifera</i> .....	23	13	36	28	18	10	15	12
<i>Oncaea venusta</i> .....	25	29	33	32	16	14	10	15
<i>Ditrichocorycaeus africanus</i> .....	*	*	*	*	12	38	19	17
<i>Farranula gracilis</i> .....	10	16	10	8	*	*	—	—
Total Copépodes.....	33.6	28.7	31.9	26.5	24.3	18.8	20.9	17.8

que les premières (in RAYMONT, 1963). A la fin de l'hiver certains stimuli (trophiques et thermiques) provoquent la maturation des produits génitaux de toute la population. Si des conditions favorables se maintiennent, au bout de quelques générations les cycles des différents individus ne sont plus synchronisés. On pourrait supposer qu'il existe deux types de régulation : l'une externe, les poussées de phytoplancton (1), l'autre interne : la durée de vie étant courte, les adultes qui ne sont pas mûrs en même temps que les autres meurent sans se reproduire.

#### RÉPARTITION VERTICALE : MIGRATIONS NYCTHÉMÉRALES ET ONTOGÉNIQUES

Ce paragraphe est basé sur les récoltes des séries « Migrations nyctémérales » (cf. § Matériel). Nous constaterons parfois l'existence de migrations nycthé-

mérales (tabl. III), mais elles sont faibles et masquées par les variations spatiales. En effet, durant les 24 heures d'échantillonnage au point fixe, les courants n'étaient jamais nuls. Le plateau ivoirien est en effet parcouru presque toute l'année par un ensemble de deux courants. Le courant de Guinée, superficiel porte à l'est, tandis que le sous-courant ivoirien, profond, coule vers l'ouest. La vitesse et l'épaisseur de ces courants varie au cours des saisons (LEMASSON & REBERT, 1973). La répartition et la migration verticale des espèces au sein de ce système détermine leur dérive dans une direction ou l'autre ou leur dispersion à la fois vers l'est et vers l'ouest. L'existence de ces migrations est un phénomène intéressant qui prouve la possibilité pour un individu d'exploiter rapidement plusieurs niveaux et de s'affranchir momentanément d'un courant par un déplacement vertical. Mais il nous paraît plus utile de dresser un bilan au niveau de la

(1) GAUDY (1971) a mis en évidence le rôle inducteur du phytoplancton dans le déclenchement de la ponte.

population entière et plus prudent de nous limiter à une répartition verticale moyenne sur 24 h (tabl. IV et V). Les figures citées donnent le pourcentage des 6 stades copépodites et des adultes des deux sexes aux profondeurs moyennes où a travaillé chaque filet. La médiane de chaque répartition est la profondeur à laquelle on atteint 50 % de la population en partant de la surface, ou du fond.

La répartition verticale reflète — entre autres facteurs — les exigences thermiques : optimum et tolérance. De la position de la médiane par rapport à la limite de séparation du courant de Guinée et du sous-courant ivoirien (LEMASSON & REBERT, 1973) on peut déduire le sens du déplacement de la majeure partie de la population ; un calcul de bilan nécessite la connaissance des débits respectifs des deux couches (cf. tabl. VI).

### *Nannocalanus minor*

Les copépodites et les femelles ont tendance à quitter la couche profonde (40-50 m) au milieu de la nuit et ce, à peu près en toutes saisons. Il n'en est pas de même des mâles qui ne manifestent un tel comportement organisé qu'au cours d'une seule série (mai). La répartition verticale moyenne varie avec les saisons : la plupart des individus habitent les couches plus superficielles durant les saisons froides et s'enfoncent avec le réchauffement des eaux. Il y a d'autre part des différences systématiques entre les juvéniles et les adultes. Les copépodites sont toujours les plus superficiels, suivis par les femelles et les mâles. Les copépodites sont ainsi les plus soumis au courant superficiel et les adultes au sous-courant.

### *Undinula vulgaris*

On ne peut pas mettre en évidence de variations systématiques entre le jour et la nuit. L'ensemble des stades habite des niveaux relativement superficiels, ce qui est normal pour une espèce thermophile (la médiane n'est jamais au-dessous de 20 m) (fig. 11). Les trois premiers stades vivent le plus près de la surface (médiane entre 5 et 8 m), tandis que les stades 4 et 5 sont un peu plus bas (médiane de 11 à 18 m). Les adultes vivent à des profondeurs voisines du dernier stade, variables suivant la date.

D'une façon générale, la médiane de répartition verticale de tous les stades d'*Undinula* est au-dessus de la thermocline et dans le courant de Guinée, le bilan de transport est effectivement orienté vers l'est (Tabl. VI, fig. 13). Cependant, en décembre la médiane des C 4, C 5 et C 6 est au-dessous de cette limite. On voit donc que suivant la saison, la population d'*Undinula* va se maintenir plus ou

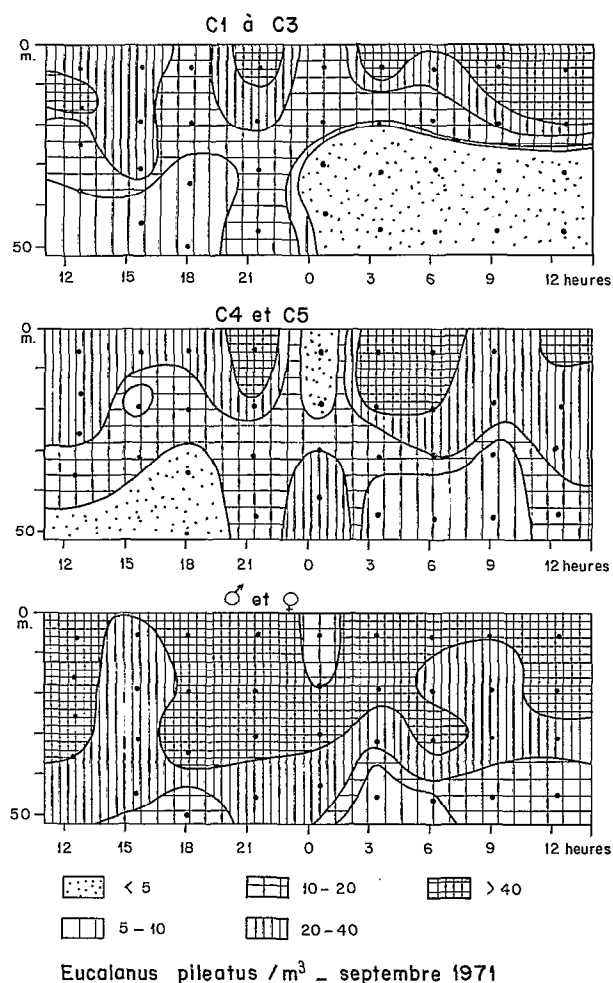


Fig. 9. — *Eucalanus pileatus*, migrations nycthémerales. *Eucalanus pileatus*, daily migrations.

moins dans le golfe ivoirien (décembre) ou bien va être entraînée toute entière vers l'est (mai). Ce comportement pourrait traduire une adaptation utile à l'espèce : elle peut se maintenir en saison chaude dans une région dont les eaux lui conviennent et elle s'éloignera des upwellings lorsque ceux-ci se déclencheront dans l'ouest de la région, dès la fin de la saison chaude (début juin).

### *Eucalanus pileatus*

La population se déplace assez peu entre le jour et la nuit, d'une façon générale. En juin, il y a une montée nette des *E. pileatus* dans le courant de la nuit (médiane de l'ensemble des stades : 23,1 m le jour, 12,2 m la nuit) ; ce déplacement est essentiellement le fait des femelles. En septembre le déplace-



ment est beaucoup plus faible (de 18,6 à 15,5 m), il est attribuable aux copépodites âgés qui se concentrent dans les niveaux supérieurs vers 21 h et 3 h ; tandis qu'à 0 h ils désertent les mêmes profondeurs (fig. 9). Au cours des autres sorties d'études des migrations nyctémérales, effectuées en saison chaude, on observait au contraire un léger enfoncement au cours de la nuit.

Les répartitions moyennes sur 24 h (fig. 11) montrent un léger enfoncement des copépodites au cours de leur développement (sauf en pleine saison chaude). Mais la majorité des individus de chaque stade est toujours située dans le sous-courant. Le fait que tous les stades dérivent presque dans la même masse d'eau diminue les causes d'hétérogénéité spatiale et a facilité l'individualisation des générations.

