

**Dynamique et production d'*Eucalanus*
pileatus (Copepoda : Calanoida)
à Pointe-Noire
(République Populaire du Congo)**

Alain DESSIER (1)

RÉSUMÉ

Le copépode Eucalanus pileatus a été échantillonné quasi quotidiennement, d'octobre 1973 à octobre 1974 inclus, à la station côtière de Pointe-Noire (4°49,2 S — 11°50,3 E), République Populaire du Congo.

*L'espèce présente une abondance moyenne relativement constante durant la saison chaude, de septembre à mai. L'hiver austral (Grande Saison Froide) est marqué par une chute brutale des effectifs, jusqu'à la disparition complète en août. Entre le 15 octobre 1973 et le 31 juillet 1974, 15 générations ont été reconnues. Le modèle de MANLY (1974) et la méthode de RIGLER et COOLEY (1974) ont été utilisés pour déterminer la durée de chaque génération et le temps de résidence moyen dans un stade donné. La production correspondant à une génération moyenne a été calculée à partir de la formulation algébrique de la courbe d'Allen proposée par NEESS et DUGDALE (1959). Entre le 10 octobre 1973 et le 11 mai 1974, la production d'*E. pileatus* est estimée à 22,08 mg C.m⁻².j⁻¹ ou 1,30 mg C.m⁻³.j⁻¹.*

MOTS-CLÉS : Zooplancton — Copépode pélagique — Dynamique des populations — Production — Atlantique équatorial.

ABSTRACT

POPULATION DYNAMICS AND PRODUCTION OF *Eucalanus pileatus* (COPEPODA : CALANOIDA) POINTE-NOIRE
(RÉPUBLIQUE POPULAIRE DU CONGO)

Sampling of the planktonic marine copepod Eucalanus pileatus was carried out almost daily at the coastal station of Pointe-Noire (4°49.2 S — 11°50.3 E) between October 1, 1973 and October 31, 1974.

*During the warm season, September to May, the average abundance of the species is quite uniform. During the cold season (Southern Hemisphere winter) the abundance drops quickly until the complete disappearance in August. 15 generations have been identified between October 15, 1973, and July 31, 1974. The model proposed by MANLY (1974) and the method of RIGLER and COOLEY (1974) have been used to settle the generation length and the average duration of each stage. The mean generation production has been estimated by using an algebraic form of the Allen curve presented by NEESS and DUGDALE (1959). Between October 10, 1973, and May 20, 1974, the production of *E. pileatus* is estimated to 22.08 mg C.m⁻².j⁻¹ or 1.30 mg C.m⁻³.j⁻¹.*

KEY WORDS : Zooplankton — Marine Copepod — Population dynamics — Production — Tropical Atlantic.

(1) Antenne ORSTOM, Centre IFREMER, B.P. 337, 29273 Brest Cedex, France.

INTRODUCTION

La dynamique des populations animales a généralement été appliquée à l'étude d'espèces dont les représentants pouvaient être aisément appréhendés individuellement. Les espèces de poissons exploitées ont ainsi constitué un matériel de choix pour le développement de ces techniques. Les invertébrés marins, en particulier les copépodes planctoniques, ne présentant pas le même intérêt économique et n'étant pas particulièrement menacés dans leur existence, n'ont évidemment pas autant retenu l'attention. Il est, cependant, peu à peu apparu qu'une gestion rationnelle des espèces exploitées ne pouvait ignorer leur environnement, physique et biotique et, en particulier, certains groupes zoologiques pouvant constituer des proies pour les poissons planctonophages et devenir, par ailleurs, des compétiteurs de certaines phases du développement des espèces exploitées (cas des stades larvaires). D'autre part, des paramètres, tels la mortalité, la durée du développement, le nombre de générations, etc., sont des éléments importants de la construction de modèles d'écosystèmes marins (PARSLOW *et al.*, 1979). Enfin, les méthodes d'estimation directe de la production secondaire, reposant sur une approche physiologique d'ensembles plus ou moins disparates, d'individus plus que de populations, sont d'une mise en œuvre beaucoup plus délicate que les méthodes radio-isotopiques de la production primaire. Aussi utilise-t-on le plus souvent des méthodes de dynamique prenant en considération l'évolution dans le temps de l'abondance et de la structure démographique d'une population donnée ; dans ces conditions, on ne peut évidemment espérer parvenir qu'à une estimation partielle de la production d'une communauté zooplanctonique.

Les contraintes imposées par les méthodes de la dynamique des populations appliquées au milieu pélagique : échantillonnage régulier et fréquent, populations aussi facilement accessibles que possible et spatialement bien délimitées, nécessité fréquente de recourir à des expérimentations *in vitro*, expliquent qu'elles aient été le plus souvent appliquées à des espèces d'eau douce (WATERS, 1977 ; GREEN, 1976 ; EDMONDSON et WINBERG, 1971, etc.). En milieu marin on a, pour ces raisons, été conduit à envisager surtout des espèces néritiques, de zones tempérées ou subtropicales (HEINLE, 1966 ; GAUDY, 1976 ; LANDRY, 1978 ; UYE, 1982a, etc.). Dans les régions tropicales et équatoriales le cycle biologique est raccourci à cause de la température élevée du milieu dont la relative stabilité permet une production qui s'étale tout au long de l'année. Ce schéma classique peut ne pas s'appliquer à certaines zones côtières (voire océaniques : Pacifique équatorial est, DESSIER et DONGUY, sous presse) où l'établissement

d'un upwelling saisonnier provoque des contrastes thermiques aussi importants, sinon plus, que dans les régions tempérées. Ainsi, sur les côtes congolaises, l'amplitude annuelle des variations de température peut dépasser une dizaine de degrés par suite de l'upwelling qui se développe durant l'hiver austral. On voit alors apparaître des communautés rappelant celles des régions tempérées (très forte dominance d'une ou deux espèces herbivores). En dehors de cette période qui dure trois à quatre mois, *Eucalanus pileatus* est une des espèces herbivores de grande taille la plus fréquemment rencontrée dans le mésozooplancton littoral du golfe de Guinée. Dans la zone prospectée par le N.O. « André Nizery », de 1970 à 1972, constituée par le plateau continental entre Libreville (Gabon) et Lobito (Angola), *E. pileatus* était présent dans 95 % des 805 récoltes analysées (DESSIER, 1981). A la station côtière de Pointe-Noire (DESSIER et LAUREC, 1978) il ne vient qu'en deuxième position par le nombre de ses représentants, mais il est probable qu'il se situe, par sa biomasse, dans les tout premiers. Dans l'Atlantique ouest, BJORNBERG (1967) le signale comme étant l'un des constituants les plus importants des peuplements de copépodes des eaux chaudes du plateau continental ; de plus, il entrerait pour une large part dans le contenu stomacal des poissons planctonophages. *E. pileatus* est facilement identifiable, tant les adultes que les stades juvéniles, les risques de confusion avec *E. monachus*, morphologiquement très proche, n'existant pas à proximité des côtes puisque cette espèce n'apparaît à la station côtière qu'en hiver austral.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Origine des données

Nous avons utilisé une série de récoltes effectuées quasi quotidiennement entre octobre 1973 et octobre 1974 inclus, à l'extrémité d'un wharf minéralier (4°49,2 S - 11°50,3 E), à Pointe-Noire, République Populaire du Congo. Les pêches ont été faites le matin entre 7 h et 8 h, à l'aide d'un filet WP2, entre le fond (17 m) et la surface. Le volume filtré moyen, estimé d'après le parcours linéaire du filet, était de l'ordre de 4 m³. Outre ces récoltes, diverses mesures concernant l'hydrologie, la production primaire, la teneur en phosphate minéral dissous et en chlorophylle, ont été faites à 4 ou 6 niveaux. Le principal intérêt de cette station est évidemment sa facilité d'accès. Elle présente cependant l'inconvénient d'être directement soumise aux influences continentales, lagunes, petites rivières côtières ; l'existence d'une divergence côtière, permanente ou temporaire selon la saison, associée à une circulation

marine complexe, est la cause d'une forte instabilité du milieu, préjudiciable à la permanence de populations bien individualisées.

2. Analyse des récoltes

Les copépodes ont été identifiés et dénombrés sur une fraction ou la totalité de chaque récolte (DESSIER, 1981). A chaque fois 150 *E. pileatus*, au maximum, ont été isolés et mesurés à 0,05 mm près, par défaut. L'histogramme de taille construit à partir de l'ensemble des mensurations présente 6 modes figurant les 5 stades copépodites et le stade adulte (fig. 1). Les individus mesurés dans chaque récolte ont été rattachés à l'un de ces 6 stades, selon la classe de taille à laquelle ils appartenaient. Quand cette classe chevauchait deux stades successifs, ils ont été comptés pour moitié dans chacun de ceux-ci. L'effectif total étant connu, celui de chacun des stades présents a ensuite été estimé à partir de leur proportion dans la récolte. Afin d'éliminer le plus possible le bruit aléatoire, lié à l'échantillonnage et au traitement des récoltes, nous avons appliqué une moyenne mobile non pondérée, calculée sur 5 valeurs, sur les effectifs et leur rang dans la série temporelle. Ce sont les données ainsi filtrées que nous avons ensuite analysées. Les nauplii (BJORNBERG, 1967) ont été dénombrés globalement, avec probablement quelques confusions avec d'autres espèces. Le filet WP2 n'étant pas adapté à leur échantillonnage, particulièrement celui des plus jeunes stades, ces dernières données n'ont pu être que partiellement exploitées.

