

CALANOIDES CARINATUS (COPÉPODE PÉLAGIQUE) SUR LE PLATEAU CONTINENTAL CONGOLAIS

I. Aperçu sur la répartition bathymétrique, géographique et biométrique des stades ; générations durant la saison froide 1974.

DIDIER PETIT* ET CLAUDE COURTIES**

* Océanographe biologiste, O.R.S.T.O.M., B.P. 1286, Pointe-Noire, R.P.C.

** V.S.N., Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire (R.P.C.)

RÉSUMÉ

Au cours de la saison froide 1974, le cycle biologique de *C. carinatus* a été observé le long d'une radiale côte-proche large. Dès le refroidissement des eaux superficielles, le stade CV dépositaire de l'espèce en saison chaude remonte de 800 m à la surface. Le cycle biologique de l'espèce se déroule alors dans la couche superficielle du plateau continental et du proche large, où six générations semblent se succéder de juin à octobre. La constitution du stock de stades CV estivants débute dès fin juillet. La migration en profondeur s'intensifie avec le réchauffement en fin de saison. La courantologie locale, la richesse trophique et la température règlent la zonation, l'abondance et la croissance de l'espèce; il apparaît une corrélation abondance-température; des variations biométriques existent chez tous les stades copépodites: chez les femelles la taille est corrélée avec la température; chez les stades CV, on observe au cours du rythme migratoire une zonation bathymétrique de la taille.

ABSTRACT

During the cold season 1974, biological cycle of *C. carinatus* was observed from the coast to the near off-shore. The only survivor of the species from the warm season is CV stadium. As soon as the cooling of superficial waters is beginning CV Stadium is coming up from 800 m to the surface. The biological cycle of the species will take place in the superficial layer of the continental shelf and near off-shore where 6 generations seem to follow one another from June to October. The making of stadium CV overwintering stock begins since the end of July. With the warming at the end of the season the down migration is intensifying. The zonation, abundance and growing of the species are ordered by the local currentology, trophic fertility and temperature; a correlation abundance-temperature appears. Some biometric variations exist in all copepodite stadia: for the female, length is in correlation with temperature; for CV stadium, a bathymetric zonation of the length is observed during migration rhythm.

1. INTRODUCTION.

Dans un article récent, BINET et SUISSE DE SAINTE CLAIRE (1975) ont exposé la répartition et le cycle biologique de *C. carinatus* sur le plateau et au large de la Côte d'Ivoire. A cette occasion, ils retracent l'historique des travaux entrepris sur l'espèce : nous

ne reviendrons donc pas sur celui-ci. Nous signalerons cependant que si *C. carinatus* a été reconnu en de nombreux endroits les travaux de BINET et SUISSE DE SAINTE CLAIRE sont les premiers à apporter une contribution sérieuse à la connaissance de l'espèce.

Le présent article fait état des premiers résultats obtenus au cours du programme 1974, visant à mieux

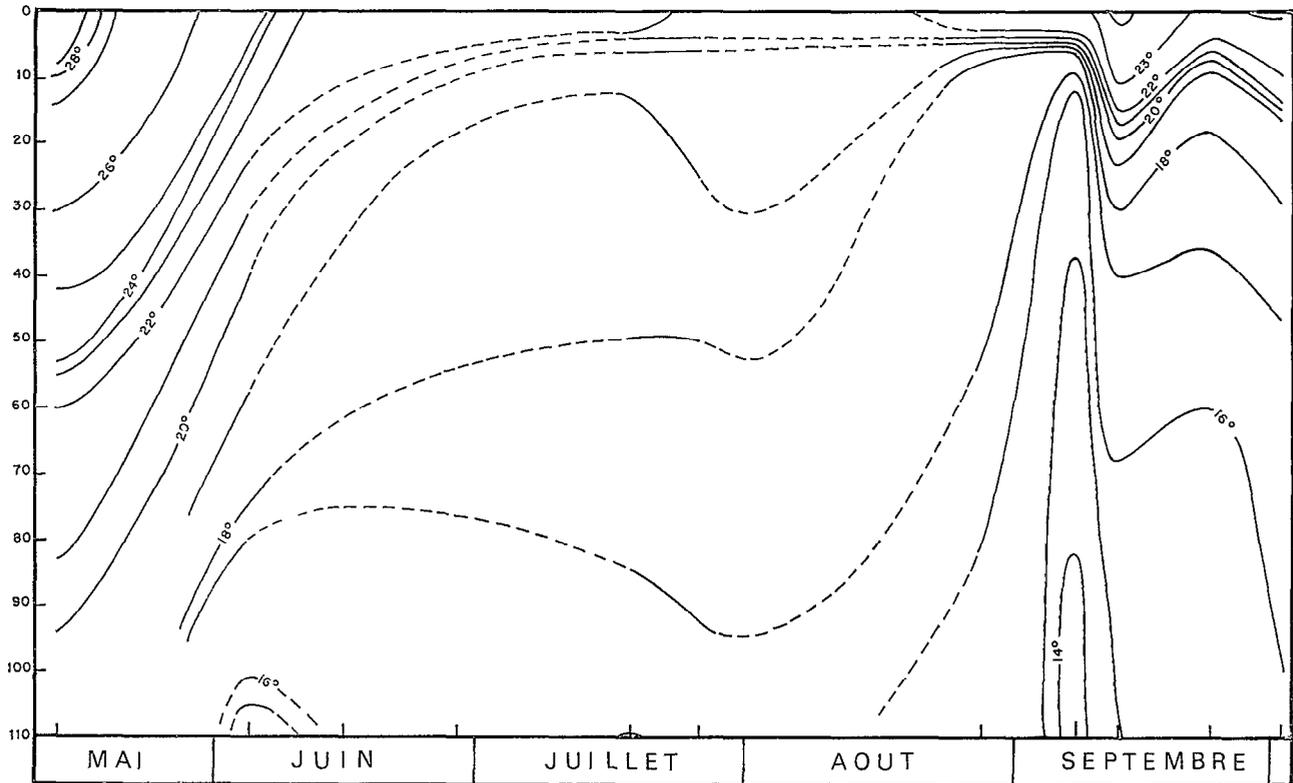


Fig. 2. — Évolution thermique des eaux à la station 7 (d'après bathythermogrammes). En ordonnée la bathymétrie (mètres).

mique (fig. 2). Après l'intense refroidissement début juin, on constate l'épaississement des couches isothermes (juillet). A un refroidissement maximal début septembre, fait suite une période de transition avec un réchauffement très net (apparition des isothermes 23° et 24°). Au wharf, la température à 17 m augmente de 2° le 14 octobre; l'apparition de l'isotherme 24°, indicatrice de fin de saison froide, survient le 17.

Les profils thermiques côte-large (fig. 3) permettent de constater que le refroidissement saisonnier intéresse simultanément tout le plateau; en juin seulement, époque où le refroidissement est rapide, les isothermes tendent à remonter vers la surface à la côte mais le phénomène n'intéresse que les 50 premiers mètres. Par contre, le refroidissement de septembre semble résulter de « pulsations » froides importantes qui remontent le long de la pente continentale.

2.2. Évolution haline.

D'après les diagrammes TS de surface (fig. 4) et les profils halins le long de la radiale (fig. 5), l'homogénéité haline horizontale et verticale des eaux n'existe qu'en juin.

Dès fin juillet la couche du maximum halin, que nous avons arbitrairement délimitée par l'isohaline 35,7, s'amenuise; les eaux dessalées (influence du fleuve Congo ?) décelées en surface au proche large s'étalent progressivement vers la côte (août); leur influence s'intensifie début septembre. Les profils et les diagrammes de septembre montrent que ces eaux s'avancent alors plus ou moins vers la côte pendant que le milieu se réchauffe.

2.3. Courantologie.

Nous n'approfondirons pas l'interprétation des observations courantologiques effectuées au cours des radiales « Productivité » - interprétation qui dépasse notre compétence. D'autre part, si la courantologie locale semble jouer un rôle évident dans le déplacement des peuplements, les mesures trop peu fréquentes ne permettent pas de relier avec exactitude régime des courants et mouvements de l'espèce.

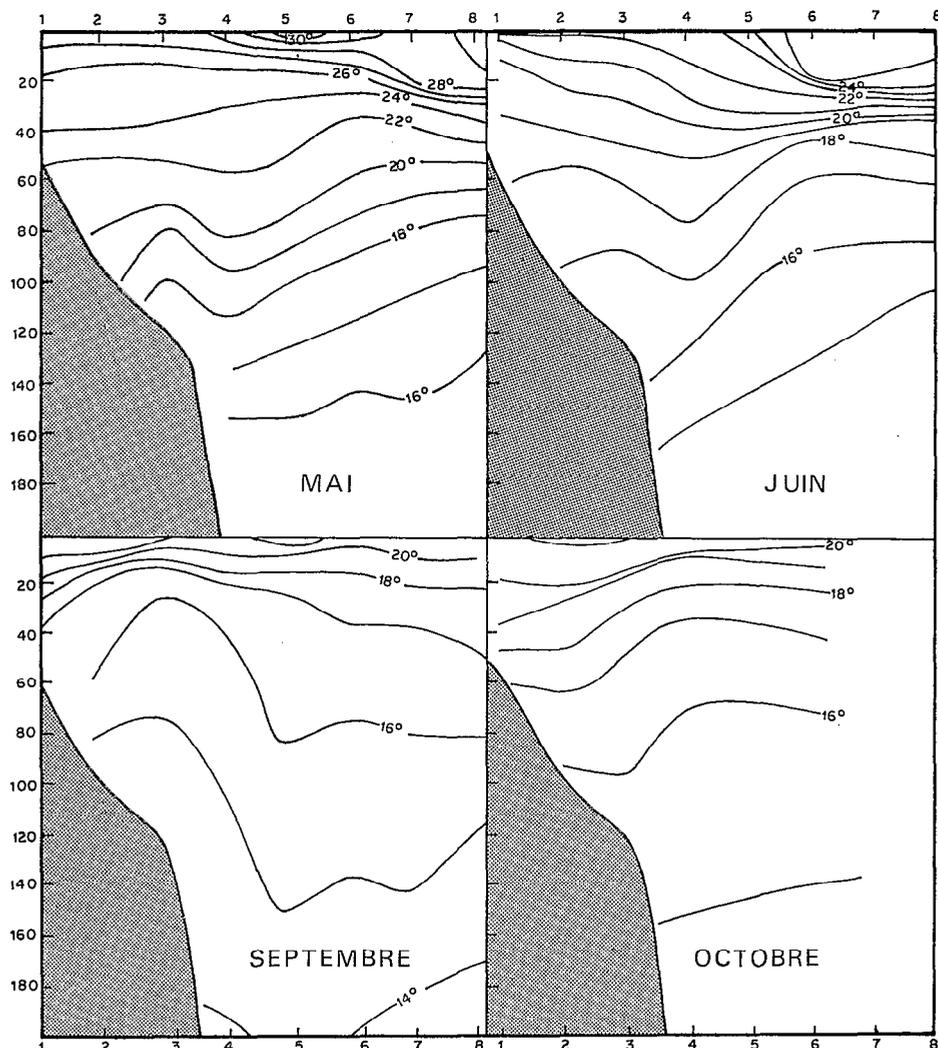


Fig. 3. — Profils thermiques sur la radiale « Productivité ». En ordonnée la bathymétrie.

On peut grossièrement distinguer trois couches ayant parfois des déplacements propres : 0 à 10 m, 10-40 ou 50 m; 50 à 100 m ou plus.

De juin à octobre dans les couches moyennes et inférieures, les courants vers la côte prédominent induisant des transports Sud et Est très nets. Le phénomène est radialement uniforme en juin et octobre (transport Sud dominant). Mais en juillet, les transports dominants sont Nord sur le plateau, Est au proche large; en septembre le régime de courant est complexe : entre plateau et proche large les systèmes divergent : Sud et Est dominant à la côte, Nord et Ouest au proche large dans la couche moyenne; Est à la côte, Sud et Ouest au proche large dans la couche inférieure.

L'entraînement de la couche supérieure change en septembre : d'Ouest-Nord Ouest, il passe alors au Sud sur le plateau, au Nord au proche large. En octobre, il a lieu uniformément vers le Sud-Est.

Il est évident que le régime des courants doit induire l'évolution du régime hydrologique en septembre. Mais sa complexité et la localisation spatiale et temporelle des observations ne permettent pas d'affirmer que les dessalures observées sont dues à une extension des eaux du Congo. Il est possible que le système divergent entre plateau et proche large contribue alors à rabattre sur la côte des eaux dessalées qui se sont alors précédemment étendues vers le nord et l'ouest au proche large.