#### *Eucalanus crassus*

Ses différents stades étaient assez abondants en septembre 1971 pour établir leur diagramme de répartition verticale moyenne (fig. 11). Chaque stade se tient à peu près à la même profondeur jour et nuit et évite presque systématiquement les eaux superficielles, au contraire de la plupart des autres espèces. Les copépodites âgés habitent plus profond que les jeunes. Les adultes remontent légèrement par rapport aux C5, les femelles plus nettement que les mâles.

#### *Eucalanus monachus*

Comme l'espèce précédente, elle n'a pas été trouvée dans les couches superficielles, même en saison froide (septembre). Les quelques individus récoltés en décembre et en juin sont cantonnés aux couches les plus profondes. En septembre l'étagement des différents stades apparaît clairement, analogue à celui d'*E. crassus*.

#### *Euchaeta paraconcinna*

Il existe au-dessus du plateau continental des différences de répartitions verticales entre le jour et la nuit extrêmement nettes et systématiques : *E. paraconcinna* monte au cours de la nuit (fig. 10). Tous les stades se livrent à cette migration, à partir des C3 et parfois même des C2 (juin). En comparant des moyennes sur 24 h (fig. 11) on constate que les stades les plus jeunes habitent les niveaux les plus profonds et que les stades les plus âgés (C6 et surtout C4 et C5) occupent des niveaux plus élevés, bien qu'en général ils soient encore situés dans le sous-courant. Il n'existe qu'une seule exception à cette montée au fur et à mesure du développement : la sortie de mai 1973. Mais la thermocline était

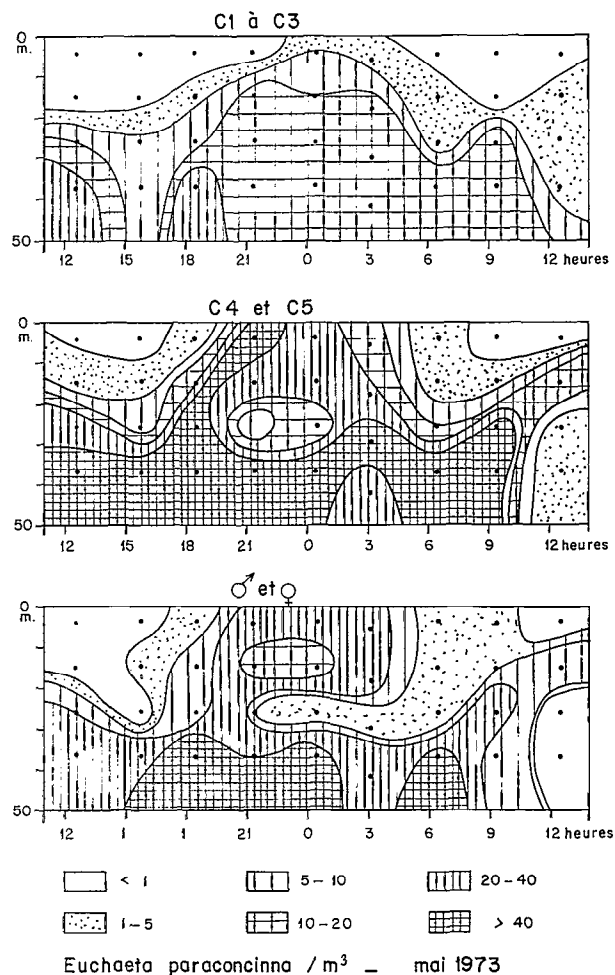


Fig. 10. — *Euchaeta paraconcinna*, migrations nyctémérales.  
*Euchaeta paraconcinna*, daily migrations.

alors très basse (vers 40 m) et la population d'*E. paraconcinna*, bloquée entre cette barrière et le fond très proche (55 m) n'avait pas la possibilité de s'étagier verticalement. Néanmoins ce type de migration ontogénique ascendante est original, *E. paraconcinna* est la seule espèce à le présenter.

Les médianes de répartition verticale des différents stades sont très étagées ; bien que la majorité des effectifs soit généralement située dans le sous-courant les individus d'un même stade dérivent à des vitesses différentes (le déplacement des masses d'eau n'est pas uniforme sur une verticale). Dans la mesure où tous les individus migrent au cours d'une période nyctémérale, il n'existe pas une population superficielle, une autre profonde, le diagramme de répartition verticale représente la proportion de temps passé, en 24 h, à différentes

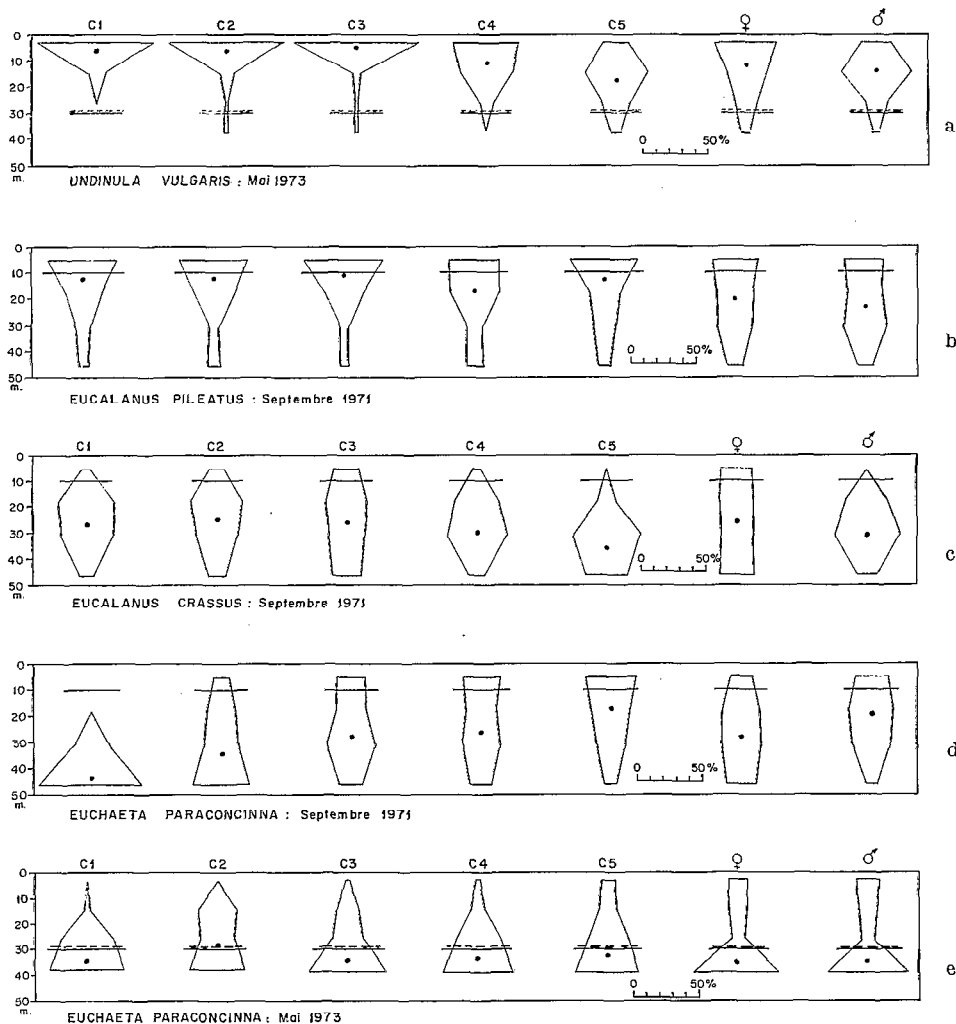


Fig. 11. — Migrations ontogéniques de quelques espèces : a) Migration descendante d'une espèce thermophile en saison chaude, la quasi totalité des individus sont au-dessus de la thermocline dans le courant de Guinée. b) Migration descendante en saison froide, la répartition verticale chevauche les deux courants. c) Migration descendante en saison froide, la quasi totalité de l'espèce est située dans le sous-courant. d) Migration ascendante en saison froide. e) Absence de migrations en saison chaude, la plupart des individus sont au-dessous de la thermocline, dans le sous-courant. Trait horizontal plein : limite du courant de Guinée et du sous-courant. Trait horizontal tireté : isotherme 24 °C. Cercle noir : médiane de répartition verticale de chaque stade.