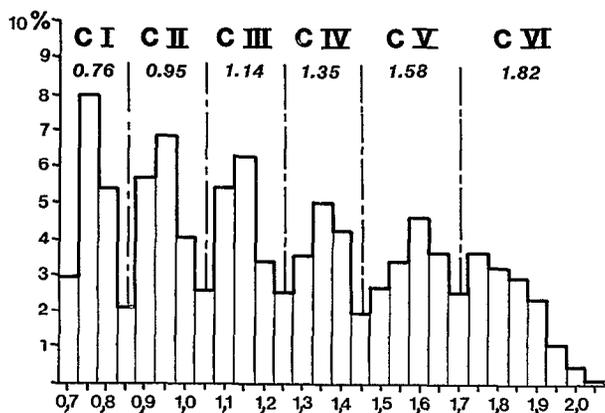


FIG. 1. — Histogramme des tailles du céphalothorax construit à partir de l'ensemble des mensurations effectuées. Chaque mode correspond à un stade (C I à C VI); la longueur moyenne est indiquée

Frequency distribution of cephalothorax lengths of all the *Eucalanus pileatus* specimens measured. Each mode corresponds to a developmental stage (C I to C VI); the mean length is indicated for each stage

3. Méthodes de traitement

IDENTIFICATION ET DÉNOMBREMENT DES GÉNÉRATIONS

Nous avons utilisé la méthode classique des cohortes. Les fluctuations d'abondance, à l'échelle de plusieurs jours, du total nauplii, d'une part, et de celui des stades C I à C VI, de l'autre, sont interprétées comme une succession de cohortes que l'on peut, en première approximation, assimiler à autant de générations. Plus généralement, celles-ci sont reconnues dans les pulsations de l'abondance relative et absolue des différents stades copépodites (Mc LAREN, 1978).

IDENTIFICATION ET DURÉE DES STADES COPÉPODITES (= classes d'âge)

Un des paramètres essentiels à l'estimation des taux de croissance, de mortalité, etc. est le temps de résidence d'un individu dans un stade donné, c'est-à-dire, pour nous, la durée de l'inter-mue. Le plus souvent les auteurs commencent par établir, à partir d'élevages en laboratoire, en présence d'un excès de nourriture, la relation entre vitesse de développement et température du milieu. Celle-ci s'exprime par une relation du type $D = a(T + b)$, avec D = durée du développement en jour, T = température du milieu en degrés et, a , b et c des constantes (UYE, 1982 a). Ne disposant pas de cette relation, dont l'extrapolation des résultats au milieu naturel peut d'ailleurs être contestable, nous avons dû faire appel à des méthodes utilisant seulement les données de terrain, c'est-à-dire les séries chronologiques des effectifs de chaque stade.

Dans la méthode proposée par RIGLER et COOLEY (1974) on considère, pour un stade i donné, la date T_i à laquelle la cohorte présente une abondance maximum. Très souvent cette date n'apparaît pas distinctement sur la courbe de fluctuations d'abondance. RIGLER et COOLEY (1974) proposent alors de la calculer à l'aide de l'expression :

$$T = \sum_{k=1}^n (\text{jour } k \cdot N_{ik}) / N_{ik}$$

où n est le nombre de jours correspondant à la cohorte représentant le stade i et N_{ik} l'effectif de ce stade le jour k . T_i représente l'abscisse du centre de gravité de l'aire A_i comprise entre la courbe d'abondance et l'axe des abscisses, dans l'intervalle délimitant la cohorte, c'est-à-dire le nombre de jours passés dans le stade considéré, par tous les individus de la cohorte. Cette aire peut être calculée par la méthode des trapèzes, en supposant une évolution linéaire des effectifs entre deux dates d'échantillonnage (RIGLER et COOLEY, 1974). LANDRY (1978)

propose une méthode voisine dans laquelle T_i est la date à laquelle l'intégration de A_i est exactement égale à la moitié de sa valeur totale. Cette variante présente l'avantage d'être moins sensible aux dates extrêmes délimitant la cohorte, souvent difficiles à déterminer avec précision. La différence entre les dates T_i et T_{i+1} ainsi calculées, pour deux stades successifs i et $i+1$, est égale à la durée moyenne de ces stades, soit :

$$T_{i+1} - T_i = 1/2 (D_i + D_{i+1})$$

Pour l'ensemble des cinq stades copépodites nous obtenons quatre équations de ce type avec au total cinq inconnues (D_1 à D_5).

Un autre procédé, très différent, utilisant toujours les données issues de la série d'observations, fait appel à un modèle proposé par MANLY (1974) pour des populations d'insectes. Ce modèle suppose que le recrutement dans un stade suit une loi normale et que le coefficient de mortalité naturelle est constant. La probabilité pour qu'un individu entrant dans le stade considéré au temps x soit encore vivant au temps t est $e^{-m(t-x)}$, m étant le coefficient de mortalité instantané. Le nombre total d'individus N_t entrant dans le stade au temps t est donné par l'équation :

$$N_t = M \int_{-\infty}^t e^{-m(t-x)} \cdot f(x) dx$$

$$\text{où } f(x) = \frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}} \exp \left[-0,5 \left(\frac{x - \mu}{\sigma} \right)^2 \right]$$

$f(x)$ est généralement une distribution normale, mais on peut envisager d'autres types de distribution. En substituant l'équation de $f(x)$ dans l'équation donnant N_t on obtient :

$$N_t = M^* e^{-mt} \int_{-\infty}^{(t-\mu^*)/\sigma} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp \left(-1/2 x^2 \right) dx$$

avec $M^* = M \cdot \exp [m(\mu + 0,5 m\sigma^2)]$ et $\mu^* = \mu + m\sigma^2$. M est le nombre de recrues, μ la date moyenne d'entrée dans le stade et σ l'écart-type de μ . Si on dispose d'une série d'au moins quatre valeurs de N_t , il est théoriquement possible d'estimer les quatre paramètres inconnus, M , m , μ et σ . L'ajustement du modèle de MANLY à des populations de copépodes a été discuté par MATTHEWS *et al.* (1978). Les calculs ont été effectués, dans la mesure du possible, pour les stades CI à CVI de chaque génération, ainsi que pour les nauplii dénombrés globalement. Si M_1 , μ_1 , σ_1 et m_1 sont les estimations obtenues pour un stade et M_2 , μ_2 , σ_2 et m_2 celles relatives au stade suivant, le taux de survie du premier stade sera donné par M_2/M_1 et sa durée, qui nous intéresse ici, par $\mu_2 - \mu_1$.

ESTIMATION DE LA MORTALITÉ

Bien que le modèle de MANLY (1974) fournisse une valeur du taux de mortalité, pour une cohorte donnée, nous avons utilisé d'autres méthodes afin d'obtenir une valeur moyenne de ce taux pour l'ensemble des stades. Si on divise l'aire A_i , comprise entre la courbe d'abondance et l'axe des abscisses, par le temps D_i de résidence d'un individu dans le stade considéré, on obtient une estimation moyenne de l'effectif des organismes dans une cohorte. En admettant, comme cela se fait généralement, que la mortalité intervient de façon exponentielle, on a la relation classique :

$$N_t = N_0 \cdot e^{-mt}$$

exprimant la décroissance des effectifs en fonction du temps, N_0 et N_t étant l'effectif initial et final pendant l'intervalle de temps t et m le taux de mortalité. Celui-ci pourrait être calculée dans chaque stade avec la relation :

$$m_i = [\text{Log}(A_i/D_i) - \text{Log}(A_{i+1}/D_{i+1})] / (T_{i+1} - T_i)$$

Il est aussi possible de calculer un taux moyen pour chaque génération, ou même pour l'ensemble de celles-ci. Le coefficient de mortalité instantané moyen est alors la pente de la droite de régression Log des effectifs en fonction du temps. On peut aussi envisager la décroissance dans le temps de l'effectif total, tous stades confondus, correspondant à une génération (SCIANDRA, 1982) ; en l'absence de recrutement cette décroissance est uniquement due à la mortalité.

ESTIMATION DES BIOMASSES

Il ne nous a pas été possible d'effectuer des mesures directes de la biomasse des individus de chaque stade et pour chaque génération, afin de tenir compte de la variabilité de la taille moyenne et de la condition physiologique des individus. Nous avons donc dû procéder indirectement en faisant appel à des relations taille-poids (MATTHEWS et HESTAD, 1977). Elles ont été établies pour des espèces au nombre desquelles ne figure pas, à notre connaissance, *E. pileatus*. Elles sont en général de la forme $P = aL^b$, où P est le poids, L la longueur et a et b des constantes. UYE (1982 b) propose une série de régressions entre la longueur du céphalothorax d'espèces de copépodes et diverses expressions de la biomasse (poids sec, teneurs en C et en N) ; une relation générale est proposée pour l'ensemble des espèces étudiées. C'est elle que nous avons retenue : $\log PS = 3,13 \log L - 8,18$, où PS est le poids sec exprimé en μg et L la longueur du céphalothorax en μm .