D'après la grandeur des composantes zonales sur

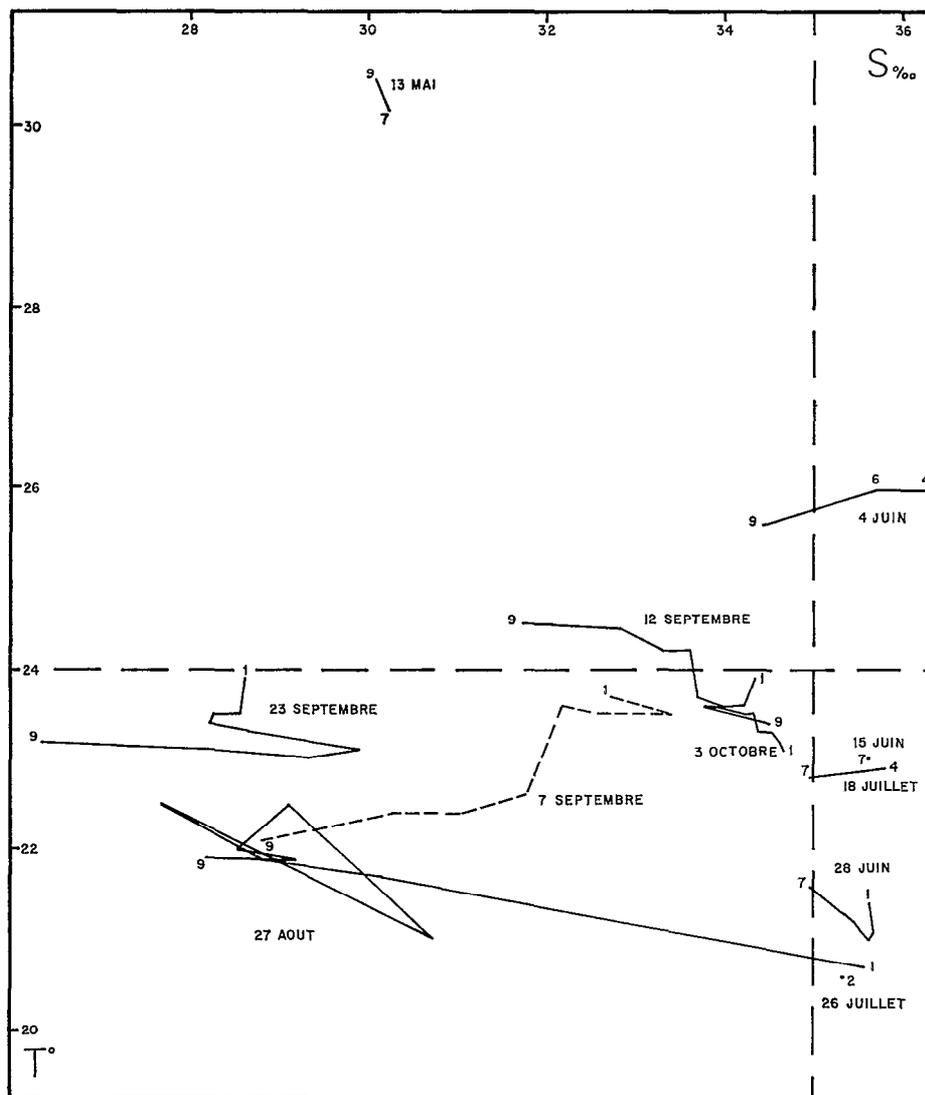


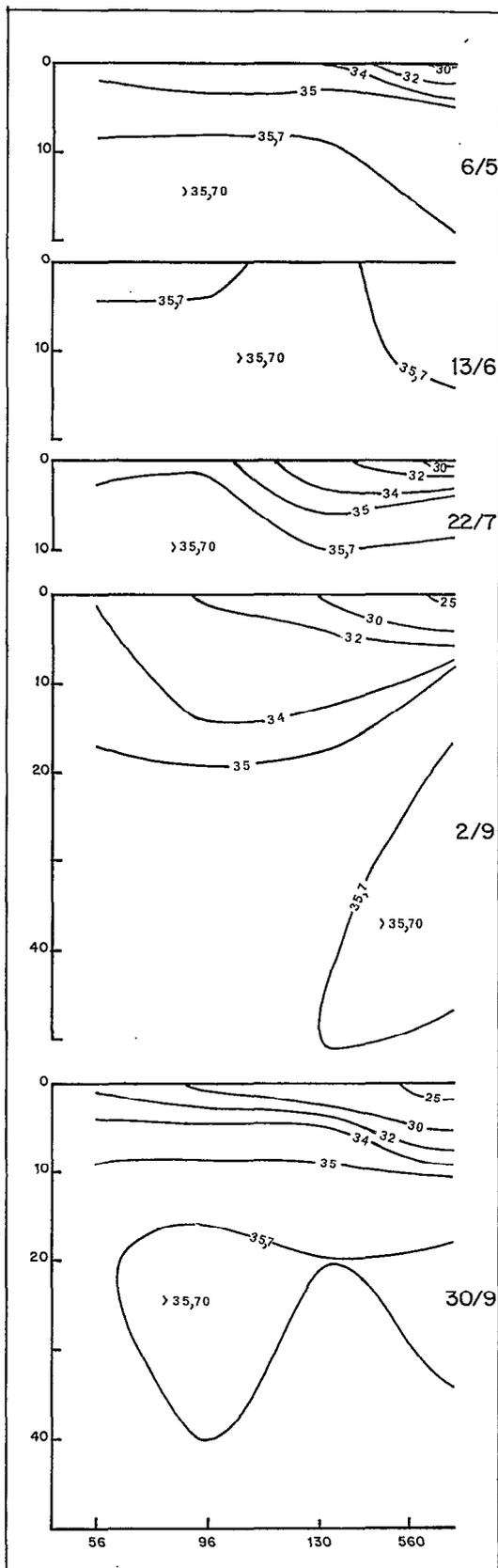
Fig. 4. --- Diagramme TS de surface, le long de la radiale. 1 — 9 : numéros des stations.

fond de 120 m (et en supposant le régime des courants assez constant et homogène), le temps demandé pour le renouvellement des eaux sur le plateau serait de deux jours en juin et octobre, de 8 jours en septembre. Les eaux superficielles quitteraient le plateau en 3 jours en juin-juillet, 4 en septembre et 2 en octobre.

En conclusion, il n'apparaît pas, d'après les profils, de situation d'« upwelling »; les phénomènes relatés par BERRIT et DONGUY (1962) ne se reproduiraient pas tous les ans. Après une phase de refroidissement intense, fin mai, les conditions thermiques ne semblent pratiquement pas évoluer jusqu'en août sur le plateau; celui-ci est alors baigné par des eaux centrales. Le phénomène de refroidissement n'est ni plus brutal, ni plus prononcé au proche large, où

l'on note que les isothermes 15°5 à 16°5 mettent environ quatre mois pour remonter de 100 m.

Deux phénomènes sans doute liés à une modification des courants locaux interviennent en fin de saison froide : un refroidissement important dû à une « remontée » d'eau centrale le long de la pente continentale (phénomène déjà observé par BERRIT et DONGUY (1964) et l'invasion progressive des eaux dessalées, dont l'influence est considérable alors que le Congo est en étiage. Ces mouvements de va-et-vient des eaux dessalées semblent prélude à l'installation de la petite saison chaude dont l'apparition ne serait pas brutale. Les eaux de dérive du Congo joueraient un rôle important en fin de saison froide devant Pointe-Noire.



3. RÉPARTITION BATHYMÉTRIQUE DE *C. CARINATUS*.

L'évolution de la répartition bathymétrique de l'espèce a pu être précisée au proche large et sur le plateau grâce à des traits verticaux par paliers : 800-500, 500-300, 300-100, 100-50 et 50-0 m.

3.1. Le stade copépodite V.

Des six stades observés, c'est le seul à présenter une variation saisonnière dans sa répartition verticale.

Sur des fonds de 800 à 1 300 m, le stade présente un mouvement ascendant puis descendant au cours de la saison froide (fig. 6). Alors qu'en janvier (observation 1975) près de 100 % de l'effectif se trouve localisé entre 800 et 500 m, dès le mois de mai a lieu un début de mouvement ascensionnel (85 % de la population se trouve entre 500 et 300 m). La montée vers la surface se poursuit en juin. En juillet, 53 % de la population se trouve dans les cinquante premiers mètres; alors que la proportion de population restée au fond est minimale (1,5 %), elle recommence à augmenter entre 500 et 300 mètres. D'août à octobre, le stade migre progressivement vers le fond : début octobre plus de 80 % des CV sont réunis dans la couche 800-500 m.

Quelques observations effectuées au delà de 800 m ne permettent pas de penser que le stade s'étend plus profondément.

Sur le plateau, l'évolution de la répartition verticale étudiée en trois stations montre le même aspect : l'avance vers la côte est précédée d'une remontée du stade. Le changement de la répartition verticale survient dès juillet sur la pente continentale (fig. 7, B) époque où, au large, le stade commence à redescendre. L'enfoncement a lieu plus tardivement sur le plateau (octobre) (fig. 7, A).

3.2. Les adultes (fig. 8).

Au proche large, les adultes présentent en début de saison le même mouvement ascendant que le stade CV (mai et juin), mais de moindre amplitude du fait qu'ils apparaissent alors que l'espèce a déjà quitté l'eau profonde. De juillet à octobre, plus de 80 % des deux sexes restent dans la couche superficielle; les mâles montrent une dispersion plus accentuée, d'où une sex-ratio supérieure à 50 % au-dessous de 50 m.

←

Fig. 5. — Profils halins (S ‰) sur la radiale « Productivité ». En abscisse la sonde aux stations — en ordonnée la bathymétrie.

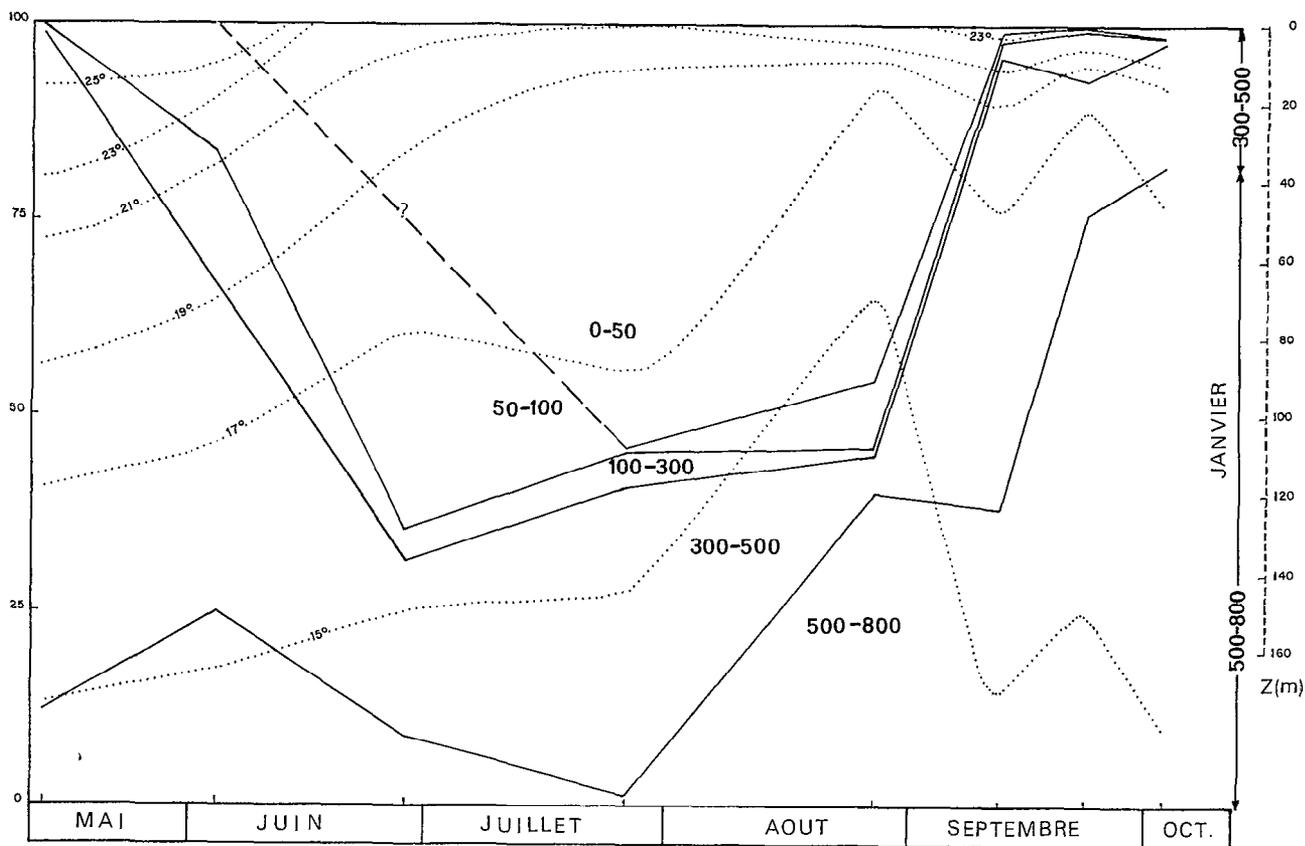


Fig. 6. — Évolution de la répartition bathymétrique du stade CV au proche large (fonds de 800 à 1 300 m). En ordonnée, à gauche : pourcentages cumulés ; à droite la bathymétrie relative aux isothermes. Fin juin, les couches 100-50 m et 50-0 m n'ont pas été distinguées.

