
LE ZOOPLANCTON

Marc PAGANO et Lucien SAINT-JEAN

Les études récentes sur le zooplancton des lagunes ivoiriennes ne concernent que la lagune Ébrié. Elles visent à préciser l'importance et le rôle que joue ce compartiment dans le fonctionnement de ce milieu et viennent compléter quelques travaux antérieurs (RAHM, 1964 ; LEBORGNE et DUFOUR, 1979 ; REPELIN, 1985) sur les thèmes suivants : 1° définition et évolution des communautés ; 2° biomasse du peuplement et de ses composantes ; 3° répartition et migration verticale ; 4° taux d'activité (nutrition, développement, croissance, fécondité, production, respiration et excrétion).

Les données d'échantillonnage ont été récoltées au cours de points fixes de 24 heures répartis sur deux cycles annuels (1981-82 et 1984-85) dans cinq sites qui constituent un échantillon des principales conditions écologiques trouvées en lagune : Bingerville, situé dans l'est, région périodiquement envahie par les eaux de crue de la Comoé et où la salinité varie saisonnièrement entre 0 et 20 g . l⁻¹ environ ; Biétri (zone estuarienne urbaine ; salinité atteignant 30 g . l⁻¹ ; station polluée eutrophe) ; Boulay (zone estuarienne rurale ; pauvre en phytoplancton) ; Mopoyem et Tiegba (ouest ; salinités faibles variant de 1 à 6 g . l⁻¹ environ) (fig. 1). Les stations se situent à l'intérieur de baies, le chenal attenant à ces baies n'ayant été prospecté qu'en 1984-85 et dans trois de ces sites : Bingerville, Mopoyem et Tiegba. Excepté Biétri, tous ces sites se caractérisent par l'absence de gradient vertical notable de température, de salinité et de concentration en seston sur toute la colonne d'eau. À Biétri, la station est située à l'entrée d'une baie périodiquement stratifiée, où l'on trouve une couche profonde anoxique productrice d'H₂S (cf. III-2).

Les facteurs environnementaux considérés sont la température (T), la salinité (S) et la quantité de seston inférieur à 64 µm, exprimée en chlorophylle *a* (chl), carbone (C), azote (N) et phosphore (P). Ils sont mesurés deux fois, à l'aube (de 5 à 6 h) et en milieu de journée (de 12 à 14 h), à partir d'échantillons prélevés avec un tube en PVC de 4 m de long et de 4 cm de diamètre plongé verticalement dans le milieu et représentant « la colonne d'eau ». Le zooplancton est prélevé la nuit (de 20 à 22 h) par traction verticale du fond jusqu'en surface d'un filet cylindro-conique de 40 cm de diamètre d'ouverture et de 64 µm de vide de maille (PAGANO et SAINT-JEAN, 1989).

En plus de ces données de terrain, des données expérimentales (méthodologie précisée dans les chapitres suivants et dans les travaux cités) ont été recueillies. Il s'agit : 1° d'observations *in situ* sur la fécondité et l'ingestion (mesures de fluorescence intestinale, analyses bactériennes des contenus intestinaux) de *A. clausi* et sur la respiration et l'excrétion du mésozooplancton réalisées au cours du cycle de 1981-82 ; 2° d'expériences de laboratoire sur le développement et la croissance de *A. clausi* réalisées entre 1980 et 1983.

On signalera que les conditions environnementales des deux cycles diffèrent sensiblement sur le plan de la salinité dans l'ouest (3 à 6 g . l⁻¹ en 1984-85 contre 1 à 4 g . l⁻¹ en 1981-82) et sur celui de la concentration en chlorophylle, plus élevée en 1984-85 dans toutes les stations sauf Bingerville.