L'estimation de la biomasse des nauplii posait davantage de problèmes. Comme nous ne disposions

que d'une valeur certainement très sous-estimée de leur effectif total, nous avons dû renoncer à calculer ceux des différents stades. La méthode de calcul de la production que nous avons utilisée ne nécessitait que la connaissance de la biomasse individuelle de N I. Nous l'avons calculée en utilisant la longueur fournie par BJORNBERG (1967), pour ce stade, dans la relation taille-poids établie par UYE (1982 b) pour les nauplii d'*Acartia clausi* : $\log PS = 2,67 \log L - 6,77$.

ESTIMATION DE LA PRODUCTION

On dispose de plusieurs méthodes susceptibles de fournir une estimation de la production par cohorte quand celles-ci peuvent être distinguées. Elles prennent en considération l'évolution des effectifs et de la biomasse totale et individuelle, observée au cours d'échantillonnages successifs de la population. Les quatre méthodes les plus couramment appliquées à ce type de données sont celles des croissances ou des disparitions cumulées, de la croissance instantanée et de la courbe d'Allen (WATERS, 1977 ; BOUGIS, 1974). GILLESPIE et BENKE (1979) comparent ces méthodes et analysent les relations existant entre elles. Nous avons choisi la courbe d'Allen, dont l'utilisation nous semblait justifiée par la faiblesse de notre échantillonnage, tant en qualité qu'en fréquence (compte-tenu de la brièveté des générations), et par l'appréhension incomplète de tous les stades de développement. La courbe d'Allen est construite en portant sur un graphique les effectifs des classes d'âge (= stades successifs) en fonction du poids moyen d'un individu dans chacune d'elles. Les points peuvent être reliés par des segments ou bien l'on peut leur ajuster une courbe régulière. La production est alors donnée par :

$$\int_{P_1}^{P_n} N \, dP$$

avec P_1 à P_n poids moyen des organismes dans chacun des n stades. NEESS et DUGDALE (1959) ont montré que si le rapport m/c , taux de mortalité sur taux de croissance, restait constant dans le temps, l'expression $N_t = N_0 (P_0 / P_t)^{m/c}$ représentait une forme algébrique de la courbe d'Allen. Une valeur moyenne de m/c peut être calculée pour toute la durée de vie de la cohorte, en ajustant aux données l'équation :

$$\log N_t = \log N_0 - m/c (\log P_0 - \log P_t),$$

l'estimation de P étant probablement meilleure que celle de N ; dans une situation inverse, on aurait choisi de calculer c/m . Finalement, la production est obtenue par la formule suivante :

$$\text{Production} = N_0 P_0^k (1 - k)^{-1} (P_t^{1-k} - P_0^{1-k}),$$

avec $k = m/c$, P_t = poids moyen des adultes et P_0 = poids moyen des nauplii du stade N I.

RÉSULTATS

1. Environnement

Depuis la première description de l'hydroclimat de la région de Pointe-Noire par BERRIT (1958), on distingue classiquement quatre saisons marines, d'après les caractéristiques thermiques et halines des eaux. Les critères d'établissement de ces saisons, tels qu'ils ont été définis par BERRIT, ne sont pas toujours d'un emploi aisé. Si nous considérons la série des valeurs quotidiennes de la température à 17 m, entre le 15 octobre et fin juillet 1974 (fig. 2 A), nous constatons qu'elles dépassent la valeur moyenne calculée sur 7 ans durant deux périodes de l'année, jusqu'au début décembre et approximativement entre le 15 janvier et le 25 mai 1974. Ces deux périodes constituent, respectivement, la petite et la grande saison chaude (PSC et GSC) entre lesquelles s'intercalent la petite et la grande saison froide (PSF et GSF). La brièveté des inter-saisons traduit l'importance de l'hydrodynamisme, de l'upwelling et des mouvements d'advection, dans l'évolution des conditions hydrologiques. Des refroidissements se prolongent parfois durant plusieurs semaines peuvent intervenir durant la GSC. Deux se sont produits en GSC 1974, caractérisés principalement par l'apparition d'un fort gradient thermique vertical, la couche superficielle étant peu ou pas affectée. Les influences continentales se manifestent par des dessalures superficielles pouvant abaisser la salinité à moins de 30 ‰. D'autres dessalures, moins prononcées, mais intéressantes toute la couche, sont liées à l'arrivée des eaux les plus chaudes, les « eaux guinéennes », selon la terminologie de BERRIT (fig. 2 B).

Très grossièrement, les teneurs en chlorophylle et phosphate minéral dissous évoluent de façon inverse à la température ; elles sont maximum durant les saisons froides, principalement la GSF, et minimum en saison chaude. La figure 2 C montre que la relation inverse température-phosphate est perceptible même durant les refroidissements de la GSC.

2. Longueur du céphalothorax

Chez beaucoup d'espèces de copépodes, on a souvent observé des corrélations négatives entre la longueur du corps et la température du milieu et positives avec l'abondance du phytoplancton. Sur la côte congolaise, il y a conjonction des deux phénomènes, puisqu'aux saisons froides correspond une

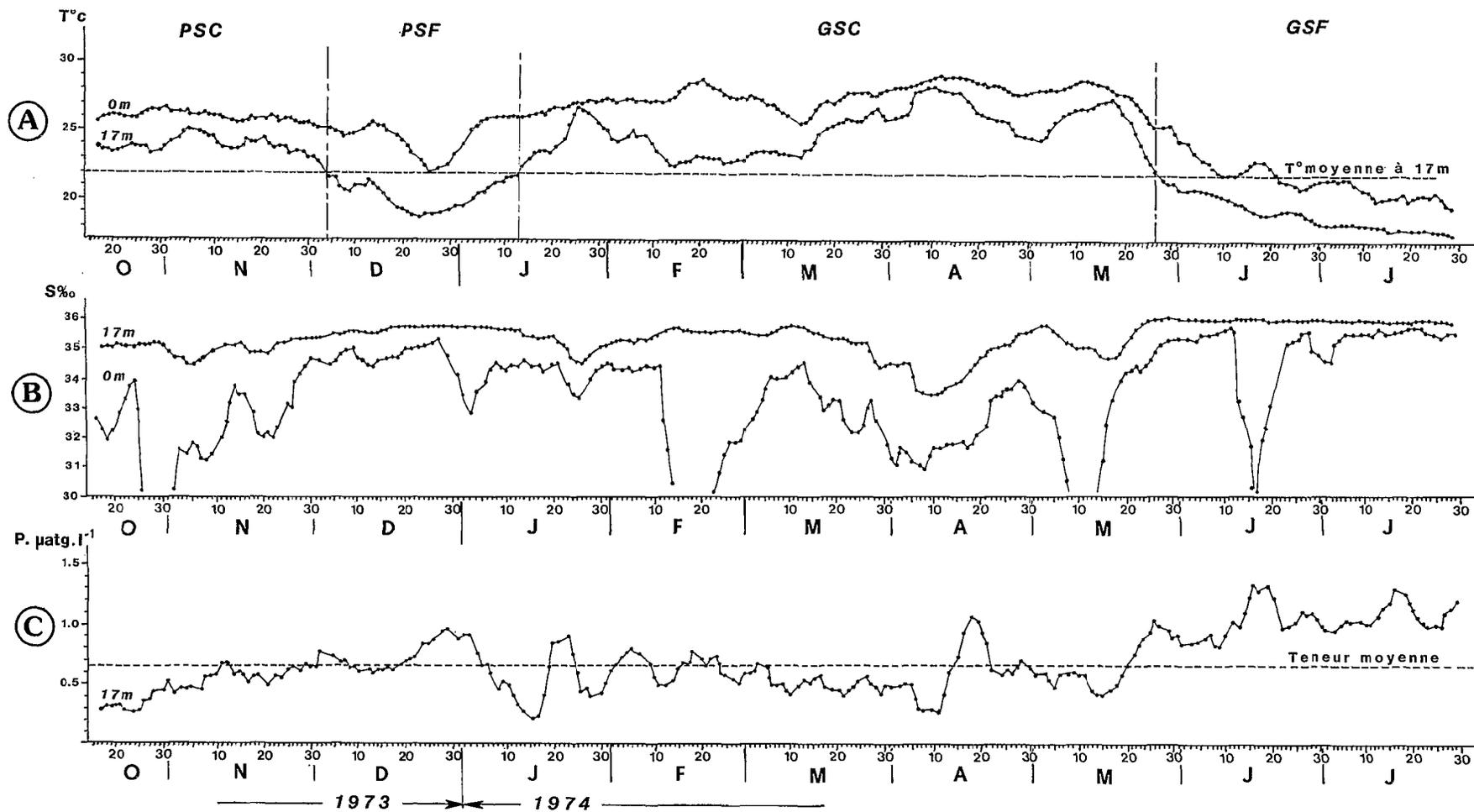


FIG. 2. — Évolution de divers paramètres à la station côtière de Pointe-Noire en 1973-1974 : température, en surface et au fond (17 m) (A), salinité, en surface et au fond (17 m) (B) et teneur en phosphate minéral dissous à 17 m (C)

N.B. Les données ont été lissées par une moyenne mobile calculée sur 5 valeurs

Time series of environmental parameters at the coastal station of Pointe-Noire between October 1973 and July 1974: water temperature, surface and bottom (17 m) (A), salinity, surface and bottom (17 m) (B) and phosphate at 17 m (C)

N.B. The time series are smoothed with a 5 days moving average

disponibilité accrue en ressources alimentaires. On a cependant pu montrer que la relation avec la température subsistait dans les élevages en présence d'un excès de nourriture (LANDRY, 1978, chez *A. clausi*).

