ANALYSE GLOBALE DES POPULATIONS DE COPÉPODES PÉLAGIQUES DU PLATEAU CONTINENTAL IVOIRIEN

DENIS BINET

Océanographe biologiste O.R.S.T.O.M.
O.R.S.T.O.M. B.P. A 5, Nouméa-cedex, Nouvelle-Calédonie.

RÉSUMÉ

Les peuplements de Copépodes pélagiques néritiques ivoiriens sont étudiés à partir d'une station côtière échantillonnée pendant deux cycles annuels, d'une série annuelle de 14 radiales côte-large et de 4 cycles nycthéméraux suivis au-dessus du plateau.

L'utilisation d'analyses multivariables (Composantes principales, Correspondances) ainsi que de l'algorithme de l'« Arbre de Longueur Minimum », permet de mettre en parallèle les variations saisonnières ou annuelles de peuplements, avec des variations hydrologiques (alternance de saisons froides et chaudes, dérive des eaux d'upwelling de la côte vers le large, apport d'eaux lagunaires). Ces conditions hydrologiques variées correspondent à différents types d'enrichissement du milieu.

L'examen des « contributions » des espèces aux axes factoriels permet d'établir une hiérarchie entre elles. Celles qui sont responsables d'une part importante de l'inertie d'un axe sont considérées comme les plus « structurantes ». Ce sont en général des espèces ayant des effectifs importants et une variance élevée. Au contraire les espèces dont les contributions sont faibles, mais qui sont projetées au barycentre de certains groupes de récoltes sont appelées « caractéristiques » de ces récoltes.

L'étagement vertical des peuplements diffère d'une saison à l'autre et fluctue différemment au cours des cycles nycthéméraux selon les saisons. La thermocline joue 2 rôles — apparemment contradictoires — sur les migrations : L'existence d'un gradient thermique vertical est une des conditions nécessaires à une migration verticale (théorie de MC LAREN*), mais une thermocline forte joue un rôle de filtre. En saison froide (gradient faible) la migration nycthémérale n'entraine pas de modification structurale ; tandis qu'en saison chaude seules quelques espèces se tiennent jour et nuit dans la couche superficielle, alors que d'autres montent des couches profondes vers la surface, au cours de la nuit.*

Indice de diversité, pourcentage par niveau trophique et courbes rang-fréquences sont utilisés pour suivre les changements de peuplements d'une saison à l'autre, ainsi que l'évolution d'un peuplement au cours d'une même saison. Trois stades typiques de l'évolution d'un peuplement se retrouvent en différentes saisons : apparition d'une faune âgée (dans les eaux d'un upwelling par exemple), rajeunissement de cette faune sous l'influence du développement phytoplanctonique, puis vieillissement avec le tarissement des apports en sels nutritifs.

SUMMARY

GLOBAL ANALYSIS OF THE PELAGIC COPEPODS POPULATIONS OF THE IVORIAN SHELF

The populations of pelagic Copepods, above the ivorian shelf, were sampled at one coastal station during two separate years, along 14 nearshore-offshore transects during a year, and at 4 day-night stations in various seasons.

Principal components, Correspondences and Minimum Spanning Tree Algorithm are used to compare annual or seasonnal variations of the populations to hydrological ones (alternation of cold and warm season, drift

of upwelled waters, flood of rivers and lagoons). Principal axes of inertia are related with these thermo-haline factors, which may be interpreted as trophic enrichment factors: The opposition between warm and cold waters equals an opposition between low and high levels of nutrients, i.e. deep regeneration production near the thermocline and new primary production in superficial layer. The opposition between the beginning and the end of the cold season reveals a difference between cooling and warming waters, or between increase and decrease of nutrients in waters. The last seasonnal factor may be an opposition between nutrients of upwelled waters and terrestrial nutrients washed up by the rivers.

«Contributions» of species to principal factors are more or less important. The species with the strongest contributions are called «structurant», because they determine a large part of the factorial structure. Species whose projection in the factorial space, are near the barycentre of a given season or a given immersion are called «characteristic» of that season or that immersion. Following this definition, Calanoides carinatus, Centropages chierchiae, Temora turbinata, Euterpina acutifrons, Oncaea curta, Ditrichocorycaeus africanus *are structurant species for cold season,* Undinula vulgaris, Paracalanus aculeatus, Clausocalanus furcatus, Oncaea media, Farranula gracilis *for warm season,* Paracalanus parvus, P. scotti, Acartia clausi *for first flood season. On the contrary:* Euaetideus giesbrechti, Paivella inaciae, Euchaeta hebes, Scolecithrix bradyi, Scolecithricella ctenopus, S. tenuiserrata, S. dentata, Temoropia mayumbaensis, Pleuromamma gracilis, Lucicutia gemina, Haloptilus longicornis, Oithona setigera, Agetus flaccus, A. limbatus, Urocorycaeus furcifer *are characteristic of recent upwelled waters.*

*Vertical distribution of population and circadian migration vary along the year. The thermocline acts in two different and apparently opposite ways on the migration. A thermal vertical gradient is a needful condition to vertical migration (*Mc Laren*'s theory), but a strong thermocline acts as a filter among individuals. In cold season (weak thermal vertical gradient) circadian migration doesn't cause any structural modification; while in warm season, only few species live during day and night in superficial layers, whereas some others species ascent from deep to superficial layers at night.*

Diversity index, percent per trophic level and frequency-rank curves are used to follow seasonnal changes and evolution of a population during the same season. Three typical stages of a population evolution are found at various periods of the year: An old fauna comes in the surface with upwelling waters, then gets younger owing to phytoplanctonic production, and finally gets older with exhausting of nutrients.

INTRODUCTION

Cet article voudrait être une synthèse des connaissances écologiques acquises sur les Copépodes pélagiques côtiers ivoiriens, bien qu'il n'ait pas été précédé d'une étude analytique, détaillée par espèce. En effet, des travaux antérieurs (Binet et Dessier 1971, Binet *et al.* 1972 a) ont déjà dégagé les principaux caractères autécologiques des Copépodes néritiques congolais. La plupart des espèces étant communes aux régions congolaise et ivoirienne, il ne nous a pas semblé nécessaire de détailler à nouveau ces caractéristiques avant de procéder à une première synthèse.

D'autre part, les 113 espèces identifiées (cf. Annexe) n'ont pas toutes la même importance et on peut très bien décrire les grands traits du cycle écologique avec seulement les plus abondantes d'entre elles (Binet *et al.* 1972 c) dont un certain nombre ont été présentées (Binet, 1977 b).

L'importance d'une espèce dans un écosystème est une fonction de sa biomasse et de divers facteurs métaboliques. Nous ne disposons que de variations d'effectifs, aussi ce chapitre sera-t-il axé sur la délimitation des écosystèmes et non sur l'analyse de leur fonctionnement. On fera largement appel aux analyses multivariables pour définir ces écosystèmes, leurs variations saisonnières, annuelles et nycthémérales.

Nous verrons que les espèces relativement abondantes, et dont les variations saisonnières sont très tranchées, sont les plus « structurantes ». Un petit nombre d'entre elles suffit à définir saisons écologiques et écosystèmes. On distinguera ces espèces « structurantes » des espèces « caractéristiques », dont les abondances sont parfois trop faibles pour définir la structure des écosystèmes, mais qui n'en sont pas moins représentatives d'une saison, d'une profondeur, etc. L'ensemble de ces espèces s'oppose aux espèces ubiquistes, eurythermes, euryhalines, sans affinités particulières.

La dernière partie de cet article sera une tentative de description et d'interprétation de l'évolution chronologique des peuplements.

Matériel utilisé

Nous nous servirons des comptages spécifiques provenant de deux cycles annuels à la station côtière, de 14 radiales Bassam, de 4 cycles nycthéméraux et accessoirement d'une campagne au large de la Mauritanie.

LES CYCLES ANNUELS À LA STATION CÔTIÈRE D'ABIDJAN (5°14′ N, 4°02′ W)

Deux milles à l'ouest du canal de Vridi, débouché artificiel de la lagune Ébrié, au-dessus de fonds de 35 m, deux traits verticaux sont effectués du fond jusqu'en surface, généralement dans la matinée, au cours de chaque sortie depuis 1969. Deux séries de récoltes issues de cette station ont fait l'objet de comptages spécifiques de Copépodes.

La première série comprend 48 récoltes doubles au filet I.C.I.T.A. (JOSSI, 1966), échelonnées du 28.2.69 au 24.3.70 avec une périodicité approximative d'une semaine. La seconde série comprend 101 récoltes doubles échelonnées du 9.9.72 au 31.10.73, au filet W.P. 2 (Anonyme, 1968), au rythme approximatif de deux par semaine. Les différences essentielles entre les deux filets tiennent à leur surface d'ouverture (0,78 m² pour le filet I.C.I.T.A., 0,25 m² pour le filet W.P. 2) et à leur intervalle de maille (respectivement 0.28 à 0.30 mm et 0.20 mm). Il existe donc une certaine différence d'échantillonnage entre les deux séries. *A priori*, il y a davantage de Copépodes plus gros ou plus aptes à éviter un filet dans la première série, et davantage d'espèces petites et de jeunes copépodites dans la seconde série.

LES RADIALES BASSAM (3°49′ W)

Le long d'une radiale Nord-Sud, 3 stations (1, 2, 3) respectivement situées au-dessus des fonds de 30, 50 et 200 m, ont été échantillonnées entre les mêmes dates que le premier cycle à la station côtière (13.3.69 au 12.3.70), avec le même filet I.C.I.T.A. et selon la même procédure de récolte (2 traits fond-surface), mais avec une périodicité de 4 semaines. 14 radiales ont été effectuées, ramenant 42 échantillons doubles.

LES CYCLES NYCTHÉMÉRAUX (5°05′ N, 3°49′ W)

Au-dessus des fonds de 55 m de la radiale Bassam, 4 sorties ont eu lieu aux dates suivantes : 21-22.9.71, 16-17.12.71, 20-21.6.72 et 3-4.5.73.

Au cours de chaque sortie, 9 séquences de 4 traits obliques ont été effectuées au filet « Miller » (MILLER, 1961), à raison d'une toutes les 3 heures pendant 24 heures. Ce filet « high-speed » possède une maille de 200 μ. Lors de chaque séquence, 4 filets amarrés à intervalles réguliers sur un même cable échantillonnaient simultanément les couches 0-10 m, 10-20 m, 20-30 m et 30-40 m approximativement. Les filets étaient tirés une demi-heure à 4 nœuds environ.

LA CAMPAGNE DE MAURITANIE

Bien qu'elle sorte du cadre géographique de notre étude, nous mentionnons cette campagne (Capricorne 7209) pour ce qu'elle apporte à notre compréhension des écosystèmes d'upwelling (HERBLAND *et al.*, 1973).

Au cours de cette croisière effectuée au sud du Cap Timiris (sud du banc d'Arguin), une drogue a été mise à l'eau à la « source » d'un upwelling et suivie du 30.3 au 7.4.72 au cours de sa dérive au-dessus du plateau. Les récoltes de zooplancton proviennent de traits verticaux au filet W.P. 2, du fond (20 à 50 m) jusqu'en surface. Deux pêches étaient effectuées chaque jour, l'une le matin vers 7-8 heures, la seconde l'après-midi aux alentours de 15 heures.

Méthode de comptages

Afin de diminuer la variabilité due à l'hétérogénéité du plancton sans accroître le temps de comptage à la loupe binoculaire, les deux échantillons sont mélangés puis fractionnés en deux. Une moitié sert aux mesures « globales » (volumétriques ou pondérales), l'autre moitié est utilisée pour les comptages après sous-échantillonnage avec une poire en caoutchouc et un ballon étalonnés selon la méthode de FRONTIER (1972).

Tous les comptages ont été effectués à la loupe binoculaire sur un sous-échantillon de 500 à 2 000 individus, selon la diversité spécifique de la récolte. Les 5 stades copépodites et les adultes des deux sexes ont été regroupés pour chaque espèce. Le montage d'un débit-mètre à l'intérieur de chaque filet a permis de rapporter les effectifs de chaque espèce à un volume d'eau donné.

1. TECHNIQUES DE TRAITEMENT UTILISÉES

Pour définir les écosystèmes, nous utiliserons essentiellement des analyses multivariables classiques et accessoirement la technique de l'« Arbre de longueur minimum ». On utilisera également, pour suivre l'évolution des écosystèmes, un indice de diversité spécifique et le pourcentage de Copépodes selon chaque niveau trophique.

1.1. Analyses multivariables

On trouvera un exposé mathématique de ces techniques dans LEBART et FÉNELON (1971). Nous n'y reviendrons pas, mais emprunterons seulement un aperçu des particularités de chaque méthode et de ce qu'il faut ou non en attendre à CHARDY *et al.* (1976) et à BLANC *et al.* (1976). On se reportera également à BINET (1977 a).

Les données dont nous disposons (tableaux des

effectifs de i espèces dans j récoltes) et les questions posées (définition des écosystèmes à partir des affinités (1) entre espèces) permettent l'utilisation de plusieurs types d'analyse multivariable : correspondances, composantes principales à partir des corrélations entre espèces. On peut également extraire des données un tableau de présence-absence et le traiter par l'analyse générale avec la distance de l'indice d'Ochiaï.

1.1.1. Les différences des résultats entre l'*analyse en composantes principales* des corrélations entre espèces et l'*analyse des correspondances* tiennent essentiellement dans les trois points suivants (LAUREC, communication personnelle) :

(1) En correspondances, le rôle de chaque espèce n'est que partiellement pondéré dans le calcul de distance, donc une espèce très abondante et dont la variance est élevée (les deux vont généralement de pair) aura un rôle beaucoup plus important qu'une espèce peu abondante. Alors qu'en composantes principales à partir des corrélations entre espèces, chaque espèce a rigoureusement la même importance, puisque toutes les espèces sont réduites et centrées.

En correspondances, la décroissance des inerties extraites par les différents axes est beaucoup plus rapide, les espèces les plus abondantes étant expliquées les premières. Il y a un risque d'obtenir une espèce par axe pour les premiers axes. C'est pourquoi, les gradients écologiques réels passent souvent entre 2 axes dans une analyse des correspondances (gradient chaud-froid, côte-large), alors que l'influence des diverses espèces étant identique en composantes principales à partir des corrélations entre espèces, il y a plus de chances pour que ces mêmes gradients soient mieux expliqués par les axes factoriels eux-mêmes, les espèces les plus importantes n'accaparant plus les premiers axes.

Pour la même raison, d'inégalité des contributions absolues totales (2) les espèces dont la variance est très élevée (*Calanoides carinatus*, par exemple) vont entraîner une dissymétrie dans l'analyse. Les récoltes contenant ces espèces occupent une part prépondérante par rapport aux autres récoltes. Nous verrons ci-dessous que c'est la raison pour laquelle la grande saison froide a une telle importance par rapport au reste de l'année, en analyse des correspondances, importance très limitée en composantes principales à partir d'espèces réduites.

(2) Les variations d'abondance d'une récolte à l'autre ne sont pas du tout éliminées en composantes principales (puisque la réduction et le centrage portent sur les espèces dans le cas étudié), et ne sont qu'atténuées en correspondances. Néanmoins, la question de richesse des récoltes perturbe peu le classement général, il n'apparaît pas nettement de gradient de richesse, sauf sur la radiale Bassam.

(3) Dans l'analyse des correspondances les points espèces occupent les barycentres des points récoltes qui les contiennent et réciproquement les récoltes sont au barycentre des espèces qu'elles contiennent. Cette représentation duale simplifie l'interprétation de l'analyse des correspondances. Cette dualité n'existe pas en composantes principales du fait que les variables et les observations ne jouent pas le même rôle (centrage dissymétrique : analyse en mode Q ou en mode R).

On a coutume de procéder à une transformation $\log(x+1)$ ou $\log^2(x+1)$ avant une anlyse en composantes principales, pour atténuer les fortes variations d'effectifs. Bien que cette transformation puisse être utile dans la mesure où on veut accorder la même importance à des variations d'effectifs forts et faibles, elle n'est pas indispensable car nous cherchons seulement à décrire géométriquement une situation, sans faire d'inférence.

1.1.2. L'utilisation d'un *indice de similarité* utilisant les critères de *présence-absence* revient à supprimer toute signification aux variations quantitatives et à ne considérer que les variations de composition spécifique.

C'est selon l'expression de GUINOCHET (*in* ROUX et ROUX, 1967) considérer que : la présence d'une espèce dans un relevé constitue un caractère « génétique » pour ce relevé tandis que l'abondance est d'ordre « morphologique ».

Selon BLANC *et al.* (1976), le choix d'un indice qualitatif doit d'abord répondre à deux questions :

---

(1) Par affinités entre espèces on entend analogies de comportement vis-à-vis du milieu.

(2) On appelle « contribution absolue » de l'espèce i par rapport à un axe, le moment d'inertie de l'espèce i par rapport à l'espace orthogonal à cet axe, soit le produit de la masse de ce point par le carré de la distance à l'espace orthogonal à cet axe (soit : masse x carré de la coordonnée du point i sur l'axe). La contribution absolue totale d'un élément (espèce ou récolte) est la somme de ses contributions absolues par rapport à tous les axes. C'est le carré de la distance à l'origine multiplié par la masse de l'élément.

La contribution relative de l'espèce i à un axe est égale au $\cos^2$ de l'angle formé par la droite joignant le centre de gravité au point i avec l'axe considéré. La contribution relative d'un élément par rapport à un axe représente la part de cet élément dans la définition de cet axe ; la contribution relative d'un axe par rapport à un élément représente la façon dont l'axe exprime l'élément.

— les doubles absences (absence des espèces j_1 et j_2 dans t observations) sont-elles significatives ?

— les différences du nombre total d'espèces présentes dans les diverses observations risquent-elles de masquer les parentés entre observations ?

Dans le cas présent, il est clair que les doubles absences ne doivent pas intervenir (l'absence d'une espèce rare ne signifie rien). D'autre part, il convient d'atténuer l'effet des différences entre nombre d'espèces, sans toutefois le supprimer : le nombre d'espèces dénombrées dépend de la taille du sous-échantillon, mais aussi de la diversité spécifique de la population.

L'indice d'Ochiai : $\frac{s}{\sqrt{(s+u)\ (s+v)}}$

où s = nombre d'observations où j_1 et j_2 sont présentes

u = nombre d'observations où j_1 est présente et où j_2 est absente

v = nombre d'observations où j_1 est absente et non j_2

est celui qui répond le mieux au problème posé.

On a effectué des analyses d'inertie en utilisant l'indice de distance associé (1 — s) comme distance entre variables. Les résultats sont cohérents mais semblent apporter moins d'information que les analyses en composantes principales et en correspondances ; certaines récoltes issues d'eaux d'upwelling ressortent exagérément du cycle annuel. L'utilisation de cet indice dans l'étude des cycles nycthéméraux permet seulement un classement en fonction de la profondeur car les variations entre le jour et la nuit ne vont pas jusqu'à faire disparaître certaines espèces d'un niveau donné, mais ne se traduisent que par des fluctuations d'effectifs, impossibles à prendre en compte au moyen d'un tel indice.

1.1.3. *Pondérations* : ces différentes analyses ont été effectuées sur toutes nos données, en traitant séparément chaque cycle (côtières 69-70 et 72-73, radiales Bassam, cycles nycthéméraux) ou en regroupant plusieurs séries (les deux cycles annuels ensemble ou les deux cycles annuels et les radiales Bassam). Dans ce dernier cas, une pondération était introduite pour compenser le moins grand nombre de récoltes de certains cycles (les récoltes des radiales Bassam et de la côtière 69-70 ont été affectées d'une masse égale à 2).

Les premières analyses ont été faites avec l'ensemble des espèces, mais on s'est aperçu (Binet *et al.*, 1972 c) que l'analyse gagnait en clarté lorsqu'on éliminait les espèces les moins abondantes, par exemple celles qui n'atteignent jamais 0.3 % dans les cycles annuels (1), les espèces maintenues étant les plus structurantes.

1.2. Arbre de longueur minimum

La technique de « l'Arbre de longueur minimum » (Gower et Ross, 1969) vise à relier n points dont on connaît les distances deux à deux, de façon telle que la somme des distances soit la plus courte possible. C'est, pratiquement, le problème de l'installation de liaisons téléphoniques entre n villes de la façon la plus économique possible. Cette méthode est utilisable en écologie pour classer des récoltes en fonction de leur composition spécifique ; encore faut-il qu'une distance soit définie. Sur les données de la station côtière et des radiales Bassam 69-70, Roux *et al.* (1973) ont essayé deux distances : l'une basée sur un indice de présence-absence (indice de Jaccard) qui n'a pas donné de résultats satisfaisants, l'autre utilisant les effectifs des différentes espèces avec la métrique du χ^2 (qui est également celle de l'analyse des correspondances), qui a donné des résultats très satisfaisants et que nous reproduirons ici.

1.3. Indice de diversité

Dans une analyse d'inertie, une observation est caractérisée par une multitude de distances vis-à-vis des autres observations. C'est une information très complète, mais impossible à manier en dehors de l'espace factoriel. Il est tentant d'utiliser des indices résumant de façon plus simple la structure d'un peuplement. De nombreux indices de diversité cherchent à répondre à cette question. Nous ne nous livrerons pas à une étude détaillée de ces indices (Travers, 1971 ; Dessier, à *paraître*), nous justifierons succinctement notre choix pour l'indice de Shannon-Wiener par les remarques suivantes :

— cet indice $I = -\sum_{i}^{S} p_i \log_2 p_i$ (p_i étant la probabilité de rencontre de l'espèce i, S est le nombre d'espèces), est fondé sur la théorie de l'information. Deux autres indices ont également été calculés :

– l'indice D de Margalef tel que :

$$D = -\frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{n_1!\, n_2! \ldots n_s!}$$

(1) Ce pourcentage a été retenu parce qu'il correspond à peu près à une contribution de 1 % à l'indice de diversité moyen à la station côtière (3.0 bits/individu).

(n_1, n_2, n_s étant les effectifs des espèces 1, 2, s), tend vers l'indice de Shannon lorsque N est suffisamment grand. L'indice de Margalef est donc toujours inférieur à celui de Shannon, il ne représente strictement que la diversité de l'échantillon, l'indice de Shannon est une estimation de la diversité de la population, à partir de l'échantillon.

Dans la pratique, nos sous-échantillons sont suffisamment abondants pour qu'il n'y ait pas de différences importantes entre les deux indices, et nous utiliserons donc l'indice de Shannon.

— l'indice α de Fisher tel que $\alpha = \dfrac{S}{\ln(1+\frac{N}{\alpha})}$

S étant le nombre d'espèces et N le nombre total d'individus du sous-échantillon n'apporte pas dans le cas présent une indication différente de celle du nombre total d'espèces présentes dans le sous-échantillon. (Preuve que le sous-échantillon est représentatif !).

La diversité spécifique est un indice de structure du peuplement (arrangement des espèces selon leurs fréquences), mais non de composition (qualitative). Elle ne suffit pas pour définir à elle seule un peuplement. Mais les variations de diversité peuvent signaler des modifications de peuplement.

1.4. Niveaux trophiques

On utilisera de la même façon, et avec les mêmes réserves, le pourcentage de Copépodes, suivant les trois principaux régimes alimentaires : herbivores, omnivores, carnivores.

Il est de plus en plus certain que beaucoup (si ce n'est la totalité) des Copépodes réputés herbivores sont capables, au moins pendant un certain temps, de s'alimenter à partir de nauplii (GAULD, 1966 ; PAFFENHOFER, 1971 ; ANRAKU et OMORI, 1963) et que réciproquement on peut trouver dans le tube digestif de Copépodes considérés comme carnivores des restes de phytoplancton (GEINRIKH, 1958). Néanmoins ANRAKU et OMORI ont montré qu'il existe une relation entre le régime prépondérant d'un Copépode et la structure de ses pièces buccales. On peut donc estimer que des espèces d'une même famille ont des régimes alimentaires voisins. Mais il est des genres *(Acartia, Temora)* que les auteurs considèrent tantôt comme des herbivores prépondérants (TIMONIN, 1971), tantôt comme des omnivores (WICKSTEAD, 1962). La seconde opinion étant moins exclusive, nous nous y rallierons. A cette exception près nous avons suivi la classification de TIMONIN. Il y manque quelques genres : *Pseudodiaptomus*, *Euterpina*, *Microsetella*. Étant donnés les résultats des élevages de JACOBS (1961) et de HAQ (1972) des deux premières espèces, et la description de l'appareil buccal de la 3e par SARS (*in* GAULD), nous considérons que *Pseudodiaptomus* et *Euterpina* sont herbivores, *Microsetella* carnivore. On trouvera en annexe avec la liste des espèces déterminées, leur régime alimentaire dominant.