*Ontogenetic migrations of several species : a) Downward migration of a thermophilic species in warm season, almost all the individuals are above the thermocline in the Guinea current. b) Downward migration in cold season, the population inhabits in the two currents. c) Downward migration in cold season, the population is almost entirely in the under-current. d) Upward migration in cold season. e) Lack of migration in warm season, the majority of the individuals are below the thermocline, in the under-current. Horizontal solid line : boundary of Guinea current and Ivorian under-current. Horizontal dashed line : 24 °C isotherm. Black dots : median of vertical distribution of each stage.*

profondeurs. Le déplacement global de la population se rapproche de celui de sa médiane.

#### *Centropages furcatus*

Très peu abondant dans les récoltes des séries nycthérales il n'est pas possible d'établir la répar-

tition verticale par stade. La médiane pour l'ensemble de l'espèce se situe entre 16 et 22 m de profondeur, la majeure partie de l'année et vers 30 m en pleine saison chaude. Lors de la seule série où *C. furcatus* était assez abondant pour qu'on puisse détecter des migrations verticales (juin) on constate une descente nocturne (médiane à 12,3 m le jour et à 19,6 m

la nuit). Au contraire, UNMERKUTTY (1967 a) signale une concentration en surface de *C. furcatus* pendant la nuit, dans le golfe de Mannar (Inde).

#### *Centropages chierchiae*

Au cours de chaque cycle nyctéméral la répartition verticale semble assez constante, mais nous ne disposons de données vraiment significatives qu'en début ou en fin de saison froide (juin 1972, septembre 1971). La médiane de la population (ensemble des stades) se trouve vers 11-12 m en juin et 16 m en septembre. La population s'enfonce au cours de la saison chaude (20 m en septembre, 33 à 36 m en mai).

La migration ontogénique est de type descendant, mais faible. En septembre les médianes des différents stades s'étagent de 8 à 18,5 m et traduisent un enfouissement au cours du développement. Bien que la majeure partie de la population soit dans le sous-courant. Une fraction importante (surtout chez les stades jeunes) est transportée par le courant de surface et le bilan semble nul en saison chaude. En juin, du fait de l'épaississement du courant de Guinée, la situation est inversée et la plus grande partie des *C. chierchiae* est soumise à une dérive est, comme en septembre.

#### *Temora turbinata* et *T. stylifera*

Il ne semble pas exister de différences significatives dans la répartition verticale des deux espèces. La migration nyctémérale est faible, sauf pour *T. stylifera* en saison chaude ou en début de saison froide (montée la nuit). D'une façon générale les deux espèces sont assez superficielles en saison froide et vivent plus profondément en saison chaude. La migration ontogénique est faible et descendante, nette en saison froide (septembre), absente en saison chaude (mai) où la plus grande partie de la population est plaquée entre le fond et la thermocline-courantocline.

La répartition verticale des deux espèces chevauche la profondeur de séparation des courants la plus grande partie de l'année, ce qui implique une dispersion des populations par les courants opposés. Les bilans de transport des *Temora* sont variables en saison chaude, tandis qu'en saison froide le flux net porte à l'est, faiblement en juin, fortement en septembre.

#### Conclusion sur les répartitions verticales

Nous venons d'examiner succinctement la répartition verticale de quelques espèces sous l'aspect de leurs variations saisonnières, nyctémérales et ontogéniques.

TABLEAU IV

*Migrations saisonnières* : En saison chaude, l'enfoncement des Copépodes (matérialisé par celui de la médiane de répartition verticale) leur permet d'éviter les eaux les plus chaudes et d'accompagner le maximum de production primaire ; sauf pour les espèces les plus thermophiles : *U. vulgaris* et *F. gracilis*.

*Seasonal migrations*: During the warm season the Copepod diving (indicated by the descent of the vertical distribution median), allow them to avoid the warmer waters and to go with the primary production maximum ; except the most thermophilic species: *U. vulgaris* and *F. gracilis*.

Mois des sorties et saison hydrologique (1)	Décembre 1971 PSC	Mai 1973 GSC	Juin 1972 Début GSF	Septembre 1971 Fin GSF
Épaisseur du courant de Guinée en m (2)...	15	30	20	10
Immersion de l'isotherme 24 °C (m)...	25	30	18	—

Profondeur de la médiane de répartition verticale sur 24 heures (m)

<i>Nannocalanus minor</i>	24	31	19	19
<i>Calanoides carinatus</i> (3).....	40	39	37	20
<i>Undinula vulgaris</i> ....	18	11	20	—
<i>Eucalanus pileatus</i> ...	36	37	17	17
<i>Eucalanus monachus</i> (3).....	48	--	41	27
<i>Eucalanus crassus</i> (3).	—	39	---	27
<i>Euchaeta paraconcinna</i> .....	33	33	21	27
<i>Centropages furcatus</i> .	23	25	16	18
<i>Centropages chierchiae</i>	20	33	12	17
<i>Temora turbinata</i> ....	--	36	15	14
<i>Temora stylifera</i> ....	16	33	16	12
<i>Oncaea venusta</i> .....	27	32	16	11
<i>Diirichocorycaeus africanus</i> .....	45	37	37	17
<i>Farranula gracilis</i> ...	10	9	7	---
Total Copépodes.....	30.8	29.1	19.9	19.7

(1) PSC, GSC, GSF : Petite Saison Chaude, Grande Saison Chaude, Grande Saison Froide.

(2) D'après les moyennes de LEMASSON et REBERT (1973).

(3) Espèces très rares en dehors de la saison froide.

(1) PCS, GSC, GSF: Little Warm Season, Great Warm Season, Great Cold Season.

(2) According to averages computed by LEMASSON et REBERT (1973).

(3) Very scarce species except during the cold season.

1. LES VARIATIONS SAISONNIÈRES de la répartition verticale sont très claires (tabl. IV) : l'essentiel des populations est relativement superficiel durant la saison froide (échantillonnée fin juin 1972 et courant septembre 1971) et s'enfonce avec le réchauffement des eaux et l'approfondissement de la thermocline. Toutes les espèces suivent ce schéma, sauf *Undinula vulgaris*. Cette espèce est normalement absente de la grande saison froide mais on ne constate pas le restant de l'année un déplacement saisonnier analogue à celui des autres Copépodes. *Undinula vulgaris* et *Farranula gracilis* ont un déplacement vers l'est en pleine saison chaude beaucoup plus important que celui des autres espèces examinées. En décembre et surtout en juin, le bilan du transport d'*U. vulgaris* semble plus équilibré. Pour l'ensemble des Copépodes le transport net s'effectue vers l'est en septembre, vers l'ouest en décembre et est nul en juin (tabl. VI.).

Ces variations de répartition verticale pourraient traduire plusieurs adaptations remarquables :

a. Les espèces les plus thermophiles restent toujours dans les couches superficielles les plus chaudes, tandis que les espèces pérennes limitent l'élévation de température à subir en s'enfonçant au cours de la saison chaude.

b. Cet enfoncement estival correspond à celui du maximum de production primaire (DANDONNEAU, 1972), les Copépodes se rapprochent de leur source de nourriture.

c. Les espèces les plus thermophiles sont chassées par le courant de surface en mai-juin, juste avant le déclenchement des upwellings ; tandis que les autres espèces se maintiennent dans le Golfe au mois de juin juste avant le bloom phytoplanctonique.

2. LES VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES sont beaucoup moins nettes (tabl. III). L'hétérogénéité spatiale,

TABLEAU V

*Migrations ontogéniques.* La plupart des espèces ont une migration descendante modérée ou faible, sauf *E. paraconcinna* dont la migration est fortement ascendante. En pleine saison chaude (mai), la plupart des Copépodes sont coincés entre la thermocline et le fond, il n'y a pas de migration, sauf pour *U. vulgaris* située au-dessus de la thermocline.

*Ontogenetic migrations.* Most of the species follow a moderate or weak downwards migration, except *Euchaeta paraconcinna* which follows a strong upwards migration. In the middle of the warm season (May) the majority of Copepods are wedged in between the thermocline and the bottom, there is no migration, except *Undinula vulgaris* which occurs above the thermocline.