Chez les adultes la corrélation instantanée entre la température à 17 m, en admettant que celle-ci soit représentative des conditions de milieu des 2 ou 3 jours écoulés, et la longueur du céphalothorax est de $r = 0,26$ (224). Par contre, si on considère la température 6 à 9 jours plus tôt, la corrélation est meilleure, coefficient $\simeq -0,40$. La longévité des adultes étant probablement comprise entre 5 et 10 j, on peut supposer que leur taille va dépendre des conditions thermiques et trophiques régnant avant la mue C V — C VI. Si maintenant on envisage le stade C V on n'observe plus de corrélation avec la température; il en va de même pour le stade C II. En revanche, la relation subsiste pour les stades C I, C III et C IV; la corrélation est la meilleure en l'absence de décalage ou pour un décalage de 1 à 2 jours, donc de l'ordre de la durée de chacun de ces stades.

3. Analyse des générations

Les courbes d'évolution de l'abondance totale des nauplii et des stades C I-C VI (fig. 3) montrent une série d'oscillations pouvant s'interpréter, en première approximation, comme autant de cohortes assimilables à des générations successives.

Durant la PSC de 1973, trois générations peuvent être ainsi détectées. Le pic relatif à la génération n° 2 (G 2) est moins net sur la courbe des nauplii; la persistance d'effectifs élevés durant la dizaine de jours qui la précède laisse supposer une succession de pontes et, donc, une série de cohortes, ou, plus vraisemblablement, des mélanges de populations altérant le synchronisme du développement des individus.

L'installation de la PSF, début décembre, est, comme nous l'avons dit, le résultat de processus hydrodynamiques provoquant très certainement le brassage et le renouvellement des populations. Sur la courbe du total C I-C VI (fig. 3 C) deux pics sont toutefois bien individualisés (G 4 et G 5) durant cette période. Le pic de G 4 est précédé sur la courbe total nauplii (fig. 3 B), vers le 5 décembre, par un pic moins prononcé; il peut être interprété comme l'amorce d'une nouvelle génération de la population qui avait été suivie durant le PSC, jusqu'à l'arrivée de nouvelles masses d'eau véhiculant des individus à des stades de développement différents. L'identification de G 4 est donc assez incertaine et les pics censés la figurer sur les courbes relatives aux stades C I et C III ne sont pas retrouvés, tout au moins avec le décalage temporel prévisible, sur celles des

stades C IV à C VI. Les pics observés vers le 5-10 décembre sembleraient plutôt issus d'une génération intercalée entre G 3 et G 4.

La transition PSF-GSC constitue une nouvelle modification du milieu. Le déroulement de la GSC de 1974 est, d'autre part, perturbé par divers événements qui vont se traduire par le mélange et/ou la succession de populations ayant des structures démographiques différentes, rendant difficile l'identification des cohortes. G 6 est ainsi assez mal individualisée et l'homogénéisation presque complète de toute la couche, fin janvier, marque le renouvellement des masses d'eau, avec une première apparition des «eaux guinéennes» de BERRIOT. Outre leur température élevée et leur faible salinité, décelable à 17 m (fig. 2 B), ces eaux sont caractérisées par leurs propriétés optiques, couleur bleue et transparence élevée, conséquence de leur faible productivité biologique. Dans les populations d'*E. pileatus* qu'on y observe, dominant largement les stades âgés; les nauplii ainsi que les C I et C II y sont totalement absents (fig. 3 B et 4). Il semblerait que les ressources trophiques soient insuffisantes pour y permettre une activité reproductrice normale; l'étalement dans le temps de G 6 pourrait être, au moins en partie (le rôle des apports exogènes est certainement aussi très important), la conséquence d'un vieillissement de la population.

Le refroidissement qui intervient ensuite, affectant d'abord les couches profondes avant d'être perceptible en surface, début mars, va de pair avec un enrichissement relatif des eaux (fig. 2). Deux générations, G 7 et G 8, peuvent être reconnues durant cette période. Leur séparation n'est pas nette si on considère la courbe C I-C VI et celles des stades C I et C II (valeurs absolues des effectifs). Le réchauffement et un retour prolongé des eaux guinéennes marquent, entre le 20 mars et le 15 avril, un appauvrissement et un vieillissement des populations beaucoup plus prononcé que celui de fin janvier. Nous y avons situé la génération G 9, mais les courbes d'abondance relative (fig. 5) peuvent s'interpréter comme révélant deux générations au lieu d'une. Avant une dernière brève apparition d'eaux guinéennes, entre le 15 et le 20 mai, et le début de la GSF, on peut encore reconnaître G 10 et G 11.

Avec le refroidissement marquant la transition GSC-GSF se termine la période favorable à *E. pileatus*. Une très faible population subsiste cependant jusqu'à la disparition quasi-complète de l'espèce en août. Quatre légères oscillations (G 12 à G 15) de l'effectif total sont visibles en juin-juillet.

Ainsi, entre le 15 octobre 1973 et le 30 juillet 1974, une quinzaine de générations ont été reconnues. Nous avons vu à plusieurs reprises combien peut être incertaine et affaire d'appréciation l'identification et la délimitation dans le temps de ces généra-

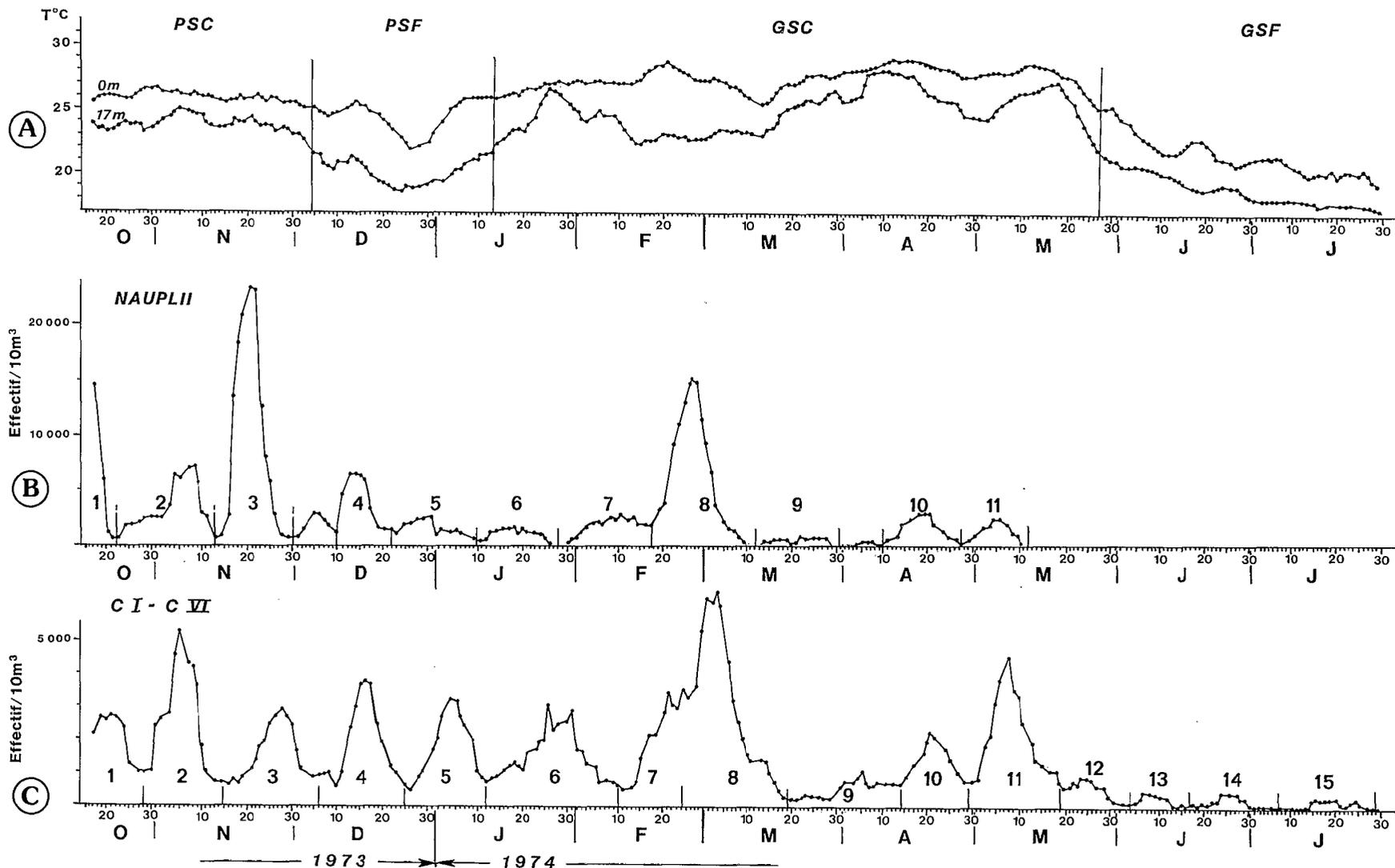


FIG. 3. — Évolution saisonnière de la température en surface et du fond (A), du total nauplii par 10 m³ (B) et du total C I-C VI par 10 m³ (C). La numérotation des cohortes a été indiquée