1.5. Diagrammes rang-fréquence

La distribution des individus en espèces n'est que partiellement rendue par un indice de diversité. La représentation des fréquences des différentes espèces en fonction de leur rang est une information beaucoup plus complète. Les points de ces diagrammes se disposent selon des fragments de droite ou des arcs de courbe (TRAVERS, 1971 ; BINET et DESSIER, 1972 b), selon que l'on utilise des coordonnées semi-logarithmiques (droite de MOTOMURA, *in* INAGAKI, 1967) ou logarithmiques (courbes de MANDELBROT, *in* FRONTIER, 1969, 1976). Un des intérêts de ces courbes est de permettre une comparaison aisée avec des modèles théoriques.

Nous donnerons des exemples de diagrammes en coordonnées semi-logarithmiques parce qu'ils semblent d'un emploi plus facile que ceux exprimés en coordonnées logarithmiques. Il est en effet plus facile de comparer une courbe à une droite qu'à une autre courbe.

2. DÉLIMITATION SPATIO-TEMPORELLE DES ÉCOSYSTÈMES

2.1. Définition saisonnière à la station côtière

En utilisant les analyses effectuées sur les deux cycles annuels à la côtière, nous chercherons quelles coupures majeures interviennent dans la succession des récoltes, puis quels gradients apparaissent le long des premiers axes. Nous conclurons ce paragraphe en essayant d'établir des « saisons écologiques ».

2.1.1. COUPURES ET GRADIENTS DANS LE CYCLE SAISONNIER (fig. 1 à 8)

La répartition des points récoltes dans les espaces factoriels est-elle continue, ou bien existe-t-il des ruptures dans la séquence chronologique des récoltes ? La projection des points récoltes et plus encore celle des barycentres de chaque mois d'observation fait apparaître un certain nombre de « coupures » dans le cycle annuel. Par ailleurs, certaines récoltes isolées dans les plans factoriels correspondent à des événements particuliers que nous appellerons également « coupures ».

Ces coupures sont plus nettes dans le cycle 69-70 que dans celui de 72-73. Le nombre réduit de récoltes du 1er (48 au lieu de 101) pourrait être la cause d'un

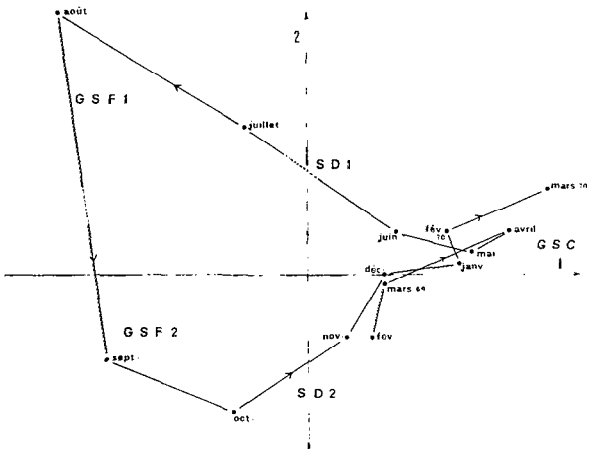

Fig. 1. — Analyse des correspondances de la côtière 1969-70. Projection des barycentres mensuels des récoltes dans le plan (1, 2).

Correspondences analysis of the 1969-70 coastal station. Projection of samples monthly barycentres in the plan (1, 2).

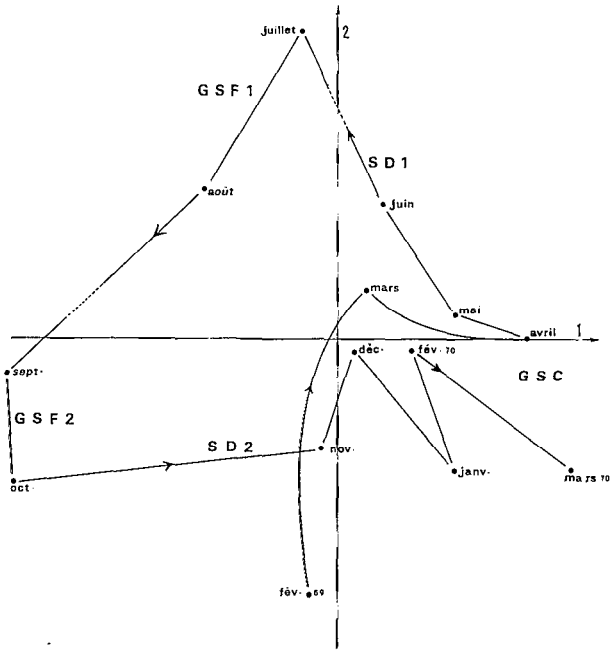

Fig. 2. — Analyse en composantes principales de la côtière 1969-70. Projection des barycentres mensuels des récoltes dans le plan (1, 2).

Principal component analysis of the 1969-70 coastal station. Samples monthly barycentres projection in the plan (1, 2).

artefact ; mais, il semble bien que la période 69-70 ait connu des saisons plus caractéristiques, mieux tranchées (cf. diagramme TS, fig. 9 et 10). D'autre part, l'analyse des correspondances fait davantage ressortir les coupures ou les anomalies que l'analyse en composantes principales des corrélations entre espèces. En correspondances, malgré une certaine pondération, les espèces gardent des contributions différentes du fait que les variances ne sont pas homogénéisées. Ainsi, les variations d'abondance de certaines espèces nettement liées à une saison *(Calanoides carinatus, Acartia clausi...)* déterminent une rupture entre ces saisons et l'ensemble des

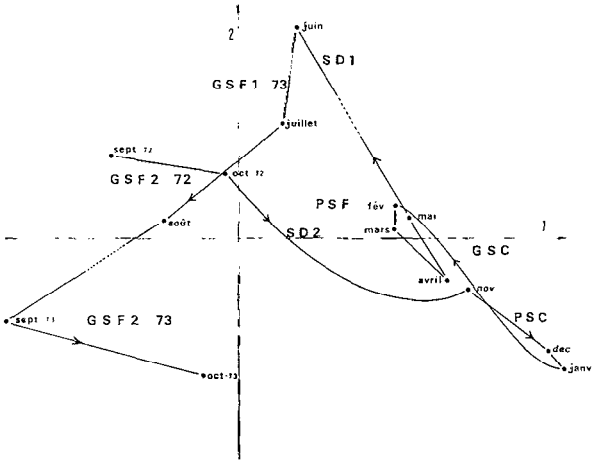

Fig. 3. — Analyse des correspondances de la côtière 1972-73. Projection des barycentres mensuels des récoltes dans le plan (1, 2).

Correspondences analysis of the 1972-73 coastal station. Samples monthly barycentres projection in the plan (1, 2).

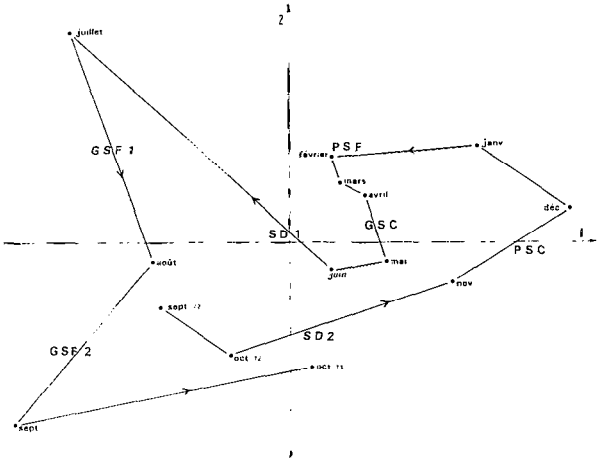

Fig. 4. — Analyse en composantes principales de la côtière 1972-73. Projection des barycentres mensuels des récoltes dans le plan (1, 2).

Principal component analysis of the 1972-73 coastal station. Samples monthly barycentres projection in the plan (1, 2).

récoltes : l'écosystème est profondément bouleversé : l'évolution vers une « maturation » ou au contraire l'oscillation autour d'un état d'équilibre sont interrompus.

— La première coupure dans le cycle saisonnier intervient au début du mois de juillet (en 1969, elle se produit entre le 1.7 et le 15.7., fig. 6). Jusque fin juin, la station côtière était baignée par des eaux relativement dessalées et progressivement refroidies (à peuplement dominé par *Paracalanus parvus* et *P. scotti*, issues de la dérive des upwellings de la côte ouest mêlées aux eaux douces d'origine continentale (c'est la première saison des pluies sur le littoral). En juillet, les upwellings se déclenchent vraisemblablement très près d'Abidjan. Ils apportent une faune nouvelle, profonde et très diversifiée (9.7), au sein de laquelle *Calanoides carinatus* ne tarde pas à devenir dominant (15.7.69). Cette coupure correspond à un changement de signe des projections des récoltes sur l'axe 1 (fig. 1 à 4).

— La seconde coupure est visible sur les deux cycles, vers la fin du mois d'août ou le début du mois de septembre (fig. 1 à 4). Elle correspond au maximum de refroidissement, le réchauffement va débuter. Bien que sur un diagramme TS, les différences semblent minimes, elles sont capitales pour l'écosystème : l'apport de sels nutritifs profonds diminue pour bientôt s'annuler, mais la crue des grands fleuves commence à apporter des matières terrigènes. Cette coupure se traduit souvent par un changement de signe des points-récoltes sur le 2e axe factoriel. Elle est très importante et apparaît comme la principale coupure dans l'application de l'arbre de longueur minimum (Roux *et al* 1973) : les points-récoltes étant reliés entre eux de la façon

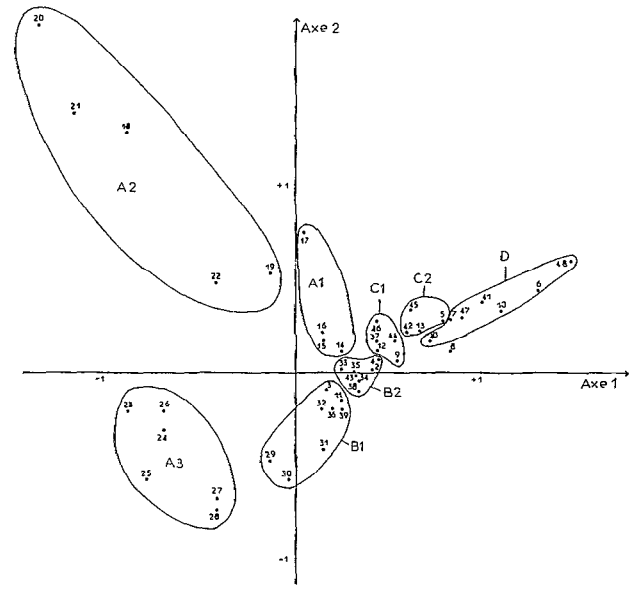

Fig. 6. — Analyse des correspondances de la côtière 1969-70. Projection des points-récoltes dans le plan (1, 2). Les dates des récoltes sont données en annexe. Les enveloppes isolent des récoltes qu'on peut également regrouper dans le plan (2, 3). A1 : mise en place de la saison froide ; A2 : première partie de la saison froide ; A3 : deuxième partie de la saison froide ; B1, B2 : petites saisons froide et chaude ; C1, C2 : saison chaude, peu typée ; D : grande saison chaude, eaux tropicales.

Correspondences analysis of the 1969-70 coastal station. Sample-points projection in the plan (1, 2). The samples dates are given in appendix. Lines encloses sample-points groups determined in plans (1, 2) and (2, 3). A1: *Cold season setting;* A2: *First part of the cold season;* A3: *Second part of the cold season;* B1, B2: *Small cold and warm seasons;* C1, C2: *Warm season, not very characteristic;* D: *Great warm season, tropical waters.*

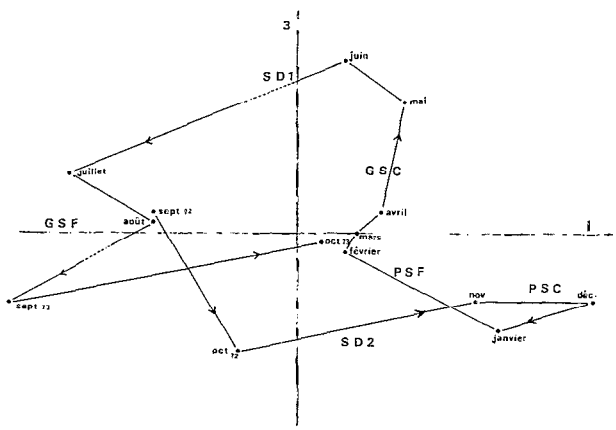

Fig. 5. — Analyse en composantes principales de la côtière 1972-73. Projection des barycentres mensuels des récoltes dans le plan(1, 3).

Principal component analysis of the 1972-73 coastal station. Samples monthly barycentres projection in the plan (1, 3).

la plus courte possible, c'est entre les récoltes du 18.8 et du 2.9.69 qu'il apparaît la plus grande distance (fig. 7). C'est alors que *Temora turbinata* et *Centropages chierchiae* atteignent leurs abondances maximales.

Les « coupures » suivantes sont moins importantes. Elles ne se reproduisent pas chaque année avec la régularité des événements précédents. On peut difficilement établir une hiérarchie entre elles, la numérotation ne sert qu'à les identifier. Bien qu'elles puissent n'intéresser qu'une seule récolte nous les signalons car il s'agit de situations typiques.

— La troisième coupure isole certaines récoltes (16.4.69, 24.3.70, 30.12.72 par exemple, fig. 6, 8) dont la composition est particulièrement caractéristique des eaux chaudes : *Undinula vulgaris*, *Clausocalanus furcatus*, *Farranula gracilis*...).

— La quatrième coupure peut se produire au mois de juin ou début juillet, lorsque les lagunes,

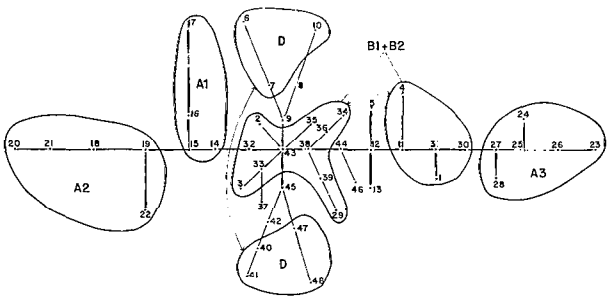

Fig. 7. — Arbre de longueur mininum de la côtière 1969-70. Les dates des récoltes sont indiquées en annexe. Les groupements de récoltes correspondent à ceux de l'analyse des correspondances. (Cf. légende de la fig. 6).

Minimum Spanning Tree of the 1969-70 coastal station. Samples dates are given in appendix. Clusters of samples are the same as in the Correspondences analysis. (See legend to fig. 6 for key).

grossies par les pluies et la crue des fleuves côtiers, rejettent en mer une partie de leur peuplement planctonique (*Acartia clausi* par exemple). La récolte du 18.6.73 est caractéristique de cette situation (fig. 8).

— La cinquième coupure est illustrée par une seule récolte de petite saison froide (28.2.69) qui est bien mise en évidence par les axes 3 et 5 en composantes principales, mais assez peu en correspondances. En effet, il ne s'y trouve en abondance aucune espèce ayant une variance élevée, susceptible de la dégager de l'ensemble des prélèvements.

— La sixième coupure se produit en octobre 69 et 73. Elle n'est visible que sur l'analyse des correspondances (fig. 8). Elle correspond au passage de la fin de la grande saison froide à la petite saison chaude : c'est la deuxième saison de décharge, sous l'influence de la crue des grands fleuves. Elle n'apparaît pas en 1972, où les crues n'ont pratiquement pas eu lieu.

La signification des axes factoriels se déduit de la position que les récoltes y occupent, compte tenu de leurs contributions à ces axes.

— Le premier axe de toutes les analyses sépare toujours les prélèvements de grande saison froide du reste de l'année. (Tabl. I, fig. 1 à 4). L'événement écologique majeur d'un cycle saisonnier est bien la grande saison froide ; il semble même que le principal gradient saisonnier soit simplement un gradient thermique.

TABLEAU I

Contributions relatives à l'axe I, les plus importantes. La contribution moyenne $= \frac{100\ n}{N}$, avec N = nombre total de récoltes de la série, n = nombre de récoltes considérées. La comparaison de la contribution observée et de la contribution moyenne indique le rôle de ces récoltes dans la détermination de l'axe.

On voit que la grande saison froide est la période qui contribue le plus aux axes 1, ainsi que certaines récoltes de saison chaude (69-70). L'axe 1 est donc un axe thermique.

The most important «relative contributions» to first axis. The mean contribution $= \frac{100\ n}{N}$, *N being the total number of samples of the set, n being the number of samples considered. The comparison between observed and mean contribution shows the part of these samples in the determination of the axis.*

One see the great cold season is the most contributing period to the first axis, with some samples of the warm season (69-70). The first axis is therefore a thermal one.

AXE I	COMPOSANTES PRINCIPALES			CORRESPONDANCES		
	Récoltes	Contribution observée	Contribution moyenne	Récoltes	Contribution observée	Contribution moyenne
Côtière 69-70	du 23-9-69 au 14-10-69 n = 4	49 %	8 %	du 5 au 12-8-69 et du 2 au 30-9-69 n = 6	42 %	12 %
	16-4-69 28-1-70 24-3-70 n = 3	24 %	6 %	16-4-69 28-1-70 24-3-70 n = 3	25 %	6 %
Côtière 72-73	du 20-7-73 au 31-7-73 et du 4-9-73 au 28-9-73 n = 18	43 %	18 %	du 31-8-73 au 28-9-73 n = 9	39 %	9 %

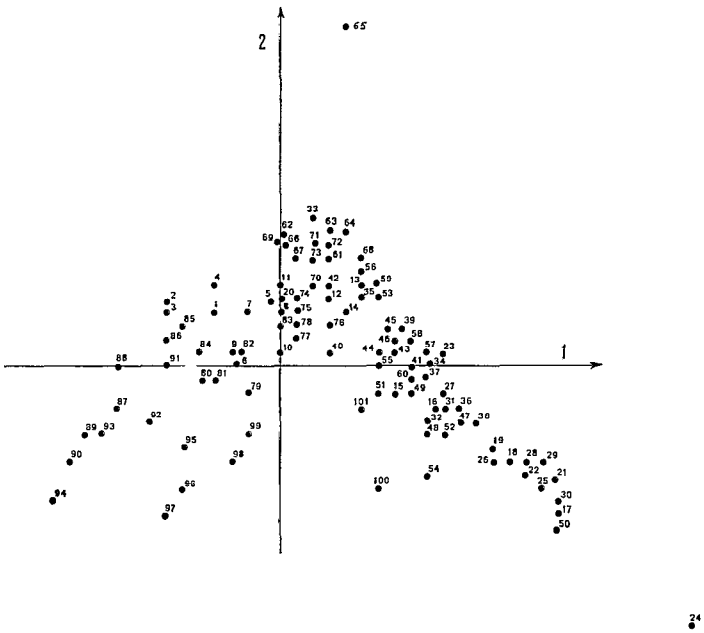

Fig. 8. — Analyse des correspondances de la côtière 1972-73. Projection des récoltes dans le plan (1, 2). Point 24 : 30.12.72 (eaux tropicales), point 65 : 18.6.73 (eaux de lagune). La date des autres récoltes est indiquée en annexe.

Correspondences analysis of the 1972-73 coastal station. Samples projection in the plan (1, 2). Point 24: 12.30.72 (tropical waters), point 65: 6.18.73 (lagoon waters). The other samples dates are given in appendix.

TABLEAU II

Contributions relatives à l'axe 2, les plus importantes. Elles proviennent essentiellement de récoltes du début et de la fin de la grande saison froide. L'axe 2 oppose donc le début et la fin de la saison froide. (cf. légende tabl. I).

The most important «relative contributions» to second axis. They are mainly issued from the beginning and the end of the cold season. Hence, the second axis opposes the beginning and the end of the cold season (see legend of table I).

AXE II	COMPOSANTES PRINCIPALES			CORRESPONDANCES		
	Récoltes	Contribution		Récoltes	Contribution	
		observée	moyenne		observée	moyenne
Côtière 69-70	du 24-6-69 au 30-7-69 n = 5	45 %	10 %	du 15-7-69 au 12-8-69 n = 4	35 %	8 %
	14-10-69 28-10-69 n = 2	8 %	4 %	23-9-69 28-10-69 n = 6	31 %	12 %
Côtière 72-73	du 18 au 22-6-73 n = 2	13 %	2 %	du 10 au 31-7-73 n = 8	34 %	8 %
	du 6 au 20-7-73 n = 5	9 %	5 %			
	du 13 au 15-9-73 n = 2	4 %	2 %	du 10 au 23-10-72 n = 4	6 %	4 %
	du 26-9 au 16-10-73 n = 6	20 %	12 %	du 31-8-73 au 19-10-73 n = 14	25 %	14 %

— Le deuxième axe des diverses analyses traduit aussi clairement une séparation entre la première et la seconde partie de la grande saison froide (juin-juillet-août et septembre-octobre). Les projections des points-récoltes sont un peu plus éloquentes que les contributions (fig. 1 à 4 et tableau II). Hydrologiquement, cette séparation correspond au moment où le sens de la variation thermique s'inverse. Le réchauffement succède au refroidissement. La seconde partie de la saison froide correspond en outre à la crue principale des fleuves.

— La signification du troisième axe diffère d'une analyse à l'autre (tabl. III), mais les récoltes de juin apparaissent presque toujours à une extrémité de cet axe, avec une contribution plus ou moins importante. Ce troisième axe met en valeur la saison des pluies sur le littoral (1re saison de décharge) et l'oppose parfois (fig. 5), à la saison des crues (2e saison de décharge).

TABLEAU III

Quelques contributions relatives à l'axe 3. L'importance de la première saison de décharge est assez nette pour l'axe 3, en particulier dans les analyses de correspondances (cf. légende tabl. I).

Some "relative contributions" to the third axis. The importance of the first flooding season is rather obvious for the third axis, particularly in the Correspondences Analysis (see legend of table I).

AXE III	Récoltes	Contribution	
Analyse		observée	moyenne
Correspondances 69-70	du 18-6-69 au 1-7-69 n = 3	11 %	6 %
Correspondances 72-73	du 5-6-73 au 6-7-73 n = 9	44 %	9 %
Composantes principales 72-73	du 25-5-73 au 6-7-73 n = 11	22 %	11 %

Ces notions de « coupures » et de « gradients » se recoupent et vont permettre de définir des « saisons écologiques ».

2.1.2. Saisons écologiques

On peut déterminer une « saison écologique » par l'ensemble des récoltes pouvant être rassemblées sous une même enveloppe, dans les premiers plans factoriels (Binet *et al.* 1972 a et c). Cette méthode n'est possible que lorsque le nombre de récoltes n'est pas trop important. Elle a été utilisée pour l'analyse des correspondances du cycle 69-70 (fig. 6).

Mais le cycle 72-73 est assez différent. Le nombre et la date des « coupures » dans les deux cycles sont à comparer avec la répartition des points récoltes sur un diagramme TS (fig. 9 et 10). Dans la première série, les observations ne se répartissent pas de façon continue dans l'espace TS, elles sont relativement groupées par « saisons hydrologiques » ; tandis que les observations de la seconde série se répartissent sans solution de continuité et se prêtent mal à la définition de saisons. Nous utiliserons donc essentiellement le premier cycle pour définir les « saisons

TABLEAU IV

Limites écologiques de la grande saison froide et des saisons de décharge qui l'accompagnent.