Peuplement et biomasse

Le peuplement est relativement diversifié et dominé par des formes d'origine marine (tabl. I). Si l'on prend en compte les espèces rares, ce peuplement comprend en effet la plupart des 57 taxons signalés par RAHM (1964) peu de temps après l'ouverture du canal de Vridi, ainsi que plusieurs espèces récemment identifiées : des cyclopidés et harpacticoidés (DUMONT et MAAS, 1988), le calanide *Pseudodiaptomus hessei*, et les mysidacés *Rhopalophthalmus* sp. et *Mesopodopsis slabberi* (SORBES, comm. pers.). D'après les données générales sur le régime alimentaire des organismes zooplanctoniques fournies par la littérature (BOUGIS, 1974 ; HART, 1977 ; ITOH, 1970 ; BINET, 1978 ; UCHIMA, 1979), le peuplement serait principalement constitué de formes algivores-détritivores. Les carnivores connaissent cependant des périodes de grande prolifération localisées dans l'espace ou dans le temps. Il s'agit, en région estuarienne et en saison sèche, de chaetognathes, de méduses, de cténophores, de nauplii de cirripèdes, et, dans l'est, en saison des crues, du rotifère *Asplanchna* et des stades terminaux de *M. ogunnus*. Peuvent y être également ajoutées les larves planctoniques de poissons et peut-être les mysidacés, qui sont nombreux à partager un tel régime (FULTON, 1982 ; BREMER et VIJVERBERG, 1982 ; MURTAUGH, 1983 ; NERO et SPRULES, 1986).

DÉFINITION ET ÉVOLUTION DES COMMUNAUTÉS

Une analyse en composantes principales de l'ensemble des données des deux cycles — effectifs des principaux taxons et variables environnementales (ARFI *et al.*, 1987) — montre que la variation combinée de la salinité et de la concentration en chlorophylle est associée à une évolution spatiotemporelle du peuplement marquée par la succession dans l'espace et le temps de trois communautés principales, les communautés lagunaire, continentale et marine.

Dans cette évolution (fig. 2), la communauté lagunaire occupe une position centrale correspondant à des salinités moyennes (4 à 15 g . l⁻¹) et à des quantités de chlorophylle allant de 10 à 50 µg . l⁻¹. Le peuplement est relativement abondant, peu diversifié et dominé par *A. clausi*, *P. hessei*, des larves de mollusques et des mysidacés. Cette communauté est permanente dans la partie ouest et apparaît saisonnièrement dans la région centre-est, en saison humide lorsqu'on se rapproche du canal de Vridi (Boulay, Biétri) et en saison sèche lorsqu'on se rapproche de la Comoé (Bingerville).

La communauté marine est associée à des salinités élevées (30 g . l⁻¹) et à des biomasses algales faibles (< 5 µg chl a). Le peuplement est moins abondant, plus diversifié et dominé par des formes telles que *Penilia*, *Evadne*, *Paracalanus*, *Temora*, des chaetognates, appendiculaires, doliolés, salpes, méduses, *Lucifer*..., dont certaines abondent dans le milieu marin côtier (BINET, 1977 et 1978). Cette communauté se rencontre à Boulay au cours de la grande saison sèche (février à mai), période durant laquelle les apports d'eaux marines oligotrophes prédominent largement sur les apports d'eau douce.

La communauté continentale est associée à des salinités quasiment nulles et à des biomasses algales faibles (< 5 µg chl a). Le peuplement est peu abondant et caractérisé par la présence d'espèces d'eau douce telles que *Mesocyclops ogunnus*, *Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*, *Bosmina longirostris*.