N.B. Les données ont été lissées par une moyenne mobile calculée sur 5 valeurs

Seasonal changes in water temperature, surface and bottom (A), total number of nauplii per 10 m³ (B) and total number of copepodites C I to C VI per 10 m³ (C). Successive cohorts (generations), as inferred from peaks in the total C I-C VI, are indicated

N.B. The time series are smoothed with a 5 days moving average

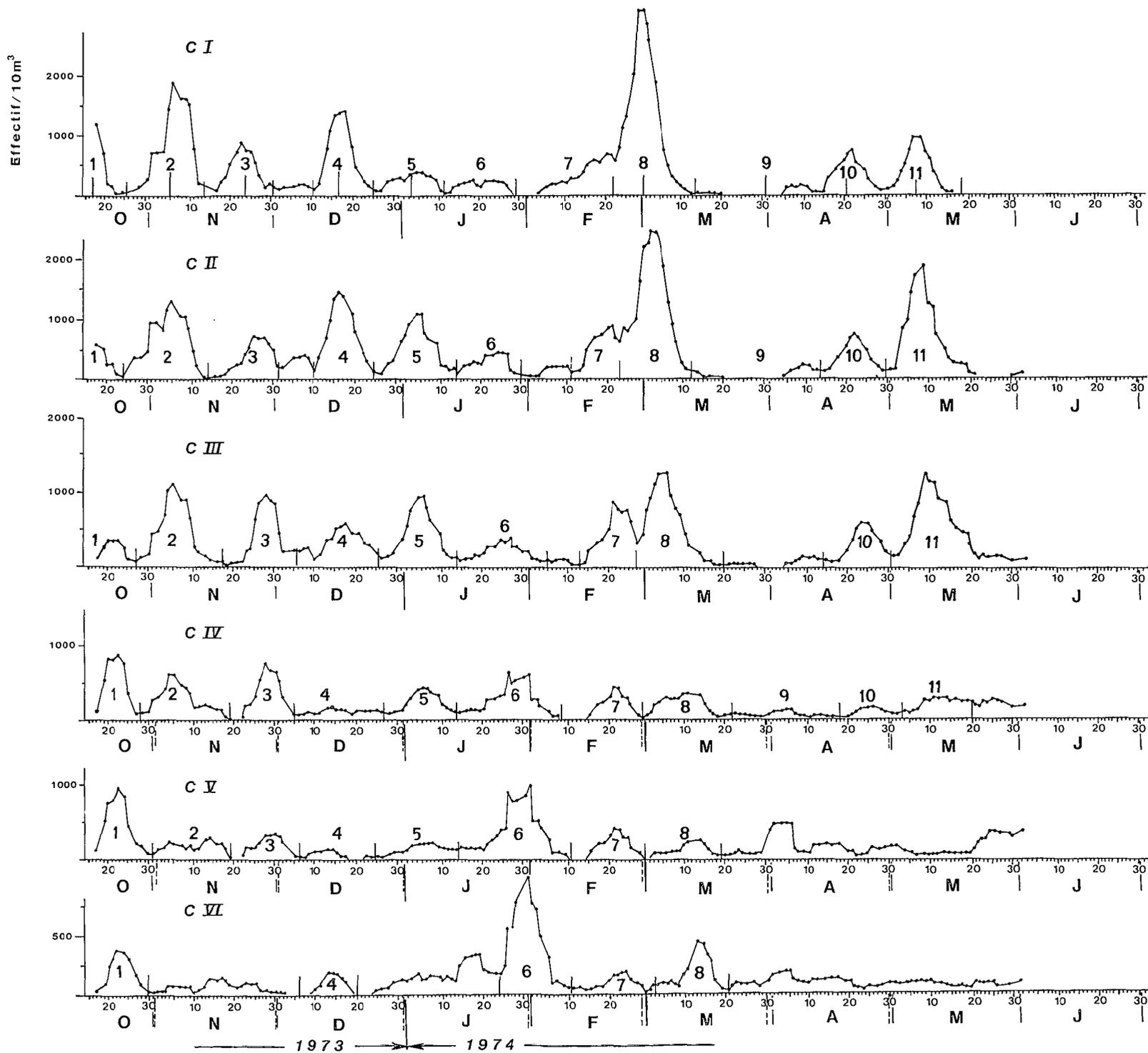
FIG. 4. — Évolution de l'effectif de chaque stade copépodite et des adultes. La numérotation des cohortes a été indiquée

N.B. Les données ont été lissées par une moyenne mobile calculée sur 5 valeurs

Seasonal changes in the abundance of the copepodite stages and adults. The successive cohorts are indicated

N.B. Time series are smoothed with a 5 days moving average

↓



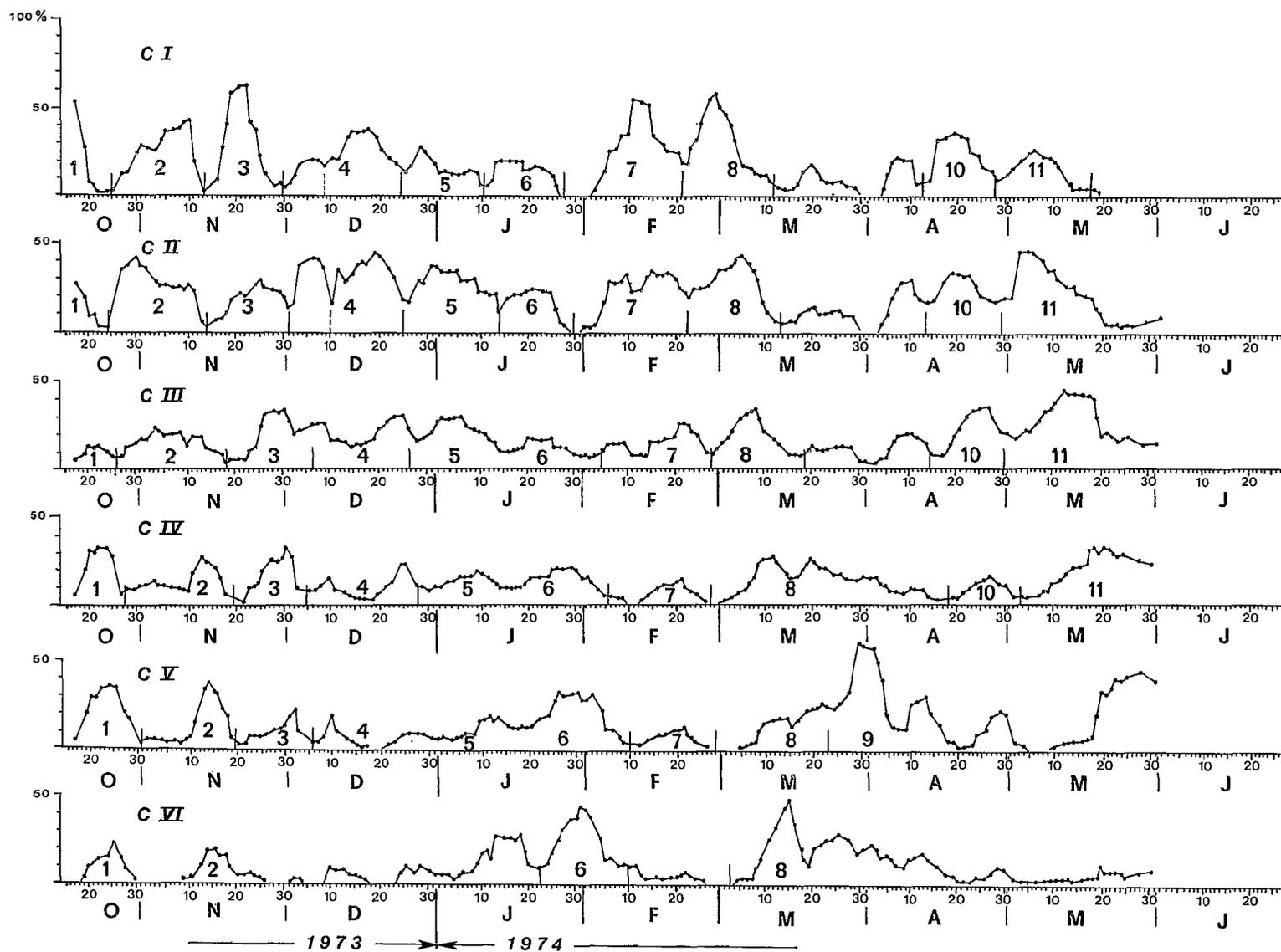


FIG. 5. — Évolution de la proportion, par récolte, de chaque stade copépodite et des adultes. Les calculs ont été effectués sur les valeurs lissées des effectifs