GSF 1 et GSF 2 = 1re et 2e partie de la saison froide
SD 1 et SD 2 = 1re et 2e saison de décharge

Ces dates sont obtenues à l'aide des analyses en composantes principales (Pr) ou des correspondances (Co). Il n'est pas possible de déterminer une date au passage de la 2e saison de décharge à la petite saison chaude en 1972, puisqu'il n'y a pratiquement pas eu de crues.

Ecological boundaries of the great cold season and of the flooding seasons.

GSF 1, GSF 2: first and second cold season
SD 1, SD 2: first and second flooding season

These dates are obtained via Principal Component Analysis (Pr) or Correspondences Analysis (Co). In 1972 the flooding season was almost inexistent.

	Saisons	Dates (début : D, fin : F)			T °C	S ‰ (à 10 m)
1969	SD 1	D	18-6	(Pr, Co)	26.3	31.0
		F	9-7	(Pr, Co)	23.6	34.1
	GSF 1	D	15-7	(Pr, Co)	23.6	33.7
		F	18-8	(Co)	17.4	35.7
		F	16-9	(Pr)	18.6	35.8
	GSF 2	D	2-9	(Co)	18.6	35.8
		D	23-9	(Pr)	18.7	35.8
		F	14-10	(Pr, Co)	21.6	35.5
	SD 2	D	21-10	(Pr, Co)	22.4	35.5
		F	28-10	(Pr, Co)	24.4	34.9
1972	GSF 2	F	28-9	(Co)	22.0	35.5
1973	SD 1	D	5-6	(Co)	27.9	34.7
		F	6-7	(Pr)	22.0	35.3
	GSF 1	D	10-7	(Pr)	21.4	35.4
		F	20-8	(Pr)	18.6	35.8
	GSF 2	D	22-8	(Pr)	20.5	35.7
		F	28-9	(Pr)	21.8	35.3

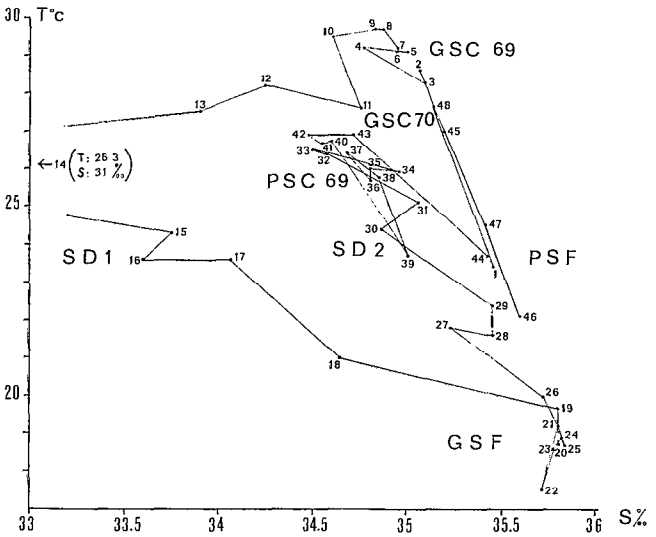

Fig. 9. — Station côtière 1969-70, diagramme TS à 10 m. La date des observations est indiquée en annexe.
Coastal station 1969-70, TS diagramm at 10 m. The observations dates are given in appendix.

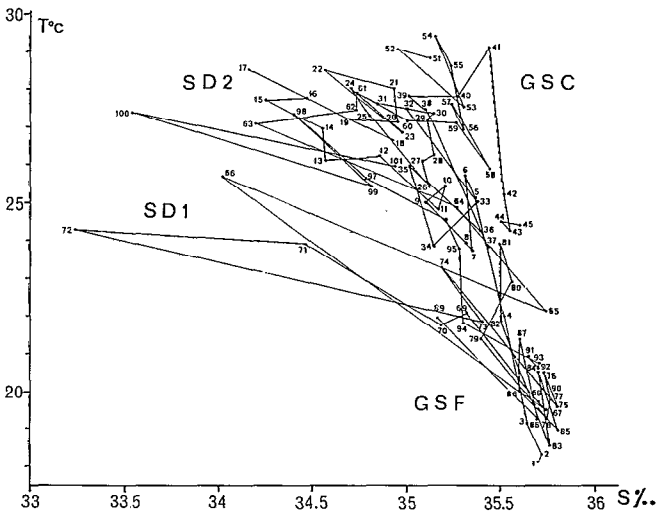

Fig. 10. — Station côtière 1972-73, diagramme TS à 10 m La date des observations est indiquée en annexe.
Coastal station 1972-73, TS diagramm at 10 m. The observations dates are given in appendix.

écologiques » et étendrons ces définitions au second, dans la mesure du possible (cf. tabl. du chapitre I).

L'opposition des saisons chaudes et froides est la première caractéristique des cycles planctoniques étudiés. La grande saison froide comprend une phase de refroidissement (mi-juillet - fin août), puis une phase de réchauffement (septembre - mi-octobre). Elle est précédée par une période d'établissement (1er juin-15 juillet) au cours de laquelle interviennent deux phénomènes très différents.

— une importante dessalure se fait sentir (pluies et crues côtières), c'est la première « saison de décharge »,

— les eaux se refroidissent sous l'influence des premiers upwellings.

La crue des grands fleuves (septembre à novembre) crée une seconde « saison de décharge » dont l'originalité n'apparaît qu'entre la fin de la grande saison froide (mi-octobre) et le début de la petite saison chaude (novembre-décembre). En fait, cette période de crue coïncide approximativement avec la deuxième partie de la saison froide.

Puis, du début de novembre jusqu'à la fin de mai, pendant la période correspondant aux petites saisons chaude et froide et à la grande saison chaude (hydrologiques), il est difficile de tracer des frontières dans l'ensemble de récoltes. Les conditions hydrologiques sont instables (refroidissements fréquents et brefs) et les populations ne sont pas tranchées : elles oscillent autour d'un état d'équilibre en 69-70 et évoluent lentement en 72-73 (cf. § 4). Certaines récoltes ont des compositions très caractéristiques d'eaux chaudes, bien qu'elles n'aient pas nécessairement été prélevées dans les eaux les plus chaudes (1).

TABLEAU V

Liste des récoltes les plus caractéristiques des eaux chaudes : guinéennes ou tropicales. PSC, GSC : petite et grande saisons chaudes.

List of the most characteristic samples for warm or tropical waters. PSC, GSC: small warm season, great warm season.

	1969-1970			1972-1973		
	Dates	T °C à 10 m	S ‰ à 10 m	Dates	T °C à 10 m	S ‰ à 10 m
P.S.C.				29-12-72	28.0	34.7
G.S.C.	16-4-69 au 12-5-69	29.1	34.9	27-4-73	28.8	35.1
	28-1-70	29.5	34.6			
	24-3-70	26.7	34.6			
		27.6	35.1			

(1) La relation entre les caractéristiques hydrologiques d'une eau et la composition spécifique de son plancton est assez complexe, elle dépend évidemment des masses d'eaux superposées au même instant (et échantillonnées simultanément) et de leur évolution antérieure ; ou actuelle : pour une température donnée, un écosystème est dans un état différent selon que le milieu

2.2. Variations annuelles

Il existe des différences hydrologiques importantes entre les années 69-70 et 72-73. En 1969 et 1970, des refroidissements profonds mais brefs ont lieu en février et mars. En 1973, ces refroidissements sont plus nombreux, plus longs et très sensibles jusqu'en avril : il n'y a pas une petite saison froide nettement distincte de la grande saison chaude. Les grandes saisons froides diffèrent également d'une année sur l'autre. En 1969 et 1972, la température s'abaisse régulièrement de début juin à fin août, tandis qu'en 1973, plusieurs remontées de température se produisent, dont deux très importantes du 6 au 14 juillet et du 10 au 18 août. En 1973, il y a donc des refroidissements tout au long de la saison chaude et des réchauffements au cours de la saison froide. Les saisons plus tranchées en 1969 en font une année plus typique, du point de vue hydrologique.

Les précipitations et les crues n'ont pas été identiques non plus. Hydrogramme et pluviogramme de 1969 sont assez proches des moyennes pluri-annuelles, hormis le fait que les crues se sont prolongées en novembre. Au contraire, la grande sécheresse du Sahel s'est traduite par une quasi-absence de crue en septembre-octobre 1972. En 1973, les précipitations sont abondantes en juin, mais la crue de septembre-octobre est plus faible que la normale (*in* BINET, 1976).

Les deux séries de récoltes n'ont pas été effectuées avec le même filet (I.C.I.T.A. et W.P. 2). Il faut donc tenir compte de ce que les récoltes de 69-70 ont vraisemblablement mieux capturé les espèces plus grosses et plus vagiles et que les récoltes de 72-73 ont certainement mieux recueilli les espèces petites *(Paracalanus scotti, Oithona nana, Oncaea curta)*.

Néanmoins, ces différences hydrologiques se sont répercutées sur le plan biologique : on a vu (BINET, 1977 b) qu'au mois d'août 1973 *Calanoides carinatus* pouvait disparaître et être remplacé par *Undinula vulgaris*, espèce d'eaux chaudes exclusivement.

Les analyses d'inertie, en particulier la méthode des correspondances, traduisent bien les différences des deux cycles : les points-récoltes sont facilement regroupables en « saisons écologiques » en 69-70, non en 72-73 (fig. 6 et 8). En effet, les projections des récoltes de novembre 72 à mai 73 sont éparpillées le long de la bissectrice des axes 1 et 2 (traduisant l'influence des refroidissements et des réchauffements. D'autre part, les secondes parties des saisons froides 72 et 73 ne sont pas superposées, mais décalées le long du 2e axe à cause de la moins grande abondance de *Calanoides carinatus* et de la plus grande abondance de *Centropages chierchiae* et *Temora turbinata* en grande saison froide 73 (BINET et SUISSE DE SAINTE CLAIRE, 1975 ; BINET, 1977 b), anomalies à comparer au moindre refroidissement de 1973 et à l'absence de crues en 1972.

Il peut être intéressant de regrouper les deux cycles dans une même analyse, en les pondérant pour tenir compte du nombre différent de récoltes. L'analyse en composantes principales des corrélations entre espèces, attribue aux différentes espèces le même rôle et atténue donc considérablement ce qui fait l'originalité d'une saison donnée au cours des diverses années. Cette originalité est au contraire bien mise en évidence par l'analyse des correspondances : le premier axe isole les prélèvements de grande saison froide et le deuxième axe sépare les saisons froides des diverses années suivant un gradient d'intensité du refroidissement (de la saison froide 72 à celle de 69 en passant par celle de 73) (fig. 11). Les varia-

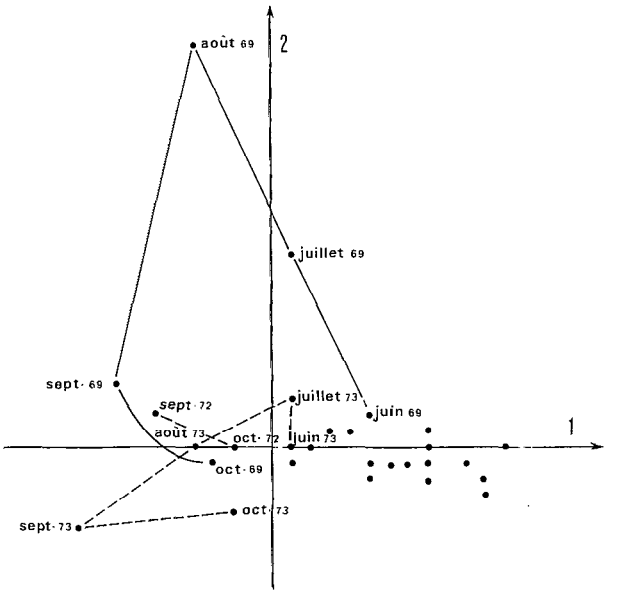

Fig. 11. — Analyse des correspondances des cycle 69-70 et 72-73 de la station côtière. Le premier axe sépare les mois froids du reste de l'année, le deuxième axe traduit les différences de refroidissement d'une année à l'autre.

Correspondences analysis of the 69-70 coastal station cycles. The first axis separates the cold months from the others. On the second axis the water cooling differences between the two years can be seen.

gagne ou perd des sels nutritifs. C'est donc la position des espèces par rapport à l'ensemble des récoltes dans un espace factoriel dual (correspondances) et l'expérience de l'écologiste, qui permettent d'affirmer que la composition de ces récoltes est caractéristique des eaux chaudes.

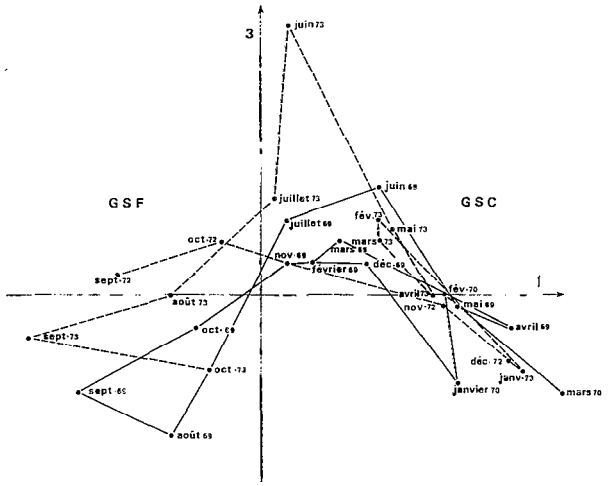

Fig. 12. — Analyse des correspondances des cycles 69-70 et 72-73 de la station côtière. Projection des barycentres mensuels des observations dans le plan (2, 3,). Le troisième axe indique un apport d'eau lagunaire lors de la première saison de décharge.

Correspondences analysis of the 69-70 coastal stations. Monthly barycentres projections of the observations in the plan (2, 3). The third axis indicates a lagoon waters incoming during the first flood season.

tions d'abondance de *Calanoides carinatus* d'une année à l'autre sont responsables de ce gradient puisque 73 % de l'inertie du 2e axe est imputable à cette espèce. Les deux premiers axes traduisent un gradient chaud-froid (mieux exprimé par leur bissectrice), mais le gradient du 1er axe est saisonnier, celui du 2e est annuel. Sur le 3e axe apparaît le mois de juin 1973, responsable de 23,4 % de l'inertie de l'axe (fig. 12). L'originalité de ce mois est due à de petites espèces mieux récoltées qu'en juin 1969 à cause du filet : *Paracalanus parvus* (20 % de l'inertie de l'axe), *P. scotti* (16 %) qui échappait presque totalement au filet I.C.I.T.A. en 1969, et enfin *Acarlia clausi* (10 %).

2.3. Variations saisonnières sur l'ensemble du plateau

Les analyses factorielles des radiales Bassam montrent beaucoup de points communs avec celles de la côtière effectuées pendant la même période (cycle 69-70), en particulier l'analyse des correspondances : opposition de la grande saison froide par rapport au reste de l'année sur le 1er axe, opposition de la première et de la seconde partie de la saison froide sur le 2e axe (fig. 13). La projection des barycentres des 3 stations montre le sens du gradient côte-large sur l'ensemble de l'année. Ce gradient est plus net en composantes principales (fig. 14) : les points récoltes des deux premières stations (fonds de 30 et de 50 m) sont très distincts de ceux de la station 3 (fonds de 200 m), dans le plan (1,2). Mais cette opposition correspond à un gradient d'abondance : les stations 1 et 2 ont respectivement des abondances 3,9 et 3,4 fois supérieures à celles de la station 3. Le gradient côte-large est en effet moins net dans l'analyse des correspondances (cf. § 1.1.1.2. sur la sensibilité des divers types d'analyse aux différences de richesse des observations).

Les variations saisonnières des deux premières stations sont très semblables, mais elles n'ont pratiquement pas de points communs avec la troisième station en dehors des saisons froides. Dans le plan (1,2) de l'analyse des correspondances, il ne semble pas justifié de séparer les points-récoltes des 3 stations du 30.7 au 26.9 ou au 23.10.69, tandis que pendant le restant de l'année, on peut séparer les récoltes des stations 1 et 2 de celles de la station 3. En correspondances, cette homogénéité des peuplements du plateau et du proche large en grande saison froide n'apparaît pas de façon très nette, puisque dans le plan (2,3) le groupe de grande saison froide éclate entre les diverses stations (Binet *et al.*, 1972 c).

La technique de l'« arbre de longueur minimum » est plus éloquente. On constate que les récoltes de la station 3 sont en général reliées entre elles, assez éloignées les unes des autres, à l'extrémité du dendrite (fig. 15). Il y a quelques exceptions à ce schéma ; en grande saison froide et en mars et juin 1969. Dans les 3 derniers cas existe un facteur écologique uniformisant les conditions sur toute la largeur du plateau :

(a) En grande saison froide, il y a résurgence d'eaux profondes à la côte, puis dérive de cette eau, en surface, vers le large.

(b) En mars 1969, bien que les eaux soient chaudes (28 à 29 °C à 10 m), les peuplements sont encore influencés par les refroidissements antérieurs, brefs mais intenses : en analyse des correspondances, les points-récoltes des 3 stations se projettent parmi ceux de fin de saison froide (octobre 1969) ; nous avions vu que les récoltes de la station côtière du même mois gardaient la trace d'une influence froide (fig. 6).

(c) Début juin, le refroidissement est presque insensible sur la radiale, mais il y a une forte dessalure jusqu'à 10 m (33.2 à 34.1 %) diminuant de la côte vers le large.

A l'exception de ces 3 situations où il y a une forte ressemblance entre les pêches des 3 stations (distances faibles), il existe une séparation assez nette entre les peuplements du plateau proprement dit (fonds de 30 et de 50 m) et ceux des accores (fonds de 200 m).

On devrait s'attendre à ce que les points-récoltes

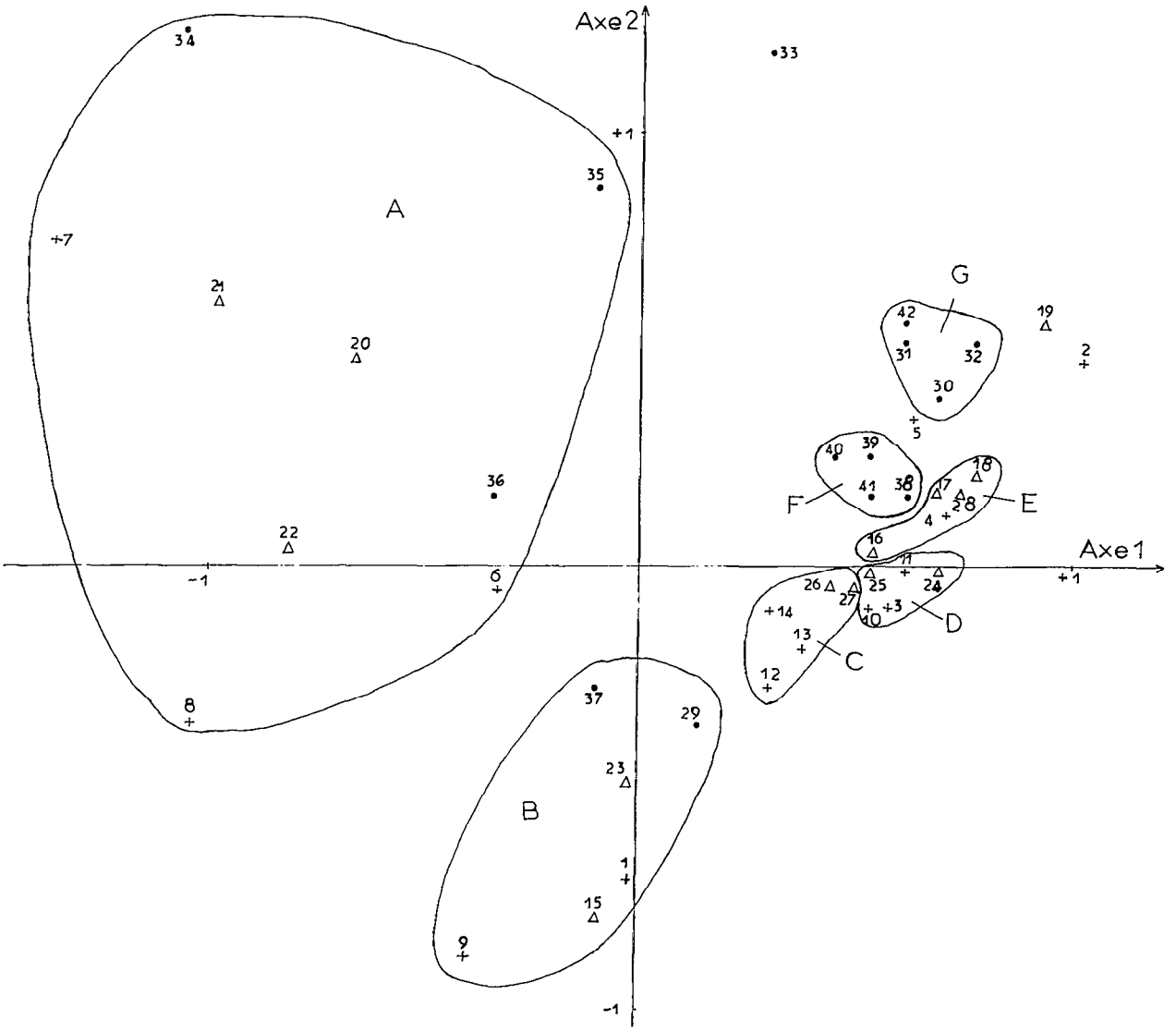

Fig. 13. — Analyse des correspondances de la radiale Bassam. Projection des récoltes dans le plan (1, 2). + : station 1 (fonds de 30 m), △ : station 2 (fonds de 50 m) ; ● : station 3 (fonds de 200 m).
Les dates des récoltes sont indiquées en annexe. A : grande saison froide ; B : fin de petite saison froide et de grande saison froide ; C : petite saison froide néritique ; D : petite saison chaude néritique ; E : grande saison chaude néritique ; F : petites saisons aux accores ; G : grande saison chaude aux accores.

Bassam transect correspondences analysis. Samples projection in the plan (1, 2). Samples dates are given in appendix. +: station 1 (30 m depth) ; △: station 2 (50 m depth) ; ●: station 3 (200 m depth).
A: *great cold season ;* B: *end of small and great cold seasons ;* C: *neritic small cold season ;* D: *neritic small warm season ;* E: *neritic great warm season ;* F: *small seasons over the edge of the shelf ;* G: *great warm season over the edge of the shelf.*

de la station de 50 m soient souvent situés aux nœuds de ramification, puisque cette station se trouve entre celles de 30 et 200 m. Or, les points représentatifs de la station de 30 m sont en général proches les uns des autres, alors que pour joindre entre eux les points-récoltes de la station 50 m, il faut fréquemment passer par ceux de la station de 30 m. Cette anomalie disparaît avec la suppression de quelques récoltes des fonds de 30 m.

La majorité des points-récoltes de la station de 200 m sont reliés directement les uns aux autres, mais avec des distances importantes. Les distances entre points-récoltes sont faibles pour la station de 30 m et augmentent au fur et à mesure qu'on

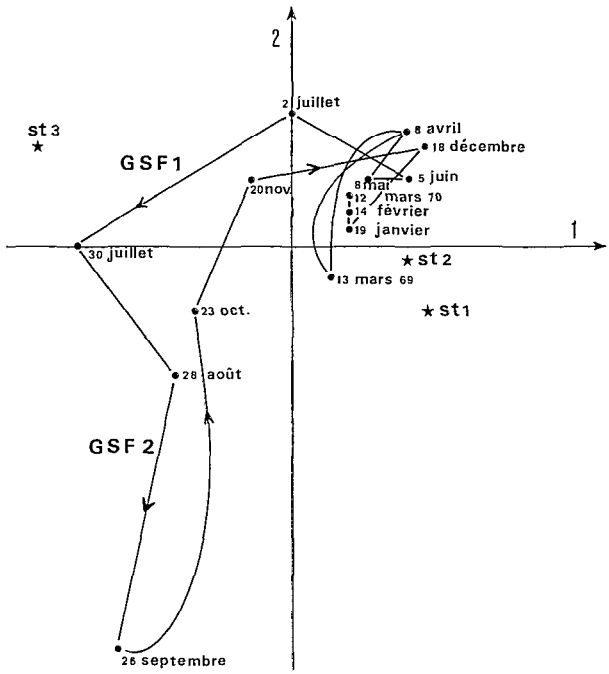

Fig. 14. — Analyse en composantes principales de la radiale Bassam. Projections des barycentres de chaque radiale et des 3 stations (30, 50 et 200 m) dans le plan (1, 2). GSF 1, GSF 2 : première et seconde partie de la saison froide.