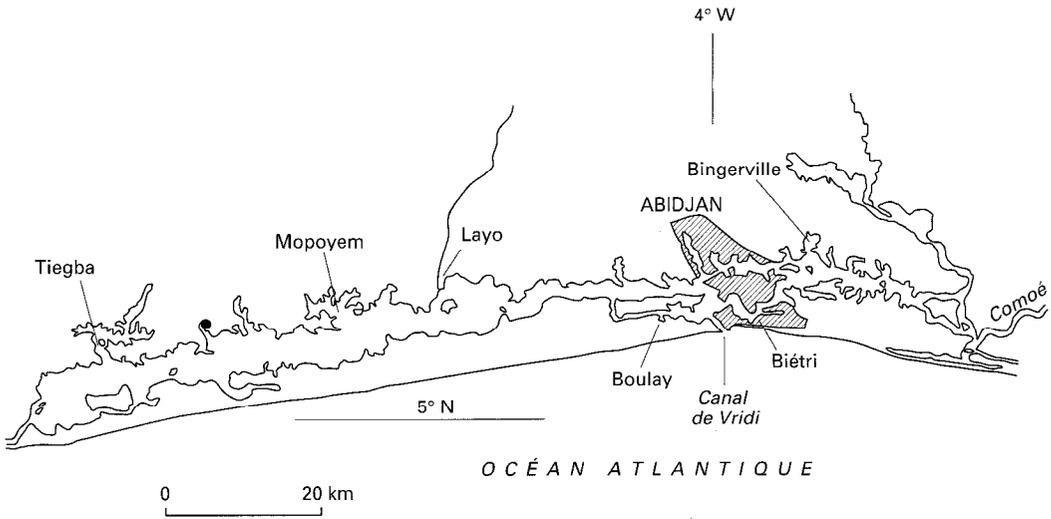


Figure 1
Les stations étudiées.