Profondeur de la médiane de répartition verticale (m)

Espèce	Mois	C1	C2	C3	C4	C5	♀	♂
<i>Calanoides carinatus</i> .....	septembre	10	10	16	19	24	19	30
<i>Undinula vulgaris</i> .....	décembre	—	—	8	17	17	20	20
	mai	6	6	6	11	18	12	15
<i>Eucalanus pileatus</i> .....	décembre	—	—	34	40	36	43	35
	mai	—	—	35	37	37	37	33
	juin	—	—	—	30	28	12	26
	septembre	12	13	11	17	13	20	23
<i>Eucalanus crassus</i> .....	septembre	26	25	26	30	36	26	31
<i>Eucalanus monachus</i> .....	septembre	20			25	29	22	43
<i>Euchaeta paraconcinna</i> .....	décembre	39	33	32	32	32	35	34
	mai	34	29	34	33	32	35	34
	juin	32	30	24	19	23	26	24
	septembre	43	34	28	26	17	28	19
<i>Centropages chierchiae</i> .....	septembre	14	9	15	18	17	13	16
<i>Temora turbinata</i> .....	mai	—	—	—	38	36	35	35
	septembre	11	10	16	19	17	17	11
<i>Temora stylifera</i> .....	mai	34		35	31	31	33	33
	septembre	10	14	15	13	14	17	12

la faiblesse des effectifs pêchés et plus encore des effectifs dénombrés, la proximité du fond et la grossièreté du système d'échantillonnage (traits non fermants) contribuent à masquer le phénomène, s'il existe. On est surpris de constater néanmoins quelques différences entre le jour et la nuit, après élimination des récoltes de 18 h et 6 h trop proches du lever et du coucher du soleil. On constate (en moyenne sur l'ensemble des stades) une montée nocturne chez *Eucalanus pileatus* en saison froide (3 à 11 m de déplacement de la médiane) ainsi que chez *Temora stylifera* (montée de 8 m en mai, de 9 m en juin), *Nannocalanus minor* (9 m en mai) et surtout *Euchaeta paraconcinna* en toutes saisons. L'ascension des Copépodes n'est d'ailleurs pas permanente au cours de la nuit ; les plus fortes concentrations superficielles et subsuperficielles peuvent se trouver vers 21 h et 3 h, tandis qu'au milieu de la nuit la couche de surface est désertée au profit des niveaux sous-jacents (C 4 et C 5 d'*E. pileatus* par exemple, fig. 9). Cette inversion de la répartition verticale au milieu de la nuit fait que certaines espèces semblent vivre plus profondément le jour que la nuit. C'est le cas de *Centropages furcatus* qui s'élève de 8 m en moyenne pendant le jour.

En réalité, à l'exception de *E. paraconcinna* et *E. pileatus* pour qui la migration est certaine, en toutes saisons pour le premier, en saison froide pour le second, la variabilité est peut-être trop importante pour affirmer quoi que ce soit avec certitude.

3. LES MIGRATIONS ONTOGÉNIQUES apparaissent le plus nettement en saison froide (septembre), sont modérées en décembre et juin et presque inexistantes en grande saison chaude (mai), sauf pour l'espèce particulièrement thermophile, *Undinula vulgaris* (tabl. V). Les répartitions verticales des différents stades de développement peuvent être classées selon trois types. On dira que la migration est ascendante ou descendante selon que la croissance est accompagnée d'un déplacement vers le haut ou vers le bas ; faible ou forte selon l'importance de ce déplacement.

La seule espèce à migration ontogénique ascendante et forte est *Euchaeta paraconcinna* : les copépodites s'élèvent au fur et à mesure de leur développement, jusqu'au 5<sup>e</sup> stade, après la dernière mue les mâles s'enfoncent légèrement et les femelles fortement.

La migration ontogénique descendante est au contraire beaucoup plus courante. Elle est très forte pour *Calanoides carinatus* (BINET & SUISSÉ DE SAINTE-CLAIRE, 1975), assez forte pour *Eucalanus crassus* et un peu moins forte pour *Undinula vulgaris* et *Eucalanus pileatus*. Au contraire du cas précédent, les mâles habitent des couches plus profondes que

les femelles, ce qui inciterait à classer *N. minor* dans cette catégorie, bien que ses copépodites n'aient pas été distingués.

Enfin les espèces plus petites : *Temora stylifera* et *T. turbinata*, *Centropages chierchiae* ont une migration descendante, mais faible. La différence des niveaux moyens habités par les mâles et les femelles est également faible.

On remarque en général que les femelles se rapprochent de la profondeur à laquelle seront récoltés les premiers stades copépodites (enfouissement des femelles dans le cas de migration ascendante, remontée dans le cas contraire).

## DISCUSSION

### Cycles biologiques

L'utilisation des variations d'effectifs de copépodites pour repérer les cohortes, peut paraître abusive dans certains cas. En effet, chaque fois que les pics des différents stades apparaissent simultanément on peut se demander s'il s'agit d'une cohorte ou d'un essaim. Nous avons exposé cette question et quelques éléments de réponse comme préambule à l'étude des cycles biologiques. Les résultats sont plus ou moins fiables suivant les espèces : ainsi pour *Eucalanus pileatus* et *Centropages chierchiae* il y a peu de contestation possible puisque les différentes méthodes convergent. Il n'en est pas de même pour *Euchaeta paraconcinna* et *Centropages furcatus* par exemple.

Néanmoins les durées de vie des cohortes auxquelles nous aboutissons sont vraisemblables, elles sont du même ordre de grandeur pour les différentes espèces et sont comparables avec les données de la littérature. On sait en effet que le nombre annuel de générations augmente avec la température des eaux et diminue avec la taille des espèces. Les *Calanus* et les *Acartia* illustrent parfaitement la première proposition : au large du Groënland ou en mer de Barents, il n'y a qu'une génération de *Calanus* par an ; autour de l'Islande il peut y en avoir une seconde ou une troisième, en mer du Nord, en Manche ou dans le golfe du Maine il y a 3 ou 4 générations par an (in MARSHALL & ORR, 1955) et en Méditerranée GAUDY (1972) trouve 5 générations de *Calanus helgolandicus*. WOODMANSEE (1958) montre à partir d'une étude régionale que la durée des générations d'*Acartia tonsa* diminue quand la température augmente. D'autre part, FISH, dans le golfe du Maine remarque que les petits Calanoides et les Cyclopoides ont davantage de générations que les *Calanus* de la même région (in RAYMONT, 1963).

Malgré les difficultés qu'ont tous les auteurs à identifier les dernières générations de l'année, on retiendra qu'il existe environ 5 générations chez les

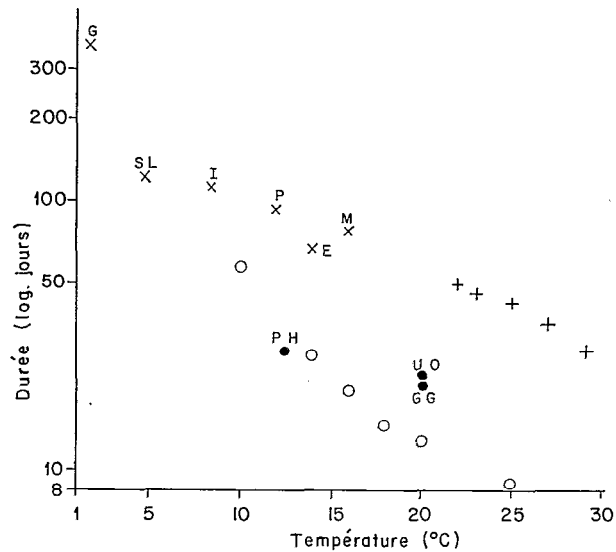


Fig. 12. — Durée de générations de Copépodes en fonction de la température :

- x : *Calanus* d'après MARSHALL & ORR (1955) et GAUDY (1972), température moyenne annuelle de surface (Anon., 1967)  
 G : Groenland  
 SL : Estuaire du Saint-Laurent  
 I : Islande  
 P : Plymouth  
 M : Marseille  
 E : Élevage  
 + : *Acartia tonsa* d'après WOODMANSEE (1958)  
 o : *Euterpina acutifrons* d'après HAQ (1972)  
 PH : *Pseudocalanus elongatus* et *Temora longicornis* d'après PAFFENHOFER & HARRIS (1976), HARRIS & PAFFENHOFER (1976)  
 UO : *Pseudodiaptomus marinus* d'après UYE & ONBE (1975)  
 GG : *Pontella meadi* d'après GIBSON & GRICE (1976).