Bassam transect principal component analysis. Barycentres projections of each transect and 3 stations (30, 50, 200 m depth) in the plan (1, 2). GSF 1, GSF 2: first and second part of the great cold season.

s'éloigne vers la périphérie de l'arbre, qui correspond souvent aux points-récoltes de la station de 300 m. On pourrait interpréter ces particularités de la façon suivante :

— Il existe près de la côte (station 30 m) des populations qui évoluent avec les variations saisonnières du milieu (influences terrigènes, upwellings...) ; les distances entre récoltes sont faibles. La plupart de ces récoltes sont au centre du dendrite.

— Au milieu du plateau (station 50 m) les influences saisonnières sont encore très nettes. Dans la mesure où les points-récoltes de cette station ne peuvent être reliés entre eux que par l'intermédiaire de ceux de la station de 30 m, on peut dire que l'évolution des populations au-dessus des fonds de 50 m dépend davantage de celle des populations des fonds de 30 m, que de la sienne propre.

— Au-dessus du talus (station 200 m), les populations ne se rattachent à celles du reste du plateau que lorsqu'il y a un refroidissement et un apport d'eau profonde près de la côte.

Durant les petite et grande saisons chaudes, les populations du talus s'éloignent de celles du plateau et sont également très distantes les unes des autres, comme si leur évolution était entièrement distincte de celles des populations côtières. Les différents états de ces populations sont tellement éloignés les uns des autres que l'on peut se demander s'il s'agit de l'évolution d'une même population ou bien d'un changement de faune, par remplacement de masses d'eau du large.

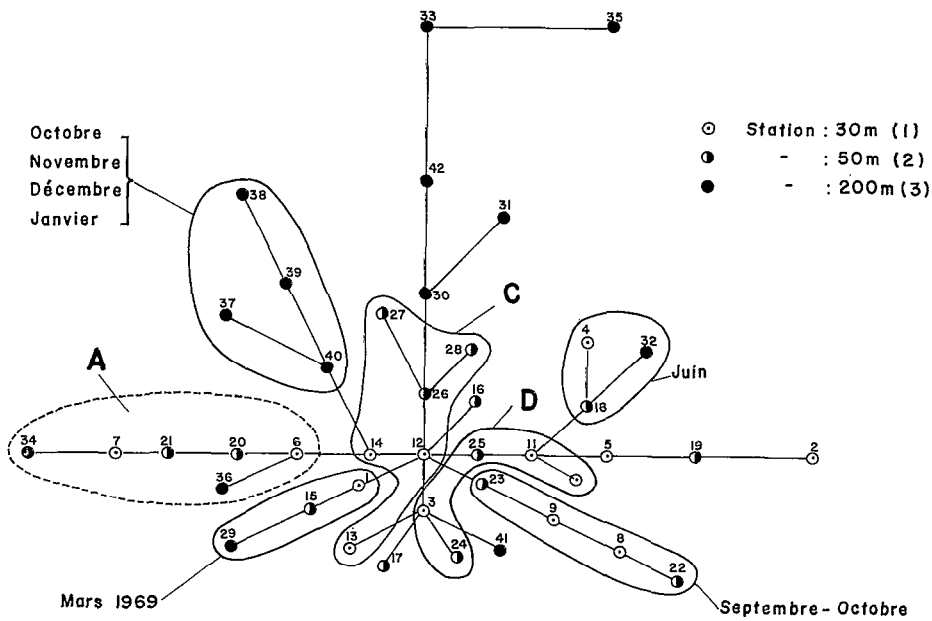

Fig. 15. — Arbre de longueur minimum de la radiale Bassam. Les dates des récoltes sont indiquées en annexe. Cf. Légende fig. 13.

Bassam transect Minimum Spanning Tree. Samples dates are given in appendix. See legend of fig. 13.

Nous retrouvons ce qui semble un caractère général des variations zooplanctoniques au-dessus d'un plateau continental en milieu tropical, lorsqu'il est soumis à un régime d'upwellings saisonniers (BINET et DESSIER, 1971 ; BINET, GABORIT et ROUX, 1972) :

— uniformisation relative des peuplements durant les périodes froides à cause de la dérive superficielle vers le large ;

— séparation entre les populations du plateau et celles du large en période de réchauffement.

Il est difficile de se prononcer sur l'importance de la première saison des pluies et de la saison des crues sur toute la largeur du plateau, faute de prélèvements assez nombreux durant cette période courte et faute d'un filet adapté aux petites espèces caractéristiques du mois de juin. Néanmoins, l'importance des dessalures et l'isolement des récoltes de début juin (par l'arbre de longueur minimum) laisse supposer que cette influence pourrait être très importante pour les peuplements planctoniques. On a vu en effet (BINET, 1977 a) qu'un des maximum d'abondance des Crustacés Décapodes se produisait en juin, et qu'il y avait pour plusieurs taxons (dont les Copépodes) une légère augmentation des effectifs durant ce mois.

2.4. Variations circadiennes, structures verticales

La migration verticale du zooplancton au cours d'une période nycthémérale est couramment admise, bien qu'elle soit délicate à observer en eaux peu profondes (BINET, 1977 a et b). Nous voudrions exposer comment quelques méthodes d'analyse globale des peuplements peuvent parfois mettre ce phénomène en évidence. Les dates des séries nycthémérales ont été choisies de façon que la situation hydrologique soit caractéristique d'une saison donnée. Il faut néanmoins tenir compte de ce qu'il ne s'agit que d'observations ponctuelles. Elles coïncidaient toujours avec la période de nouvelle lune.

Les profondeurs échantillonnées correspondent approximativement aux immersions suivantes :

	P_1	P_2	P_3	P_4
Septembre 71.....	0-13	13-26	26-39	39-52 m
Décembre 71.....	0-14	14-28	28-42	42-56 m
Juin 72.....	0-13	13-26	26-39	39-52 m
Mai 73.....	0-11	11-22	22-33	33-44 m

Tandis que les heures des récoltes sont environ : 12, 15, 18, 21, 0, 3, 6, 9, 12 heures.

2.4.1. DIVERSITÉ ET POURCENTAGE PAR NIVEAU TROPHIQUE

D'une façon générale la diversité spécifique croît avec la profondeur (BINET et DESSIER, 1972) en même temps que la proportion de Copépodes carnivores (VINOGRADOV, 1970).

Plusieurs auteurs ont observé une corrélation élevée entre la diversité et le pourcentage de Copépodes appartenant à un niveau trophique : (corrélation positive entre diversité et carnivores, négative entre diversité et herbivores+omnivores), (LONGHURST, 1967 ; TIMONIN, 1971 ; BAINBRIDGE, 1972 ; BINET, 1973). Il est probable que ces corrélations n'ont été obtenues que parce que la proportion d'herbivores (s.l.) était supérieure à 50 %, ce qui est très généralement le cas. Mais on s'aperçoit que la corrélation devient mauvaise lorsque la proportion d'herbivores (s.l.) est inférieure à 50 %. Il semblerait qu'il existe non pas une, mais deux relations, entre diversité et taux d'herbivores. La corrélation serait négative avec le niveau trophique dominant et positive avec le niveau trophique non dominant.

Mais peut-on utiliser ces indices de diversité et de niveau trophique pour montrer des variations de structure des peuplements au cours d'un nycthémère ? (fig. 16, 17, 18).

En septembre (21-22/9/1971), la diversité de la couche superficielle augmente durant les heures obscures. Il y a en effet une certaine accumulation des Copépodes dans les niveaux supérieurs vers 21 h et de 3 h à 6 h, mais vers minuit, il y a une dispersion sur toute la hauteur d'eau.

En décembre (16-17/12/1971), c'est une diminution de la diversité qui se produit du crépuscule jusqu'à l'aube dans la couche des 10 premiers mètres. Cette baisse de diversité est accompagnée d'un fort accroissement des herbivores (en valeur relative et absolue). Un important déplacement de population peut donc produire sur la diversité deux effets inverses : en septembre, la diversité de la première couche s'élève pendant la nuit, qu'il y ait ou non augmentation des effectifs ; en décembre, la diversité diminue pendant la nuit sous l'effet d'un déplacement massif d'herbivores.

En mai (3-4/5/1973), on assiste à une augmentation de la diversité des profondeurs intermédiaires dans le courant de la nuit ; il se produit simultanément une augmentation des herbivores qui atteignent la surface. Autrement dit, durant les périodes chaudes à thermocline marquée, relativement profonde (décembre, mai), les herbivores qui vivent en moyenne à ce niveau, où se trouve le maximum de phytoplancton, le quittent et montent vers la surface pendant les heures d'obscurité. Le mobile de cette migration ne semblant pas d'ordre trophique,

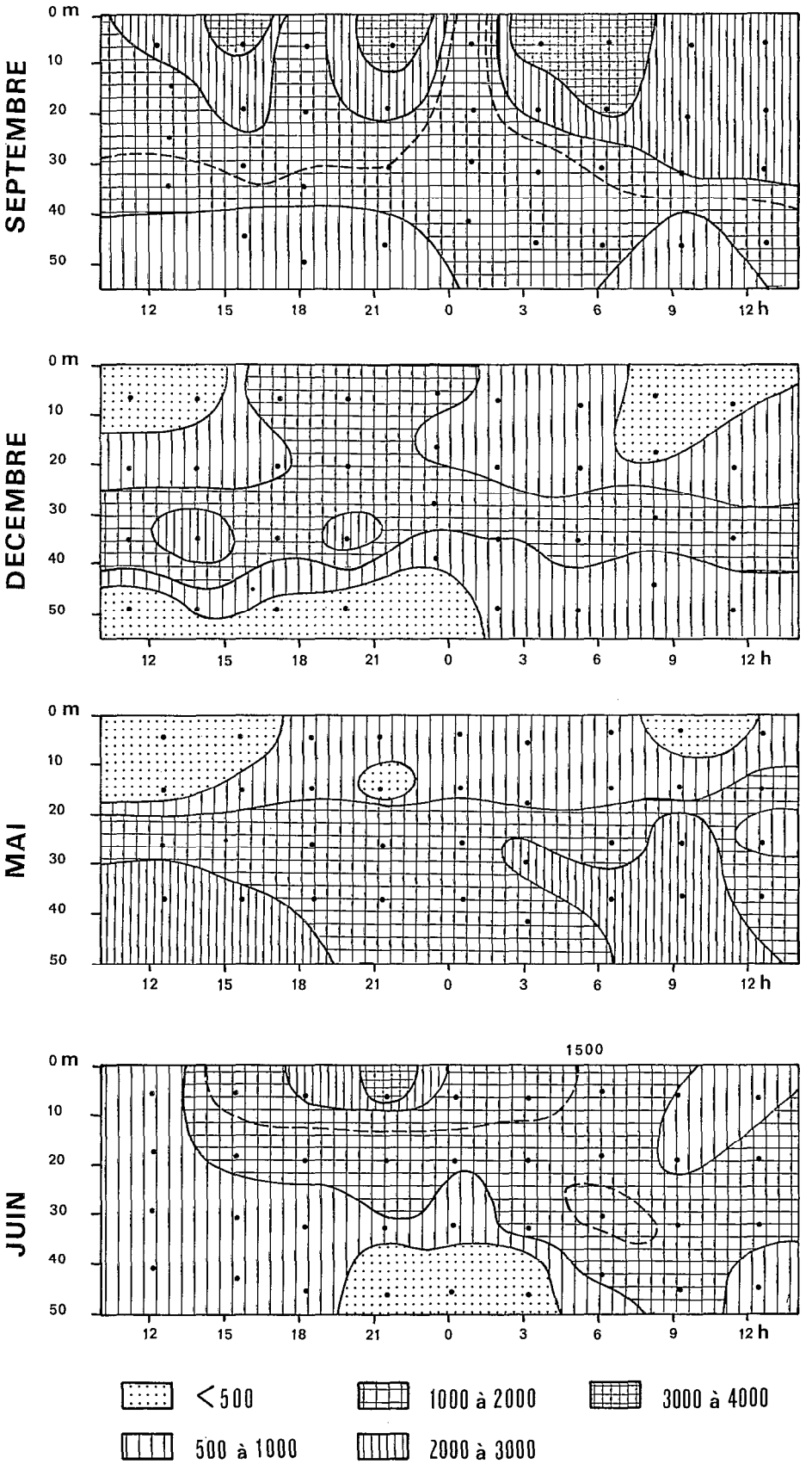

Fig. 16. — Séries nycthémérales : Effectif total des Copépodes/m³.
Circadian sampling: total number of Copepods/m³.

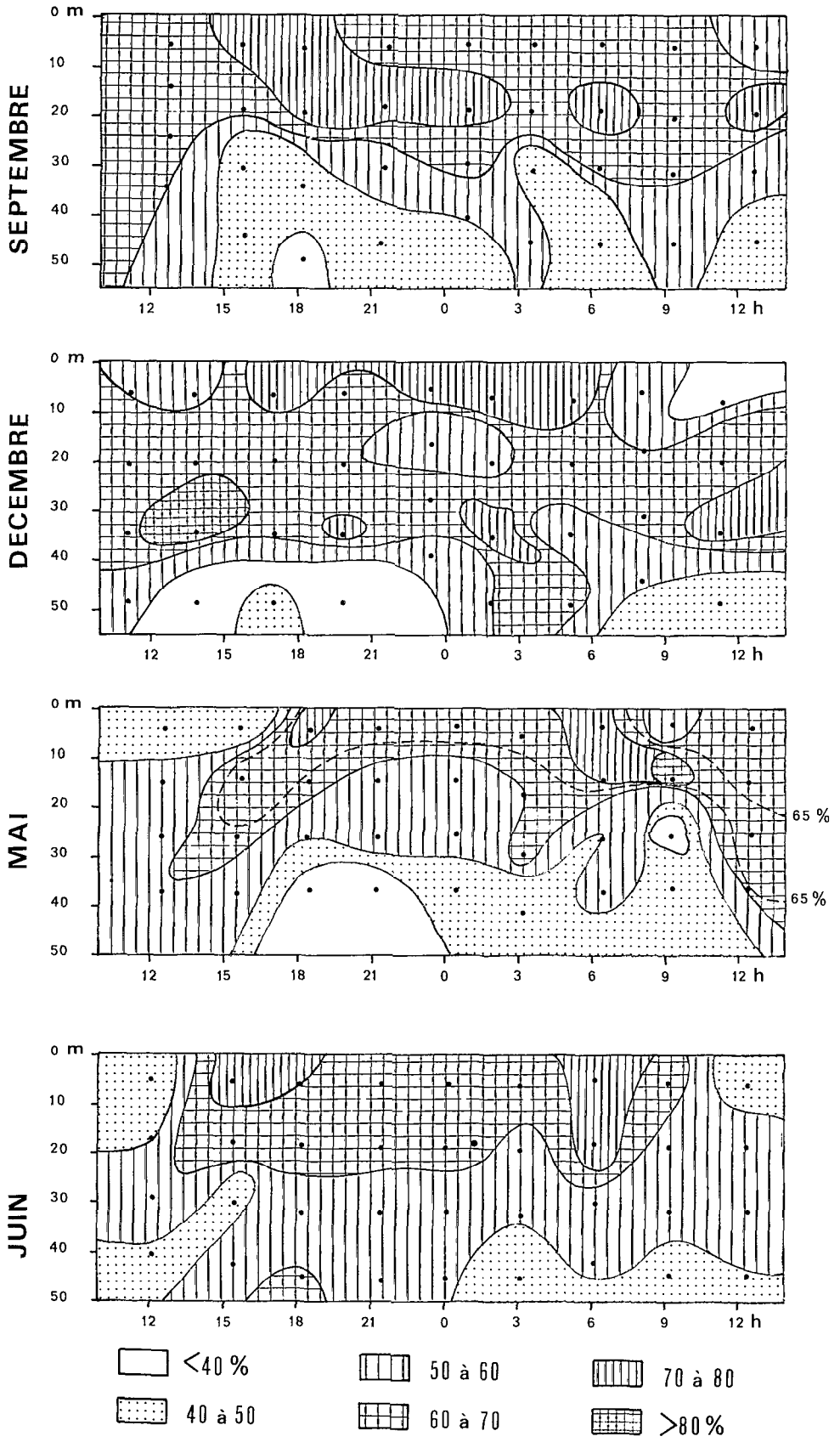

Fig. 17. — Séries nycthémérales: Pourcentage d'herbivores s.l. (herbivores + omnivores) exprimé par rapport au nombre de Copépodes
Circadian sampling: Percent of herbivorous s.l. *(herbivorous* s.s. + *omnivorous).*

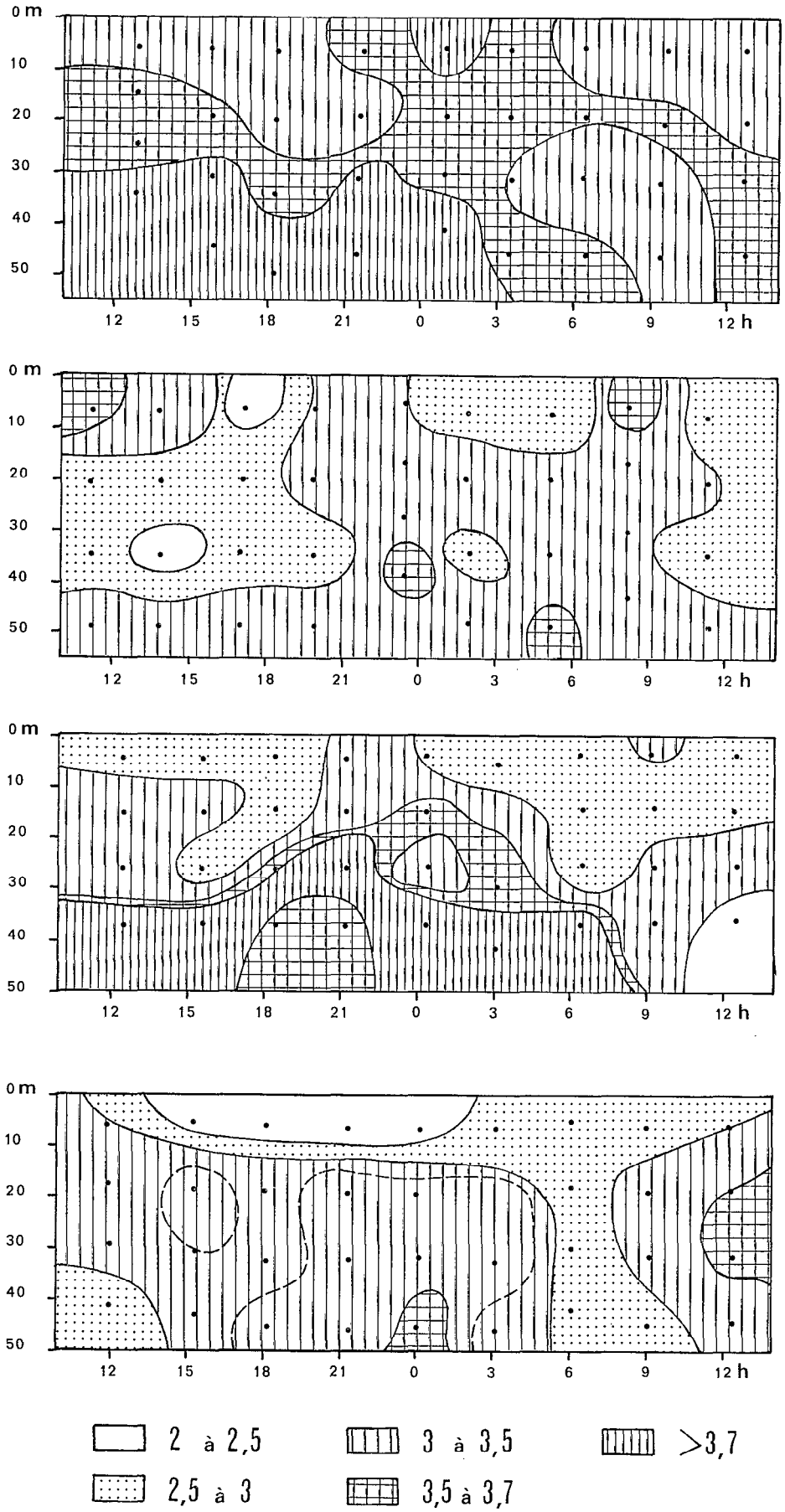

Fig. 18. — Séries nycthémérales : Diversité spécifique des Copépodes (bits/individu). De haut en bas : sorties de septembre, décembre, mai et juin.

Circadian sampling: Specific diversity (Shannon's index) of Copepods (bits/individual). From the top: September, December, May and June cruises.

on pourrait lui envisager d'autres explications, telles que la reproduction (BINET, 1977 b).

En juin (20-21/6/1972), on ne discerne pas de périodicité nette, ni pour la diversité, ni pour les niveaux trophiques. La diversité de la couche superficielle reste toujours basse et à 6 h, elle est très faible sur toute la hauteur d'eau, tandis que les effectifs de l'ensemble des Copépodes, et plus particulièrement des herbivores, sont élevés. Ces peuplements à faible diversité et densité relativement élevée correspondent à une incursion d'eau chaude et dessalée qui chasse progressivement (et vraisemblablement temporairement) les eaux plus froides, qui occupaient les niveaux inférieurs. L'extension maximale de ces eaux chaudes et dessalées se produit vers 6 h, elle correspond au minimum de diversité sur toute la hauteur d'eau.

Diversité et pourcentage d'animaux par niveaux trophiques peuvent renseigner sur les migrations nycthémérales, à condition d'être utilisés avec prudence, un même mouvement (ascension nocturne) pouvant accroître ou diminuer la diversité, selon l'importance et la nature des populations migrantes.

2.4.2. ANALYSES MULTIVARIABLES

Généralités

On a effectué 3 types d'analyses sur chaque cycle : à partir de l'indice d'Ochiai, à partir des corrélations interspécifiques (composantes principales), à partir de la distance du χ^2 (correspondances). Les données sont constituées par les présence-absence (Ochiai), ou les effectifs, de l'ensemble des espèces rencontrées à Abidjan. Dans aucun des cycles, la totalité de ces espèces n'est présente. Il s'ensuit que dans l'analyse « Ochiai », le seul rôle du premier axe est de séparer les espèces présentes des espèces absentes. Le deuxième axe est lié aux profondeurs et l'influence du temps n'apparaît que sur le 3e axe. Cette analyse est donc inadaptée au problème posé. Il est vraisemblable qu'en limitant les données aux seules espèces présentes, les résultats seraient plus intéressants. Il est néanmoins probable que dans un espace et une durée aussi limités, la seule connaissance de la présence ou de l'absence d'une espèce soit une information insuffisante pour décrire un cycle nycthéméral.

L'analyse en composantes principales des corrélations entre espèces est plus intéressante. Le 1er axe est lié aux profondeurs, les axes suivants au temps : opposition midi-minuit, aube-crépuscule, 9 h-21 h, ou même midi-midi, d'un jour au suivant. Dans ce dernier cas, il y a une évolution des peuplements au cours de 24 h (vraisemblablement par remplacement des masses d'eau) ; cette évolution se fait dans une direction déterminée, elle n'est pas cyclique.

Ce type d'analyse est plus intéressant que le précédent, nous en retiendrons notamment deux classements des espèces suivant la profondeur : en septembre et en mai, soit pendant les grandes saisons froide et chaude (tabl. X et XI). On remarquera des différences dans le classement des espèces au cours des deux saisons : *Temora stylifera* et *T. turbinata* sont, entre autres, plus abondants dans les eaux superficielles en septembre et dans les eaux profondes en mai ; les modifications du milieu ont entraîné des changements dans la répartition verticale des espèces : les eaux à 20 °C, riches en phytoplancton, sont en surface en septembre, au-dessous de 40 m en mai.