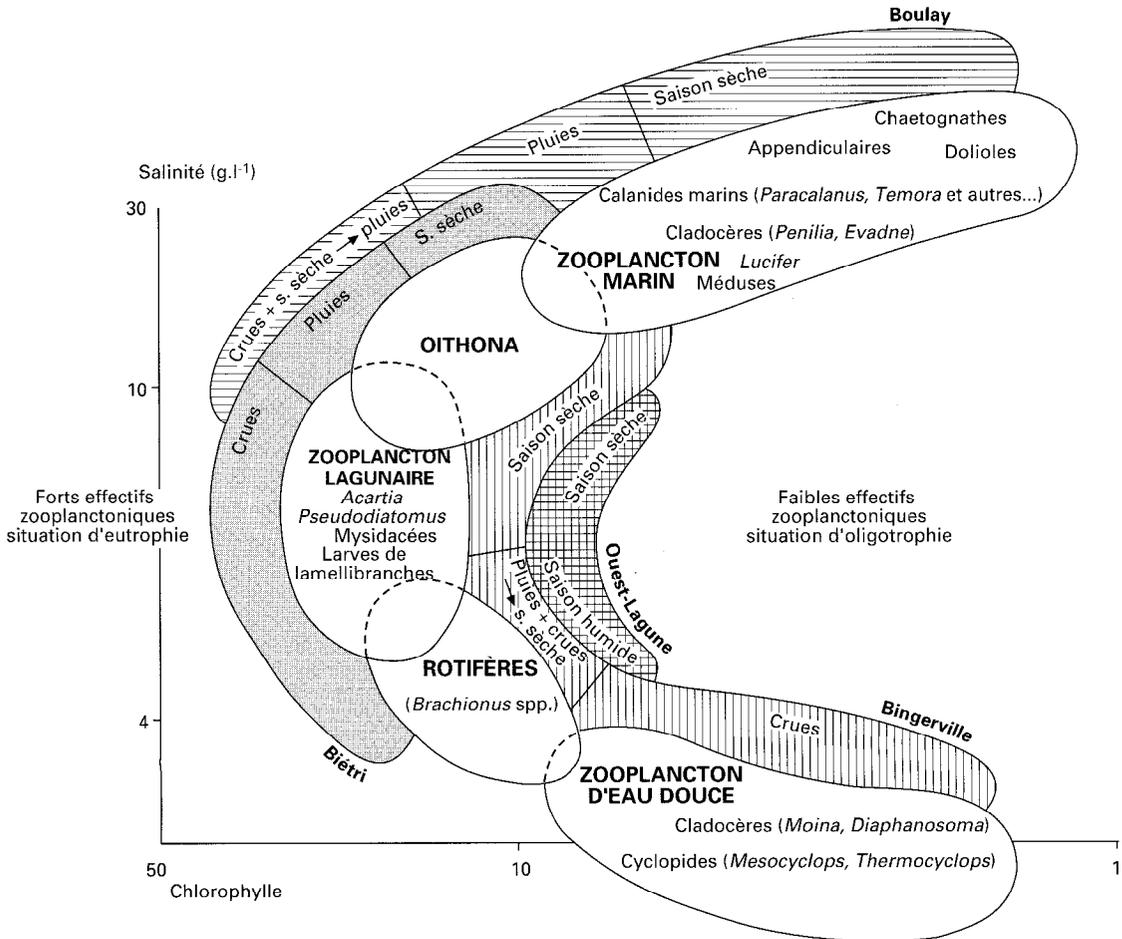


Figure 2

Représentation schématique de l'évolution spatiotemporelle des communautés zooplanctoniques. Les ordres de grandeur des variations de la concentration en chlorophylle et de la salinité sont représentés à titre indicatif.

TABLEAU I
Principaux groupes faunistiques rencontrés, avec leur répartition régionale approximative

	Aires de répartition			Remarques
	Est	Estuaire	Ouest	
Tintinides		*,S		Boulay, saison sèche
<i>Brachionus plicatilis</i>	*,S	*,S	*	présent ou abondant jusqu'à des salinités de 25 g.l ⁻¹ essentiellement des formes d'eau douce (Bingerville)
autres rotifères	*,S (ED)			
<i>Penilia, Evadne</i>		*,S		Boulay principalement oligohaline (crue de la Comoé à Bingerville) oligohaline ; <i>Bosmina</i> , Chydoridae
<i>Moina, Diaphanosoma</i>	*,S (ED)			
autres cladocères	*,S (ED)			
<i>Acartia clausi</i>	*,S	*,S	*	plage de salinité allant de 1 à 30 g.l ⁻¹ et plus plage de salinité allant de 0 à 20 g.l ⁻¹
<i>Pseudodiaptomus hessei</i>	*,S		*	
<i>Paracalanus</i>		*		salinités moyennes et élevées ; abondante à Boulay Boulay principalement Boulay principalement
<i>Temora</i>		*,S		
autres calanides		*,S		
<i>Oithona brevicornis</i>	*,S	*	*,S	
<i>Oncea, Corycaeus,</i>		*		plage de salinité allant de 2-3 à 30 g.l ⁻¹ et plus Boulay principalement oligohaline (crue de la Comoé à Bingerville)
<i>Mesocyclops ogunnus</i>	*,S (ED)			
autre cyclopidés	*	*	*	eaux oligo- et mésohalines
Harpacticoïdes	*	*	*	
Mysidaces	*,S	*,S	*	absence à Biétri
Isopodes, amphipodes				
<i>Lucifer</i>		*,S		
Méduses	*	*		
Chaetognathes		*,S		Boulay et Biétri principalement Boulay principalement Boulay principalement
Appendiculaires		*,S		
Doliolés et salpes		*,S		
Zoés de crabes		*		principalement à Boulay
Larves de lamellibranches	*	**	*	Larves de gastéropodes * * *
Larves de polychètes		*		abondantes à Biétri
Larves de poissons	*	*	*	abondantes dans l'estuaire
Oeufs de poissons	*			abondants dans l'estuaire et la nuit

* = significativement présent toute l'année ; *,S = saisonnièrement abondant ; ED = formes d'eau douce.

Elles se développent à Bingerville, principalement dans la baie, avec l'arrivée massive des eaux de crue de la Comoé.

Le stade intermédiaire entre les communautés marine et lagunaire est marqué par un important développement de *O. brevicornis* ; il s'installe par exemple dans l'ouest en 1984-85 du fait de salinités plus élevées qu'en 1981-82. Le stade intermédiaire entre les communautés lagunaire et continentale est marqué par la prolifération des rotifères, avec *Brachionus plicatilis*, mais aussi parfois (à l'est) *Filinia*, *Keratella*, *Hexarthra* et *Asplanchna* ; il s'observe par exemple pendant la saison des pluies à Bingerville.

Le peuplement de Biétri représente un cas d'évolution liée à la pollution en zone estuarienne. Il est essentiellement dominé par *A. clausi* et *O. brevicornis*. En saison sèche, les communautés se rapprochent de celles observées à Boulay, *A. clausi* et *O. brevicornis* étant accompagnés par des formes « marines », alors qu'en saison humide on se rapproche plutôt d'un zooplancton lagunaire.