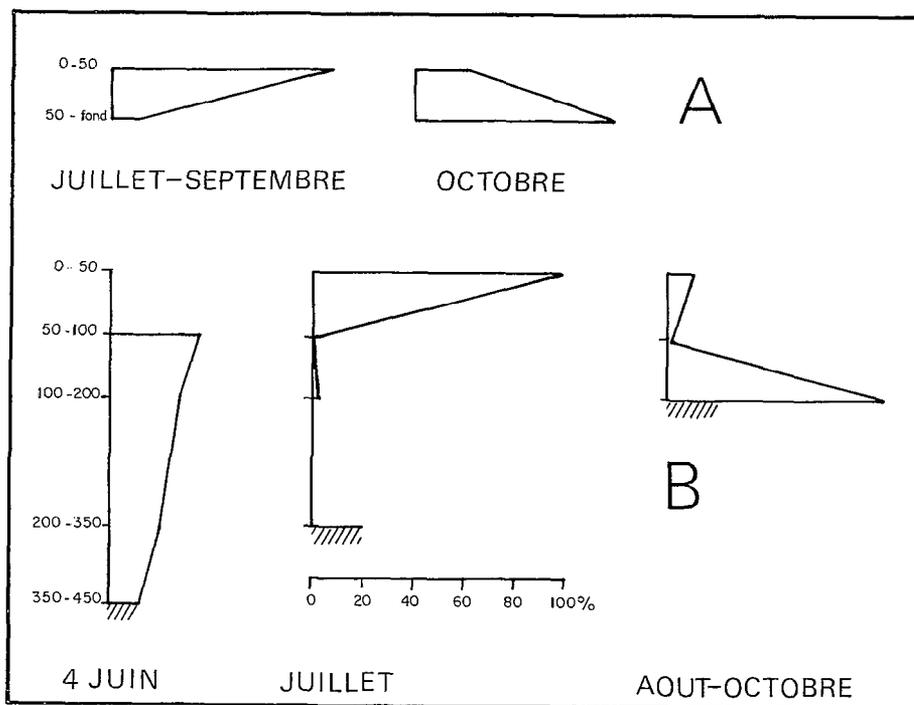


Fig. 7. — Répartition verticale (pourcents par niveau) du stade CV sur le plateau continental. A. — Stations 4 et 7. B. — Au niveau de la station 9 (fonds de 200 à 450 m).

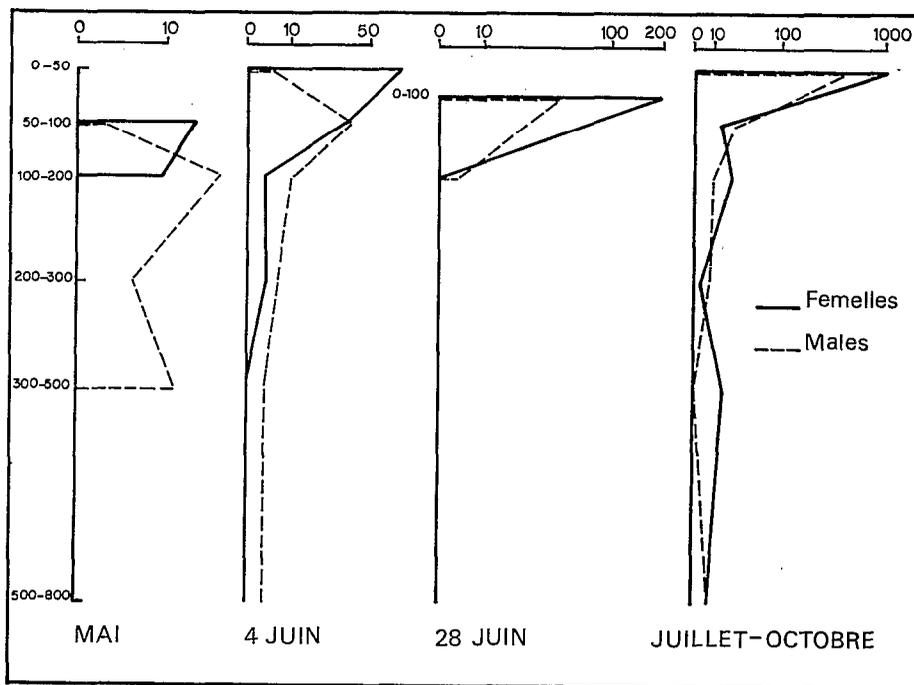


Fig. 8. — Répartition verticale des adultes au proche large (fonds de 800 à 1 300 m). Effectifs en échelle $(\text{Log}(N+1))^2$.

Sur la pente, la concentration superficielle survient plus tard dans la saison mais reste très prononcée, comme sur le plateau continental.

3.3. Les stades copépodites I à IV.

A l'échelle d'observation choisie, il n'apparaît pas de variation bathymétrique dans la répartition verticale de ces stades. On peut tout au plus noter la dispersion verticale (jusqu'au-delà de 100 m) des stades les plus âgés (CIII et CIV) en fin de saison froide. En général la totalité de la population est située dans les cinquante mètres superficiels.

3.4. Conclusion.

L'évolution de la répartition bathymétrique de l'espèce apparaît étroitement liée à son cycle biologique. Le stade CV, seul apparemment présent en saison chaude, localisé en eau profonde, doit constituer le stade de survie. Sa remontée en début d'hiver austral, assure le développement de l'espèce dans la frange du plateau continental. Sa descente précoce et de plus en plus côtière permet sans doute la constitution du stock de réserve à partir duquel la population se reformera l'année suivante.

Stades précoces et adultes (si l'on excepte le début de saison froide, où ces derniers, issus des stades CV estivants, apparaissent en profondeur) sont toujours

localisés dans la couche superficielle et semblent peu aptes à en échapper en fin de saison fraîche (si l'on exclue les rares stades CIII et CIV plus dispersés en octobre). Au mois de juillet seulement, la majorité de l'espèce (dont 60 % de CV) se trouve concentrée dans les eaux de surface; les stades CV tendent à en échapper dès août, mais on ignore s'ils continuent à participer au cycle biologique en cours.

4. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE CÔTE-LARGE.

Les variations quantitatives côte-large des trois ensembles : Adultes, Stades CV et Stades CI-CIV sont représentées sur la figure 9 où l'échelle de distance entre station a été respectée à l'exception des stations A et B (effectuées au cours des radiales « Productivité », situées à environ 120 et 160 milles du bord du plateau.

Étant donné la localisation superficielle des stades, CV exceptés, on a représenté l'abondance dans un trait fond-surface. Hors du plateau où l'on n'a souvent échantillonné que les 200 m superficiels, l'abondance du stade CV est généralement sous-estimée.

La succession des radiales permet de mettre en

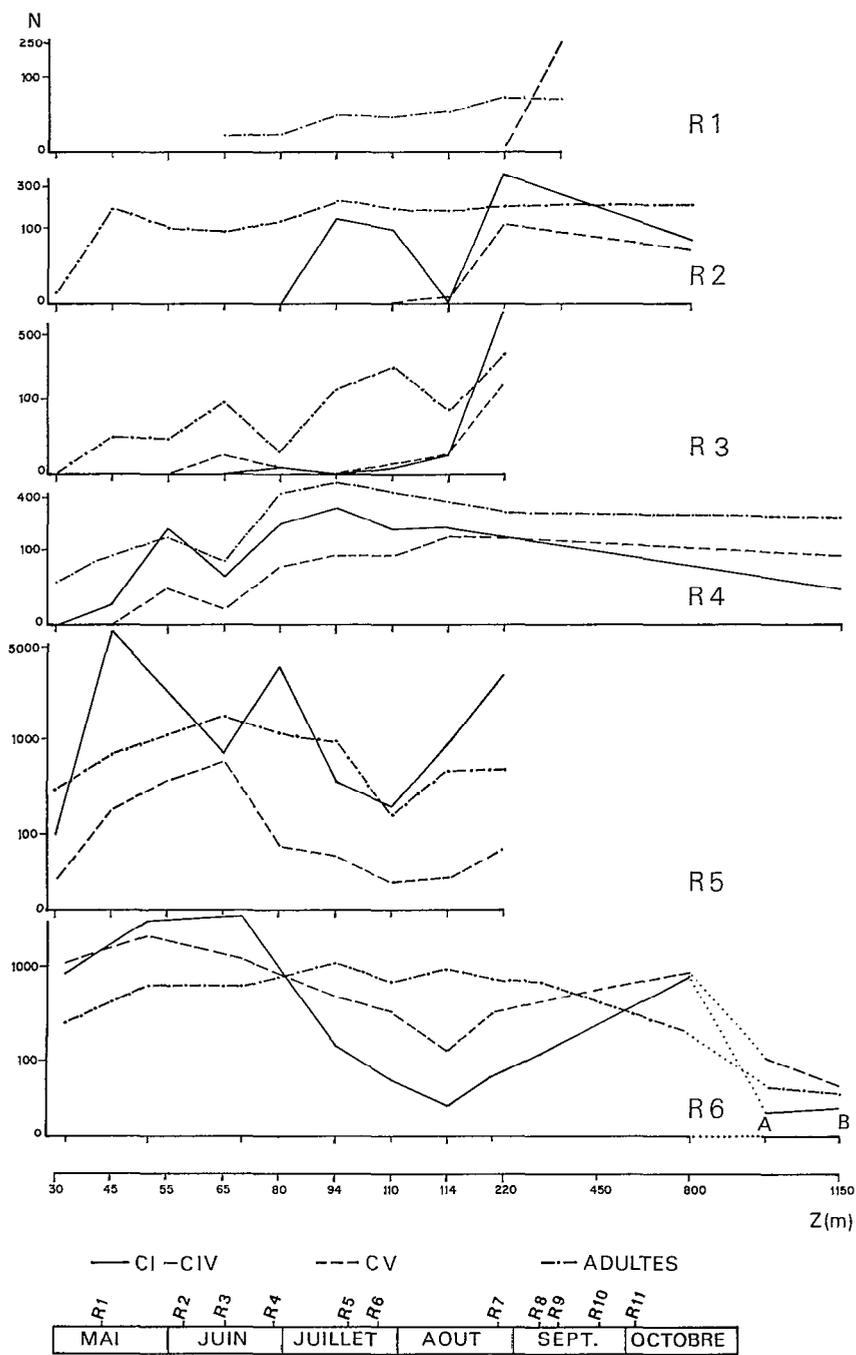


Fig. 9 a. — Variations d'abondance des stades par station, de la côte au proche large dans les 200 m superficiels. Effectifs en échelle $(\text{Log}(N+1))^2$. En abscisse, la sonde aux stations.