L'analyse en composantes principales des corrélations entre espèces est donc fort utile en ce qui concerne le classement des espèces, notamment suivant le gradient de profondeur. Cette analyse souffre néanmoins d'un défaut déjà signalé : il peut apparaître parmi les récoltes un gradient lié à l'abondance. C'est en particulier le cas de la série de décembre 1971 : les récoltes des profondeurs 28 à 42 m sont isolées dans le plan (2,3) parce qu'elles sont les plus riches. Une autre particularité de cette analyse : accorder le même poids à chaque espèce, est un inconvénient si l'on s'intéresse à la structure globale du peuplement. A niveau trophique équivalent, une espèce peu abondante (même si sa présence ne résulte pas d'un accident d'échantillonnage) contribue vraisemblablement peu à l'écosystème. Une analyse en composantes principales des corrélations entre récoltes, pallierait ces défauts, mais n'apporterait plus la même information sur les espèces.

Il semble que dans le cas présent, l'analyse des correspondances soit la plus adaptée, parce que la pondération ne va pas jusqu'à attribuer un rôle identique à une espèce rare et à une espèce fréquente, et parce que observations et variables, aux barycentres les unes des autres, permettent une interprétation plus aisée.

Résultats (fig. 19 à 22)

On a projeté dans le sous-espace des premiers axes factoriels les barycentres des groupes de récoltes par profondeur (P_1 à P_4) et selon les 9 instants du nycthémère. La visualisation de ces barycentres montre que, d'une façon générale, les récoltes du milieu de la journée, ou même de la journée entière, sont proches des barycentres des deux premières profondeurs, tandis que les récoltes de nuit se rapprochent des barycentres des profondeurs inférieures. Les caractères « superficiel » et « diurne » sont liés et s'opposent aux caractères « profond » et « nocturne ». Il convient néanmoins d'examiner séparément les quatre cycles.

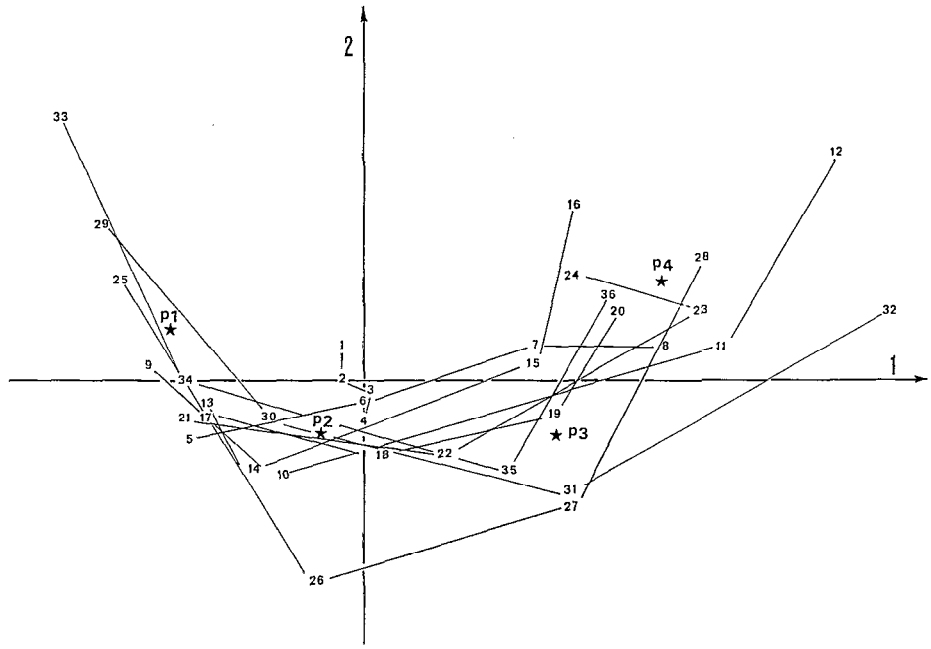

Fig. 19. — Analyse des correspondances du cycle nycthéméral de septembre. Projection des récoltes et des barycentres des profondeurs dans le plan (1, 2). La structure se modifie peu au cours des 24 h. La numérotation des récoltes est indiquée en annexe.

Correspondences analysis of the September circadian cycle. Projection of samples and barycentres of immersions in the plan (1, 2). Few modification in the structure occurs during 24 h. Samples numbers signification is given in appendix.

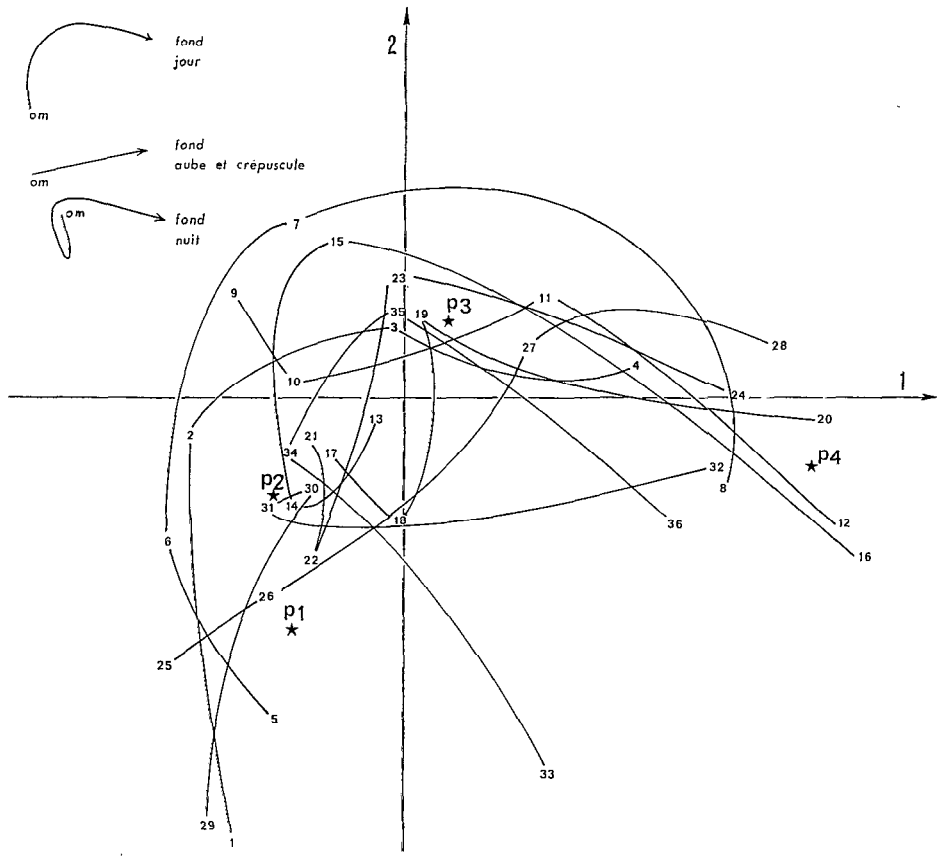

Fig. 20 — Analyse des correspondances du cycle nycthéméral de décembre. Projection des récoltes et des barycentres des profondeurs dans le plan (1, 2). Les changements de structure sont indiqués en cartouche.

Correspondences analysis of the December circadian cycle. Projection of samples and barycentres of immersions in the plan (1, 2). Left top of the figure : structure changes interpretation.

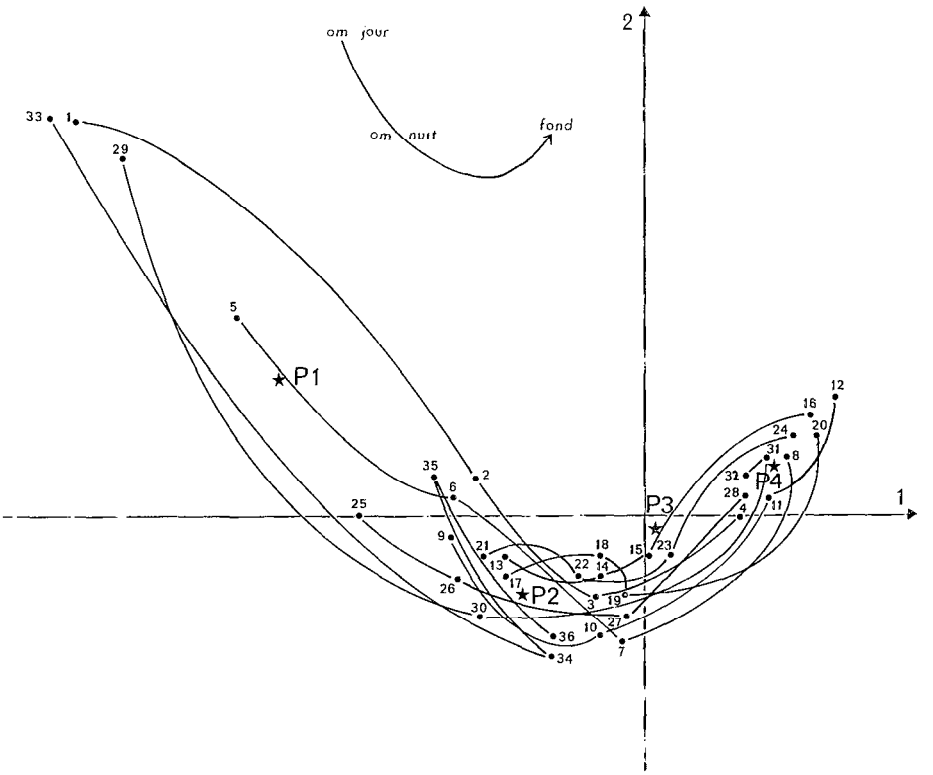

Fig. 21. — Analyse des correspondances du cycle nycthéméral de mai. Projection des récoltes et des barycentres des profondeurs dans le plan (1, 2). Les modifications de structure sont indiquées en cartouche.

Correspondences analysis of the May circadian cycle. See legend of fig. 20.

Dans l'analyse des récoltes de *septembre* (fig. 19), l'axe 1 est très lié à la profondeur, tandis que sur l'axe 2 les récoltes de surface et du fond s'opposent à celles des niveaux intermédiaires. Ce schéma est assez régulier tout au long des 24 h d'échantillonnage. On peut néanmoins noter un certain étalement des récoltes du premier niveau le long de l'axe 2, traduisant vraisemblablement une dérive des eaux de surface et une modification progressive de la faune. Il faut noter que parmi les points-récoltes du niveau 2 (13-26 m), ceux de 0 h et 3 h se trouvent plus près de ceux du niveau 3 (26-39 m). On échantillonne des populations plus proches de celles des niveaux inférieurs.

Les modifications de la structure verticale paraissent donc très faibles au cours de 24 heures, hormis une certaine remontée d'espèces profondes en subsurface de 0 h à 3 h. Dans la couche superficielle il semble y avoir une évolution progressive, non cyclique, liée au courant.

En décembre (fig. 20), les points récoltes des niveaux inférieurs (28 à 56 m) individualisent bien les profondeurs 3 et 4 pour lesquelles il y a peu de changement circadien. Les récoltes du niveau 2 (14-28 m) sont aussi assez groupées, mais on note une évolution de midi à minuit parallèlement à l'axe 1. Au contraire, les récoltes diurnes et nocturnes de la couche superficielle se séparent le long de l'axe 2. En reliant les points-récoltes par séquence (les 4 profondeurs à un même instant), on dessine un fer à cheval pour les récoltes diurnes ; au crépuscule et à l'aube le dessin tend vers une droite parallèle à l'axe 1 ; au milieu de la nuit (21 h à 3 h) le dessin a une forme de σ ou de $\sqrt{}$.

Il existe donc une forte stratification verticale qui s'atténue nettement au crépuscule (montée des couches profondes) et légèrement à l'aube (retour progressif vers les niveaux diurnes). Au milieu de la nuit, des espèces profondes atteignent le niveau superficiel et lui donnent un aspect intermédiaire entre les niveaux 2 et 3.

En mai (fig. 21), la stratification verticale est aussi très nette, particulièrement le long de l'axe 1. Les récoltes des niveaux 3 et 4 sont relativement groupées, selon chaque profondeur. Tandis que les pêches du niveau 2 et plus encore du niveau 1, sont très

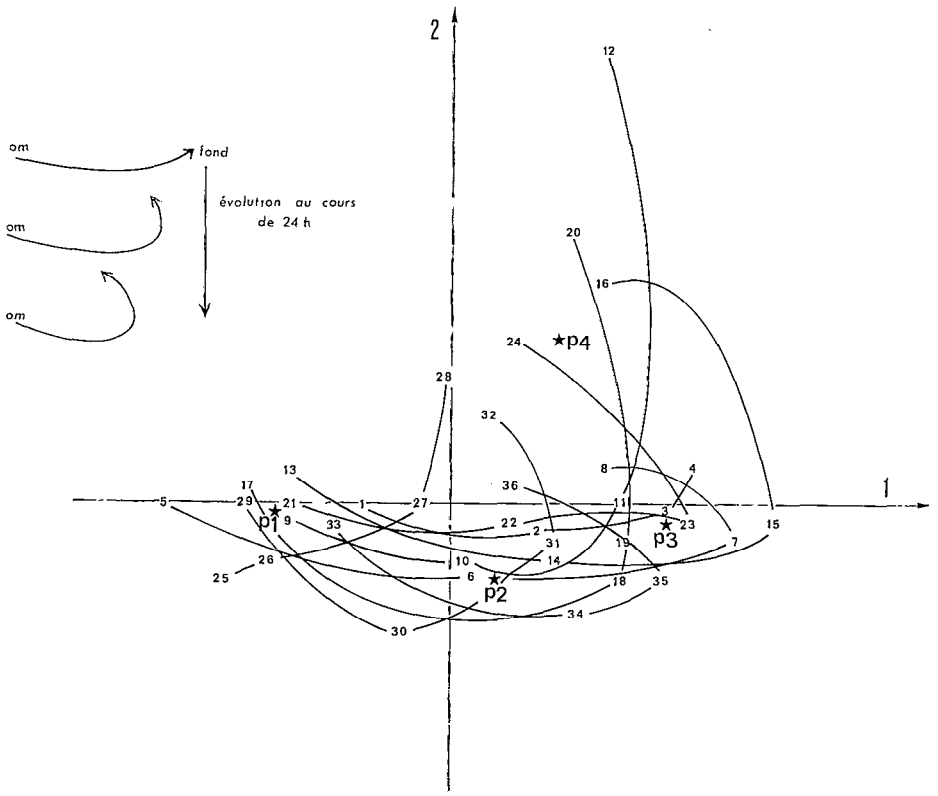

Fig. 22. — Analyse des correspondances du cycle nycthéméral de juin. Projections des récoltes et des barycentres des profondeurs dans le plan (1, 2). Les changements de structure sont indiqués en cartouche.

Correspondences analysis of the June circadian cycle. See legend of fig. 20.

dispersées selon l'heure de la journée. Les récoltes de nuit (21 h à 3 h) et du crépuscule (18 h), des niveaux 1 et 2 sont très proches des barycentres des niveaux superficiels.

Il y a encore des signes nets de migration nycthémérale. Pendant la journée les peuplements de la couche superficielle sont pauvres, caractérisés par la présence de Pontellidés *(Labidocera acutifrons, L. scotti, Pontella gabonensis, Pontellopsis brevis, Pontellina plumata)* et de la plupart des éléments typiques de la faune chaude *(Farranula gracilis, Undinula vulgaris, Calocalanus pavo, Oncaea media, Corycaeus speciosus)* (1). Au crépuscule, des espèces issues des couches profondes parviennent au-dessus de la thermocline et s'y maintiennent pendant la nuit. A l'aube, on assiste à un retour vers l'état diurne.

En juin (fig. 22), il y a moins de signes de migrations nycthémérales. Il existe une forte stratification verticale ; la partie négative de l'axe 1 ne correspond pratiquement qu'aux récoltes superficielles. En joignant d'un trait les projections des points-récoltes des 4 niveaux, pour chaque séquence, on met en évidence une évolution non cyclique. Ce graphe, relativement linéaire, à midi le premier jour, s'incurve progressivement d'une séquence à la suivante. Tout se passe comme si une translation des masses d'eaux amenait progressivement en profondeur une faune plus proche de celle de la surface. On constate en effet une évolution hydrologique dans ce sens de midi à 6 heures du matin : extension verticale des eaux chaudes et dessalées de plus en plus importante, disparition des eaux froides en profondeur.

Dans cette dernière série, le déplacement horizontal des masses d'eau au cours des 24 h a masqué un éventuel cycle nycthéméral.

2.4.3. Discussion et conclusion

Les indices généraux de structure (diversité, niveaux trophiques) et l'analyse des correspondances

(1) Mais *Clausocalanus furcatus* reste beaucoup plus abondant en profondeur.

ne donnent pas exactement la même image des cycles nycthéméraux. Chaque technique attribue aux peuplements une « structure » différente et la description des migrations est plus ou moins dépendante de l'outil de description.

La structure déterminée par l'analyse des correspondances est plus complexe que celle de l'indice de diversité ou de niveau trophique, elle semble mieux décrire le cycle nycthéméral.

Ces méthodes montrent des migrations plus nettes en saisons chaudes qu'en saisons froides, ce qui serait conforme à la théorie de Mc LAREN (1963) (1). Mais, au cours du nycthémère du 21 au 22 septembre 1971, il y a une contradiction apparente entre la relative stabilité des structures et les fortes variations des effectifs du total Copépodes (fig. 16). Il est vraisemblable que le déplacement nycthéméral concerne une fraction de chaque espèce de façon telle que les structures (diversité, niveaux trophiques correspondances) changent peu malgré de fortes variations de biomasse.

L'examen des effectifs de chaque espèce et des déplacements de leur médiane de répartition verticale montre que la migration en saison chaude (décembre-mai) serait peut-être moins importante qu'en saison froide (septembre). Moins d'espèces migreraient et sur des distances moins importantes. Mais les peuplements diurnes des couches superficielles en saison chaude sont tellement différents de ceux des couches inférieures que l'incursion de quelques espèces pendant les heures de la nuit leur donne un aspect très particulier (d'où une diversité différente, une distance aux autres récoltes importante en analyses d'inertie).

Les migrations au mois de mai concernent la plupart des espèces (57 %) (2), mais pour des effectifs assez faibles. En décembre et surtout en septembre, on note un nombre important de migrations inverses (descentes la nuit : respectivement 14 et 15 % des espèces), ou d'absence de migrations (50 % et 44 %).

En résumé, les migrations dans le sens « normal » ne concernent que 40 % des espèces en septembre, mais elles interviennent sur des effectifs importants, au contraire de ce qui se passe en mai où davantage d'espèces migrent, mais avec des effectifs moins importants. L'analyse des correspondances est relativement peu sensible aux variations de richesse totale, c'est pourquoi le phénomène migratoire paraît beaucoup plus net en mai, et même en décembre, qu'en septembre.

En saison froide (20-21 septembre 1971), l'absence de thermocline permet à une fraction importante de 40 % des espèces d'effectuer un déplacement vertical important, tandis qu'en saison chaude (3-4 mai 1973), la présence d'une thermocline profonde et forte joue un rôle de filtre sur la migration verticale. Curieusement, ce filtre s'exerce davantage au sein de chaque espèce qu'entre les différentes espèces. Les 16 et 17 décembre 1971 (petite saison chaude), la situation est intermédiaire entre les deux précédentes. Enfin, les 20 et 21 juin 1972 (première saison de décharge), il existe une forte halocline (eaux dessalées en surface), limitant les échanges verticaux. Les variations durant ces 24 h sont dominées par une translation de masses d'eaux.

3. ESPÈCES STRUCTURANTES, ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES

Lors de travaux précédents (BINET *et al.* 1972 a et c), nous avions essayé de rattacher toutes les espèces présentes à un groupement (saisonnier en particulier). On s'est aperçu que la composition de ces ensembles variait d'un type d'analyse à l'autre, mais que quelques espèces demeuraient toujours inféodées à une saison ou à une masse d'eau, tandis que la plupart des autres étaient : soit assez tolérantes pour s'adapter à des conditions variées (donc participer à un groupement ou à un autre), soit trop peu abondantes pour que leur présence (ou leur absence) dans l'échantillon ait une signification.

L'importance d'une espèce dans une analyse factorielle peut se juger à sa « contribution », celle-ci étant fonction de l'effectif de l'espèce (sa masse) et de ses coordonnées sur les axes. Les coordonnées dépendent de la métrique et donc du type d'analyse employé. On constate, pour l'analyse des correspondances, que les espèces ayant une forte contribution ne sont évidemment pas des espèces rares, mais ne

(1) Mc LAREN fait remarquer que l'importance du déplacement nycthéméral devrait être fonction de la différence des températures rencontrées aux profondeurs diurnes et nocturnes, et par conséquent de l'économie d'énergie qui s'ensuivrait. L'énergie économisée par le métabolisme permettrait d'accroître la taille et la fécondité. Suivant ce principe, la migration devrait être maximale en saison chaude, mais elle serait sans objet pour la plupart des herbivores, le maximum phytoplanctonique étant au niveau de la thermocline. Il faut donc envisager d'autres rôles écologiques : reproduction (émission d'œufs près de la surface), maintien de la population dans une région donnée (déplacement dans le courant de Guinée et dans le sous-courant).

(2) Pourcentages donnés par rapport aux espèces échantillonnées de façon significative. Le sens de la migration est donné par rapport à celui du déplacement de la médiane de répartition verticale. Si ce déplacement est <5 m, on considère qu'il n'y a pas de migration.

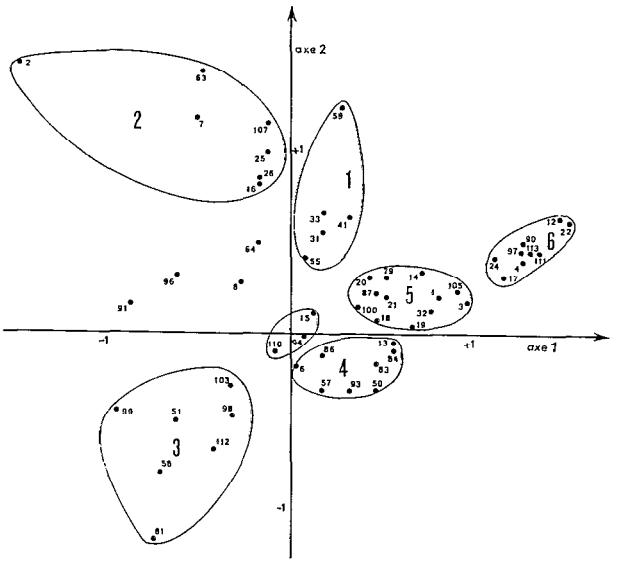

Fig. 23. — Analyse des correspondances de la côtière 69-70. Projection des espèces dans le plan (1, 2). La numérotation des espèces est indiquée en annexe. Les groupes correspondent aux saisons suivantes : 1 : Mise en place de la saison froide ; 2 : Première partie de la grande saison froide ; 3 : Deuxième partie de la grande saison froide ; 4 : Petites saisons ; 5 : Conditions moyennes de saison chaude ; 6 : Eaux tropicales.

Correspondences analysis of the 69-70 coastal station. Species projection in the plan (1, 2). Species numbers signification is given in appendix. Species groups correspond to the following seasons: 1: *Setting of the great cold season;* 2: *First part of the great cold season;* 3: *Second part of the great cold season;* 4: *Small seasons;* 5: *Average situations of warm seasons;* 6: *Tropical waters.*

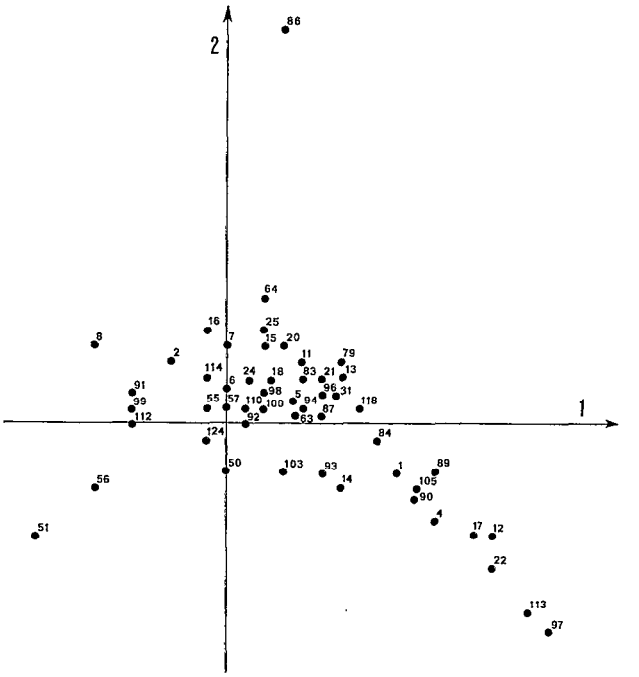

Fig. 24. — Analyse des correspondances de la côtière 72-73. Projection des espèces dans le plan (1, 2). La numérotation des espèces est indiquée en annexe (86 = *Acartia clausi*). Cf. fig. 3 pour la signification des axes.