COMPOSITION DU PEUPEMENT EN TERMES DE BIOMASSE

Les biomasses ont été calculées après évaluation des poids individuels des différents organismes suivant diverses méthodes (SAINT-JEAN et PAGANO, 1987).

Les biomasses moyennes des cinq stations en 1981-82 et 84-85 sont voisines, s'établissant respectivement à 79 et 64 mgPS . m⁻³ (tabl. II). Le peuplement est dominé par *A. clausi* (plus de 50 % en moyenne), *O. brevicornis* et *P. hessei*, ces trois espèces et les copépodes dans leur ensemble constituant 89 % de la biomasse totale. Les rotifères et les cladocères ont une biomasse réduite (de 4 à 5 %), mais peuvent être importants localement ou de façon épisodique, notamment, pour les cladocères, au sein des communautés marine et continentale.

TABLEAU II

Intervalles de variation de la salinité (S), biomasses moyennes de seston (exprimées en chl a et en C), de zoo- et macroplancton, et répartition des diverses composantes du zooplancton (en % de la biomasse) :
Ac (*A. clausi*), Ph (*P. hessei*), Ob (*O. brevicornis*), CLRO (cladocères + rotifères),
MOPO (larves de mollusques et polychètes)

Stations	Cycles	S	Biomasses planctoniques				Répartition des espèces ou groupes				
			Seston µmol chla.l ⁻¹ mg C.m ⁻³		Zoopl. mg PS . m ⁻³	Macropl.	Ac	Ph	Ob en %	CLRO	MOPO
Bingerville											
baie	1981-82	0-17	6,6	1526	61,4	6,9	56,0	5,4	20,5	10,4	1,3
baie	1984-85	0-19	7,0	1386	70,5	24,7	55,3	10,1	21,7	7,1	3,3
chenal	1984-85	0-19	5,2	971	91,8	16,9	69,4	2,3	23,9	0,4	1,4
Biétri											
baie	1981-82	6-30	22,8	3219	159,6	1,2	69,4	0,2	16,0	1,1	8,6
baie	1984-85	4-28	55,7	3397	67,2	1,0	53,0	0,4	35,0	2,1	7,4
Boulay											
baie	1981-82	8-32	3,3	1312	116,4	16,1	48,6	0,0	11,3	4,6	2,1
baie	1984-85	6-24*	7,7	776	67,6	16,2	40,8	0,6	30,6	2,7	3,1
Mopoyem											
baie	1981-82	1-4	9,6	2051	16,6	1,8	58,4	17,5	0,0	5,4	15,1
baie	1984-85	4-6	27,5	2431	48,7	15,9	53,6	27,1	6,2	9,9	3,1
chenal	1984-85	5-6	12,2	1138	60,1	15,4	52,4	15,1	13,3	10,5	8,3
Tiegba											
baie	1981-82	1-4	7,2	1858	42,2	44,0	61,6	26,1	0,0	1,2	8,5
baie	1984-85	3-7	34,9	3160	65,0	35,7	54,2	36,8	2,5	4,9	0,8
chenal	1984-85	3-7	36,6	2709	57,4	21,3	47,9	37,6	5,2	7,3	1,6
Moyenne											
baie	1981-82	0-32	9,9	1993	79,2	14,0	60,0	4,4	13,0	3,7	5,8
baie	1984-85	0-24	26,6	2230	63,8	18,7	51,3	14,1	20,1	5,2	3,6

* pas d'échantillonnage entre janvier et avril.