*Time intervals for successive generations of Copepods plotted against the mean temperature under field and laboratory conditions (for legends see above).*

petits Calanoides de la Manche (DIGBY, 1950 ; BODO et al., 1965 ; LE RUYET-PERSON et al., 1975) et 5 à 7 sur les côtes françaises de Méditerranée (GAUDY, 1972 ; RAZOULS, 1974). En milieu tropical il existe peu de travaux aboutissant au nombre annuel de générations. UMMERKUTTY (1967 b) dans le golfe de Mannar (Inde) et MOORE & SANDER (1976) aux Caraïbes déterminent les périodes de reproduction mais non le nombre de générations.

Seul WOODMANSEE (1958) dénombre 11 générations d'*Acartia tonsa* sur les côtes de Floride. Ce chiffre est très inférieur à nos valeurs. Nous trouvons entre 16 et 21 cohortes par an pour les petits Calanoides (*Centropages*, *Temora*) et deux espèces d'*Oncaeiidae* et de *Corycaeiidae*, mais il faudrait pouvoir tenir compte des différences de richesse du milieu.

Des élevages pratiqués dans des conditions trophiques optimales aboutissent à des durées de générations voisines des nôtres, lorsque les températures sont comparables. MARSHALL & ORR (1955) citent l'exemple de *Calanus* ayant mis 31 à 35 jours pour se développer de l'œuf jusqu'à la femelle adulte, à 14-15 °C ; mais ils estiment que la maturation des produits génitaux prendrait aussi longtemps. PAFFENHOFER & HARRIS (1976) obtiennent à 12,5 °C, en 28 jours, une génération de *Pseudocalanus elongatus* ainsi que de *Temora longicornis* (HARRIS & PAFFENHOFER, 1976) ; UYE & ONBE (1975) observent des adultes de *Pseudodiaptomus marinus* 23 jours après l'éclosion à 20 °C ; GIBSON & GRICE (1976) obtiennent le développement des nauplii aux adultes de *Pontella meadi* en 18 à 25 jours à 20 °C également. Enfin HAQ (1972) en faisant varier la température des élevages d'*Euterpina acutifrons* réduit la durée des générations de 53 jours à 10 °C à 9 jours à 25 °C.

La température moyenne annuelle à Abidjan, calculée sur la colonne 20 m surface est de 24 à 25 °C. Le nombre et la durée des cohortes observées n'est donc pas incompatible avec les données expérimentales de la littérature. Il est néanmoins très possible que certaines femelles pondent plusieurs fois au cours de leur existence, ceci a été observé sur des élevages par MARSHALL & ORR (1955), CORKETT & MC LAREN (1969), GAUDY (1971) et TOMASINI & PETIT (1977) respectivement sur *Calanus*, *Pseudocalanus*, *Temora*, et *C. carinatus*. Ce phénomène s'est vraisemblablement produit au cours des cycles étudiés lorsqu'une cohorte très abondante est suivie par une ou deux autres moins importantes. La durée de développement des cohortes correspondrait à l'arrivée au stade adulte mais pas forcément à la maturation et à la reproduction (1).

### Migrations verticales

Bien que nous en ayons signalé des exemples lorsqu'ils étaient nets, nous n'insisterons pas sur les

(1) Nous annonçons dans une publication précédente (BINET & SUISSÉ de SAINTE-CLAIRE, 1975) un nombre de générations très inférieur pour les espèces ivoiriennes. Nous n'avons pas analysé les effectifs mais seulement le pourcentage des différents stades, en essayant d'intégrer les pontes successives d'une même génération. Il paraît plus sûr de s'en tenir à un nombre de cohortes plutôt qu'à un nombre de générations.

migrations nycthémerales. On admet depuis MC LAREN (1963) que le gain énergétique procuré par une migration verticale est fonction de la différence de température rencontrée sur une verticale (1). Cet avantage est donc manifeste dans les régions tropicales océaniques (in VINOGRADOV, 1970), mais on sait également (*ibid*) que l'amplitude des migrations est proportionnelle à la profondeur à laquelle vivent les animaux. Autrement dit les migrations nycthémerales au-dessus du plateau seront faibles ou nulles (MARSHALL & ORR, 1955). BEKLEMISHEV et al. (1972) estiment même que le petit zooplancton épipelagique tropical, ne pouvant se dégager de la couche homotherme, n'a aucun avantage énergétique à changer de profondeur et par conséquent ne migre pas.

Les migrations ontogéniques sont autrement plus intéressantes. Elles sont connues depuis longtemps dans les mers polaires et tempérées (in RAYMONT, 1963; VINOGRADOV, 1970), où elles se confondent d'ailleurs avec la migration saisonnière. La plupart des migrations décrites sont du type que nous avons appelé « descendant » : les premiers stades larvaires habitent les couches superficielles puis ils s'enfoncent jusqu'aux derniers stades. Il existe deux variantes selon que les femelles pondent en surface (*Calanus finmarchicus* d'après MARSHALL & ORR, 1960 et JASHNOV, 1972) ou au cours de leur remontée (*Calanus cristatus* in VINOGRADOV, 1970). Dans le dernier cas, les œufs dont la flottabilité est positive continuent le mouvement ascendant.

Des migrations descendantes de grande amplitude (descente à plusieurs centaines de mètres) sont donc connues chez les *Calanidae* et chez un *Eucalanidae* (*Eucalanus bungii*, étudié par SEKIGUCHI, 1975 b). Dans les eaux ivoiriennes nous trouvons un représentant de chacune de ces familles montrant une migration saisonnière aussi prononcée, pour une seule génération chaque année. Mais MARSHALL (1949) a soupçonné l'existence de migrations saisonnières et ontogéniques d'amplitude beaucoup moindre (sur des fonds de 70 m) pour les petits Copépodes de la région de la Clyde (*Pseudocalanus*, *Paracalanus*, *Temora*, *Centropages*, *Acartia*, *Oithona*) : les stades les plus jeunes tendent à rester les plus superficiels. C'est à des migrations de ce type que nous pouvons comparer celles qui ont été observées pour *Nannocalanus minor*, *Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus* ainsi que *Temora turbinata*, *T. styliifera* et *Centropages chierchiae*.

Nous n'avons trouvé qu'un seul cas de migration ontogénique ascendante dans la littérature : un *Euchaetidae* de la mer du Japon. SEKIGUCHI (*op. cit.*) ne trouve de migration ontogénique chez aucune espèce de *Pareuchaeta*, mais selon MORIOKA (1975), les œufs, les nauplii et les premiers copépodites de *Pareuchaeta elongata* sont essentiellement en dessous de 500 m. tandis que les copépodites 2 à 5 se trouvent entre 200 et 400 m. Les mâles adultes restent au-dessous de 400 m jour et nuit tandis que les femelles migrent quotidiennement de 100 à plus de 500 m, comme les C4 et les C5. Il est tout à fait remarquable que la seule espèce pour laquelle nous ayons observé une migration ascendante (*Euchaeta paraconcinna*) appartienne à la même famille.