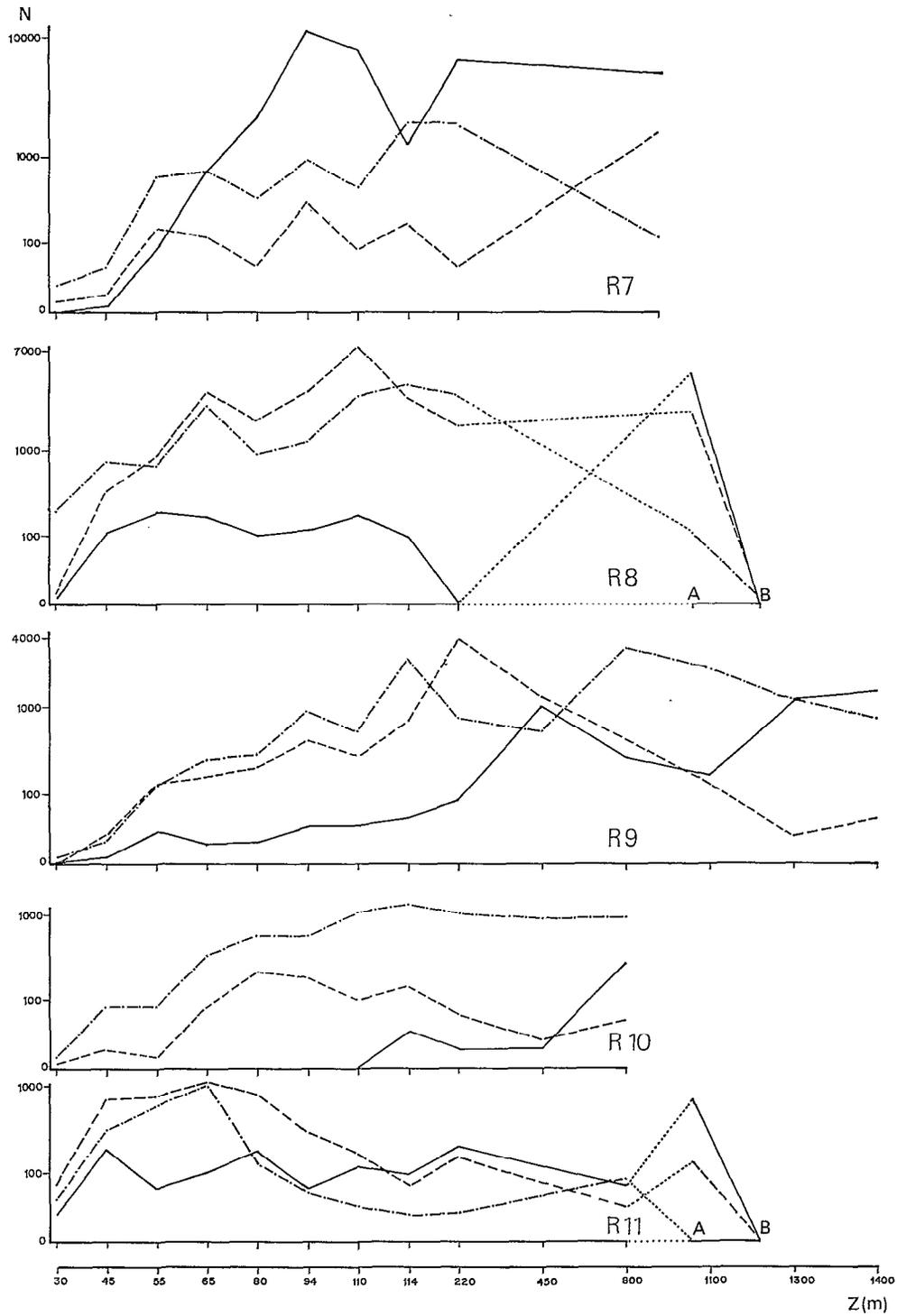


Fig. 9 b. — Variations d'abondance des stades par station, de la côte au proche large dans les 200 m superficiels. Effectifs en échelle $(\text{Log}(N+1))^2$. En abscisse, la sonde aux stations.

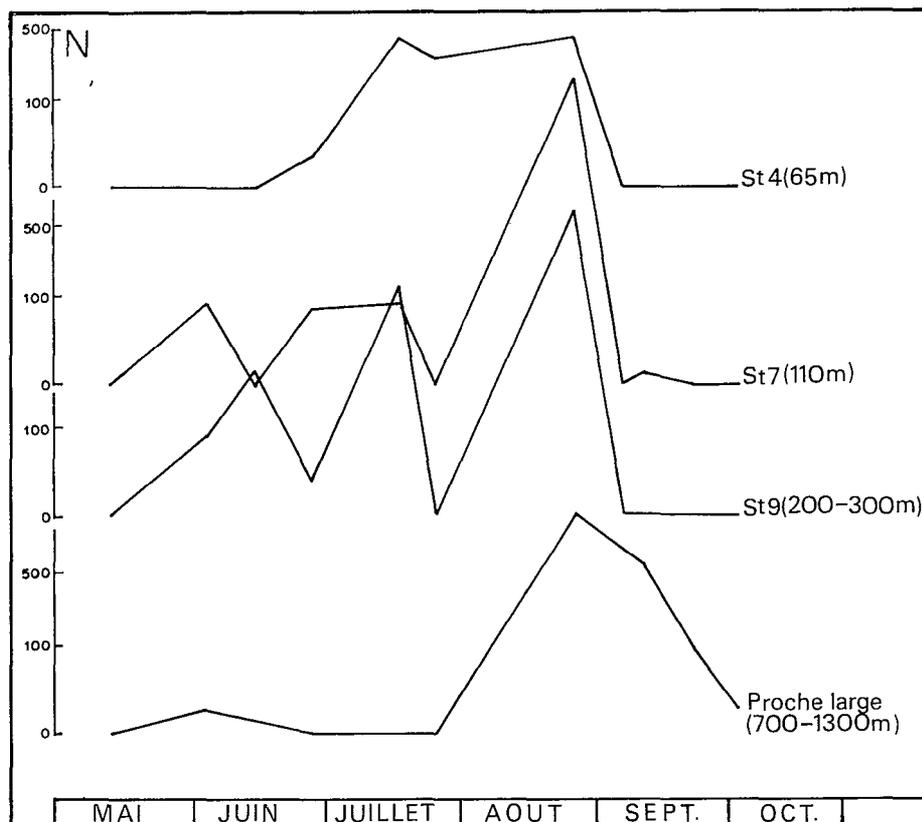


Fig. 10. — Variation d'abondance du stade CI de la côte au proche large. Effectifs en échelle $(\log(N+1))^2$.

évidence la chronologie des phénomènes qui président au cycle saisonnier de l'espèce. On observe le début de la pénétration côtière des stades CV et adultes (R_1), le début de la reproduction sur le plateau (R_2) avec d'abord un maximum au niveau du talus, l'avancée des peuplements et leur développement jusqu'en fin juillet (R_6). En fin août, s'amorce le recul (R_7) bien marqué en septembre (R_9 et R_{10}). L'interruption des radiales en octobre ne permet malheureusement pas de suivre le recul définitif de l'espèce.

Quantitativement, à l'exception de la radiale R_5 , les variations d'abondance d'une station à sa voisine sont très progressives : le choix de l'échantillonnage (3 milles sur le plateau), compte tenu de la distribution spatiale de l'espèce, permet de suivre finement l'évolution de l'abondance dans la transformation choisie $(\log N)^2$.

En début de saison, la reproduction commence aux accores du plateau, alors que le stade CV ne pénètre pas encore dans la frange côtière (R_2) : ce sont les adultes éclos de CV qui effectuent la colonisation rapide de celle-ci. Jusqu'en juillet, les eaux

s'enrichissent progressivement dans les trois groupes ; le maximum de chacun d'eux se rapproche de la côte en ayant sensiblement la même localisation géographique. A l'issue de cette phase (R_6), le gradient d'abondance croissante côte-large fait place à une répartition relativement homogène chez les stades âgés.

Dès fin août (R_7) les gradients d'abondance vont s'inverser ; le phénomène est plus net pour les stades jeunes dont le maximum se déplace au-delà des fonds de 90 m. A la mi-septembre, les stations côtières sont appauvries, les maxima ont quitté le plateau. Après la disparition momentanée fin septembre, il semble que l'espèce se réimplante, grâce au maintien d'adultes et de stades CV : on retrouve en octobre un gradient de répartition analogue à celui de mi-juillet, mais la production en jeunes stades a considérablement baissé.

Deux stades méritent d'être étudiés plus précisément : le stade CI, premier stade dénombré dans le cycle de développement, le stade CV « dépositaire » de l'espèce en saison chaude. Le stade CI (fig. 10) apparaît d'abord au-dessus des fonds de 200 m ; s'il

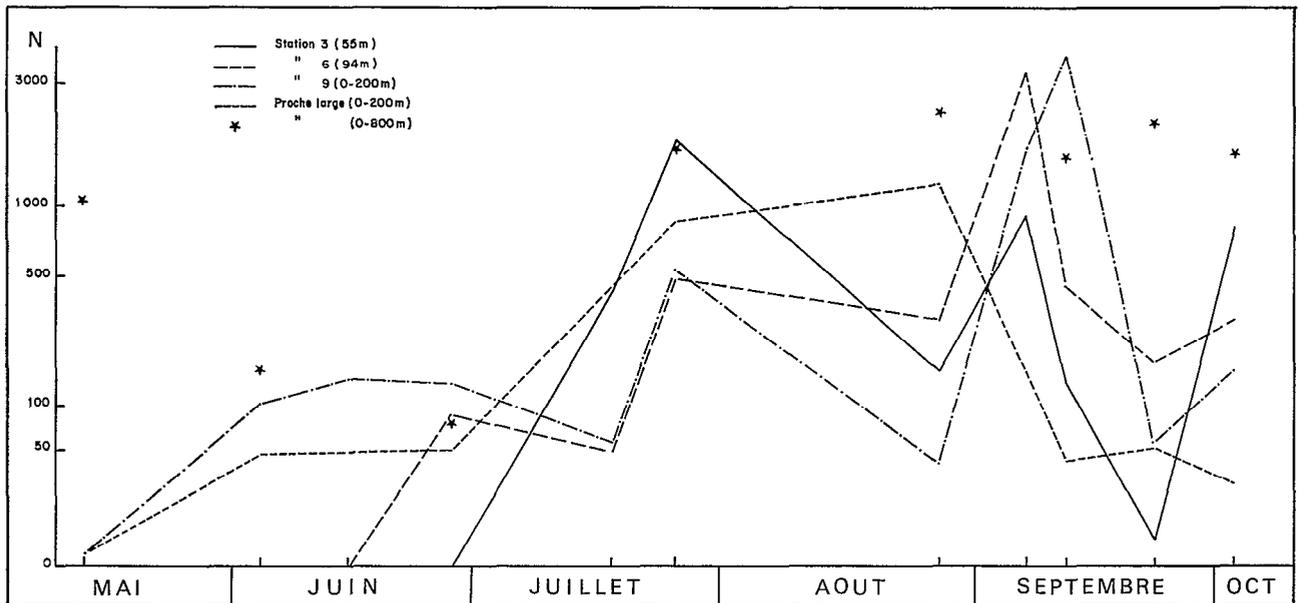


Fig. 11. — Variation d'abondance du stade CV de la côte au proche large. Effectifs en échelle $(\log(N+1))^2$.

gagne, ensuite, tout le plateau, il reste plus abondant sur les fonds de 100 à 300 m, une reproduction importante ne paraît survenir au proche large qu'au moment du recul du peuplement vers les accores; simultanément elle s'interrompt sur le plateau.

Dès son apparition superficielle, la population de stade CV (fig. 11) augmente au proche large: c'est d'abord la conséquence de la migration ascendante des stades estivants profonds; puis fin juillet, l'approvisionnement est sans doute fournie par la dérive du peuplement côtier, sous l'influence des courants superficiels Ouest et Nord-Ouest. C'est l'époque où commence le retour en profondeur. En fin de saison, ce stade accuse le même recul de son maximum d'abondance que le reste de l'espèce.

En septembre, les maxima sont situés sur la pente continentale. La différence d'abondance apparente entre accores du plateau et proche large, en surface, résulte de la migration en profondeur, limitée par le fond sur le plateau, mais pouvant atteindre 800 m au-delà de l'accore. Ainsi le recul de la population en amenant ce stade au proche large facilite sa descente et la constitution du stock estivant.

Conclusion.

Il semble que le mouvement de va-et-vient en fin de saison soit lié à celui des masses d'eau; ce dernier est décelable d'après le déplacement des diagrammes

T-S de surface (fig. 4) d'une radiale à l'autre. Les eaux qui pénètrent sur le plateau sont pauvres en *Calanoïdes*. Il n'est pas possible d'attribuer à la température plutôt qu'à la salinité les variations d'abondance: du 27/8 au 12/9, le réchauffement superficiel est sûrement une condition défavorable à l'espèce, mais les salinités tendent à augmenter. Les coupes halines (fig. 5) sont en nombre insuffisant pour pouvoir suivre précisément l'évolution du milieu; la légère ressalure du 30/9 qui favoriserait la réimplantation de l'espèce début octobre n'exclut pas l'existence d'une dessalure antérieure qui aurait entraîné le recul des peuplements. Il est vraisemblable d'admettre que les mouvements de population sont d'abord tributaires de ceux des masses d'eau superficielles, les conditions hydrologiques ne jouant que sur l'abondance totale de l'espèce. Le changement courantologique observé en septembre serait le premier responsable du retrait de l'espèce, mais la baisse d'abondance simultanée montre que le milieu devient moins favorable. Ainsi durant la saison, après une longue période de pénétration *C. carinatus* ne rencontre un milieu « optimal » dans la frange côtière que de juillet à début septembre. S'il exige la proximité continentale pour son développement, il lui est d'autre part nécessaire de trouver les grandes profondeurs pour pouvoir estiver.