Correspondences analysis of the 72-73 coastal station. Species projection in the plan (1. 2). 86 = Acartia clausi, *see appendix for the others species. Cf. fig. 3 for axis signification.*

sont pas toujours les plus abondantes. Nous les appellerons « structurantes » au sens de VERNEAUX (*in* BLANC *et al.* 1976), parce qu'elles sont responsables de la structure dégagée. Nous appellerons espèces « caractéristiques », celles dont la projection dans l'espace-récoltes est proche du barycentre d'une saison ou d'une profondeur donnée. Les espèces caractéristiques sont structurantes dans la mesure où leur contribution est forte. La difficulté du choix des espèces caractéristiques rares tient à la modestie de leurs effectifs et donc au fait que leur présence ou leur absence peut être un aléa d'échantillonnage. L'expérience de l'écologiste est particulièrement nécessaire dans le choix de cette seconde catégorie d'espèces.

3.1. Espèces structurantes et caractéristiques des saisons écologiques

Pour mettre en évidence les espèces typiques des principaux états hydrologiques, sans que les particularités de chaque année en biaisent les résultats (fig. 23 et 24), nous utiliserons l'analyse des correspondances effectuée sur les cycles 69-70 et 72-73 simultanément.

On a vu ci-dessus que le premier axe traduisait un gradient chaud-froid. Les espèces qui y apportent les plus fortes contributions sont mentionnées dans le tableau VI (1).

Le deuxième axe de cette analyse oppose les récoltes du 10 juillet au 20 août 1969, au reste des récoltes. Ce que nous avons vu des variations annuelles nous conduit a considérer que ces récoltes représentent la première partie de la saison froide. C'est *Calanoides carinatus* qui est responsable de

(1) A l'exception de *Oncaea venusta*, qui selon les analyses montre des affinités chaudes ou froides, et des copépodites de *Clausocalanus* qui appartiennent en majorité à *C. furcatus* et *C. jobei*, mais ne peuvent être considérées comme typiques, puisqu'ils ne sont pas identifiés.

TABLEAU VI

Contributions à l'axe 1 de l'analyse des correspondances des deux cycles de récoltes à la station côtière (1969-1970 et 1972-1973). Espèces dont les contributions sont les plus importantes.

Contributions to the first axis of Correspondences Analysis of samples collected in 1969-70 and 1972-73 at the coastal station. Species the contributions of which are the most important.

	Espèces structurantes	Contributions relatives à l'axe I
Grande saison froide	*Calanoides carinatus*	4.1 %
	Centropages chierchiae	16.2
	Temora turbinata	11.5
	Euterpina acutifrons	7.0
	Oncaea curta	3.4
	Ditrichocorycaeus africanus	5.9
		Σ = 48 %
Grande saison chaude	*Undinula vulgaris*	3.7 %
	Paracalanus aculeatus	4.8
	Clausocalanus furcatus	12.3
	Oncaea media	6.7
	Farranula gracilis	5.7
		Σ = 33 %

72 % de l'inertie de cet axe. Son apparition et son développement au-dessus du plateau sont en effet caractéristiques du début de la grande saison froide.

Le long du troisième axe, certaines récoltes de la première saison de décharge (18 juin au 1er juillet 1969 et 5 juin au 20 juillet 1973) s'opposent au reste des récoltes, en particulier à des pêches en eaux océaniques. Les espèces qui contribuent le plus à définir cette première saison de décharge sont citées dans le tableau VII.

TABLEAU VII

Contributions à l'axe 3 de l'analyse des correspondances des deux cycles de récoltes à la station côtière (1969-1970 et 1972-1973). Sélection des espèces ayant les plus fortes contributions et dont la cote sur l'axe 3 correspond à la première saison de décharge.

Contributions to the third axis of Correspondences Analysis of two sampling cycles at the coastal station (1969-70, 1972-73). Selection of species with the most important contribution, ordinate of which on third axis corresponds to the first flood season.

	Espèces structurantes	Contributions relatives à l'axe III
1re saison de décharge	*Paracalanus parvus*	19.8 %
	Paracalanus scotti	16.4
	Acartia clausi	9.9
		Σ = 46 %

Les principales espèces « structurantes » ont été citées. Il convient de signaler également l'ensemble des espèces – peu abondantes – mais caractéristiques de la période d'établissement de la grande saison froide (BINET *et al.* 1972 c). Ce sont des espèces profondes, amenées à la côte par les upwellings et qui ne s'y maintiennent guère. Leurs contributions sont faibles, étant donnés leurs effectifs (tabl. VIII, fig. 25).

TABLEAU VIII

Espèces hauturières rares dont la présence à la côte est caractéristique d'un upwelling très récent (établissement de la saison froide), avant qu'un peuplement néritique de saison froide ne se soit développé. Cette liste établie d'après l'analyse des correspondances du cycle 1969-70 (BINET *et al.* 1972 c) corrigée par le cyle 1972-73, n'est pas limitative.

Rare, open sea species, the presence of which near the shore is characteristic of a very recent upwelling (setting of cold season), before any neritic cold season population could develop. The list above, set up via Correspondences Analysis of the 1969-70 samples (Binet et al. 1972 a) corrected by the 1972-73 samples is not restrictive.

Euaetideus giesbrechti	*Pleuromamma gracilis*
Paivella inaciae	*Lucicutia gemina*
Euchaeta hebes	*Haloptilus longicornis*
Scolecithrix bradyi	*Oithona setigera*
Scolecithricella clenopus	*Agetus flaccus*
S. tenuiserrata	*A. limbatus*
S. dentata	*Urocorycaeus furcifer*
Temoropia mayumbaensis	

Ces deux derniers groupes d'espèces montrent bien les deux types d'influence : continentale et hauturière, qui se partagent la période précédant la grande saison froide.

3.2. Espèces caractéristiques des différents niveaux

Dans les cycles nycthéméraux, les contributions aux premiers axes de quelques espèces sont particulièrement élevées (tabl. IX). Il semble y avoir à cela des raisons très diverses :

- L'espèce est inféodée à un niveau correspondant à son optimum thermique (qu'on peut aussi déceler par l'examen des variations saisonnières), la dispersion verticale et le déplacement nycthéméral sont assez faibles. Parmi les espèces d'eau chaude on peut citer : *Undinula vulgaris*, *Clausocalanus furcatus*, *Calocalanus pavo*, *Paracalanus aculeatus* et *Farranula gracilis*. Parmi les espèces d'eau froide : *Calanoides carinatus*, *Clenocalanus vanus*, *Ditrichocorycaeus africanus*.
- L'espèce ne migre pas, elle est abondante et

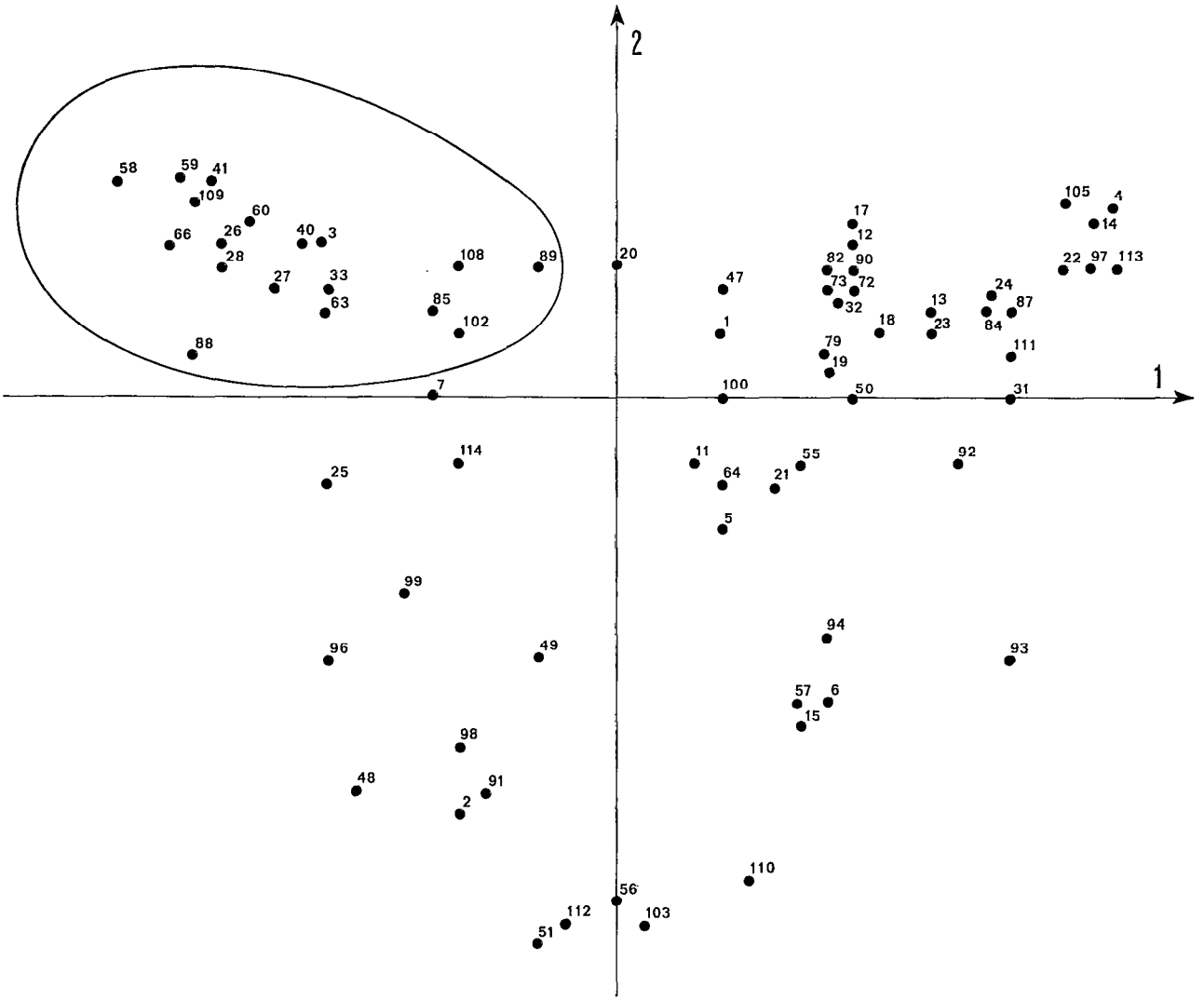

Fig. 25. — Analyse en composantes principales de la radiale Bassam. Projection des espèces dans le plan (1, 2). Cf. fig. 14 pour la signification des axes. L'enveloppe isole les espèces dont la position correspond aux récoltes de la station 3, elles apparaîssent à la côte au début des upwellings. Cf. tabl. VIII.

Principal component analysis of the Bassam transect. Projection of the species in the plan (1, 2). Cf. fig. 14 for axis signification. Line encloses species-points the positions of which correspond to station 3 samples. These species appear near the shore at the begenning of the upwellings. Cf. table VIII.

particulièrement inféodée à un niveau : *Oithona plumifera.*

— L'espèce présente parfois des migrations nycthémérales très importantes : *Diaixis hibernica*, *Clytemnestra* sp.

— L'espèce apporte une forte contribution, essentiellement à cause de son abondance. Ses migrations nycthémérales peuvent être relativement importantes *(Paracalanus parvus)* ou très faibles *(Clausocalanus jobei*, *Oncaea venusta)*.

— L'espèce peut être structurante dans une série *(Lucicutia clausi)* à cause d'une abondance exceptionnelle, et n'avoir aucune importance dans les autres.

Il faut mentionner également la présence dans les couches supérieures en saison chaude d'un certain nombre d'espèces (Pontellidés en majorité) qui sont trop peu abondantes pour être « structurantes » mais qui n'en sont pas moins caractéristiques du niveau superficiel (fig. 26) : *Labidocera acutifrons*, *L. scotti*, *Pontella gabonensis*, *Pontellopsis brevis*, *Macrosetella gracilis*, *Oncaea media*. On trouve de

TABLEAU IX

Migrations nycthémérales : espèces dont les contributions relatives sur les premiers axes de l'analyse des correspondances sont les plus importantes. Sur la première ligne : la contribution relative à l'un des 3 premiers axes, indiqué entre parenthèses. Sur la seconde ligne, la médiane de répartition verticale au cours de 24 h, et les médianes de répartition verticale de jour et de nuit (valeurs du crépuscule et de l'aube exceptées). — espèce absente, * effectif insuffisant.

*Circadian migrations: species with the most important relative contribution to one of the three first axis, in Correspondences Analysis. On the first line: the relative contribution to one of the three first axis indicated between brackets. On the second line the median of the 24 h vertical distribution and the medians of day and night vertical distribution (except values of dusk and dawn). — absent species, * too weak number.*

	SEPTEMBRE	DÉCEMBRE	MAI	JUIN
Undinula vulgaris	—	10.1 (2) 18 : 16-22	25.7 (1) 10 : 9-15	12.0 (3) 20 : 22-18
Paracalanus aculeatus	0.04 (1) 13 : 14-10	31.7 (2) 32 : 33-33	1.2 (3) 27 : 31-22	10.2 (1) 25 : 31-19
Calocalanus pavo	0.1 (2) 39 *	3.1 (2) 20 : 17-23	8.5 (1) 9 : 9-9	0.2 (2) 20 *
Clausocalanus furcatus	0.3 (3) 18 *	17.0 (1) 22 : 31-17	39.1 (2) 13 : 29-20	2.7 (1) 21 : 26-19
Farranula gracilis	—	7.0 (2) 10 : 10-16	15.6 (1) 9 : 10-8	0.2 (1) 7 *
Calanoides carinatus	13.9 (2) 20 : 21-18	0.06 (1) 40 *	0.7 (3) 39 *	0.06 (1) 37 *
Ctenocalanus vanus	5.0 (1) 39 : 34-39	8.8 (1) 48 : 48-48	13.3 (3) 38 : 38-38	1.3 (1) 33 : 36-29
Ditrichocorycaeus africanus	17.6 (2) 17 : 19-17	0.2 (1) 45 *	0.3 (2) 37 : 39-30	2.1 (1) 37 *
Paracalanus parvus	11.6 (2) 18 : 24-11	49.1 (3) 31 : 36-11	0.8 (1) 34 : 35-29	32.1 (1) 12 : 19-9
Diaixis hibernica	2.0 (3) 45 *	49.1 (3) 49 *	0.8 (1) 38 *	32.1 (1) 43 : 46-20
Clytemnestra spp.	1.0 (3) 13 : 10-15	0.02 (1) 28 *	0.01 (1) 35 *	10.4 (2) 28 : 23-13
Clausocalanus jobei	5.6 (1) 39 : 42-33	13.3 (1) 41 : 40-40	19.5 (3) 36 : 38-32	6.8 (1) 31 : 37-25
Oncaea venusta	21.9 (2) 11 : 10-15	2.7 (1) 27 : 25-29	5.9 (1) 32 : 33-32	24.1 (3) 16 : 16-14
Oithona plumifera	38.1 (1) 33 : 31-34	18.3 (1) 34 : 35-33	1.1 (2) 27 : 28-25	30.6 (1) 32 : 32-31
Lucicutia clausi	0.9 (3) 26 *	0.08 (1) 35 *	1.2 (1) 37 : 38-35	19.2 (2) 45 : 38-45

même des espèces peu abondantes, caractéristiques des niveaux inférieurs, notamment en grande saison froide : *Farranula rostrata.*

3.3. Classement des espèces en fonction de leur répartition verticale

L'analyse en composantes principales des corrélations entre espèces des séries nycthémérales de septembre et mai peut être utilisée pour un tel classement. L'axe 1 est en effet manifestement très lié à la profondeur : r = 0,90 et r = 0,83 respectivement en septembre et en mai. Une ordination des espèces en fonction de leurs médianes de répartition verticale pourrait être également dressée, mais elle apporterait moins d'information, ne pouvant tenir compte de l'étalement vertical plus ou moins important, des variations nycthémérales et finalement des affinités avec les autres espèces.

Le tableau X offre un classement vertical en fin de saison froide assez satisfaisant. On peut néanmoins y noter des anomalies : certaines espèces (*Calocalanus pavo*, *Clausocalanus furcatus*, *Oncaea media*, etc.) dont les effectifs culminent en saison chaude n'occupent pas le sommet de la colonne d'eau, au niveau le moins froid. En effet, le gradient vertical

TABLEAU X

Analyse des corrélations entre espèces, du cyle nycthéméral de septembre 1971 : classement des espèces selon leur cote sur l'axe 1, sensiblement équivalent à un classement en fonction de la répartition verticale en *grande saison froide.*

Principal Component Analysis of the species correlation matrix (circadian cycle of September 1971). Ranking of species according to their ordinate on axis 1, approximally equivalent to a vertical distribution ranking in great cold season.

Surface

Temora stylifera
Temora turbinata
Onychocorycaeus giesbrechti
Centropages chierchiae
Oncaea venusta
Eucalanus pileatus
Calanoides carinatus
Euterpina acutifrons
Ditrichocorycaeus africanus
Sapphirina nigromaculata
Paracalanus parvus
Paracalanus aculeatus
Clytemnestra sp.
Scolecithrix danae
Candacia curta
Euchaeta hebes
Nannocalanus minor
Acartia danae
Oithona nana
Rhincalanus cornutus
Ischnocalanus plumulosus
Centropages furcatus
Clausocalanus mastigophorus
Pontellopsis brevis
Oncaea mediterranea
Miracia efferata
Centropages bradyi
Clausocalanus furcatus
Acartia negligens
Eucalanus attenuatus
Oncaea conifera
Euchaeta paraconcinna
Eucalanus monachus
Oncaea media
Sapphirina metallina
Oncaea curta
Copilia mirabilis
Paracalanus scotti
Lucicutia clausi
Agelus flaccus
Microsetella spp.
Oncaea mediterranea major
Lubbockia squillimana
Urocorycaeus furcifer
Acrocalanus andersoni
Calocalanus pavo
Haloptilus acutifrons
Heterorhabdus papilliger
Neocalanus sp.
Calocalanus styliremis
Scolecithricella tenuis
Haloptilus longicornis
Mecynocera clausi
Scolecithrix bradyi
Lucicutia gaussae
Oithona robusta
Diaixis hibernica
Lucicutia flavicornis
Oithona setigera
Euaetideus giesbrechti
Scolecithricella ctenopus
Farranula rostrata
Clausocalanus jobei
Ctenocalanus vanus

Fond

TABLEAU XI

Analyse des corrélations entre espèces, du cycle nycthéméral de mai 1973 : classement des espèces selon leur coordonnée sur l'axe 1, sensiblement équivalent à un classement en fonction de la répartition verticale en *grande saison chaude.*

Principal Component Analysis of the species correlation matrix (circadian cycle of May 1973). Ranking of species according to their ordinate on axis 1, approximally equivalent to a vertical distribution ranking in great warm season.

Surface

Farranula gracilis
Undinula vulgaris
Calocalanus pavo
Oncaea media
Labidocera acutifrons
Onychocorycaeus latus
Centropages violaceus
Pontellina plumata
Acrocalanus longicornis
Corycaeus speciosus
Pontella gabonensis
Candacia pachydactyla
Labidocera scotti
Centropages furcatus
Scolecithrix danae
Oncaea venusta major
Paracalanus scotti
Eucalanus crassus
Sapphirina nigromaculata
Clausocalanus furcatus
Candacia curta
Copilia mirabilis
Oithona nana
Oithona robusta
Lucicutia flavicornis
Macrosetella gracilis
Rhincalanus cornutus
Dolichocerea tenuis
Scolecithricella ctenopus
Ditrichocorycaeus africanus
Euchaeta marina
Paracandacia simplex
Calanoides carinatus
Scolecithricella tenuiserrata
Diaixis hibernica
Centropages bradyi
Farranula rostrata
Euterpina acutifrons
Haloptilus longicornis
Haloptilus acutifrons
Paracalanus aculeatus
Clausocalanus mastigophorus
Centropages chierchiae
Eucalanus attenuatus
Ischnocalanus plumulosus
Calocalanus styliremis
Eucalanus elongatus
Acrocalanus andersoni
Oncaea mediterranea major
Oithona plumifera
Onychocorycaeus giesbrechti
Oncaea curta
Nannocalanus minor
Corycaeus clausi
Microsetella sp.
Lucicutia clausi
Oncaea conifera
Clytemnestra sp.
Ctenocalanus vanus
Lubbockia squillimana
Euchaeta paraconcinna
Eucalanus pileatus
Acartia danae
Paracalanus parvus
Oncaea venusta minor
Temora stylifera
Temora turbinata
Oncaea mediterranea minor
Clausocalanus jobei

Fond

de température est faible, donc la vie aux niveaux supérieurs ne rapprocherait que très peu ces espèces de leur optimum thermique, par contre, elles sont vraisemblablement exclues de ces niveaux très productifs par des espèces mieux adaptées : *Temora turbinata*, *Onychocorycaeus giesbrechti*, *Centropages chierchiae*, *Oncaea venusta*, etc.

Le tableau XI présente un classement vertical en pleine saison chaude. Il suscite également plusieurs remarques. Plusieurs espèces, quoique caractéristiques de la saison chaude supportent mal les eaux chaudes et pauvres supra-thermoclinales, dans lesquelles on s'attendait à les trouver : *Paracalanus aculeatus*, *Clausocalanus furcatus*. Les deux *Temora*, superficiels en septembre, sont au contraire parmi les espèces les plus profondes.

On constate que les espèces capables de fortes abondances comme *Paracalanus parvus* et *P. scotti*, *Eucalanus pileatus*, *Temora* spp, *Centropages chierchiae*, *Oncaea venusta* se trouvent aux niveaux les plus productifs quelle que soit la saison.

4. ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DES PEUPLEMENTS

Si grand en soit son désir, il est bien rare que l'écologiste puisse mettre clairement en évidence

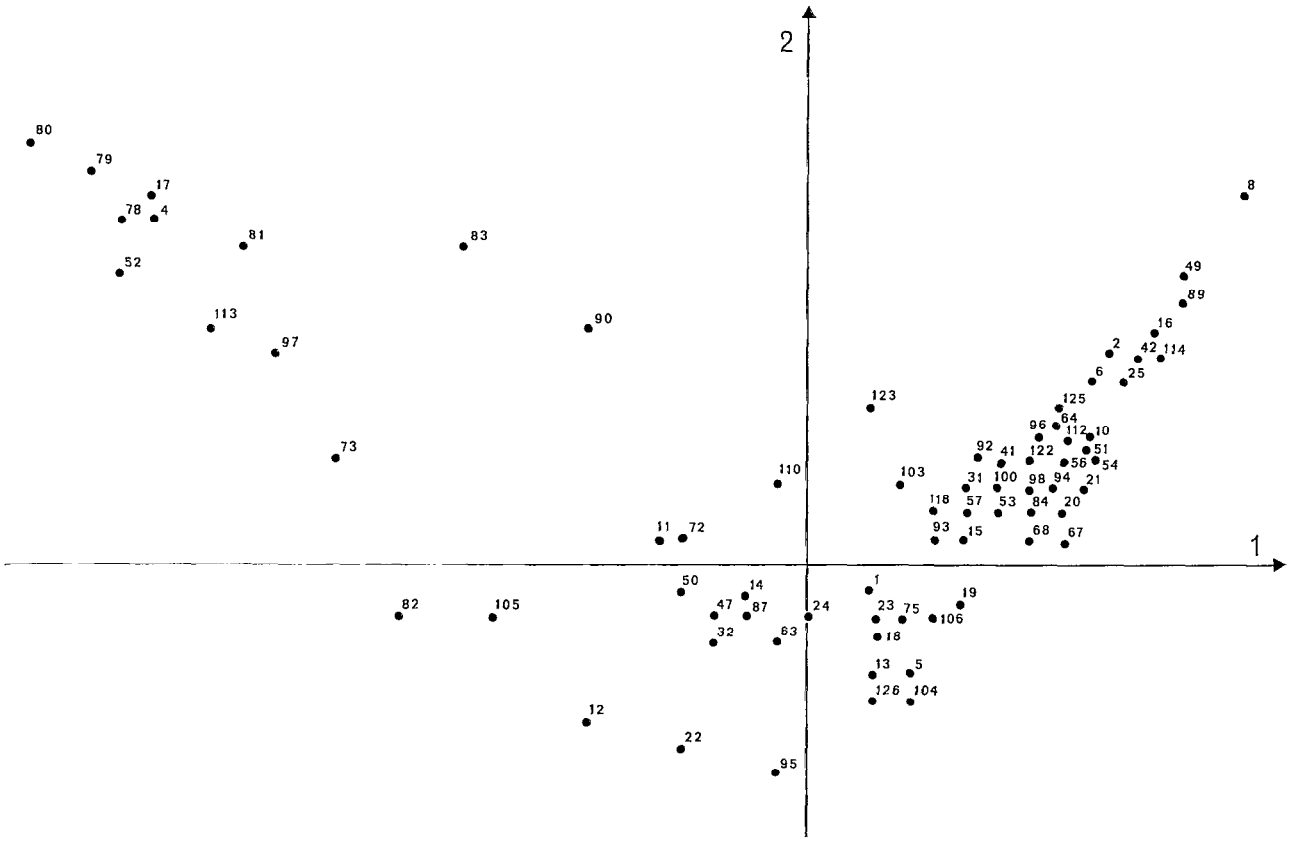

Fig. 26. — Analyse des correspondances du cycle nycthéméral de mai. Projection des espèces dans le plan (1, 2). Les espèces correspondant au niveau superficiel dans la journée (cf. fig. 21) sont caractéristiques, mais son structurantes.

Correspondences analysis of the May circadian cycle. Species projection in the plan (1, 2). The species corresponding to superficial layers during the day (top and left; cf. fig. 21) are characteristic but not structurant.

une évolution de peuplement conforme aux théories modernes (Margalef, 1967 ; Odum, 1969, etc.) dans le domaine pélagique. En effet, les séries chronologiques en un point fixe ne permettent en général que d'échantillonner la succession des masses d'eau qui défilent en ce point. Et, lorsqu'on tente de suivre la dérive d'une masse d'eau on se heurte souvent à des problèmes de distorsion, les différents niveaux ne se déplaçant pas à la même vitesse ; d'autre part, les migrations verticales actives empêchent d'individualiser un peuplement dans un cadre spatial trop limité.

C'est pourquoi, nous sortirons du cadre ivoirien pour citer une expérience intéressante dans l'upwelling mauritanien ; nous verrons ensuite dans quelle mesure les conclusions sont extrapolables au domaine néritique ivoirien.

4.1. Évolution des peuplements dans l'upwelling mauritanien

Du 30 mars au 7 avril 1972, l'évolution d'une masse d'eau superficielle a été suivie par le N/O « Capricorne ». Cette masse d'eau dont la dérive était repérée par une drogue, provenait d'une profondeur de 200 m au rebord du plateau continental. On a pu établir une correspondance entre l'évolution spatio-temporelle et les caractères biologiques de cette masse d'eau (Herbland *et al.* 1973 ; Binet, 1973) (cf. fig. 27 et 28).

Aux deux premières stations avant la résurgence (20 et 21), la population de Copépodes est modérément abondante (2.000 inidvidus/m³), dominée par les herbivores (80 %) et peu diversifiée (1,95 bits/individu). C'est une population jeune.

(1) A la station 22, l'effectif total chute brutalement (900 individus/m³). Une population âgée, très diversifiée (3,2 bits/individus) et dominée par les carnivores et les omnivores (50 %), venant d'eaux océaniques et profondes, remplace la précédente.

Les espèces *Paracalanus parvus*, *Temora turbinata*, *Oithona nana* et *Euterpina acutifrons* subissent une forte diminution.

(2) Ensuite, jusqu'à la station 29 environ, le nombre total de Copépodes augmente, lentement

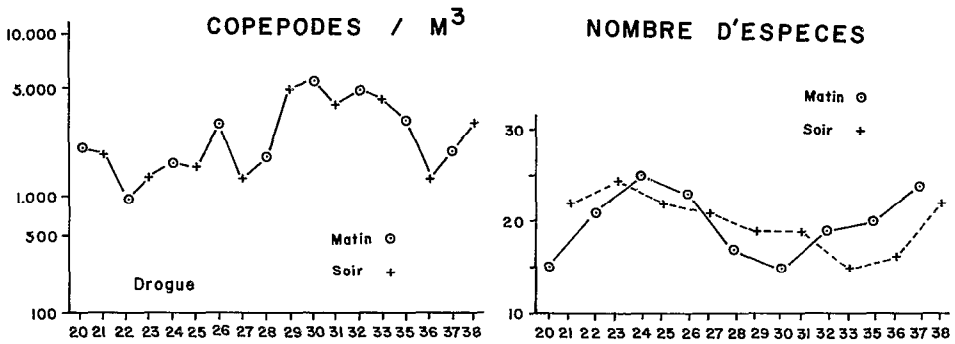

Fig. 27. — Évolution d'une population d'une eau d'upwelling marquée par une drogue (Mauritanie). Effectif total de Copépodes par m³ (en log²) et nombre d'espèces présentes dans le sous-échantillon examiné (environ 1000 individus).

Evolution of an upwelled water population labelled by a drogue (Mauritania). Total number of Copepods/m³ (in log²) and species number in the subsample (about 1000 individuals).

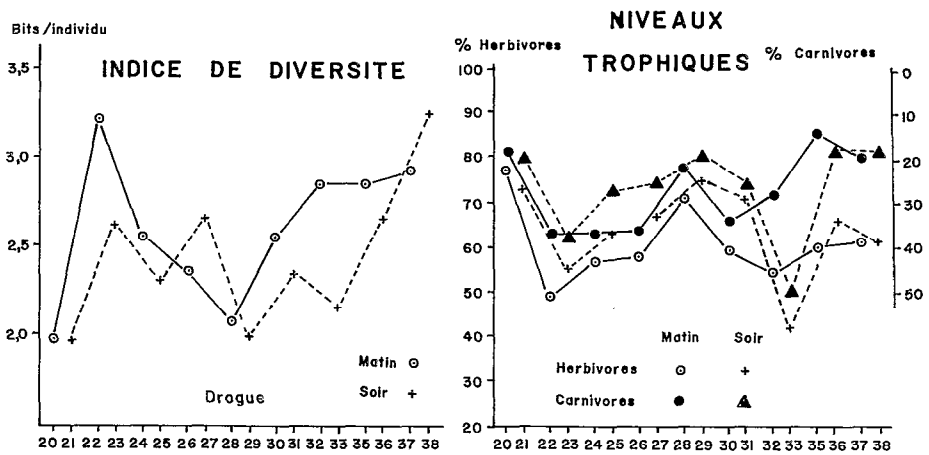

Fig. 28. — Évolution d'une population d'une eau d'upwelling marquée par une drogue (Mauritanie). Indice de diversité de Shannon et niveaux trophiques en pourcentage d'individus.

Evolution of an upwelled water population labelled by a drogue (Mauritania). Shannon's index of Diversity and trophic levels percent.

d'abord, puis rapidement, les principales espèces se développant très vite. La diversité décroît alors que le nombre d'espèces augmente encore un certain temps. En effet, l'apport extérieur se poursuit (la remontée des sels nutritifs est maximale aux stations 26, 28, 29), mais l'évolution de la population en présence d'un phytoplancton abondant se fait dans le sens d'une augmentation du pourcentage des herbivores (de 50 à 75 % des individus) et d'une diminution de la diversité (3,21 à 1,99 bits/individu) (1).

Les herbivores : *Calanoides carinatus*, *Paracalanus parvus*, *Clenocalanus vanus*, augmentent régulièrement, mais également les carnivores : *Oithona nana*, *Oncaea* sp. et les omnivores : *Centropages chierchiae*.

(3) Aux stations 29-30, les effectifs sont maximaux (5.400 Copépodes/m³), puis ils décroissent lentement jusqu'à 1.350/m³ (station 36) puis réaugmentent jusqu'à 3.300/m³. Le nombre d'espèces par sous-échantillon croît lentement (de 15 à 24), la diversité augmente (de 2,0 à 3,25 bits/individu). Les herbivores perdent un peu d'importance et se stabilisent vers

(1) L'évolution de la population dans le sens du « rajeunissement » est très importante, puisqu'elle dépasse l'effet de « diversification » provoqué par les apports extérieurs, ainsi que le montre le décalage entre la chute de la diversité et la chute du nombre d'espèces : la diversité diminue dès le début de la résurgence, tandis que le nombre d'espèces continue à augmenter un certain temps.

60 %, les carnivores, après un pic exceptionnel à 50 % se stabilisent au-dessous de 20 %, mais les omnivores prennent de l'importance (20 à 25 %).

LES CONCLUSIONS

— L'apparition d'une eau d'upwelling en surface est marquée par une faune « âgée » ; c'est-à-dire diversifiée, riche en carnivores, de biomasse faible.

— Les sels nutritifs remontés dans la couche euphotique entraînent un accroissement rapide de la production primaire qui induit un « rajeunissement » de la population : chute de la diversité, accroissement des herbivores et de la biomasse totale.

— Lorsque les sels nutritifs s'épuisent, la production primaire diminue, ainsi que la biomasse secondaire. La population subit un début de « vieillissement » : accroissement de la diversité et des pourcentages d'omnivores et de carnivores, diminution des herbivores.

4.2. Évolution des peuplements au cours des deux cycles annuels à la station côtière

Peut-on retrouver des éléments d'une succession semblable durant les deux années d'échantillonnage devant Abidjan ?

4.2.1. CYCLE 1969-70 (fig. 29)

(1) En fin de petite saison froide (mars 1969), la diversité est modérée (3.4 bits/individu), le pourcentage d'omnivores qui était très élevé (46 %) diminue, le pourcentage de carnivores est encore faible (15 à 20 %).

(2) En grande saison chaude, la diversité est assez élevée (3.5 à 4.1 b/i), de même que le pourcentage de carnivores (45 %, fin avril).

(3) Pendant la période d'établissement de la grande saison froide (1er juin-15 juillet), l'alternance d'eaux issues de la lagune et d'eaux d'upwelling entraînent des variations rapides de la diversité : abaissement de la diversité avec les apports lagunaires, élévation lorsque des peuplements profonds parviennent en surface, abaissement à nouveau lorsque les eaux sont remontées en surface depuis quelques jours : elles ont induit un développement de production primaire important qui entraîne un rajeunissement de la population. Les herbivores deviennent importants.

(4) Pendant la première partie de la saison froide (15 juillet-fin août), la diversité reste faible (sauf arrivée directe d'eau de résurgence), les herbivores sont très importants.

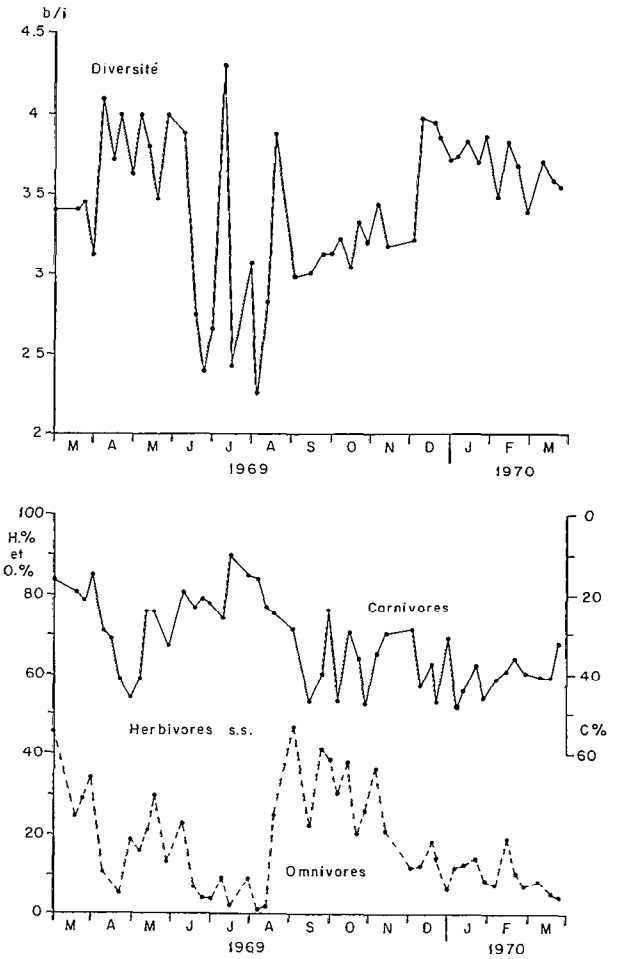

Fig. 29. — Station côtière 1969-70 : Diversité et niveaux trophiques des Copépodes.

1969-70 coastal station : Diversity and trophic levels of Copepods.

(5) Lors de la deuxième partie de la saison froide (septembre-octobre) et au cours de la petite saison chaude (novembre-décembre), les upwellings diminuent d'intensité, le réchauffement commence, accéléré en octobre par l'inversion du courant de surface qui bloque les eaux d'upwelling dans la région occidentale. La diversité augmente lentement, les carnivores et les omnivores deviennent prépondérants.

(6) A nouveau de légers upwellings amènent une faune diversifiée dans les eaux côtières (mi-décembre), mais les alternances de réchauffement et de refroidissement ne permettent pas une évolution nette de cette faune.

La succession de ces phases ressemble, avec une autre échelle de temps, à celle des populations de la drogue : les trois phases observées en Mauritanie

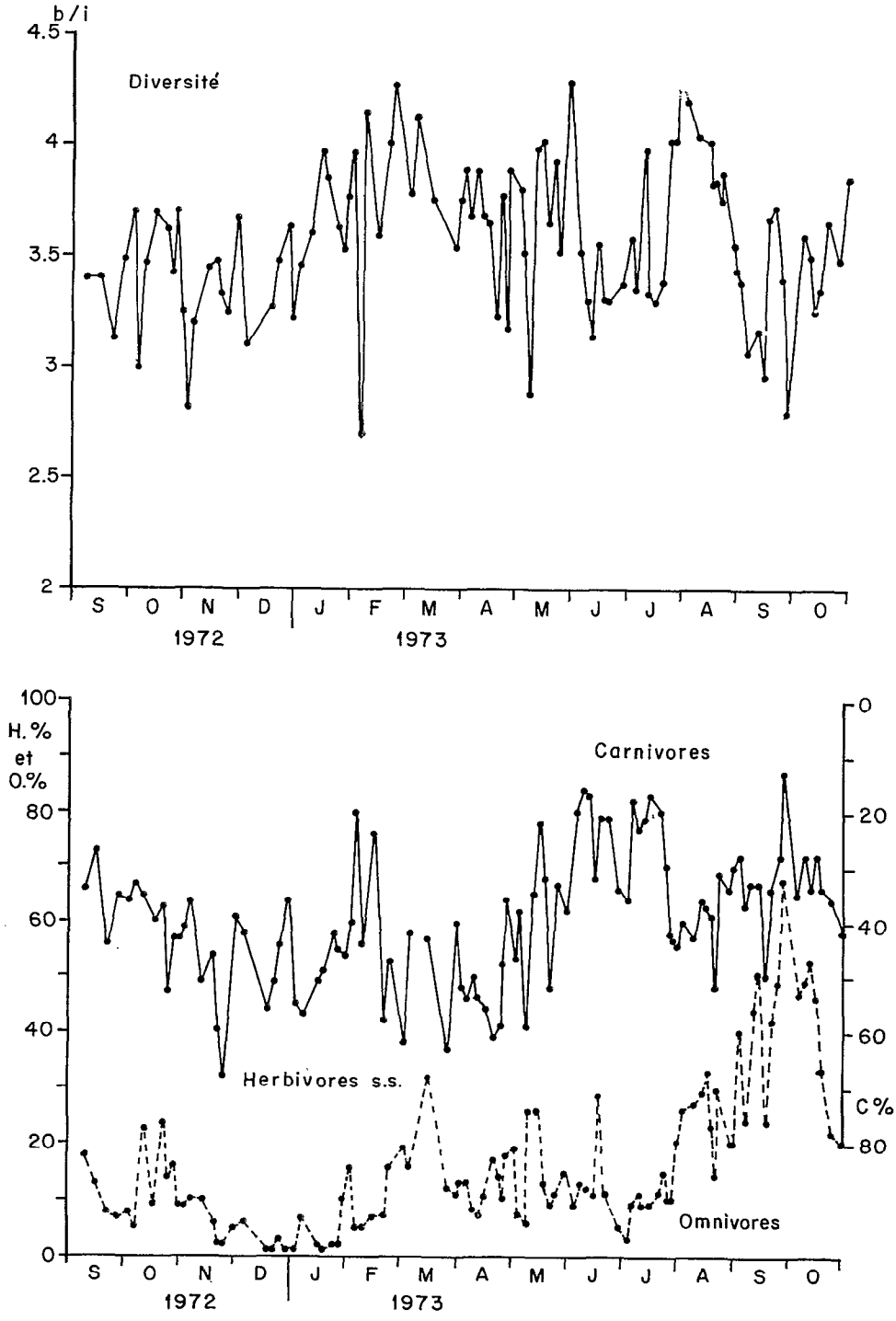

Fig. 30. — Station côtière 1972-73 : Diversité et niveaux trophiques des Copépodes.
1972-73 coastal station : Diversity and trophic levels of Copepods.

correspondent approximativement aux phases (3), (4) (5) et (1) de la station côtière.

4.2.2. Cycle 1972-73 (fig. 30)

Les variations sont plus heurtées ; l'instabilité hydrologique déjà décrite ne permet que rarement d'observer l'évolution d'un peuplement.

(1) La saison froide 1972 a été très pauvre, il n'y a pratiquement pas eu de développement d'omnivores *(Temora, Centropages)* en fin de saison froide ; mais il y a eu un accroissement progressif des carnivores jusque fin novembre.

(2) Les refroidissements du premier trimestre 1973 sont brefs, mais fréquents. La diversité s'élève du début décembre à la mi-mars : la diversification causée par apports nouveaux et mélange avec les populations en place, et vraisemblablement la modestie du développement phytoplanctonique, empêche une population jeune de s'installer (la phase (2) de la succession type « drogue » est escamotée). Un certain vieillissement est visible : augmentation des omnivores et des carnivores en mars.

(3) A la fin de la saison chaude, la diversité chute légèrement et les herbivores augmentent. Au contraire de ce à quoi on pouvait s'attendre, les upwellings qui se sont maintenus très tard finissent par induire un véritable « rajeunissement » de la population.

(4) La période d'établissement de la grande saison froide est, comme en 1969, marquée par une diminution de la diversité et une augmentation des herbivores ; mais des réchauffements importants empêchent l'évolution de l'écosystème dans le même sens qu'en 1969.

(5) A partir de début août, malgré quelques réchauffements superficiels, on assiste à une chute de la diversité jusqu'à la mi-septembre. Simultanément, les omnivores se développent.

(6) De la fin de septembre jusqu'au mois d'octobre la diversité croît, tandis que les omnivores diminuent et que les carnivores augmentent.

On retrouve les phases du type « drogue » beaucoup moins facilement dans ce cycle que dans le précédent. Les différences entre les deux cycles tiennent essentiellement aux particularités hydrologiques des saisons chaudes mentionnées plus haut ; mais il existe des points communs pendant les périodes froides :

— Variations rapides de la diversité et pourcentage élevé d'herbivores avec une biomasse faible, lors de l'établissement de la grande saison froide.

— Maximum d'omnivores en fin de petite et surtout de grande saison froide (coïncidant avec le maximum de biomasse : mars 1969, septembre-octobre 1969 et 1973).

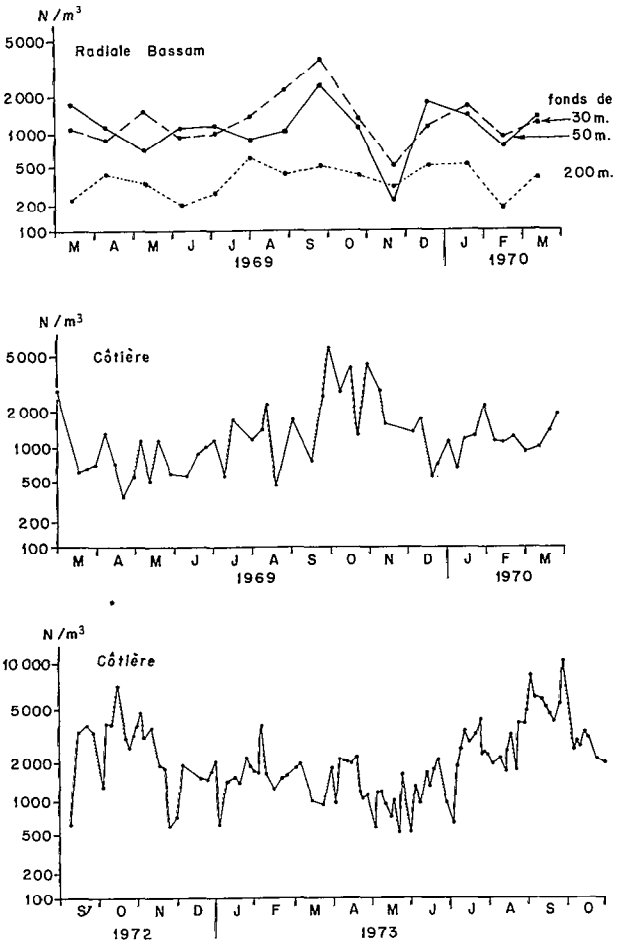

Fig. 31. — Effectif total des Copépodes.
Total number of Copepods.

4.3. Changements de structure au cours de quelques phases du cycle

Les courbes rang-fréquence apportent une information supplémentaire sur la structure des peuplements. On sait qu'il existe une relation entre la pente de ces graphes et l'indice de diversité (Frontier, 1969, 1976, 1977) ; la pente est d'autant plus élevée que la diversité est faible. La forme générale de ces graphes, linéaires ou présentant des paliers, renseigne également sur la structure de l'échantillon.

On constate ainsi que les courbes rang-fréquence (en échelle semi-logarithmique) de quelques récoltes, de diversité élevée, issues d'eaux récemment parvenues en surface se présentent presque sous la forme

Fig. 32. — Diagrammes rang-fréquence à la station côtière. (a) La population issue d'un upwelling (31.7.73), diversifiée (4.31 b/i), suit d'assez près la loi de Motomura (alignement des points). Au cours des semaines suivantes la population rajeunit (la diversité diminue jusqu'à 3.82 b/i le 16.8) en alternant les phases linéaires (équilibre) et les paliers (mélange). (b) Population de saison chaude (30.5.73), diversifiée (4.32 b/i) mais relativement éloignée de la loi de Motomura (paliers).

Frequency-rank curves at the coastal station. (a) The very diversificated upwelling population (4.31 b/i) follows closely the Motomura's law (points along a straight line). During the following fortnight the population gets younger (Diversity decreases until 3.82 b/i). Curves become alternatively linear or «stair-like», that means equilibrium or mixing stages. (b) In warm season (5.30.73) a highly diversificated population (4.32 b/i), different from Motomura's law (stair-like curve).

d'une droite, de pente assez faible (fig. 32 a). Parmi les récoltes de saison chaude, de diversité équivalente, peu de courbes présentent un alignement aussi remarquable. En général, elles sont formées de paliers successifs (fig. 32 b) suggérant un mélange de peuplement (Frontier, *ibid.*).