BERNARD (1964, 1970) observe que les œufs d'*Euchaeta marina* et de *Candacia armata* sédimentent au fond du récipient dès leur émission, ce qui tendrait à confirmer l'existence de migrations ascendantes chez les *Euchaetidae*, mais elle fait la même remarque pour les œufs de *Temora styliifera*. On peut répondre à cette objection par l'observation de CONOVER (1967) selon laquelle les premiers œufs d'une femelle de *Calanus* récemment capturée flottent, non les suivants. La flottabilité des œufs pondus en élevage dépendrait de l'état physiologique de la femelle qui les émet, le problème reste donc entier. Il est néanmoins tentant de généraliser les premières observations de BERNARD (1964) : n'existerait-il pas une relation entre le type alimentaire des Copépodes et leur migration ontogénique. BERNARD (1964) note que les nauplii d'*Euchaeta marina* et de *Candacia armata* se développent sans s'alimenter, à partir des réserves vitellines de l'œuf, tandis que les nauplii d'herbivores s'alimentent dès le premier ou le second stade. En effet d'après la revue de MARSHALL (1973), il existe parfois des larves herbivores de Copépodes carnivores (*Acanthocyclops viridis*, *Euchaeta japonica*, *Labidocera aestiva*) mais la plupart ne s'alimentent pas ou sont carnivores. LEWIS & RAMNARINE (in *op. cit.*) suggèrent que les nauplii d'*Euchaeta japonica* absorbent de la matière organique dissoute. Pour les espèces dont les adultes sont des carnivores prédateurs (*Euchaeta*, *Candacia*) il importe peu que les nauplii se trouvent à une profondeur où abonde le phytoplancton, alors que c'est une nécessité vitale pour les herbivores. Lorsqu'il existe une migration ontogénique, elle ne pourrait qu'être descendante pour les herbivores mais rien n'empêcherait qu'elle soit ascendante

(1) Un herbivore se nourrit dans les couches superficielles plus chaudes et plus riches en phytoplancton. La température de ces eaux entraîne un métabolisme élevé. En passant une partie de son existence en profondeur l'animal économise de l'énergie qui peut être employée à un accroissement de fécondité.

pour les prédateurs. Remarquons la très faible migration des omnivores : *Temora*, *Centropages*.

Enfin il existe chez les Copépodes du plateau ivoirien une migration verticale saisonnière, indépendante de la migration ontogénique, sauf pour *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus*. Il s'agit d'un enfoncement général de l'ensemble des stades en saison chaude, analogue à celui que MARSHALL (1949) avait noté pour les petits Copépodes de la Clyde. Nous l'avons déjà observé pour d'autres taxons planctoniques : Ostracodes, *Penilia avirostris*, Doliolles, Appendiculaires, larves de Décapodes et *Lucifer faxonii* (BINET, 1977). Cet enfoncement estival existe chez toutes les espèces étudiées, à l'exception d'*Undinula vulgaris* et *Farranula gracilis* les plus thermophiles. Ce comportement permet d'accompagner l'enfoncement du maximum de phytoplancton (DANDONNEAU, 1972) et d'éviter la température élevée de la couche superficielle. Selon HAQ (1972), 30 °C est une température létale pour *Euterpina acutifrons* des îles britanniques. Les races de Copépodes des eaux ivoiriennes peuvent vraisemblablement supporter des températures de 28 à 29° C, courantes en surface en saison chaude, mais il est très probable qu'elles bénéficient d'un gain énergétique analogue à celui décrit par Mc LAREN en vivant au-dessous de la couche homotherme.

## CONCLUSION

Il a déjà été proposé des schémas de répartition géographique à vaste échelle faisant appel aux migrations ontogéniques : GROUZOV (1971) dans la divergence équatoriale atlantique et SEKIGUCHI (1975 a) dans le Kuroshio. Nous voudrions seulement indiquer comment le mécanisme de migrations ontogéniques, associé à différents cycles biologiques, peut assurer à des espèces différentes le maintien dans un biotope géographiquement limité ou la colonisation d'une aire océanique plus vaste.

Le degré de tolérance aux variations thermiques sépare les espèces de plateau ivoirien pratiquement pérennes de celles qui ne se développent — sauf exception — que pendant une saison précise : chaude ou froide. Il est remarquable de constater que chaque type de cycle biologique correspond à un modèle de répartition verticale particulier (fig. 13).

Ainsi les espèces strictement inféodées aux eaux chaudes : *Undinula vulgaris*, *Farranula gracilis* éviteront les zones d'upwelling ; le courant de Guinée dans lequel elles se trouvent presque exclusivement les en éloignant toujours. Il est vraisemblable que le cycle vital de ces espèces se déroule uniquement dans des eaux chaudes, étant donné qu'il n'a pas été trouvé de stade de résistance au-dessus du plateau pendant la période défavorable.

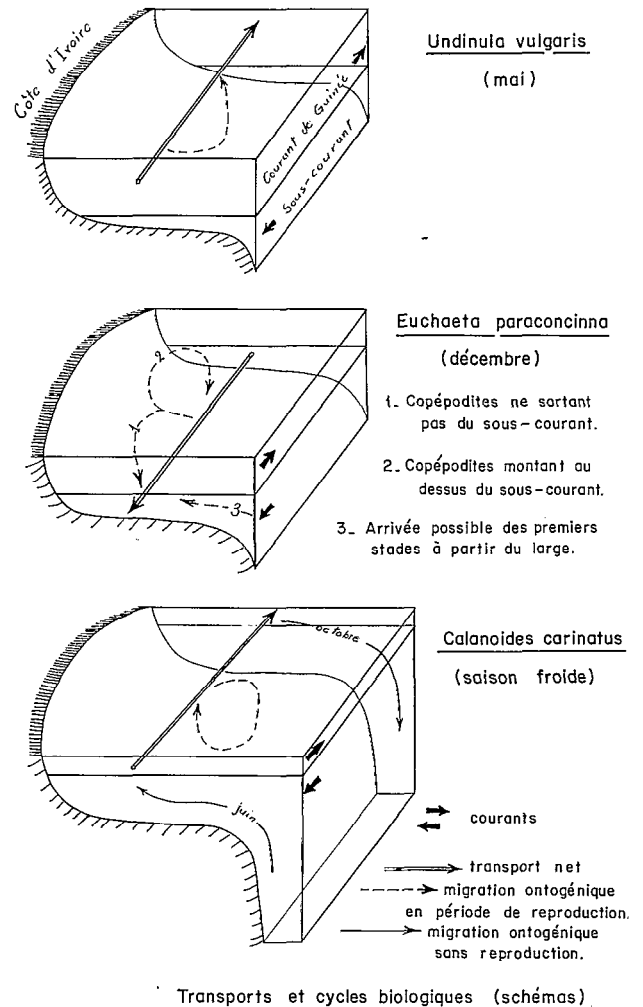


Fig. 13. — Rôle des migrations ontogéniques dans les transports de quelques espèces à différentes saisons. *Undinula vulgaris* (migration descendante) : les copépodites au cours de leur développement ne descendent pas au-dessous du courant de Guinée : transport est. — *Euchaeta paraconcinna* (migration ascendante) : si les copépodites restent dans la couche inférieure le transport se fait vers l'ouest ; mais si les copépodites âgés atteignent la couche superficielle le mouvement net est ralenti, il peut y avoir mélange des générations — *Calanoides carinatus* (migration descendante) : le développement des copépodites se fait dans les deux couches de courant, ce qui réduit le transport net vers l'est.

*Horizontal transport through ontogenetic migrations of several species at different seasons. Undinula vulgaris (downward migration) : during their development, the copepodids don't extend downwards beyond the Guinea current : eastward transport. — Euchaeta paraconcinna (upward migration) : if the copepodids live in the lower layer, there is a westward transport ; but if the older copepodids reach the superficial layer, the net transport is slackened, the generations may be mixed. — Calanoides carinatus (downward migration) : the development of the copepodids occurs in the two layers of current ; it reduces the eastward net transport.*



TABLEAU VI

Bilan du déplacement des populations sous l'effet du courant de Guinée (E) et du sous-courant ivoirien (W) : différence des transports des deux courants opposés.

Si FE est le nombre d'individus de l'espèce i transporté par le courant de Guinée/s

FW est le nombre d'individus de l'espèce i transporté par le sous-courant ivoirien/s

C est la concentration moyenne de l'espèce i dans la colonne d'eau.

On exprime le bilan par le flux net/concentration. C'est le volume contenant l'espèce i à sa concentration moyenne transporté

par seconde :  $\frac{FE - FW}{C}$  ( $m^3 \cdot s^{-1}$ ) : colonne « Vol ».

On peut également l'exprimer en % par le rapport du flux net à la somme des flux Est et Ouest :  $\frac{FE - FW}{FE + FW} \times 100$  (%) : colonne « % ».

Ce tableau résulte de l'utilisation de mesures presque instantanées (récoltes de plancton pendant 24 h) et de moyennes sur plusieurs années (débits des courants). Il représente donc des suppositions plus que des observations. On admettra qu'un transport < 10 % (colonne « % ») n'est pas significativement différent d'un transport nul (\*).