Seasonal changes in the relative importance of copepodite stages and adults. The moving averages have been used for the calculation

tions. La période d'observation étant de 288 j, la durée moyenne d'une génération est donc de 19,2 j, en estimant leur nombre total à 15. Le modèle de MANLY et la méthode de RIGLER et COOLEY permettent respectivement une estimation de la durée individuelle de chaque génération ou de la moyenne de deux générations successives. Dans les deux cas les calculs peuvent être effectués en utilisant, soit les séries relatives à chacun des 6 stades, soit celles du total nauplii ou total C I-C VI. Seule cette dernière série permet d'envisager l'ensemble des 15 générations, à l'exception de la première que nous n'avons pu appréhender que partiellement. L'application du modèle de MANLY à ces données donne une durée comprise entre 10,3 j pour G 7 et 28,9 j pour G 8. Nous avons vu que ces deux générations apparaissent plus ou moins imbriquées sur la courbe de la figure 3 C. Le total nauplii donne 20,6 j pour G 7 et 22 j pour G 8. De G 2 à G 9 incluses, nous trouvons une durée moyenne de 20,7 j. A partir de G 10 cette durée reste toujours inférieure à 18,5 j (moyenne de 17 j entre G 10 et G 14). Cette accélération sensible du cycle biologique à partir du 15 avril peut s'expliquer par un accroissement des ressources alimentaires. Ce n'est pourtant qu'au-delà du 20 mai que la teneur à 17 m en phosphate minéral dépasse en permanence la valeur moyenne de $0,67 \mu\text{atg.l}^{-1}$. Il faut cependant noter les teneurs élevées entre le 15 et le 20 avril, à rapprocher du léger refroidissement (upwelling) et des dessalures superficielles (apports terrigènes) observés alors. La chute brutale des effectifs dès le début du refroidissement hivernal (vers le 20 mai) ne semblerait donc pas devoir être seulement la conséquence de conditions thermiques défavorables. Il faudrait aussi probablement invoquer l'entrée en compétition d'espèces herbivores à préférence hivernale, la prédation des plus jeunes stades par d'autres copépodes (tel *Oithona nana*), etc.

4. Dynamique et production

Quelles que soient les méthodes utilisées, la connaissance du temps de résidence d'un individu dans un stade donné est un préalable indispensable. En utilisant le modèle de MANLY, nous obtenons une durée moyenne variant de 0,82 j pour C IV à 1,68 j pour C V. La variabilité constatée pour un même stade, à travers la série des générations, allant jusqu'à l'obtention de valeurs négatives, peut évidemment être due à la qualité médiocre des données, mais probablement aussi être une conséquence de l'instabilité du milieu et de la difficulté de suivre, dans le temps et l'espace, une même cohorte. Nous avons préféré utiliser la valeur moyenne, 1,26 j, des temps de résidence calculés pour l'ensemble des stades copépodites de toutes les générations. La méthode de RIGLER et COOLEY donne 1,33 j, et c'est

finalement la valeur intermédiaire 1,3 j que nous utiliserons par la suite.

La durée de vie des adultes ne peut être obtenue de cette façon. On peut l'estimer à 10-12 j d'après l'intervalle de temps séparant les minimums d'abondance sur la courbe des C VI (fig. 4, générations G 1, G 4, G 6 et G 8).

Le modèle de MANLY appliqué au total nauplii (différence avec la date d'entrée dans C I) donne une durée moyenne de 3,5 j pour l'ensemble des 6 stades. Le sous-échantillonnage, qui va croissant vers les plus jeunes stades, conduit à une estimation de moins en moins sûre.

Le coefficient de mortalité instantané calculé à partir des pourcentages de survie entre stades est, en moyenne, le plus élevé pour C III; il est généralement du même ordre de grandeur pour C II et C IV (à l'exception de G 3). En ce qui concerne C I les valeurs proches de 0, voire de signe inversé, sont certainement dues au mauvais échantillonnage de ce stade par le filet WP2. L'estimation du coefficient de mortalité moyen pour une génération donnée sera donc biaisée par les données relatives à C I. Même en ne tenant pas compte de ce stade les valeurs trouvées sont beaucoup trop incertaines pour qu'on puisse proposer une interprétation de la variabilité entre stades et entre générations. Toutes générations confondues (G 2, G 3, G 5, G 7, G 10 et G 11) et en ne considérant que les stades C II à C V, nous trouvons un coefficient moyen de 0,384.

La production a été calculée en utilisant la formulation algébrique de la courbe d'Allen (NEESS et DUGDALE, 1959; GILLESPIE, 1969). Ce modèle requiert la connaissance du rapport m/c (m = mortalité, c = croissance), représentant la pente de la droite de régression :

$$\text{Log } N_t = \text{Log } N_0 - m/c (\text{Log } P_0 - \text{Log } P_t)$$

En fait, nous ne pouvons guère utiliser que quatre stades pour tracer cette courbe, puisqu'il nous faut éliminer C I, mal échantillonné, et C VI, dont la durée de vie et, par suite, l'effectif moyen sont trop incertains. Dans ces conditions, il nous a semblé préférable de calculer une valeur moyenne de ce rapport pour toutes les cohortes. Par extrapolation, nous obtenons N_0 , effectif du stade N I, (P_0 , le poids sec moyen nous étant fourni par la relation taille-poids proposée par UYE (1982 b) pour les nauplii d'*Acartia clausi*). En portant ces valeurs, ainsi que le poids sec moyen d'un C VI, dans la formule de NEESS et DUGDALE, nous obtenons la production moyenne, exprimée en poids sec, d'une cohorte (N I à C VI) soit $1,056 \text{ g.m}^{-2}$. Si nous estimons à 11 le nombre de générations entre le 10/10/73 et le 20/5/74, soit 221 j, nous arrivons à une valeur quotidienne de $52,56 \text{ mg.m}^{-2}$, ou $3,092 \text{ mg.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$, la hauteur moyenne de la colonne d'eau étant, rappelons-le, environ de 17 m à la station côtière.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La recherche d'un site favorable constitue un élément déterminant du succès d'investigations portant sur la dynamique saisonnière et la production d'invertébrés aquatiques. On est ainsi souvent conduit à rechercher des populations, généralement néritiques, faciles à appréhender plus ou moins globalement parce que bien circonscrites géographiquement (baie, lagune, fjord, cf. LANDRY, 1978 et УYE, 1982 a). De ce point de vue, une station située au large d'une côte à peu près rectiligne et dans un milieu soumis à des perturbations d'origines variées (effluents terrigènes, mouvements d'advection divers, etc.), n'apparaissait, *a priori*, guère favorable. L'approche eulérienne qu'autorise une unique station peut conduire à échantillonner des masses d'eau susceptibles d'abriter des populations ayant des structures démographiques très différentes. En utilisant des récoltes verticales au filet WP2 obtenues au cours de campagnes du N.O. « André Nizery », qui furent effectuées entre 1970 et 1972 sur le plateau continental africain de l'Angola au Gabon, nous avons tenté de délimiter géographiquement des populations d'*E. pileatus*. Dans chaque récolte la structure d'âge de la population échantillonnée a été déterminée selon la même procédure qu'à la station côtière, c'est-à-dire par mensuration d'un maximum de 150 individus. Les effectifs des 26 classes de taille ainsi obtenues ont été considérés comme autant de paramètres caractérisant la population. Une analyse des correspondances pratiquées sur le tableau « récoltes (= observations) \times classes de taille (= variables) » permet d'effectuer les regroupements de récoltes et, donc, d'apprécier l'homogénéité démographique des populations à une certaine échelle spatiale. Nous avons ainsi analysé rapidement deux campagnes, au nord de l'estuaire du Congo, jusqu'à l'équateur, et au sud, jusqu'à Lobito (Angola). Dans les deux cas nous avons pu constater une bonne similitude de la structure dimensionnelle pour des stations situées dans des aires géographiques d'une extension de l'ordre de 2° de latitude. Il est évidemment difficile d'aller très avant dans l'analyse des résultats, car la lenteur relative de l'exploration par un navire naviguant à 10 nœuds, comparée à la rapidité de l'évolution des populations, crée des distorsions masquant les phénomènes naturels, gradients côte-large, existence probable de vortex dans le flux général parallèle à la côte, etc. Certaines situations hydrologiques peuvent provoquer une uniformisation de la structure d'âge dans l'ensemble des régions prospectées, de l'Angola au Gabon. Ainsi, durant la GSC de 1971, nous retrouvons à une vaste échelle géographique le phénomène observé, en 1974, à la station côtière dans les eaux guinéennes :

vieillessement des populations avec une forte dominance (plus de 80 %) des stades C V et C VI.