Ces diagrammes permettent de suivre les évolutions des peuplements dans le sens d'un accroissement de diversité : vieillissement, en l'absence d'apports trophiques extérieurs. C'est l'évolution normale, la phase (3) de la drogue. La pente de la courbe rang-fréquence diminue progressivement, les phases de paliers alternent avec les phases linéaires (5e partie du premier cycle).

Mais on peut suivre l'évolution inverse : le rajeunissement d'une population très diversifiée

(5e partie du 2nd cycle). La pente de la courbe rang-fréquence devient de plus en plus forte ; les phases linéaires et les phases de paliers se succèdent (fig. 32 a). Comme s'il y avait alternativement des influences « vieillissantes », dues à un apport de population profonde, et des influences « rajeunissantes » consécutives à la remontée des sels nutritifs en zone euphotique.

Au niveau d'observation où nous nous plaçons (fonction de l'échelle spatio-temporelle de l'échantillonnage), il semble que l'évolution d'un peuplement dans un sens ou dans un autre ne se fasse pas de façon continue, mais par « à-coups » (paliers) et « réajustement » (alignement).

4.4. Évolution des peuplements sur l'ensemble du plateau

4.4.1. Évolution côte-large (fig. 33)

La diversité spécifique mesurée d'après les traits verticaux des radiales Bassam semble augmenter de la côte vers le large. En fait, les traits échantillonnaient la colonne fond-surface et traversaient donc des biotopes différents aux stations du large. Cet accroissement de diversité est peut-être un artefact d'échantillonnage, au moins partiellement. De même, l'augmentation apparente des carnivores de la côte vers le large n'est en réalité qu'une augmentation des carnivores avec la profondeur, connue depuis longtemps.

Il est intéressant de remarquer que les différences de diversité côte-large sont maximales en grande saison chaude, moyennes en petite saison chaude et minimales à certains moments de petite et grande saison froide. Nous retrouvons ce qui a été vu ci-dessus avec l'« arbre de longueur minimum » : les différences côte-large s'amenuisent en période d'upwelling, quand les eaux superficielles dérivent vers le large avec un peuplement peu diversifié.

4.4.2. Évolution Ouest-Est

Nous ne disposons pas de données sur l'évolution des peuplements zooplanctoniques pendant leur dérive d'ouest en est le long du plateau. Mais tout porte à croire qu'elle est du même type que celle observée près de la drogue de Mauritanie. Dans la mesure où le phénomène est régulier, il peut être mis en évidence par un quadrillage rapide (quelques jours) : les modifications spatiales du peuplement

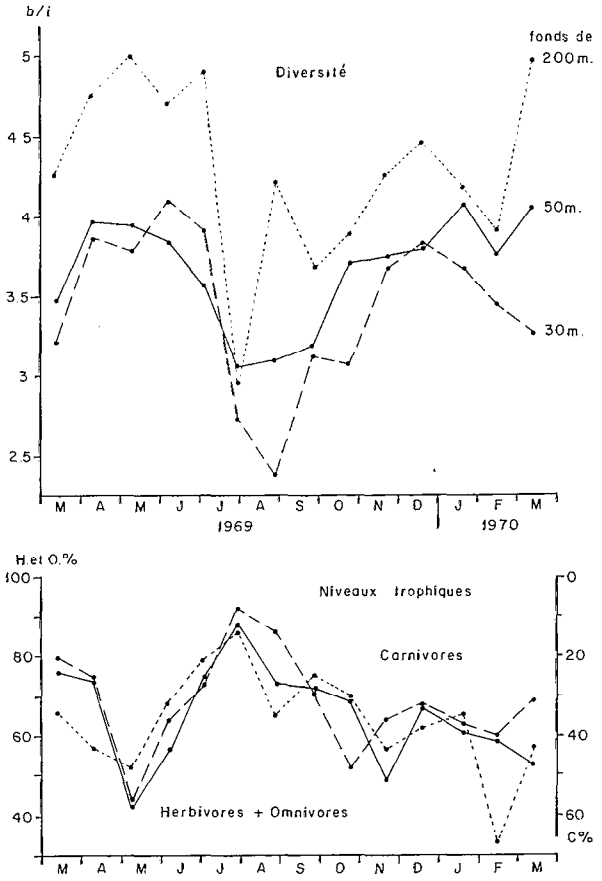

Fig. 33. — Radiale Bassam 1969-70 : Diversité et niveaux trophiques des Copépodes.

1969-70 Bassam transect : Diversity and Copepods trophic levels.

traduisent une évolution chronologique doublée d'un transport. C'est ainsi que Dandonneau (1973) a montré un accroissement de la diversité phytoplanctonique dans le sens de la dérive superficielle, de la source de la résurgence vers l'est. Lors du passage des eaux devant Abidjan nous observons parfois des fragments d'évolution analogue (1).

Tout ceci ne tient compte que du courant de surface, dirigé vers l'est. La présence d'un sous-courant opposé complique la situation. La migration ontogénique entraînant un transport vers l'ouest d'individus âgés (Binet, 1977 b) est vraisemblablement une cause d'accélération de la maturation des populations occidentales et de l'augmentation de leur diversité.

(1) Rappelons qu'un tel vieillissement des populations pélagiques au cours de leur dérive dans le courant équatorial pacifique de 160° E à 9° W, a été observé par Guerredrat *et al.* (1972). Mais il s'agit d'une toute autre échelle de temps et d'espace.

5. CONCLUSION

Les Copépodes ont des exigences métaboliques plus ou moins strictes selon les espèces. Quelques espèces caractérisent certaines masses d'eau de façon étroite : nous en avons dressé les listes. La plupart des espèces sont tolérantes, leurs variations d'effectifs traduisent leur plus ou moins bonne adaptation aux conditions ambiantes.

L'étude des peuplements de Copépodes a été envisagée de façon statique et dynamique, par des analyses multivariables et par quelques indices de structures.

De façon statique, d'une masse d'eau à l'autre : c'est la recherche des relations entre nature des masses d'eau et des peuplements. Nous disposons de facteurs hydrologiques d'abord, trophiques ensuite pour analyser cette relation. Les principaux nous semblent, suivant un ordre approximatif d'importance décroissante, les suivants :

— Le gradient thermique simple : opposition des eaux chaudes et froides, comparable à une opposition entre production nouvelle et production de régénération.

— Le sens de la variation temporelle de la température : le refroidissement ou le réchauffement indiquent le sens du flux de sels nutritifs, vers l'écosystème ou en dehors.

— La nature et l'importance des apports nutritifs : terrigènes ou des profondeurs marines.

— Le gradient thermique et halin vertical : rôle de barrière sélective, éventuellement de fixation de la production primaire.

— Le gradient de profondeur. On risque de le confondre avec un gradient thermique ou avec un gradient côte-large ; mais il existe indépendamment.

— Le gradient côte-large procède de différents facteurs déjà vus : diminution des apports nutritifs, augmentation de la profondeur et possibilité d'échange avec les populations profondes par le jeu des migrations verticales ; mais il correspond vraisemblablement aussi à un gradient stress-stabilité qui serait à étudier.

— Le gradient nycthéméral, vraisemblablement provoqué par les variations d'intensité lumineuse.

De façon dynamique : on a essayé de voir comment évoluaient les peuplements d'une même masse d'eau. C'est extrêmement difficile à cause du type d'échantillonnage : une série chronologique en un point fixe. Les masses d'eau et leurs peuplements y défilent — au gré de deux courants superposés et opposés. Dans la mesure où les phénomènes hydrologiques sont relativement stables ou même réguliers : courant constant, homogène sur toute la masse d'eau, passage d'une lentille d'eau issue d'upwelling (dont le réchauffement et l'évolution écologique sont progressifs), on peut suivre des bribes d'évolution qui peuvent être schématisées ainsi :

— En grande saison chaude (et en l'absence de petits upwellings), la diversité est élevée, l'écosystème oscille autour d'une position d'équilibre. Les courbes rang-fréquence ne sont jamais parfaitement linéaires, comme s'il existait toujours un léger facteur de déséquilibre. L'écosystème a les caractéristiques (biomasse faible, diversité et pourcentage de carnivores élevés) de la maturité.

— Au début de la grande saison froide, des peuplements profonds, âgés, parviennent en surface. Le démarrage de production primaire, consécutif à l'apport de sels nutritifs dans la zone euphotique, induit un rajeunissement (diversité faible, biomasse élevée) plus ou moins rapide et plus ou moins important.

— Lorsque la source de sels nutritifs profonds se tarit, elle est relayée par les apports terrigènes ; un début de maturation du peuplement se produit néanmoins.

Qu'il s'agisse d'écologie statique ou dynamique, on voit donc que les principaux facteurs — thermohalins en première approximation — pourraient être en réalité les différents modes physico-chimiques d'enrichissement du milieu (upwelling, crue, régénération...). Il serait vraisemblablement possible de déterminer quel spectre de sels nutritifs accompagne tel ou tel facteur.

Au terme d'une étude de l'écologie des Copépodes, menée avec peu de références à la production primaire, mais davantage au milieu physico-chimique, nous retrouvons ici les conclusions du travail de DANDONNEAU (1973) qui relie huit groupes d'espèces phytoplanctoniques à différents états du milieu (upwelling jeune ou âgé, eau mélangée à des apports terrigènes, eaux du large...). Ce fait de relier un niveau de la chaîne alimentaire, non au niveau vivant immédiatement antérieur, mais au milieu inerte, nous paraît caractéristique de la méthodologie actuelle en océanographie biologique.

REMERCIEMENTS

Il m'est particulièrement agréable de remercier ici A. LAUREC d'avoir mis à ma disposition ses programmes et ses conseils dans le domaine de l'analyse des données, M. JEZEQUEL et J. BRANELLEC des nombreux calculs qu'ils ont effectués pour moi, sur l'ordinateur du Centre Océanologique de Bretagne, ainsi que S. FRONTIER pour sa lecture critique de ce texte.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M., le 23 février 1978.

ANNEXE I

Numérotation des récoltes utilisée sur les figures.

RADIALE BASSAM (1969-1970)

Date	Station 1	Station 2	Station 3
	N°	N°	N°
13.3.69	1	15	29
8.4	2	16	30
8.5	3	17	31
5.6	4	18	32
2.7	5	19	33
30.7	6	20	34
28.8	7	21	35
26.9	8	22	36
23.10	9	23	37
20.11	10	24	38
18.12	11	25	39
19.1.70	12	26	40
14.2	13	27	41
12.3	14	28	42

STATION CÔTIÈRE (1969-1970)

N°	Date	N°	Date	N°	Date
1	28.2.69	17	9.7.69	33	2.12.69
2	18.3	18	15.7	34	9.12
3	25.3	19	30.7	35	19.12
4	1.4	20	5.8	36	22.12
5	8.4	21	12.8	37	30.12
6	16.4	22	18.8	38	7.1.70
7	22.4	23	2.9	39	13.1
8	30.4	24	16.9	40	20.1
9	6.5	25	23.9	41	28.1
10	12.5	26	30.9	42	6.2
11	19.5	27	7.10	43	13.2
12	27.5	28	14.10	44	20.2
13	10.6	29	21.10	45	28.2
14	18.6	30	28.10	46	10.3
15	24.6	31	5.11	47	17.3
16	1.7	32	12.11	48	24.3

STATION CÔTIÈRE (1972-1973)

N°	Date	N°	Date	N°	Date
1	8.9.72	35	15.2.73	68	3.7.73
2	15	36	20	69	6
3	22	37	23	70	10
4	28			71	13
		38	2.3.73	72	16
5	4.10.72	39	7	73	20
6	6	40	16	74	24
7	10	41	27	75	26
8	16	42	30	76	27
9	20			77	31
10	23	43	3.4.73		
11	27	44	6	78	3.8.73
12	30	45	10	79	10
		46	12	80	14
13	3.11.72	47	16	81	16
14	6	48	20	82	18
15	13	49	25	83	20
16	17	50	26	84	22
17	20	51	27	85	30
18	24			86	31
19	30	52	2.5.73		
		53	4	87	4.9.73
20	5.12.72	54	8	88	7
21	19	55	11	89	13
22	22	56	15	90	15
23	26	57	18	91	18
24	29	58	22	92	21
		59	25	93	26
25	4.1.73	60	30	94	28
26	9				
27	16	61	5.6.73	95	6.10.73
28	19	62	8	96	10
29	24	63	12	97	12
30	26	64	14	98	16
31	30	65	18	99	19
		66	22	100	24
32	2.2.73	67	29	101	31
33	6				
34	9				

ANNEXE II

Liste des Copépodes déterminés avec indication de leur régime alimentaire dominant (cf. texte) H : herbivore, O : omnivore, C : carnivore et la numérotation utilisée sur les figures.

1	*Nannocalanus minor*	H	45	*Scolecithricella ovata*	O
2	*Calanoides carinatus*	H	46	*Scolecithricella profunda*	O
3	*Neocalanus* sp.	H	47	*Scolecithrix danae*	O
4	*Undinula vulgaris*	H	48	*Scolecithrix bradyi*	O
5	*Eucalanus attenuatus*	H	49	*Diaixis hibernica*	O
6	*Eucalanus pileatus*	H	50	*Centropages furcatus*	O
7	*Eucalanus monachus*	H	51	*Centropages chierchiae*	O
8	*Eucalanus crassus*	H	52	*Centropages violaceus*	O
9	*Eucalanus subtenuis*	H	53	*Centropages bradyi*	O
10	*Eucalanus elongatus*	H	55	*Pseudodiaptomus serricaudatus*	H
11	*Rhincalanus cornutus*	H	56	*Temora turbinata*	O
12	*Acrocalanus longicornis*	H	57	*Temora stylifera*	O
13	*Acrocalanus andersoni*	H	58	*Temoropia mayumbaensis*	O
14	*Paracalanus aculeatus*	H	59	*Pleuromamma gracilis*	O
15	*Paracalanus parvus*	H	60	*Pleuromamma abdominalis*	O
16	*Paracalanus scotti*	H	61	*Pleuromamma borealis*	O
17	*Calocalanus pavo*	H	62	*Lucicutia gaussae*	H
18	*Calocalanus styliremis*	H	63	*Lucicutia flavicornis*	H
	Calocalanus contractus	H	64	*Lucicutia clausi*	H
	Dolichocerea tenuis	H	65	*Lucicutia gemina*	H
19	*Ischnocalanus plumulosus*	H	66	*Heterorhabdus papilliger*	C
20	*Mecynocera clausi*	H	67	*Haloptilus longicornis*	C
21	*Clausocalanus jobei*	H	68	*Haloptilus acutifrons*	C
22	*Clausocalanus furcatus*	H	69	*Haloptilus oxycephalus*	C
	Clausocalanus lividus	H	70	*Haloptilus spiniceps*	C
	Clausocalanus parapergens	H	71	*Augaptilus*	C
23	*Clausocalanus mastigophorus*	H	72	*Candacia curta*	C
24	*Clausocalanus copépodites*	H	73	*Candacia pachydactyla*	C
25	*Ctenocalanus vanus*	H	74	*Candacia bipinnata*	C
26	*Euaetideus giesbrechti*	O	75	*Paracandacia simplex*	C
27	*Aetideopsis* sp.	O	76	*Paracandacia bispinosa*	C
28	*Paivella inaciae*	O	78	*Pontella gabonensis*	O
29	*Gaetanus minor*	O	79	*Labidocera scotti*	O
30	*Euchirella* sp.	O	80	*Labidocera acutifrons*	O
31	*Euchaeta paraconcinna*	C	82	*Pontellina plumata*	O
32	*Euchaeta marina*	C	83	*Pontellopsis brevis*	O
33	*Euchaeta hebes*	C	84	*Acartia danae*	O
36	*Phaenna spinifera*	C	85	*Acartia negligens*	O
37	*Xanthocalanus* sp.	C	86	*Acartia clausi*	O
38	*Scaphocalanus curtus*	O	87	*Oithona plumifera*	C
39	*Scaphocalanus* sp.	O	88	*Oithona setigera*	C
40	*Scolecithricella marquesae*	O	89	*Oithona robusta*	C
41	*Scolecithricella ctenopus*	O	124	*Oithona nana*	C
42	*Scolecithricella tenuiserrata*	O	90	*Macrosetella gracilis*	H
43	*Scolecithricella abyssalis*	O	118	*Microsetella*	H
44	*Scolecithricella dentata*	O	91	*Euterpina acutifrons*	H

92	*Clytemnestra* spp.	H	105	*Corycaeus speciosus*	C
93	*Oncaea venusta f. minor*	C	106	*Corycaeus clausi*	C
94	*Oncaea mediterranea f. minor*	C	107	*Agetus limbatus*	C
95	*Oncaea venusta f. major*	C	108	*Agetus flaccus*	C
96	*Oncaea mediterranea f. major*	C	109	*Urocorycaeus furcifer*	C
97	*Oncaea media*	C	110	*Onychocorycaeus giesbrechti*	C
98	*Oncaea conifera*	C	111	*Onychocorycaeus latus*	C
99	*Oncaea curta*	C	112	*Ditrichocorycaeus africanus*	C
100	*Lubbockia squillimana*	C	113	*Farranula gracilis*	C
101	*Lubbockia aculeata*	C	114	*Farranula rostrata*	C
102	*Sapphirina metallina*	C	115	*Miracia efferata*	C
103	*Sapphirina nigromaculata*	C			
104	*Copilia mirabilis*	C			

ANNEXE III

Numérotation des récoltes des séries « Migrations nycthémérales ».

Heures Profondeurs	12	15	18	21	0	3	6	9	12
P_1	1	5	9	13	17	21	25	29	33
P_2	2	6	10	14	18	22	26	30	34
P_3	3	7	11	15	19	23	27	31	35
P_4	4	8	12	16	20	24	28	32	36

Les profondeurs P_1, P_2, P_3, P_4 représentent des intervalles égaux au sein de la colonne d'eau 0-50 m environ (cf. texte pour la délimitation exacte de ces profondeurs au cours des diverses séries des récoltes).

BIBLIOGRAPHIE

ANON., 1968. — Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology 2., UNESCO : 174 p.

ANRAKU (M.), OMORI (M.), 1963. — Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouth-parts of marine copepods. *Limno. Oceanogr.* 8 (1) : 116-126.

BAINBRIDGE (V.), 1972. — The zooplankton of the Gulf of Guinea. *Bull. Mar. Ecol.* 8 (1) : 61-97.

BINET (D.), 1973. — Note sur l'évolution des populations de copépodes pélagiques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972). *Doc. Scient.C.R.O. Abidjan*, 4 (1) : 77-90.

BINET (D.), 1976. — Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique au-dessus du plateau ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.* vol. XIV, nº 4 : 301-326.

BINET (D.), 1977 a. — Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, nº 2 : 89-109.

BINET (D.), 1977 b. — Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques Copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, nº 2 : 111-138.

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.*, vol. IX, nº 4 : 411-457.

BINET (D.), DESSIER (A.), GABORIT (M.), ROUX (M.), 1972 a. — Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. II. Analyse des correspondances. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. *Océanogr.*, vol. X, nº 2 : 125-137.

BINET (D.), DESSIER (A.), 1972 b. — Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. III. Diversité spécifique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, nº 3 : 243-250.

BINET (D.), GABORIT (M.), ROUX (M.), 1972 c. — Copépodes pélagiques du plateau ivoirien. Utilisation de l'analyse des correspondances dans l'étude des variations saisonnières. *Doc. Scient. C.R.O. Abidjan*, 3 (1) : 47-79.

BINET (D.), SUISSE DE SAINTE CLAIRE (E.), 1975. — Contribution à l'étude du Copépode planctonique *Calanoides carinatus* : répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, nº 1 : 15-30.

BLANC (F.), CHARDY (P.), LAUREC (A.), REYSS (J. P.), 1976. — Choix des métriques qualitatives en analyses d'inertie. Implications en écologie marine benthique. *Mar. Biol.* 35 : 49-67.

CHARDY (P.), GLEMAREC (M.), LAUREC (A.), 1976. — Application of Inertia Methods to Benthic Marine Ecology : Pratical Implications of the Basic Options. *Estuarine and Coastal Marine Science* 4 : 179-205.

DANDONNEAU (Y.), 1973. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III. Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, nº 4 : 431-454.

FRONTIER (S.), 1969. — Méthodes d'analyses statistiques applicables à l'écologie du plancton. *Centre O.R.S.T.O.M., Nosy-Bé Doc.* 7 : 33 p.

FRONTIER (S.), 1972. — Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 8 (2) : 121-132 et une page d'errata.

FRONTIER (S.), 1976. — Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. Océanogr.* 1 (3) : 35-48.

FRONTIER (S.), 1977. — Réflexions pour une théorie des écosystèmes, *Bull. Ecol.* 8 (2).

GAULD (D. T.), 1966. — The swimming and feeding of planktonic Copepods. Some Contemporary Studies in Marine Science : 313-334. Harold Barnes, Ed. George Allen and Unwin Ltd., London.

GEINRIKH (A. K.), 1958. — On the nutrition of marine Copepods in the tropical region. *Biol. Sc.* 119 : 229-232.

GOWER (J. C.), ROSS (G. J. S.), 1969. — Minimum spanning tree and single linkage cluster analysis. *Applied Statistics* 18 : 54-64.

GUEREDRAT (J. A.), GRANDPERRIN (R.), ROGER (C.), 1972. — Diversité spécifique dans le Pacifique équatorial : évolution de l'écosystème. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, nº 1 : 57-70.

HAQ (S.), 1972. — Breeding of *Euterpina acutifrons*, a harpacticid Copepod, with special reference to dimporphic males. *Mar. Biol.* : 15 (3) : 221-235.

HERBLAND (A.), LE BORGNE (R.), VOITURIEZ (B.), 1973. — Production primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 4 (1) : 1-75.

INAGAKI (H.), 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu* 18 (1 B) : 153-166.

JACOBS (J.), 1961. — Laboratory cultivation of the marine Copepod *Pseudodiaptomus coronatus* Williams. *Limno. Oceanogr.* 6 (4) : 443-446.

JOSSI (J. W.), 1966. — The I.C.I.T.A. one-meter plankton net : description and evaluation. *Limnol. Oceanogr.* 11 (4) : 640-642.

LEBART (L.), FÉNELON (J. P.), 1971. — Statistique et informatique appliquées. Dunod. Paris 426 p.

LONGHURST (A. R.), 1967. — Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern Pacific oxygen minimum. *Deep-Sea-Research*, 14 (1) : 51-63.

MAC LAREN (I. A.), 1963. — Effect of temperature on growth of zooplancton and the adaptive value of vertical migration. *K. Fish. Res. Bd. Canada*, 20 (3) : 685-727.

MARGALEF (R.), 1967. — Some concepts relative to the Organisation of Plankton. *Oceanogr. & Mar. Biol.* 5 : 257-289 G. Allen & Unwin Ltd.

MILLER (D. A. B.), 1961. — A modification of the small Hardy plankton sampler for simultaneous high-speed plankton hauls. *Bull. Mar. Ecol.*, 5 (45) : 165-172.

ODUM (E. P.), 1969. — The strategy of Ecosystem Development. *Science* 164 : 262-270.

PAFFENHOFER (G. A.), 1971. — Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic Copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.* 11 (3) : 286-298.

ROUX (G.), ROUX (M.), 1967. — A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. *Rev. Stat. Appl.* 15 (2) : 59-72.

ROUX (M.), GABORIT-REZZOUK (M.), BINET (D.), 1973. — Copépodes pélagiques du plateau ivoirien II. Utilisation de l'arbre de longueur minimum dans le classement des récoltes. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan* 4 (2) : 1-16.

TIMONIN (A. G.), 1971. — The structure of plankton communities of the Indian Ocean. *Mar. Biol.*, 9 (4) : 281-289.

TRAVERS (M.), 1971. — Diversité du microplancton du golfe de Marseille en 1964. *Mar. Biol.* 8 (4) : 308-343.

VINOGRADOV (M. E.), 1970. — Vertical distribution of the Oceanic Zooplankton. Translated from Russian. Israël Programme for Scientific translations, Jerusalem : 1-339.

WICKSTEAD (J. H.), 1962. — Food and Feeding in Pelagic Copepods. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 139 : 545-555.

Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology 2, 1968 ; UNESCO : 174 p.