L'aire d'extension vers le large de l'espèce n'est pas précisée. D'après les observations aux points A et B elle est encore présente à plus de 200 milles au large

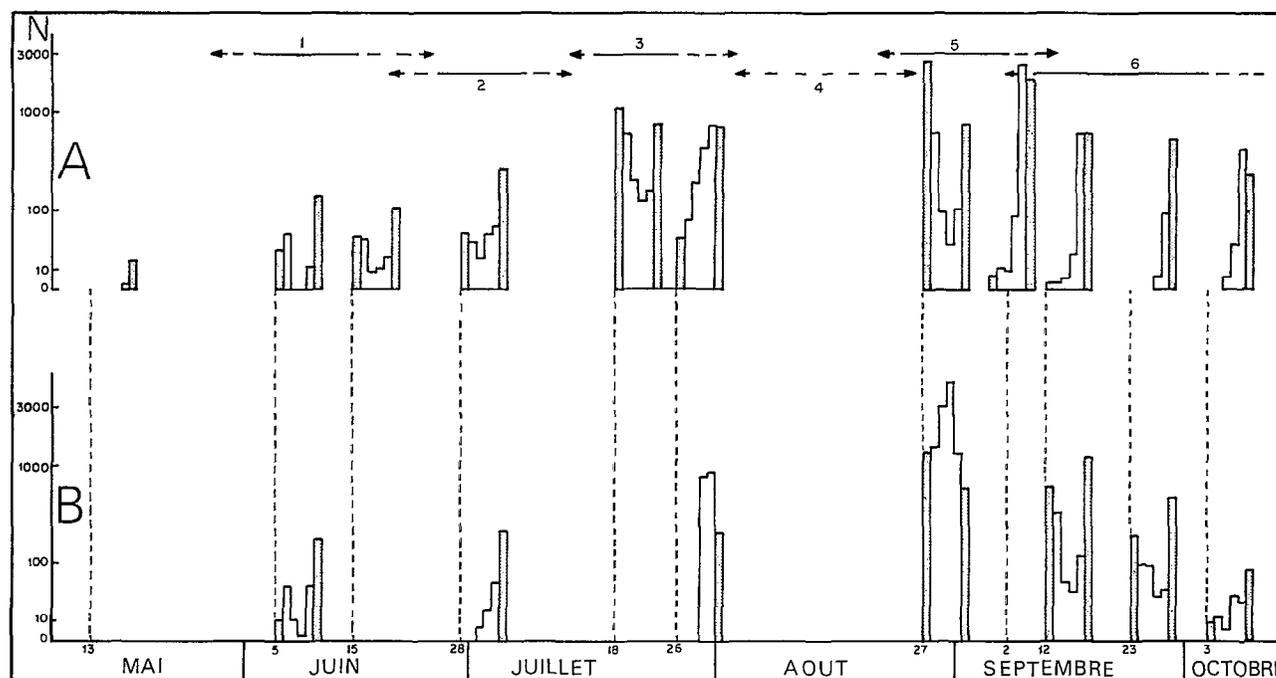


Fig. 12. — Variation d'abondance des stades (moyenne des traits). A. — Sur le plateau continental (traits fond-surface). B. — Au proche large (500 < fond < 1 400 m) (traits 250 ou 200-0 m). De gauche à droite : St. CI, CII, CIII, CIV, CV, adultes. 1, 2 ... Position des générations successives.

mais les stades CI y sont très rares. En ces deux points on a constaté que les variations d'abondance apparaissent nettement liées aux conditions hydrologiques : en juillet, température et salinité ne varient pas entre les deux stations, l'abondance non plus ; en septembre et en octobre, les différences sont importantes, et dans les deux cas la station A, la plus riche, se trouve correspondre à des eaux superficielles nettement plus froides (de 10⁴ à 10 m en octobre) ou dessalées (de 1,3 ‰ à 10 m en septembre) que la station B.

5. LES GÉNÉRATIONS.

Malgré l'irrégularité et l'insuffisance de l'échantillonnage, on a tenté de suivre la succession des générations. Les observations du plateau et du proche large ont été dissociées : d'une part ces deux biotopes n'évoluent pas exactement en phase, surtout en fin

de saison ; d'autre part, les observations ont été moins régulières au proche large.

On a représenté (fig. 12, A), l'évolution de la situation moyenne sur l'ensemble de la radiale (moyenne des traits fond surface sur l'ensemble des 9 stations). Le procédé est justifié par le fait que le plateau paraît constituer une unité écologique pour l'espèce : on observe en général une bonne simultanéité de l'évolution de la répartition en stades sur l'ensemble de la radiale, tout au plus contrariée par un léger vieillissement du peuplement de la côte aux accores ou en sens inverse (dérives dues au courant). On peut mettre ainsi en évidence la succession des générations.

Au proche large (fig. 12, B) on a adopté une moyenne par trait 0-250 ou 0-200 m (1) lorsque plusieurs pêches sont disponibles (27/8 ; 12/9 ; 23/9).

Deux intervalles permettent d'estimer la durée de vie du stade copépodite, à partir du déplacement des modes : du 18 au 26/7 et du 27/8 au 7/9 ; on y passe

(1) Du fait de la localisation superficielle des stades, la différence a peu d'importance ; pour la même raison, la prise en considération des 200 m superficiels ne gêne en rien la comparaison plateau-proche large, on admet que les stades CV qui descendent en profondeur ne participent plus à la succession des générations.

respectivement du stade CI au CIV-CV en 8 jours et du stade CI-CII à CV-adulte en 11 jours. Ces intervalles de temps concordent assez bien avec ceux observés par BINET et SUISSE DE SAINTE CLAIRE en Côte d'Ivoire.

A partir de ces ordres de grandeur, on peut tenter de suivre grossièrement le développement de l'espèce au cours de la saison et d'établir le nombre des générations intéressant le plateau et le proche large. Nous obtenons le schéma suivant.

A la mi-mai, la population de *C. carinatus* est représentée par les stades CV estivants et les adultes qui en sont issus. Début juin, commence la première génération de l'année; le proche large, par l'abondance des stades CII et la présence des stades CIII et CIV, est légèrement en avance sur le plateau. Durant le mois, l'évolution quantitative des stades successifs ne permet pas de mettre en évidence la succession de deux générations : il y a un vieillissement de la population mais deux phénomènes se superposent : d'une part, la remontée progressive des stades CV estivants, leur mue en adulte et la première ponte, sans doute étalée dans le temps; d'autre part, vraisemblablement, la première ponte des femelles issues de la première génération. Si l'intervalle de temps séparant la dernière observation de juin de celle de mi-juillet est trop bref pour contenir une génération, la période fin mai-mi juillet autorise bien l'existence de deux générations. Durant cette période, le proche large paraît en avance sur le plateau : cela résulte d'abord de l'apparition précoce des jeunes sur la pente continentale, puis d'une dérive vers le large des stades, à mesure qu'ils se développent (phénomène retrouvé en juillet), alors que l'aire de production s'est rapprochée de la côte.

La troisième génération de stades copépodites a lieu de la mi-juillet à début août; le proche large est encore en avance sur le plateau.

Jusqu'à fin août, il y a place pour une quatrième génération. Fin août, on retrouve sur le plateau un peuplement en jeunes stades copépodites, dont l'apparition a dû précéder de quelques jours l'observation (Stades CIII et CIV déjà présents). C'est la cinquième génération. Le passage aux stades CV et adulte est repéré le 7/9.

Jusqu'à la fin des observations, le peuplement à la côte vieillit, avec baisse d'effectif, mais un nouveau recrutement en stades CIV et CV en octobre prouve qu'il y a eu une nouvelle reproduction : celle-ci a eu lieu uniquement au proche large. Sur la pente continentale, la population de fin août est nettement plus avancée en âge que celle du plateau (maximum d'abondance pour CIII et CIV); à la mi-septembre elle a « rajeuni » : c'est une nouvelle génération (la sixième). Deux faits le confirment : le 7/9 le peuplement appartenant à la génération précédente est

nettement plus avancé au proche large que sur le plateau, et peut donc donner naissance à une nouvelle génération; l'augmentation des stades âgés (Stades CIII au proche large le 23/9; stades CIV et CV sur le plateau le 3/10) ne peut être due qu'à une reprise de la reproduction.

Plusieurs faits amènent à considérer que cette sixième génération est la dernière en importance. La production du premier stade copépodite est très étalée dans le temps et très localisée dans l'espace : elle a lieu au-delà des fonds de 400 m, elle est maximale au-dessus des fonds de 1200-1400 m. L'évolution de cette génération est lente. L'effectif global de la population décroît considérablement simultanément à sa disparition du plateau. Enfin et surtout, il semble que le réchauffement ait accentué la descente en profondeur des stades CV : le 23/9, 79 à 87 % du stade ont quitté les eaux superficielles sur le plateau et le 3/10 le proche large ne compte plus que 2 % de l'effectif en surface. Faute d'un renouvellement en géniteurs et les jeunes stades étant exclus du plateau, la population de *C. carinatus* est vouée à une survie précaire; l'intensification du réchauffement en octobre empêche tout nouveau développement. Une radiale effectuée en janvier montre l'existence de quelques adultes sur le plateau (58 femelles et 1 mâle sur toute la radiale), mais ils ne se reproduisent pas.

C. carinatus semble donc présenter six générations par saison. Mais leur dénombrement nous a imposé certaines hypothèses qui mériteraient confirmation en particulier, durée de développement constante durant la saison (or elle semble s'allonger en fin de saison froide), identique sur le plateau et au proche large. Il est possible que l'allongement de la durée du développement survienne aussi en première génération.

6. VARIATIONS DE TAILLE.

La mensuration de plus de 17 000 individus à tous les stades a permis de mettre en évidence la variation des longueurs céphalothoraciques suivant trois facteurs : l'évolution apparaît saisonnière à l'échelle du plateau continental; la dérive des générations successives introduit des variations spatiales, bien repérables chez les femelles, de la côte au proche large; enfin chez le stade CV, la migration saisonnière s'accompagne d'une variation bathymétrique de leur taille.

6.1. Variation saisonnière.

Pour la représenter, on a considéré pour chaque stade la taille moyenne obtenue à partir des mesures réalisées aux neuf stations de la radiale. On constate

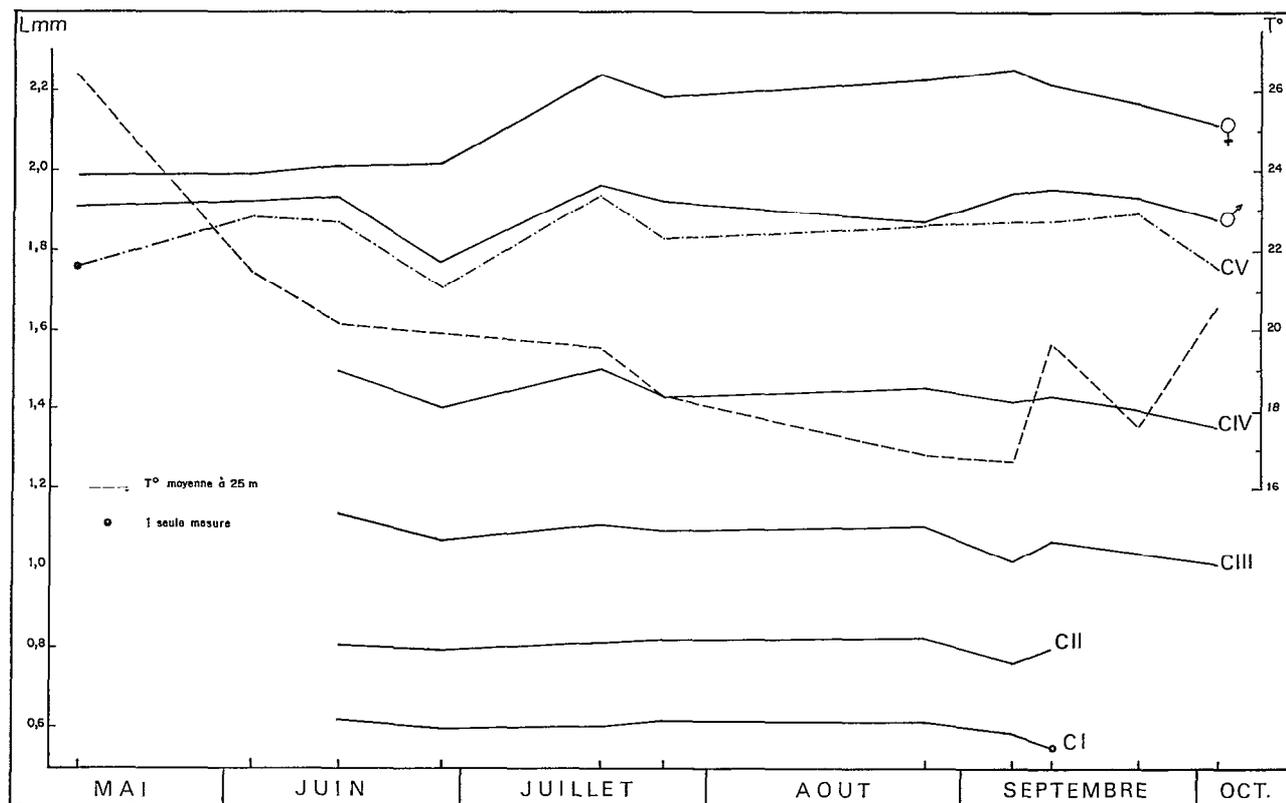


Fig. 13. — Évolution de la taille moyenne des stades sur le plateau continental. En ordonnée, la longueur du céphalothorax. En tirets, la température moyenne à 25 m d'après les stations 4, 7, 9.