Un cycle saisonnier complexe, où des températures superficielles excédant le plus souvent 25 °C, excepté de juin à septembre, autorisent une activité reproductrice à peu près continue, pouvait faire craindre qu'un recrutement permanent interdise la reconnaissance de générations successives. D'autre part, la brièveté prévisible du cycle biologique exigeait une fréquence d'observations élevée, justifiée aussi par la médiocrité de l'échantillonnage des différentes classes d'âge (= stades de développement). Nous sommes parvenus à reconnaître dans la série temporelle de l'effectif des différents stades copépodites ou celles des stades nauplii confondus, une série d'oscillations assimilables à autant de cohortes. Outre l'existence de populations relativement bien individualisées dans l'espace, ceci suppose aussi des périodes de pontes uniques ou suffisamment proches et synchrones pour donner naissance à une cohorte assimilable à une génération. Entre le 10 octobre 1973 et le 25 juillet 1974, nous avons pu reconnaître une quinzaine de générations, d'une durée moyenne de 19,2 j, les quatre dernières n'étant perceptibles qu'après cumul des C I à C VI. BINET (1977), à partir d'un échantillonnage bi-hebdomadaire à la station côtière d'Abidjan, reconnaît 13 cohortes d'octobre 1972 à juin 1973, soit une durée moyenne de 19,1 j.

L'estimation du temps de résidence d'un individu dans un stade donné est apparue plus ardue. Nous avons fait appel à deux méthodes, celle proposée par RIGLER et COOLEY (1974), dans sa version légèrement modifiée par LANDRY (1978), et une autre fondée sur l'ajustement du modèle de MANLY (1974), à des données de terrain. Il y a peu d'exemples d'utilisation du modèle de MANLY pour déterminer les paramètres d'une population de copépodes. PARSLOW *et al.* (1979), SONNTAG et PARSLOW (1981), évaluent et comparent l'aptitude du modèle de MANLY et de trois autres modèles, à retrouver les paramètres connus de populations de copépodes à partir de séries temporelles simulées et de données de terrain. SONNTAG et PARSLOW concluent que le principal intérêt de ces modèles reste leur capacité à déterminer la durée de vie d'un stade de développement à partir de séries de données de terrain et non en extrapolant à des populations dans leur milieu naturel des résultats obtenus en laboratoire ; c'était précisément là notre ambition.

MATTHEWS *et al.* (1978), appliquant le modèle de MANLY à l'étude des générations de *Calanus finmarchicus* et de *Calanus helgolandicus*, en vue de l'estimation de divers paramètres, nombre de recrues par stade, durée dans le temps du recrutement (écart-type de la date moyenne d'entrée dans le stade) et taux de mortalité instantané, notent un

manque de sensibilité de la méthode pouvant gêner, par exemple, la comparaison des taux de mortalité des deux espèces. A l'instar du MATTHEWS *et al.* (1978), nous observons une grande dispersion des résultats concernant la date moyenne d'entrée dans un stade; cela nous incite à calculer une durée moyenne valable pour les stades C I à C V, toutes générations confondues. Nous avons pu constater qu'elle était très proche de celle obtenue par la méthode de RIGLER et COOLEY (1974). Finalement, nous avons retenu la valeur de 1,3 j, moyen terme des estimations obtenues par les deux méthodes. Ce faisant nous avons implicitement admis une durée isochrone pour chacun des stades copépodites. Cette approximation, communément utilisée par les auteurs (UYE, 1982 a), est probablement abusive comme le montre LANDRY (1983) à partir de l'étude détaillée de 7 espèces de copépodes. Il en ressort, qu'en dépit d'une grande variabilité interspécifique, le stade C V est sensiblement plus long que les précédents. Chez *E. pileatus* nous avons effectivement trouvé pour ce stade une durée moyenne de 1,68 j (pour seulement 4 générations) alors que celle des 4 autres stades restait comprise entre 0,82 j (C IV) et 1,46 j (C I). La grande dispersion des valeurs nous avait fait considérer cette différence avec chacun des 4 stades précédents, comme non significative. Il est cependant possible que nous ayons ainsi sous-estimé la mortalité C IV-C V. L'importance du stade C V dans le développement d'*E. pileatus* semble être confirmée par la corrélation négative observée chez les adultes entre la longueur du corps et la température 6 à 9 jours auparavant, donc probablement à une date proche de la mue C IV-C V. L'importance relative prise par les C V dans les eaux guinéennes tendrait à montrer que le déclenchement de cette dernière mue dépend des ressources alimentaires, leur insuffisance provoquant un allongement du stade C V et un retard dans la maturation des adultes et l'absence de pontes.

En ce qui concerne les 6 stades nauplii confondus, le modèle de MANLY nous donne une durée moyenne de 3,5 j. Cette valeur est certainement inférieure à la réalité, par suite d'un échantillonnage d'autant plus défectueux qu'il concerne de plus jeunes stades. Ce sous-échantillonnage a pour conséquence un moindre étalement dans le temps du pic relatif à une cohorte et donc à une estimation trop tardive de la date moyenne d'entrée dans le « stade ». LANDRY (1983) obtient pour les stades nauplii une durée totale représentant, selon les espèces étudiées, 49 à 105 % de la durée des stades copépodites. Nous sommes généralement loin de ces valeurs.

Ne disposant d'aucune mesure directe de biomasse individuelle par stade, nous avons dû recourir à une relation taille-poids, établie à partir de matériel fixé, pour un ensemble d'espèces de copépodes (cas

des copépodites) ou pour une espèce différente (cas des nauplii). La diversité des conditions de milieu rencontrées laisse supposer une grande variabilité de la condition physiologique des individus et, donc, pour une même taille, de leur poids. Une telle relation devrait, par conséquent, aussi pouvoir tenir compte des paramètres de l'environnement.

Des expérimentations ont montré que, chez *Acartia clausi*, la vitesse du développement de tous les stades, en présence d'un excès de nourriture, dépendait directement de la température du milieu (LANDRY, 1978; UYE, 1982 a). Il est probable que, chez *E. pileatus*, des relations entre température et durée d'un stade donné, pourraient être aussi établies à partir d'élevages in vitro mais leur extrapolation au milieu naturel serait délicate. Ainsi, les eaux les plus chaudes (eaux guinéennes) s'avèrent être aussi les plus pauvres et donc les moins propices au développement de copépodes herbivores. Durant la GSC de 1974 la présence des eaux guinéennes sur les côtes congolaises fut beaucoup trop épisodique pour qu'il nous ait été possible de quantifier leur impact sur la dynamique d'*E. pileatus*, la manifestation la plus évidente ayant été un vieillissement des populations. A l'inverse, les eaux de la GSF n'abritent que des populations très clairsemées, jusqu'à la disparition complète de l'espèce en août; le cycle biologique semble pourtant être alors plus court qu'en saison chaude. A partir de G10 on observe en effet un raccourcissement sensible des générations (durée inférieure à 18 j). La limitation de l'abondance des *E. pileatus* durant la GSF n'est probablement pas liée, pour l'essentiel, à une action néfaste directe de la température sur la physiologie de l'espèce. Plusieurs autres mécanismes peuvent être invoqués. Tout d'abord l'installation de la GSF est marquée par l'apparition d'un maximum annuel de salinité (voisin de 36 ‰), conséquence de l'émergence à la côte de masses d'eau identifiables en fin de GSC au large, à la distance de l'isobathe 100 m, et vers 50 m de profondeur. Elles se situent donc alors à la limite de l'aire de répartition d'*E. pileatus*, espèce néritique et, surtout, très superficielle; il ressort, en effet, d'une vingtaine de pêches verticales au filet fermant que 98 % des effectifs sont capturés dans la couche 50 m-surface. Durant la GSF on observe aussi la prolifération d'espèces herbivores compétitrices, telles *Paracalanus scotti*, de petite taille et à cycle certainement plus rapide. *Eucalanus monachus* et *Calanoides carinatus*, moins néritiques, etc. (DESSIER, 1979) et d'une espèce carnivore très néritique, *Oithona nana*, dont la proportion excède presque toujours 50 % et qui est une prédatrice possible des nauplii. Enfin, il semblerait que la diminution du stock d'*E. pileatus* en début de GSF coïncide avec la migration, de l'Angola vers le Congo et le Gabon, des adultes de *Sardinella* (*S. maderensis* et surtout

S. aurita); c'est précisément en mai-juin que la prise par jour de mer des sardiniers de Pointe-Noire est la plus forte, ce qui atteste la proximité des côtes des espèces pêchées (GHENO et FONTANA, 1981). Il est probable qu'*E. pileatus*, l'espèce de copépode ayant la plus grande taille dans les communautés néritiques, entre pour une part importante dans le régime alimentaire des poissons pélagiques côtiers de la région, comme c'est le cas sur les côtes sud-américaines (BJORNBERG, 1967).

Si la succession des pics d'abondance dans le temps a permis un dénombrement à peu près satisfaisant des générations, la séparation précise des cohortes n'a pas toujours été possible pour tous les stades. Dans la valeur moyenne des paramètres d'une génération, nous avons, par exemple, été conduit à éliminer totalement la génération G 9, insuffisamment représentée, parce que correspondant à un réchauffement maximum des eaux. Ce faisant, nous risquons de surestimer la production de la cohorte moyenne. Le recours au modèle de NEESS et DUGDALE (1959), forme algébrique de la courbe d'Allen, ne requiert que la détermination du rapport mortalité sur croissance (ou l'inverse) et non la connaissance indépendante de ces deux paramètres. En fait, nous avons donc estimé la valeur moyenne de ce rapport en utilisant seulement les stades C II à C V, puisque nous avons été conduit à éliminer le stade C I, sous-échantillonné par le filet WP2, hypothèse plus vraisemblable que celle d'un taux de survie C I-C II plus élevé que pour les autres stades. Nous ignorons tout de la mortalité des nauplii. Si, comme cela a pu être constaté chez d'autres espèces (UYE, 1982 a), elle est maximum entre l'œuf et N III, la pente de la droite de régression « Log effectif en fonction du Log poids » (= rapport m/c) pourrait être plus forte et donc les valeurs que nous trouvons pour la production plus faibles qu'elles ne le sont réellement. Si nous avions pu disposer d'informations fiables sur les stades nauplii, il nous aurait été possible de construire une courbe d'Allen complète et de déterminer par planimétrie l'aire sous celle-ci. La régression a été utilisée pour obtenir, par extrapolation, l'effectif moyen du stade N I.