*Net shift of the populations caused by Guinea current (E) and Ivorian under-current (W) : shift difference between the two opposite currents.*

*FE : number of individuals removed by the Guinea current per second*

*FW : number of individuals removed by the Ivorian under-current per second*

*C : mean concentration of the species in the water column*

*The net shift is expressed as net flow/concentration. I.e. the volume of water including the species at its mean concentration removed*

*each second :  $\frac{FE - FW}{C}$  ( $m^3 \cdot s^{-1}$ ) : column « Vol ».*

*this shift may also be expressed in percent : the net flow divided by the sum of East and West flows :  $\frac{FE - FW}{FE + FW} \times 100$  (%) : column « % ».*

*This table have been computed from heterogeneous data : daily means of zooplankton samples and pluriannual means of current velocity observations. So it has to be considered more as guesses than observations. It is assumed that a shift < 10 % (« % » column) is not significantly different from no shift (\*).*

	Décembre			Mai			Juin			Septembre		
	Vol.	%	Direction	Vol.	%	Direction	Vol.	%	Direction	Vol.	%	Direction
<i>N. minor</i> .....	41	12	W	37	12	E	8	2	*	97	57	E
<i>C. carinatus</i> .....	252	90	W	270	100	W	243	54	W	89	54	E
<i>U. vulgaris</i> .....	62	16	E	334	90	E	22	5	*	---	---	---
<i>E. pileatus</i> .....	175	57	W	157	54	W	38	9	*	134	67	E
<i>E. monachus</i> .....	272	99	W	---	---	---	455	100	W	31	27	E
<i>E. crassus</i> .....	273	100	W	270	100	W	---	---	---	4	4	*
<i>E. paracoconinna</i> .....	151	49	W	3	1	*	20	4	*	62	44	E
<i>C. furcatus</i> .....	157	51	W	95	29	E	113	25	E	72	48	E
<i>C. chierchiaie</i> .....	28	8	*	25	8	*	189	42	E	120	63	E
<i>T. turbinata</i> .....	---	---	---	90	30	W	109	24	E	152	70	E
<i>T. stylifera</i> .....	113	29	E	18	6	*	81	18	E	179	75	E
<i>O. venusta</i> .....	117	36	W	13	4	*	92	21	E	206	79	E
<i>D. africanus</i> .....	1	0	*	131	44	W	80	18	W	139	67	E
<i>F. gracilis</i> .....	273	61	E	316	85	E	396	89	E	---	---	---
Total Copépodes.....	99	30	W	73	22	E	5	1	*	103	59	E

La colonisation se ferait à partir du large ou de la région libérienne, en saison chaude et s'interrompt dès que l'upwelling s'établit.

Au contraire *Eucalanus pileatus*, *Temora stylifera*, *T. turbinata*, *Centropages chierchiaie*, *Oncaea venusta*

et *Dilrichocorycaeus africanus* sont pratiquement pérennes. Selon que leur migration ontogénique est plus ou moins marquée, ou que leur répartition verticale est plus ou moins étagée, elles se maintiendront à l'intérieur du golfe ivoirien, grâce au jeu du

courant superficiel et du sous-courant ou seront entraînées au dehors.

Le cycle d'*Euchaeta paraconcinna* — prédateur typique — se déroule probablement de façon très particulière, du fait de l'originalité de sa migration ontogénique. Les eaux néritiques peuvent être enrichies en jeunes *Euchaeta* à partir du proche large grâce au sous-courant.

Enfin *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus* sont strictement inféodés à la saison froide. La croissance d'un petit nombre de générations a lieu pendant quelques mois au-dessus du plateau. La migration ontogénique au cours de ces générations a pour effet de maintenir la plus grande partie de la population entre le cap des Palmes et le cap des Trois Pointes. En fin de saison favorable une migration ontogénique (et saisonnière) beaucoup plus ample amène les copépodites âgés au-dessous de 500 m

où ils passeront toute la saison chaude au stade de C 5.

Pour l'ensemble des Copépodes, la profondeur de la médiane de répartition verticale, de l'ordre de 20 m en saison froide, 30 m en saison chaude, est probablement déterminée par la température et le niveau du maximum de production primaire. Les variations d'épaisseurs et de débits des deux courants entraînent, au cours de chaque saison les variations du flux global de Copépodes : ouest et modéré en décembre, est et faible en mai, nul en juin, est et fort en septembre. Ce bilan de transport nul au début de la grande saison froide pourrait contribuer au démarrage de la production secondaire dans les semaines qui suivent (tabl. VI).

Manuscrit reçu au Service des Publications le 8 février 1977.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANON., 1967. — Oceanographic atlas of the North Atlantic Ocean. Section II. Physical properties. *U.S. Naval Oceanographic Office Pub.*, 700. Washington : 308 p.
- ANON., 1968. — Zooplankton sampling. *Monographs on oceanographic methodology* 2, UNESCO : 174 p.
- BEKLEMISHEV (C. W.), NEYMAN (A. A.), PARIN (N. V.), SEMINA (H. J.), 1972. — Le biotope dans le milieu marin. *Marine Biology*, 15 (1) : 57-73.
- 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'ontogénèse. *Pelagos, Bull. Inst. Océanogr. Alger* 2 (1) : 51-71.
- BERNARD (M.), 1970. — Quelques aspects de la biologie du Copépode pélagique *Temora stylifera* en Méditerranée. Essai d'écologie expérimentale. *Pelagos, Bull. Inst. Océanogr. Alger* 11 : 1-196.
- BINET (D.), SUISSÉ DE SAINTE-CLAIRE (E.), 1975. — Contribution à l'étude du Copépode planctonique *Calanoides carinatus* : répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 1 : 15-30.
- BINET (D.), 1976. — Biovolumes et poids secs zooplanktoniques en relation avec le milieu pélagique au-dessus du plateau continental ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIV, n° 4 : 301-326.
- BINET (D.), 1977. — 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.
- BJORNBERG (T. K. S.), 1966. — The developmental stages of *Undinula vulgaris* (Dana) (Copepoda). *Crustaceana* 11 (1) : 65-76.
- BJORNBERG (T. K. S.), 1967. — The larvae and young forms of *Eucalanus* Dana (Copepoda) from tropical Atlantic waters. *Crustaceana* : 12 (1) : 59-73.
- BODO (F.), RAZOULS (C.), THIRIOT (A.), 1965. — Étude dynamique et variations saisonnières du plancton dans la région de Roscoff (1<sup>re</sup> partie : les Copépodes). *Cah. Biol. Mar.*, 6 (2) : 219-254.
- CONOVER (R. J.), 1967. — Reproductive cycle, early development, and fecundity in laboratory populations of the Copepod *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana*, 13 (1) : 61-72.
- CORKETT (C. J.), 1967. — The copepodid stages of *Temora longicornis* (O. F. Müller, 1972) (Copepoda). *Crustaceana*, 12 (2) : 262-273.
- CORKETT (C. J.), MAC LAREN (I. A.), 1969. — Egg production and oil storage by the Copepod *Pseudocalanus* in the laboratory. *Jour. Exp. Mar. Biol. & Ecol.* 3 (1) : 90-105.
- CRISAFI (P.), 1958-1959. — Nuovo contributo allo studio dei Copepodi dello stretto di Messina. *Centropages typicus* (Kroyer), *Centropages krøyeri* (Giesbrecht), *Centropages chierchiae* (Giesbrecht). *Atti. Soc. Peloritana. Sc. Fis. Mat. Nat.*, 5 : 471-493.
- CRISAFI (P.), 1965. — I Copepodi dello stretto di Messina. *Euchaeta hebes* Giesbrecht e notizie su *E. acuta* Giesbrecht ed *E. spinosa* Giesbrecht. *Atti. Soc. Peloritana. Sc. Fis. Mat. Nat.*, 11 : 55-68.
- CRISAFI (P.), 1965. — I Copepodi dello Stretto di Messina. Variabilità e sviluppo di *Euchaeta marina* (Prestandrea). *Boll. Zool.*, 32 : 263-281.
- DANDONNEAU (Y.), 1972. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. II. Représentativité de l'eau de surface pour la description et pour l'interprétation des phénomènes dynamiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, n° 3 : 267-274.
- DIGBY (P. S. B.), 1950. — The biology of the small planktonic Copepods of Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass., U. K.*, 29 : 393-438.