(fig. 13) que les variations intéressent tous les stades (1), sans être simultanées : il est vraisemblable que les accroissements observés chez les adultes résultent en partie de ceux des premiers stades; mais l'échantillonnage insuffisamment fréquent et la méconnaissance de la longévité des divers stades ne permettent pas de suivre l'incidence de l'accroissement de taille dans les stades successifs.

D'après l'amplitude de variation relative de taille, les divers stades se répartissent en quatre groupes :

CI et CII	: 7,6 %
CIII et CIV	: 11,2 %
CV et Femelles	: 13,3 %
Mâles	: 9,9 %

6.1.1. LES STADES COPÉPODITES.

Les variations biométriques des trois premiers

stades sont sensiblement synchrones : leur durée de vie est suffisamment brève pour qu'à l'échelle d'observation, toute variation dans la taille des nouveaux recrutés ait une influence sur la moyenne de la population.

Tous les stades copépodites ont la même variation durant la phase d'essor du peuplement (fig. 13). La chute de taille fin juin n'est pas expliquée : s'agit-il d'un appauvrissement trophique de milieu consécutif à l'essor des nouveaux peuplements zooplanctoniques apparaissant avec la saison froide ?

En août et septembre, la taille des stades CI à CIII, et CV varie différemment, les variations du stade CIV étant intermédiaires entre ces deux groupes. D'après les polygones d'abondance (fig. 12), il existe pendant cette période deux générations (5^e et 6^e); chaque nouveau recrutement coïncide avec un accroissement

(1) Bien que l'on ait mis clairement en évidence un accroissement de taille chez les trois premiers stades copépodites, il est certain que les moyens adoptés (précision de 2/100 mm) n'étaient pas assez précis pour suivre l'évolution du phénomène dans son détail.

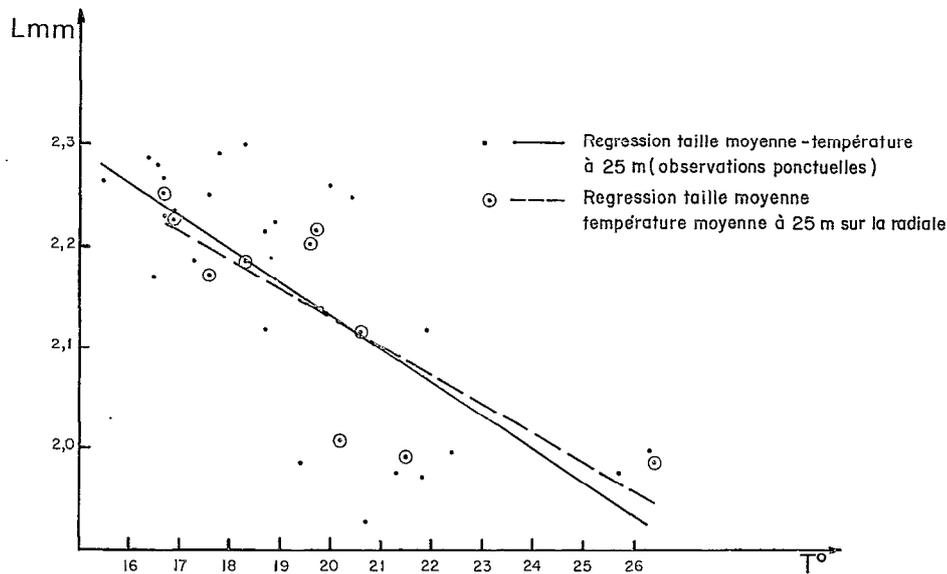


Fig. 14. — Droites de regression. Longueur céphalothoracique ♀. Température à 25 m.

de la taille moyenne chez les stades CI à CIII; le stade CV n'accuse pas ce gain, mais la courbe chez les adultes l'enregistre avec un délai (temps de développement). Le deuxième recrutement ne semble pas influencer sur la taille du stade CV mais on sait qu'à cette époque, le peuplement subit un recul dans son extension et que l'on assiste alors à un enfoncement massif de ce stade.

L'interprétation de ces variations de tailles liées au recrutement pourrait être la suivante : les premiers individus qui muent, plus vigoureux, sont de taille supérieure. C'est essentiellement cette variation de la taille au sein d'une même génération qui empêche de suivre avec netteté l'accroissement saisonnier de la taille moyenne chez les jeunes stades copépodites.

6.1.2. LES MÂLES.

Leurs variations de taille suivent étroitement celle du stade CV ce qui suppose un passage rapide de ce stade au mâle et une durée de vie brève de ces derniers; on suit ainsi des variations liées au rythme des générations.

6.1.3. LES FEMELLES.

Les mêmes fluctuations s'observent chez les femelles (18/7-7/9) mais elles n'estompent pas l'accroissement de taille, qui dure jusqu'au réchauffement. Cette constance dans la progression est due à leur longévité. Avec la remontée de la température, apparaît une décroissance qui indique une forte

mortalité parmi les femelles des générations antérieures tandis que le recrutement s'effectue désormais à partir des copépodites dont la taille a, elle aussi, diminué.

La température semble intervenir pour limiter l'extension du peuplement vers la côte; l'observation des variations biométriques prouve qu'elle intervient aussi au niveau du développement des divers stades en réduisant leur taille (CI, CII, CIII, CIV). Chez les femelles, la relation peut être estimée : sur 10 couples de valeurs (10 radiales), on observe une corrélation ($r = -0,80$) significative au seuil de 1 % entre taille moyenne et température moyenne à 25 m sur l'ensemble du plateau, d'où la régression (fig. 14) :

$$L_{mm} = -0,0289 T_{25\ m} + 2,707$$

La corrélation subsiste lorsque l'on considère non plus les moyennes de taille sur l'ensemble de la radiale mais les mesures ponctuelles de taille et de température :

avec 26 couples de mesures, $r = -0,74$ significatif à 0,5 %, donnant lieu à l'équation de régression $L_{mm} = -0,0337 T + 2,79$. Les coefficients de régression de ces deux droites ne sont pas significativement différents.

6.2. Variations spatiales.

Le long des radiales, on a suivi l'évolution de la taille chez les femelles seulement (fig. 15); les mâles

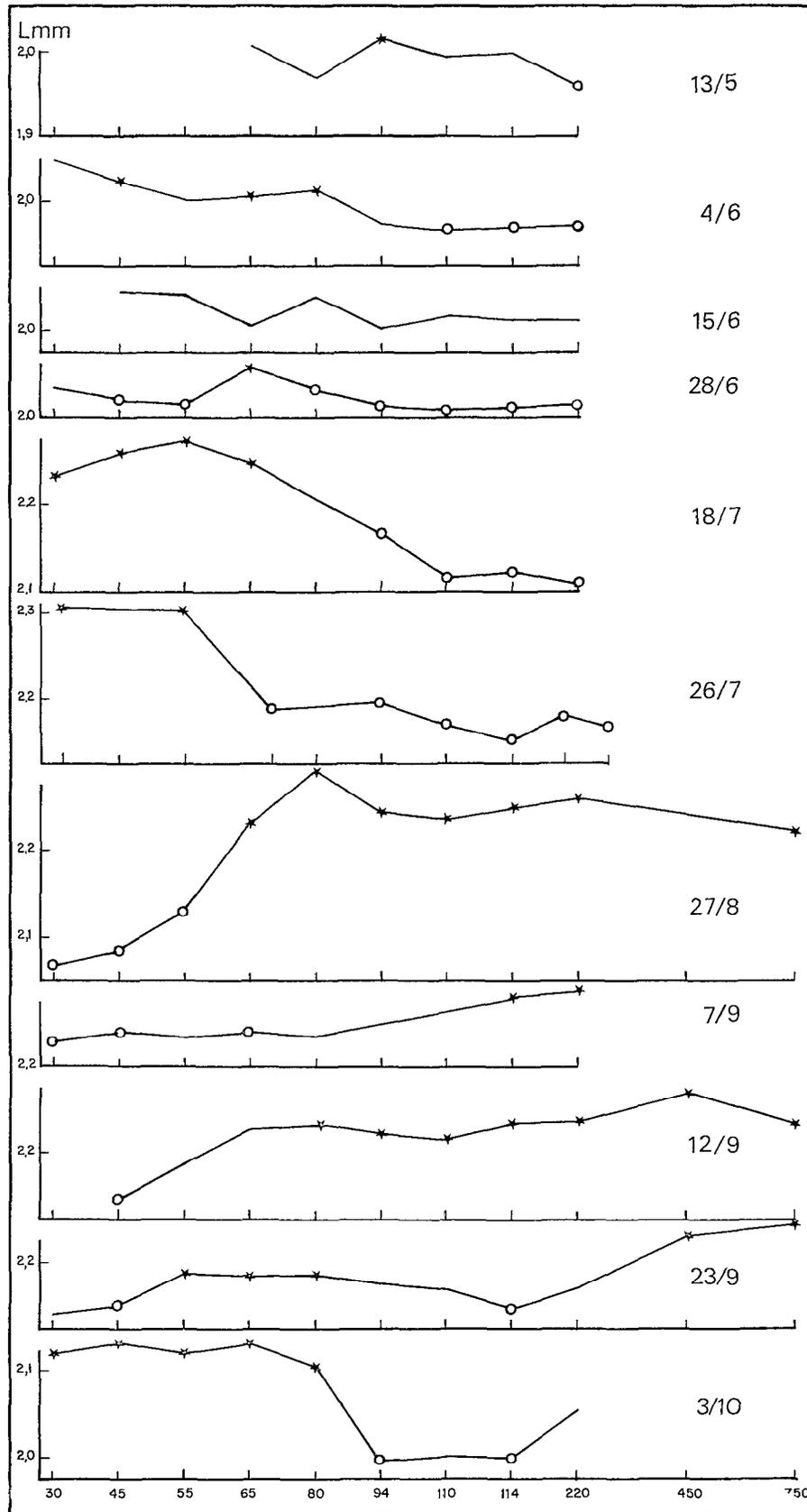


Fig. 15. — Variations de la taille moyenne des ♀ le long de la radiale durant la saison aux stations. En abscisse, la sonde aux stations. En ordonnée, la longueur céphalothoracique. ○—★ : moyennes significativement différentes aux seuils 5 à 0,2 %.

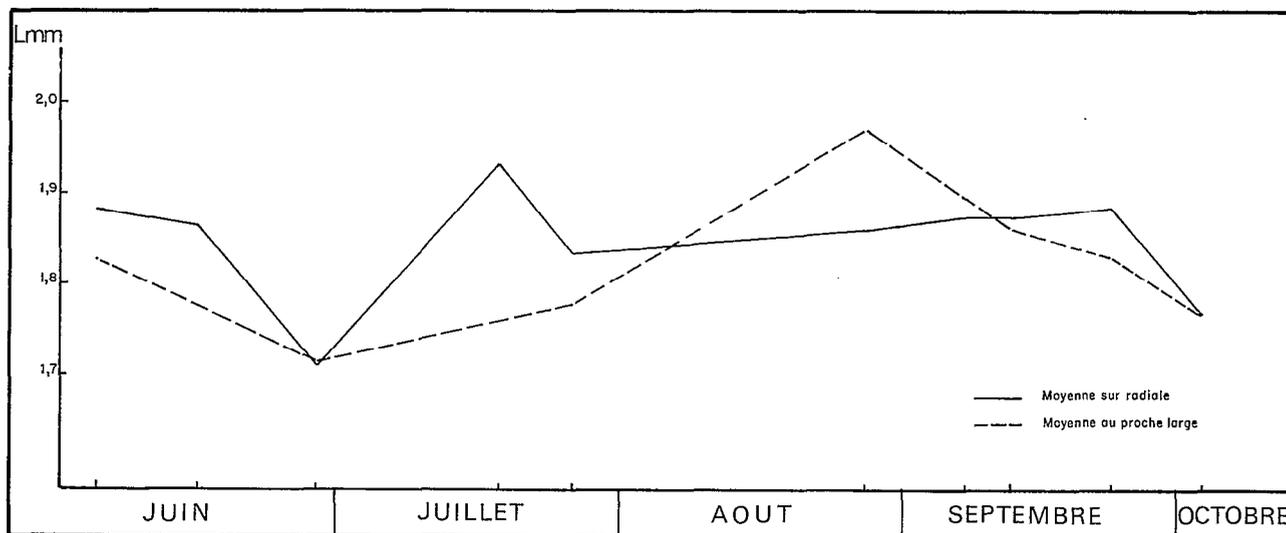


Fig. 16. — Taille moyenne du stade CV sur le plateau continental (moyenne sur 9 stations) et au proche large. En ordonnée, la longueur céphalothoracique.

et les stades CV montrent des variations tout aussi prononcées mais les phénomènes sont beaucoup moins interprétables, aussi a-t-on seulement représenté, chez le stade CV, l'évolution des tailles entre la côte et le proche large (fig. 16).