E. pileatus n'avait pas, à notre connaissance, encore fait l'objet de mesure de production, ni même d'ailleurs aucune autre espèce du genre. L'estimation de la production, $3,092 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{j}^{-1}$ (ou $52,56 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$), exprimée en poids sec, peut être convertie approximativement en production de

carbone, en prenant un rapport C/PS de 0,42 (obtenu à partir des régressions données par UYE (1982 b), soit $1,30 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{j}^{-1}$ ou $22,8 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. Remarquons que nous n'avons pas tenu compte dans cette valeur de la production d'œufs.

Parmi les copépodes pélagiques marins l'une des espèces les mieux étudiées du point de vue de la production est *Acartia clausi*. Il s'agit d'une espèce de région tempérée pour laquelle l'essentiel de la production annuelle s'étale sur une période de 3 à 4 mois (LANDRY, 1978). Les valeurs de production, rassemblées par UYE (1982 a), varient considérablement selon les sources et comme elles sont exprimées par m^2 , sans indication de la profondeur, la comparaison est difficile. Cependant, il apparaît que nos estimations se rapprochent le plus de celles de LANDRY (1978) pour les 4 mois les plus productifs : $55-70 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ou de UYE (1982 a) : $0,45 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{j}^{-1}$. Elles excèdent largement les valeurs trouvées par GAUDY (1976) pour six espèces dominantes de la rade de Villefranche-sur-Mer (Mer Méditerranée). Ainsi, il apparaît que, par sa productivité, *E. pileatus* s'apparente à l'une des espèces les plus productives de zones très néritiques, lagunes, baies fermées, etc. Cependant, à l'inverse d'*A. clausi*, la production est étalée sur une période de 7 à 9 mois, pendant laquelle les variations sont la conséquence de modifications non périodiques du milieu (à l'exception de la PSF).

L'échantillonnage du zooplancton à la station côtière de Pointe-Noire s'est poursuivi d'avril 1969 à décembre 1974, avec une fréquence hebdomadaire, à l'exception de la période de récoltes quasi-quotidiennes que nous avons envisagée dans le calcul de la production. En dépit d'une variabilité importante du cycle hydroclimatique durant ces six ans, PSF de 1971 exceptionnellement intense et température anormalement basse pendant la GSC de 1972 (PITON *et al.*, 1979), les fluctuations saisonnières de l'abondance totale d'*E. pileatus* sont restées très semblables d'une année sur l'autre. Il est probable que seule une anomalie thermique positive prolongée, à 17 m, traduisant l'invasion de toute la couche par les eaux guinéennes pauvres, serait susceptible d'avoir des conséquences négatives sur la production d'*E. pileatus*.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier F. GOHIN pour l'aide qu'il nous a apportée dans l'ajustement du modèle de MANLY.

BIBLIOGRAPHIE

- BERRIT (G.), 1958. — Les saisons marines à Pointe-Noire. *Cahier Océanogr. COEC*, 10 (6) : 336-358.
- BINET (D.), 1977. — Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15 (2) : 111-138.
- BJORNBERG (T. K. S.), 1967. — The larvae and young forms of *Eucalanus* Dana (Copepoda) from tropical Atlantic waters. *Crustaceana*, 12 (1) : 59-73.
- BOUGIS (P.), 1974. — Écologie du plancton marin. II. Le zooplancton. *Collection d'Écologie* n° 3, Masson, Paris, 200 p.
- DESSIER (A.), 1979. — Écologie dynamique des peuplements zooplanctoniques côtiers et plus particulièrement des copépodes, du sud du golfe de Guinée (côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola). Thèse de Doctorat d'État, Université P. et M. CURIE, Paris VI, 273 p.
- DESSIER (A.), 1981. — La production planctonique : phyto-plancton et zooplancton. In « Milieu marin et ressources halieutiques de la République Populaire du Congo », A. FONTANA éd., *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, n° 138 : 75-150.
- DESSIER (A.) and DONGUY (J. R.), sous presse. — Environment and planktonic copepods of the eastern equatorial Pacific. Seasonal and spatial variations. *Deep Sea Res.*
- DESSIER (A.) et LAUREC (A.), 1978. — Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (R. P. Congo). Description mathématique. *Oceanol. Acta*, 1 (3) : 285-304.
- EDMONDSON (W. T.) and WINBERG (G. C.), eds, 1971. — A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. *IBP Handbook* n° 17, Blackwell Sci. Publ., 358 p.
- GAUDY (R.), 1976. — Étude du plancton de la zone nord de la rade de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (17 mai au 16 juin 1971). III. Production secondaire des copépodes pélagiques. *Vie Milieu*, 26 (1 B) : 77-106.
- GHENO (Y.) et FONTANA (A.). — Les stocks de petits pélagiques côtiers : les sardinelles. In : « Milieu marin et ressources halieutiques de la République Populaire du Congo », A. FONTANA éd., *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, n° 138 : 213-257.
- GILLESPIE (D. M.) and BENKE (A. C.), 1979. — Methods of calculating cohort production from field data ; some relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 24 (1) : 171-176.
- GREEN (J. D.), 1976. — Population dynamics and production of the calanoid copepod *Calamoecia lucasi* in a northern New Zealand lake. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)*, 50 (4) : 313-400.
- HEINLE (D.), 1966. — Production of a calanoid copepod *Acartia tonsa*, in the Patuxent River estuary. *Chesapeake Sci.*, 7 (2) : 59-74.
- LANDRY (M. R.), 1978. — Population dynamics and production of a planktonic marine copepod *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 63 (1) : 77-119.
- LANDRY (M. R.), 1983. — The development of marine calanoid copepods with comment on the isochronal rule. *Limnol. Oceanogr.*, 28 (4) : 614-624.
- MANLY (B. F. J.), 1974. — Estimation of stage-specific survival rates and other parameters for insect populations developing through several stages. *Oecologia*, 15 : 277-285.
- MATTHEWS (J. L. B.) and HESTAD (L.), 1977. — Ecological studies on the deep water pelagic community of Korsfjorden, Western Norway. Length/weight relationships for some macroplanktonic organisms. *Sarsia*, 63 : 57-63.
- MATTHEWS (J. L. B.), HESTAD (L.) and BAKKE (J. L. W.), 1978. — Ecological studies in Korsfjorden, Western Norway. The generations and stocks of *Canalus hyperboreus* and *C. finmarchicus* in 1971-1974. *Oceanol. Acta*, 1 (3) : 277-284.
- McLAREN (I. A.), 1978. — Generation lengths of some temperate marine copepods : estimation, prediction and implications. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 35 (10) : 1330-1342.
- NEESS (J.) and DUGDALE (R. C.), 1959. — Computation of production for populations of aquatic midge larvae. *Ecology*, 40 : 425-430.
- NIVAL (P.), NIVAL (S.) et PALAZZOLI (I.), 1972. — Données sur la respiration de différents organismes communs dans le plancton de Villefranche-sur-Mer. *Mar. Biol.*, 17 : 63-76.
- PARSLOW (J.), SONNTAG (N. C.) and MATTHEWS (J. B. L.), 1979. — Technique of systems identification applied to estimate copepod population parameters. *J. Plankt. Res.*, 1 (2) : 137-152.

- PITON (B.), POINTEAU (J. H.) et WAUTHY (B.), 1979. — Données hydroclimatiques à Pointe-Noire (Congo) de 1953 à 1977 (plus 1978 et 1979). *Doc. Scient. Centre ORSTOM de Pointe-Noire*. Nouvelle Série n° 53, 60 p., 15 fig.
- RIGLER (F. H.) and COOLEY (J. M.), 1974. — The use of field data to derive population statistics of multivoltine copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 636-655.
- SCIANDRA (A.), 1982. — Étude d'un écosystème marin artificiel. Construction d'un modèle et application à l'exploitation d'une population de copépodes pélagiques *Euterpina acutifrons* (Dana). Thèse de 3^e cycle, Université P. et M. CURIE, Paris VI, 108 p.
- SONNTAG (N. C.) and PARSLow (J.), 1981. — Technique of systems identification applied to estimating copepod production. *J. Plankt. Res.*, 3 (3) : 461-473.
- UYE (S.), 1982 a. — Population dynamics and production of *Acartia clausi* Giesb. (Copepoda : Calanoida) in inlet waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 57 (1) : 55-83.
- UYE (S.), 1982 b. — Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 38 (3) : 149-158.
- WATERS (T. F.), 1977. — Secondary production in inland waters. *Adv. Ecol. Res.*, 10 : 91-164.