- GAUDY (R.), 1961. — Notes sur les stades larvaires de *Temora stylifera* Dana. *Rec. Trav. Stal. Marine Endoume*, 36 (22) : 115-122.
- GAUDY (R.), 1971. — Étude expérimentale de la ponte chez trois espèces de Copépodes pélagiques (*Centropages typicus*, *Acartia clausi* et *Temora stylifera*). *Marine Biology*, 9 (1) : 65-70.
- GAUDY (R.), 1972. — Contribution à la connaissance du cycle biologique des Copépodes du golfe de Marseille. 2. Étude du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. *Tethys*, 4 (1) : 175-242.
- GIBSON (V. R.), GRICE (G. D.), 1976. — Developmental stages of *Pontella meadi* Wheeler (Copepoda : Calanoida). *J. Fish. Res. Board Can.*, 33 (4 pt 1) : 847-854.
- GROUZOV (L. N.), 1971. — La formation des accumulations de zooplancton dans la zone pélagique du Golfe de Guinée (en russe). In : Les zones productives équatoriales atlantiques et leurs conditions de formation. *Allantniro*, 37 : 406-428.
- HAQ (S.), 1972. — Breeding of *Eulerpina aculifrons*, a harpacticid Copepod, with special reference to dimorphic males. *Marine Biology*, 15 (3) : 221-235.
- HARRIS (R. P.), PAFFENHOFER (G. A.), 1976. — Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic Copepod *Temora longicornis* Müller. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 56 (3) : 675-690.
- HEINRICH (A. K.), 1962. — The life history of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. *Jour. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer*, 27 (1) : 15-25.
- JASCHNOV (W. A.), 1972. — Reproduction and seasonal variations on the distribution of different stages of *Calanus finmarchicus* of the Barents sea. *Newfoundland. Memorial University, St John's. Library Bulletin*, 6 (12) : 14-21.
- LAWSON (T. J.), GRICE (G. O.), 1970. — The developmental stages of *Centropages typicus* Krøyer (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana*, 18 (2) : 187-208.
- LEMASSON (L.), REBERT (J. P.), 1973. — Les courants marins dans le golfe ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 1 : 67-95.
- LE RUYET-PERSON (J.), RAZOULS (C.), RAZOULS (S.), 1975. — Biologie comparée entre espèces vicariantes et communes de Copépodes dans un écosystème néritique en Méditerranée et en Manche. *Vie Milieu*, 25 (2) sér. B : 283-312.
- MAC LAREN (I. A.), 1968. — Effect of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 20 (3) : 685-727.
- MAC LAREN (I. A.), 1974. — Demographic strategy of vertical migration by a marine Copepod. *Amer. Natur.*, 108 : 91-102.
- MARSHALL (S. M.), 1949. — On the biology of the small Copepods of Loch Striven. *J. Mar. Biol. Ass., U. K.*, 28 : 45-122.
- MARSHALL (S. M.), ORR (A. P.), 1955. — The biology of a marine Copepod. *Edinburgh Oliver and Boyd*, 188 p.
- MARSHALL (S. M.), ORR (A. P.), 1960. — On the biology of *Calanus finmarchicus*. XI. Observation on vertical migration especially in female *Calanus*. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 39 : 135-147.
- MARSHALL (S. M.), 1973. — Respiration and feeding in Copepods. In : *Adv. Mar. Biol. F.S. Russel and M. Yonge Editor. Acad. Press*, 11 : 57-120.
- MENSAH (M. A.), 1974 a. — The occurrence of the marine Copepod *Calanoides carinalus* (Krøyer) in Ghanaian waters. *Ghana J. Sci.*, 14 (2) : 147-166.
- MENSAH (M. A.), 1974 b. — The reproduction and feeding of the marine Copepod *Calanoides carinalus* (Krøyer). *Ghana J. Sci.*, 14 (2) : 167-191.
- MILLER (D. A. B.), 1961. — A modification of the small Hardy plankton sampler for simultaneous high-speed plankton hauls. *Bull. Mar. Ecology*, 5 (45) : 165-172.
- MOORE (E.), SANDER (F.), 1976. — Quantitative and Qualitative Aspects of the Zooplankton and Breeding Patterns of Copepods at two Caribbean Coral Reef Stations. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 4 (6) : 589-607.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU (M.), 1975. — Seasonal variations in length of three Copepods in Saronic Bay (Greece). *Bull. Pesca. Piscic. Idrobiol.*, 30 (1) : 93-101.
- MORIOKA (Y.), 1975. — A preliminary report on the distribution and life history of a Copepod, *Pareuchaeta elongata*, in the vicinity of Sado Island, the Japan Sea. *Nihon Kaiku Suisan Kenkyujo, Niigata, Japan. Nihon Kaiku Suisan Kenkyujo, Kenkyu Uokoku*, 26 : 41-56.
- PAFFENHOFER (G. A.), HARRIS (R. P.), 1976. — Feeding, Growth and Reproduction of the Marine Planktonic Copepod *Pseudocalanus elongatus* Boeck. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 56 (2) : 327-344.
- PETIT (D.), COURTIES (C.), 1976. — *Calanoides carinalus* (Copépode planctonique) sur le plateau continental, congolais. I. Aperçu sur la répartition bathymétrique, géographique et biométrique des stades ; générations, durant la saison froide 1974. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIV, n° 3 : 177-200.
- RAYMONT (J. E. G.), 1963. — Plankton and productivity in the Oceans. International series of monographs on pure and applied biology. Division zoology. Pergamon Press, vol. 18 : 660 p.
- RAZOULS (C.), GUINNESS (C.), 1973. — Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production. II. Variations dimensionnelles et mesures de la croissance. *Cah. Biol. Mar.*, 14 : 413-427.
- RAZOULS (C.), 1974. — Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* dans la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production. *Cah. Biol. Mar.*, 15 (1) : 51-88.
- SEKIGUCHI HIDEO, 1975 a. — Distributional expansion of the pelagic Copepod in relation to its large-scale ontogenic

- vertical migration. *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 2 : 19-28.
- SEKIGUCHI HIDEO, 1975. — Seasonal and ontogenic vertical migrations in some common Copepods in the northern region of the north Pacific. *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 2 : 29-38.
- TIMONIN (A. G.), 1971. — The structure of plankton communities of the Indian Ocean. *Mar. Biol.*, 9 (4) : 281-289.
- TOMASINI (J. A.), PETIT (D.), 1977. — Temps de développement des œufs, durée de vie des copépodites, IV, V et des adultes de *Calanoides carinatus* (Copépode planctonique). *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, N<sup>o</sup> 48 : 18 p.
- UMMERKUTTY (A. N. P.), 1967 a. — Studies on Indian Copepods. 8. Observations on the diurnal vertical movements of Planktonic Copepods in the Gulf of Mannar. *J. Bombay nat. hist. Soc.*, 63 (2) : 331-343.
- UMMERKUTTY (A. N. P.), 1967 b. — Observations on the breeding and seasonal abundance of ten species of planktonic Copepods of the Gulf of Mannar. *Proceeding of the Symposium on Crustacea (Ernakulam, 12-15/1/65). Part. 2, Symposium series 2. Mar. Biol. Ass. of India* : 685-697.
- UYE SHIN-ICHI, TAKASHI ONBE, 1975. — The developmental stages of *Pseudodiaptomus marinus* Sato (Copepoda, Calanoida) reared in the laboratory. *Bull. Plankt. Soc. Japan*, 21 (2) : 65-76. — *Inf. Bull. on Planktol. in Japan*, 21 (2) : 1-12.
- VALENTIN (J.), 1972. — La ponte et les œufs chez les Copépodes du Golfe de Marseille : cycle annuel et étude expérimentale. *Thétys*, 4 (2) : 349-390.
- VINOGRADOV (M. E.), 1970. — Vertical distribution of the Oceanic Zooplankton. Translated from Russian. *Israël Program for Scientific translations, Jerusalem* : 1-339.
- WOODMANSEE (R. A.), 1958. — The seasonal distribution of zooplankton of Chicken Key, in Biscayne Bay, Florida, *Ecology* 39 : 247-262.