Dans les deux stades, l'évolution de la répartition spatiale des tailles suit celle de l'abondance : chez les femelles on constate un gradient de taille décroissant de la côte au large, durant la phase de développement maximal de l'espèce; de même, chez le stade CV ce sont les animaux côtiers qui sont les plus gros; les eaux côtières (plus riches ?) favorisent donc la croissance de l'espèce, numériquement et biométriquement.

D'autre part, à cette époque (juillet-août) la localisation des maxima larvaires coïncide étroitement avec celle des femelles de plus grande taille, sans doute plus fécondes.

A partir de la fin du mois d'août débute le recul des peuplements vers le large; les eaux du proche large semblent plus favorables au développement de l'espèce : les femelles y sont alors plus grandes; chez le stade CV le phénomène n'est que passager (1).

Étant donné que les femelles présentent une croissance régulière de leur taille moyenne, on suit donc, d'après la position du maximum de taille, la localisation géographique de la dernière génération produite, du moins jusqu'au réchauffement : on peut

ainsi en général distinguer deux populations de tailles significativement différentes.

6.3. Variations bathymétriques.

En plus du stade CV, les adultes montrent parfois une extension en profondeur (fig. 8). Mais le phénomène est temporaire et ne s'accompagne pas régulièrement d'une zonation des tailles; à quelques époques seulement on a pu constater un enfoncement sub-superficiel des mâles les plus grands.

L'évolution de la répartition bathymétrique des tailles du stade CV est intéressante à suivre car elle est liée au cycle biologique de l'espèce. Elle a été observée en une station, en extrémité de radiale, au-dessus des fonds de 800-1 300 m; aux abords du plateau continental, la zonation bathymétrique qui accompagne la descente du stade confirme les phénomènes observés au proche large.

On peut distinguer trois phases, dans la saison (fig. 17) :

- jusqu'à la fin juin, et à l'exception de la zone 300-100 m, la taille moyenne s'abaisse;
- de juillet à fin août, les animaux s'accroissent à tous les niveaux;
- en septembre-octobre, la moyenne des tailles diminue dans les couches de plus en plus profondes

(1) En effet (fig. 6) on sait qu'à ce moment le stade CV s'enfonce massivement en profondeur, au proche large.

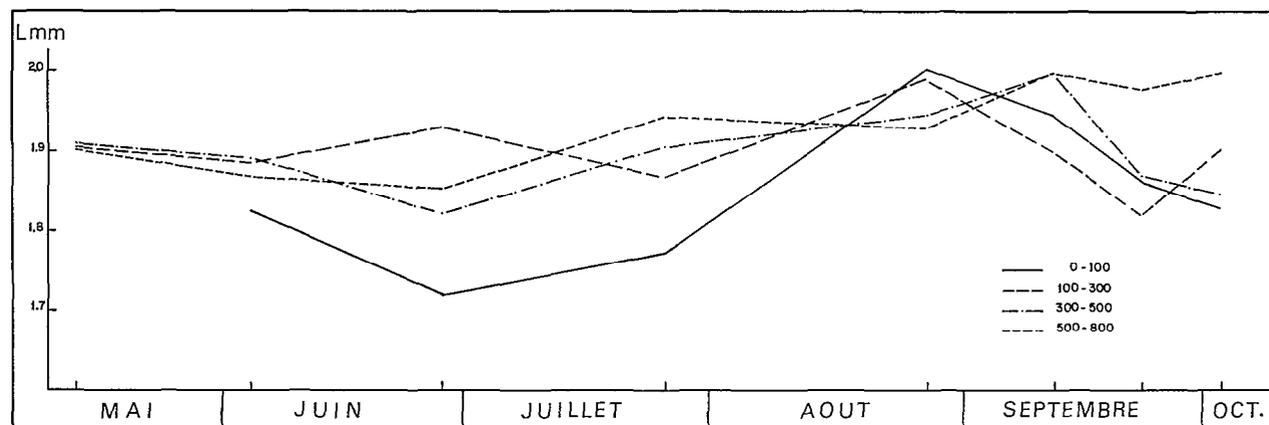


Fig. 17. — Évolution de la taille moyenne du stade CV selon la bathymétrie, au proche large (fonds de 800-1 300 m). En ordonnée la longueur céphalothoracique.

à l'exception de la dernière où elle s'accroît toujours.

L'interprétation que nous donnons de ces phénomènes s'appuie sur deux observations :

— les animaux les plus grands sont sans doute les plus aptes à assurer de façon générale la poursuite du cycle biologique (au moment du changement de stade, ce sont les individus de grande taille qui mueaient les premiers);

— les animaux qui apparaissent en profondeur sont de grande taille et ne peuvent provenir que de la surface, la migration dans un sens comme dans l'autre est sélective.

PREMIÈRE PHASE (jusqu'à fin juin) : le stade CV gagne la surface, le mouvement est progressif, les stades les plus grands (les plus robustes ?) quittent les premiers les profondeurs. En surface, ce sont aussi eux qui muent les premiers en adultes, ce qui expliquerait la baisse de taille simultanée en profondeur et en surface. Par ailleurs, l'apport d'animaux issus des deux premières générations et de taille inférieure, contribue à l'abaissement de la taille moyenne en surface (fig. 13) (1).

DEUXIÈME PHASE (juillet à fin août) : en surface la taille moyenne du stade augmente grâce à l'accroissement des animaux de la troisième génération, en profondeur aussi, grâce à la migration repérée dès le 26/7. Celle-ci survient lorsque les stades CV du plateau ont acquis en moyenne la taille maximale qu'on leur connaît (fig. 13 et 16). Le stock migrant

est composé des plus grands animaux produits et doit donc être principalement formé en début de génération.

TROISIÈME PHASE (septembre-octobre) : en septembre le recrutement de la cinquième génération permet le maintien d'une taille importante à la côte; en octobre le repeuplement n'a plus lieu qu'avec des stades de taille plus réduite; les animaux les plus grands se sont enfoncés. Au proche large la migration est intense et sélective, on observe par l'évolution de la taille la descente progressive des estivants de la 5^e et de la 6^e génération depuis la surface jusqu'à la couche 800-500 m; la remontée des tailles en octobre dans la zone 300-100 m pourrait être la conséquence d'un nouvel enfoncement des stades de la 6^e génération.

A l'issue de la saison, le stock d'animaux estivants a une taille nettement supérieure à celle que l'on trouve en début de saison froide. Mais un échantillonnage effectué en janvier indique qu'au cours de la saison chaude, la taille moyenne des animaux restant tend vers la taille qu'a le stock au mois de mai.

7. DISCUSSION.

Alors qu'au sud de Benguela (Angola), NETO et DE PAIVA (1966) signalent la présence de *Calanoides carinatus* dix mois sur douze (sur fonds de 30 m),

(1) La moyenne de taille supérieure dans la couche 300-100 m résulterait du fait qu'à cette époque cette zone est peuplée de stades CV profonds qui vont muer en adultes, alors qu'en surface on ne trouve plus que les « retardés » ou les stades des nouvelles générations. Le phénomène est confirmé par la présence temporaire d'adultes en début de saison jusqu'à 500 m (fig. 8).

devant le Congo, l'espèce est inféodée aux six mois de saison fraîche.

Trois facteurs semblent jouer un rôle important au cours du développement annuel.

7.1. La courantologie locale.

BINET et SUISSÉ DE SAINTE CLAIRE (*loc. cit.*) constatent au large de la Côte d'Ivoire le rôle important des courants dans la dérive de l'espèce au cours de son développement. Ici, la courantologie locale apparemment plus fluctuante est encore mal connue, au moins dans ses variations à court terme. Pour l'ensemble de la saison on peut considérer que l'on assiste aussi à un entraînement des peuplements parallèlement à la côte. Mais il semble qu'il existe dans ce mouvement deux époques différentes influant sur la répartition de l'espèce (1). En début de saison la dérive superficielle apporte sur le plateau les animaux de la pente et du proche large; par la suite, elle assure la dispersion des larves et la dérive des générations successives (fig. 9 et 15). Directement ou par les conditions hydrologiques induites, le régime de courant de septembre provoque le recul des peuplements (fig. 9) ce qui aura pour effet de diminuer des effectifs de la sixième génération mais aussi de favoriser la constitution du stock profond d'estivants.

7.2. La richesse trophique.

L'évolution saisonnière géographique de la production primaire n'a malheureusement pas été suivie. La richesse différentielle des eaux du proche large et du plateau intervient nettement dans le cycle saisonnier de l'espèce : alors que *C. carinatus* est originaire de la pente continentale, c'est dans les eaux néritiques qu'a lieu la plus forte production; le gradient d'abondance côte-large est très net; la richesse des eaux côtières favorise la croissance des animaux (fig. 15) et sans doute leur fécondité. Ce caractère trophique n'accompagne pas la dérive de septembre : la sixième génération est beaucoup moins riche que les précédentes et la taille des animaux décroît. Cette richesse différentielle qui distingue les eaux du plateau de celles du proche large prouve *a contrario* l'absence d'un upwelling local en cette saison.

7.3. La température.

De nombreux auteurs ont insisté sur la relation existant entre l'apparition superficielle de *C. carinatus* et l'abaissement thermique; citons en particulier BJÖRNBERG (1963) qui donne comme intervalle thermique de surface 14°4-22°8, DE DECKER (1964) : 14°5-24°, MENSAH (1969) moins de 23°; selon les figures de NETO et de DE PAIVA (1966) l'espèce serait présente lorsque la température superficielle est inférieure à 25°, d'après celles de BINET et SUISSÉ DE SAINTE CLAIRE, elle devient abondante au-dessous de 23° (à 10 m). Dans la région de Pointe-Noire, on peut admettre que le peuplement s'étend sur le plateau pendant toute la durée ou la température des eaux est inférieure à 23°.

On a constaté qu'il existait une relation taille-température chez les femelles. Le coefficient de régression trouvé est légèrement supérieur en valeur absolue à celui proposé par BINET et SUISSÉ DE SAINTE CLAIRE, la variation de taille est donc ici un peu plus forte pour un intervalle de température sensiblement identique. La corrélation entre observations ponctuelles de température et de taille impliquerait que les femelles restent assez inféodées aux eaux qui ont conditionné leur croissance et dont la température varierait peu dans le temps. BINET et SUISSÉ DE SAINTE CLAIRE signalent enfin l'existence d'une corrélation entre abondance et température, nos observations nous permettent de confirmer qu'il existe bien une liaison température-abondance de l'ensemble des larves ou des adultes (2). Les eaux les moins chaudes sont donc les plus productives en *C. carinatus*.

On pourrait ajouter à ces trois facteurs le profil bathymétrique. *C. carinatus* est une espèce océanique; si son développement est localement favorisé par la richesse trophique côtière — elle-même sans doute liée à la faible profondeur d'où une réutilisation rapide des sels minéraux (par absence de thermocline) — elle exige pour apparaître et se maintenir annuellement la proximité des grands fonds. Au large du Congo, l'étroitesse relative du plateau continental, lié au régime courantologique local, favorise, en l'absence d'upwelling, le développement de cette espèce.

(1) GUILLERM (1975) dans une note très récente, exploitant les résultats d'observations courantologiques sur la radiale « Productivité » signale qu'en hiver la circulation dominante jusqu'à 120 m s'effectue suivant une direction SSE/NNW avec des oscillations : renforcement du flux SSE en début de saison, fléchissement en juillet et septembre au profit du flux NNW. Mais sur le plateau, les flux superficiels dominants sont NNW. Malheureusement, ces observations trop espacées (surtout en septembre où les variations semblent importantes, cf. Diagramme TS) ne permettent pas de connaître l'incidence de la variabilité temporelle des phénomènes sur les bouleversements constatés.

(2) La corrélation ($r = -0,80$) de BINET et SUISSÉ DE SAINTE CLAIRE est une corrélation de rang; nous trouvons une corrélation directe avec les effectifs; pour les stades copépodites, avec 29 couples $r = -0,58$, significatif au seuil de 0,1 % (abondance en $(\log N)^2$); pour les adultes (30 couples) $r = -0,61$ avec le même seuil de signification et la corrélation reste significative avec les effectifs bruts.

Comme en bordure de la Côte d'Ivoire, il semble que six générations se succèdent au cours de la saison froide dans la région du plateau congolais. Les adultes apparaissent au cours de la remontée des premiers stades CV estivants; nombreux sont, ensuite, les animaux qui parviendront à la couche superficielle sans avoir mué. La reproduction débute aux accores du plateau. La période d'implantation est longue; la baisse de taille des stades larvaires suggère que l'espèce rencontre au début de son installation des conditions peu favorables à son expansion. La dernière génération observée n'écloît qu'au proche large, et n'a pas l'ampleur des précédentes. Il semble bien que ce soit la dernière : le milieu subit un réchauffement progressif; les femelles des générations antérieures disparaissent; les tailles des stades diminuent — signe que les conditions trophiques sont moins favorables; enfin et surtout, le stade CV tend à quitter définitivement la surface ce qui entraînera inévitablement l'interruption du cycle biologique.

Dans ces conditions, on peut penser que l'espèce disparaisse définitivement des eaux superficielles jusqu'à la saison froide suivante. Il semble qu'il n'en soit pas ainsi. Une étude en cours sur les campagnes « OMBANGO » concernant le plateau continental congo-gabonais, à diverses époques de l'année, indique que l'espèce peut réapparaître sporadiquement sans que la reproduction, lorsqu'elle a lieu, soit importante. En des occasions « favorables » l'espèce tente donc de se développer à nouveau. On ne peut donc pas dire que *Calanoïdes carinatus* soit une espèce adaptée aux upwellings; elle prolifère à la faveur du refroidissement superficiel des masses d'eaux productives.

Le caractère le plus original du comportement de l'espèce est sans nul doute son mouvement migratoire entre les eaux profondes et celles de surface, qui est une adaptation écologique étroite aux conditions locales. Des problèmes restent irrésolus : quel facteur induit la remontée du stade CV depuis des profondeurs où, *a priori*, les phénomènes saisonniers ne sont pas ressentis ? Pourquoi les CV de la troisième génération retrouvent-ils ce comportement migratoire alors que les conditions superficielles, apparemment inchangées, sont toujours favorables à la poursuite du développement de l'espèce ? Son déclenchement coïncide avec l'époque où le stade CV acquiert sa taille maximale.

L'estivage a principalement lieu entre 800 et 500 mètres, à un degré moindre entre 500 et 300. Deux prélèvements effectués jusqu'à 950 m ne montrent pas d'enfoncement notable du stade au-delà de 800 m. On n'a pu évaluer la vitesse des déplacements verticaux; ceux-ci semblent d'ailleurs dépendre du

degré de « maturité » du stade : les grandes tailles migreraient, avec plus de rapidité dans les deux sens (fig. 17).

Dans le Pacifique, LONGHURST (1967) constate que *C. helgolandicus*, autre migrateur saisonnier, passe la période oligotrophique des eaux superficielles dans la couche pauvre en oxygène, au-dessous de 150 m. Selon BAINBRIDGE (1972) (et d'après les Equalent Survey-NODC 1964-1965) le minimum d'oxygène s'observe dans le golfe de Guinée entre 200 et 400 m; il ajoute « this layer might provide a « refuge » for a dormant population of *C. carinatus* ». Au large du Congo, les teneurs minimales en O_2 se situent entre 200 et 300 m; *C. carinatus* n'y effectue jamais une étape de longue durée. Au cours de ses déplacements il atteint assez rapidement les niveaux supérieurs ou inférieurs plus riches en oxygène (fig. 18). En pleine période d'estivage comme en fin de saison froide il occupe toujours préférentiellement la couche 800-500 m.

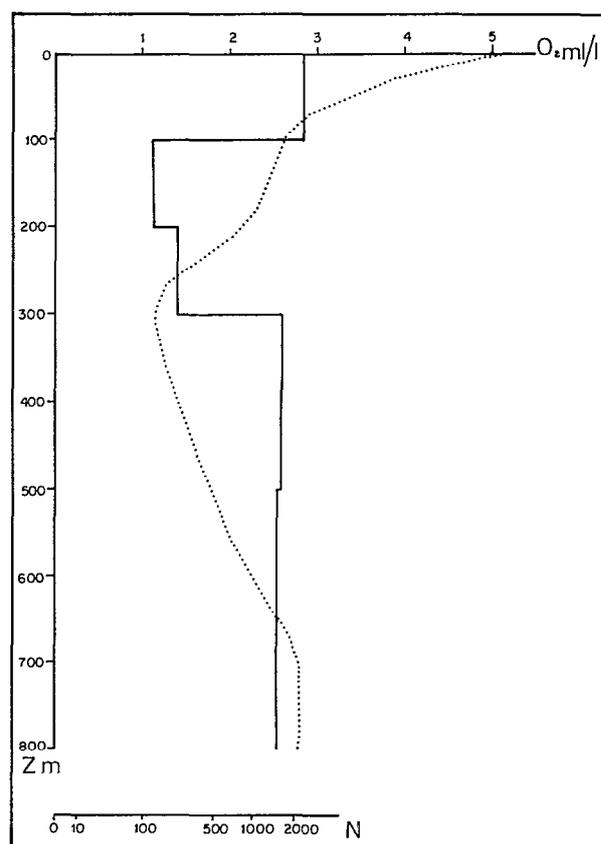


Fig. 18. — Répartition verticale du stade CV sur l'ensemble de la saison froide. En abscisse en bas, nombre total récolté par niveau et rapporté à une colonne d'eau de 100 m. Échelle $(\log (N+1))^2$. En pointillé, teneurs moyennes en O_2 pendant la saison.

Il serait intéressant de suivre l'évolution quantitative de cette population estivale. Si l'on en croit les effectifs recensés en début et en fin de saison, le stock survivrait bien (1 100 animaux en mai; 1 600 en octobre, par trait 800-500 m). Il est cependant difficile de donner une réelle signification à ces observations ponctuelles : en janvier, on trouve dans les mêmes eaux près de 3 000 stades CV.

La mortalité naturelle liée à l'estivage est certainement importante. A titre de curiosité, on a dénombré les animaux morts. Ceux-ci à de rares exceptions près sont toujours récoltés dans la couche 300-500 et surtout 500-800 m. La quantité trouvée en mai (plus de 6 % de l'effectif vivant entre 500 et 800 m) montre que le peuplement est proche de l'épuisement. On retrouve au même niveau une forte quantité d'animaux morts (le double des animaux vivants récoltés) au début de la redescende du stade. Proviennent-ils du stock de l'année précédente ? Sont-ils

des animaux qui n'ont pas supporté la nouvelle migration ? Outre cette mortalité in situ, le stock doit considérablement s'amenuiser avec les remontées sporadiques survenant en saison chaude.

BAINBRIDGE (*loc. cit.*) a assimilé le comportement de *C. carinatus* à celui des copépodes d'eau froide (*C. finmarchicus*, *C. acutus*) qui effectuent une migrations en profondeur pour passer la mauvaise saison. Il faut noter cependant que dans ce type de comportement, *C. carinatus* montre une adaptation beaucoup plus considérable au milieu. Les espèces circumpolaires ou simplement d'eau froide gagnent en effet les couches superficielles à l'approche de la saison « favorable ». L'élévation de température, activatrice du métabolisme, permettra leur reproduction. *C. carinatus* effectue le même mouvement mais dans des conditions de milieu inverses.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M. le 29 janvier 1976.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS (K. J. H.), 1966. — The distribution and life history of *Calanoides acutus* (Giesbrecht). *Discovery Report*, 34 : 117-162.
- ANONYME, 1968. — Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology. UNESCO : 174 p.
- BAINBRIDGE (V.), 1960. — Occurrence of *Calanoides carinatus* (Kröyer) in the plankton of the gulf of Guinea. *Nature*, 188 : 932-933.
- BAINBRIDGE (V.), 1972. — The zooplankton of the Gulf of Guinea. *Bull. Mar. Ecol.*, 8 : 61-97.
- BERRIT (G. R.), 1958. — Les saisons marines à Pointe-Noire. *Bull. Océanograph. CCOEC*, 10 (6) : 335-360.
- BERRIT (G. R.), DONGUY (J. R.), 1962. — Évolution des conditions hydrologiques au-dessus et aux accores du plateau continental au large de Pointe-Noire lors du passage de la saison chaude à la saison froide ; mise en évidence d'un upwelling. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire* : 123/S.R.
- BERRIT (G. R.), DONGUY (J. R.), 1964. — Les conditions hydrologiques dans la région de Pointe-Noire. Considération sur l'upwelling. Second rapport. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire* : 215/S.R.
- BJÖRNBERG (T. K. S.), 1963. — On the marine free living copepods off Brazil. *Bol. Inst. Oceanograph.*, XIII (1) : 3-142.
- BINET (D.), 1970. — Aperçu sur les variations saisonnières du zooplancton et plus particulièrement des copépodes du plateau continental de Pointe-Noire (Congo). *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, 8 N.S.
- BINET (D.), DESSIER (A.), 1971. — Premières données sur les copépodes pélagiques de la Région Congolaise. I. Liste des espèces et notes écologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, IX (4) : 411-457.
- BINET (D.), SUISSSE DE SAINTE CLAIRE (E.), 1975. — Le copépode planctonique *Calanoides carinatus*. Répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, XIII (1) : 15-30.
- DE DECKER (A.), 1964. — Observations on the ecology and distribution of Copepoda in the marine Zooplankton of South Africa. *Invest. Rept., 49 Div. Sea Fisheries S. Africa* : 33 p.
- DE DECKER (A.), MOMBECK (F. J.), 1965. — A preliminary report on the planktonic Copepoda. *Invest. Rep., 51 Div. Sea Fisheries S. Africa* : 10-67.
- DONGUY (J. R.), HARDIVILLE (J.), LE GUEN (J. C.), 1965. — Le parcours maritime des eaux du Congo. *Cah. Océanogr. CCOEC*, 17 (2) : 85-97.
- DUFOUR (Ph.), MERLE (J.), 1972. — Station côtière en Atlantique tropical, Hydro-climat et Production Primaire. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, 25 N.S.
- GAUDY (R.), SEGUIN (G.), 1964. — Note sur la répartition annuelle des copépodes pélagiques des eaux de Dakar. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 50 (Bull. 34) : 211-219.

- GUILLERM (J. M.), 1974. --- Radiales Productivité n° 9 à 14 de janvier à juin 1974. Rapports de mer et résultats d'observation. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, 573 S.R.
- GUILLERM (J. M.), 1975. — Variations saisonnières des transports côtiers dans le Sud-Est du Golfe de Guinée (Région de Pointe-Noire — République Populaire du Congo). (Note Dactylographiée).
- LONGHURST (A. R.), 1967. — Vertical distribution of Zooplankton in relations to the eastern Pacific oxygen minimum. *Deep Sea Res.*, 14 (1) : 51-63.
- MARQUES (E.), 1958. — Copépodes marhinos de Angola : 2° Campanha 1952-53. *Mem. da Jta Invest. Ultram. Est. Biol. Marit.*, 4 : 197-222.
- MARSHALL (S. M.), ORR (A. P.), 1955. — The biology of a marine copepod. *Springer Verlag Berlin Heidelberg New York*, Reprint 1972 : 195 p.
- MENSAH (M. A.), 1969. — Zooplankton occurrence over the shelf of Ghana. *Proc. Sympos. Oceanogr. and Fish. Resources of Tropical Atlantic. Reviews, Papers, Contributions*, UNESCO : 241-254.
- MENSAH (M. A.), 1970. --- Fourth joint report on the fishery research unit. *Ghana - UNDP/SF - F.A.O. Project* : 23 p.
- MERLE (J.), 1972. — Conditions hydrologiques saisonnières de la marge continentale du Gabon et du Congo (de 1° N à 6° S). Étude descriptive. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, 27 N.S.
- NETO (T. S.), DE PAIVA (I.), 1966. — Ciclo anual do zooplankton cohlido na Baia Farta em 1960. *Notas Mimeogr. Centro Biol. Aqual. Trop. Lisboa*, 2 : 61 p.
- REBERT (J. P.), 1966. — Conditions hydrologiques au sud de Pointe-Noire en début de saison froide. Aperçu sur la transition. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire* : 333/S.R.
- SEGUIN (G.), 1966. — Sur le zooplankton recueilli par le « Coriolis » au large des côtes d'Afrique Occidentale. *Bull. I.F.A.N.*, 28 A (4) : 1333-1355.
- SEGUIN (G.), 1970. — Zooplankton d'Abidjan (Côte d'Ivoire). Cycle annuel (1963-64). Études qualitatives et quantitatives. *Bull. I.F.A.N.*, 32 A (3) : 607-663.
- TANAKA (O.), 1960. — Biological results at the japanese antarctic research expedition. 10 Pelagic Copepoda. *Spec. Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* : 90 p., 40 pl.
- URO (H.), 1975. — Radiales productivité n°s 15 à 17 de juillet à octobre 1974. Rapports de mer et résultats d'observations. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, 579 S.R.
- VERVOORT (W.), 1946. — Biological results of the Snellius Expedition. 15 The bathypelagic copepoda Calanoïda of the Snellius Expedition. I. Families Calanidae, Eucalanidae, Paracalanidae and Pseudo-calanidae. *Temminckia*, 8 : 1-181.
- VERVOORT (W.), 1963. — Scientific results of the Danish Expedition to the coasts of tropical West Africa 1945-46. Pelagic copepoda. Part 1 Copepoda Calanoïda of the families Calanidae up to and including Euchae-tidae. *Atlantide Report*, 7 : 77-194.