Le méroplancton ne constitue qu'un pourcentage assez faible de la biomasse (1,5 à 10,5 %, contre 2,8 à 34,8 % des effectifs) (tabl. II). Il est pour l'essentiel constitué par des larves de mollusques benthiques (toutes stations), des polychètes (Biétri), et des zoés de crabes. Ces dernières ne sont abondantes qu'en saison sèche à Boulay (surtout), Biétri et Bingerville, ce qui confirmerait la localisation en zone estuarienne de l'aire de ponte de *Callinectes latimanus*, le crabe de lagune le plus commun en eaux libres (CHARLES-DOMINIQUE et HEM, 1981). De même, les œufs pélagiques de poissons sont surtout récoltés à l'est et en zone estuarienne, dans l'aire de ponte présumée des formes susceptibles de produire de tels œufs : *Ethmalosa fimbriata* et *Liza* spp. principalement (ALBARET, comm. pers.).

En revanche, bien qu'estimée à partir d'une technique d'échantillonnage inadaptée, la biomasse du macroplancton (larves de poissons, crustacés supérieurs) semble élevée, équivalant en moyenne au quart de celle du zooplancton. Cette biomasse est très faible à Biétri (pas de mysidacés du fait de l'existence d'une couche anoxique profonde) et particulièrement forte dans l'ouest : 22 mg . m⁻³, soit 38 % de la biomasse du zooplancton (moyenne de toutes les stations) en 1984-85, et 23 mg (78 %) en 1981-82 dans les baies (tabl. II). Dans toutes les stations sauf Biétri, ce groupe est dominé par les mysidacés, particulièrement dans l'ouest (99 %).

STRUCTURE EN TAILLE

La structure en taille est ici exprimée en termes de biomasses (fig. 3). Dans son ensemble, le peuplement se caractérise par une taille moyenne relativement faible. Les structures les plus homogènes se situent au cœur de la saison sèche à Boulay (plus grande taille moyenne) et dans l'ouest. Le pourcentage de petites formes (< 280 µm), nauplii, rotifères et larves de mollusques essentiellement, est faible à Boulay, ainsi qu'à Bingerville et à Biétri, surtout au cœur de la saison sèche. Ces formes sont plus abondantes dans l'ouest, de façon permanente, et à Bingerville et Biétri, en saison humide.

VARIATIONS SAISONNIÈRES ET RÉGIONALES DE BIOMASSE

L'écart entre les biomasses minimales et maximales est toujours important (4 et 375 mg en 1981-82 ; 1 et 285 mg en 1984-85), et correspond à des variations saisonnières et (ou) géographiques parfois significatives.

Sur le plan des variations saisonnières, les données des deux cycles précédents, confirmant les données antérieures (REPELIN, 1985), montrent que la biomasse totale tend en moyenne à être plus élevée en saison sèche (et chaude) qu'en saison « humide » (et froide) (fig. 4). Cependant, ces variations diffèrent en fonction des conditions locales : influence de la Comoé dans l'est, influence marine dans l'estuaire, absence de grands bouleversements hydrologiques dans l'ouest (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). C'est ainsi qu'à Boulay la biomasse totale reste relativement constante durant toute l'année malgré des changements importants de la composition du peuplement entre les saisons sèche et humide (fig. 5). Une forte et brève poussée, signalée lors des études antérieures (DUFOUR et LEBORGNE, 1979 ; REPELIN, 1985), se produit pendant la période de transition entre saison sèche et saison de pluies (mai-juin). Elle correspond au développement de *A. clausi* et est associée à la baisse de salinité et à l'enrichissement du milieu que provoquent les premières pluies. Dans les autres stations, les variations se rapprochent de la courbe moyenne, avec des maxima plutôt décalés vers le début de la saison sèche à Biétri et vers la fin de cette saison dans l'ouest et à Bingerville. À Bingerville, dans la baie, les minima s'observent au début de la saison des pluies (mai-juin), au moment de la chute de salinité, résultant de la quasi-disparition de *Oithona* et de l'effondrement de *Acartia*. Les formes de la communauté continentale se développent ensuite et maintiennent la biomasse à un niveau moyen. Dans le chenal, la variation est plus forte, notamment du fait d'un lessivage plus intense par les eaux de crue très pauvres en plancton (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988).

Au niveau des espèces, on constate que la biomasse de *A. clausi* suit approximativement les mêmes variations que la biomasse totale, excepté à Boulay (disparition de *A. clausi* au cœur de la saison sèche)

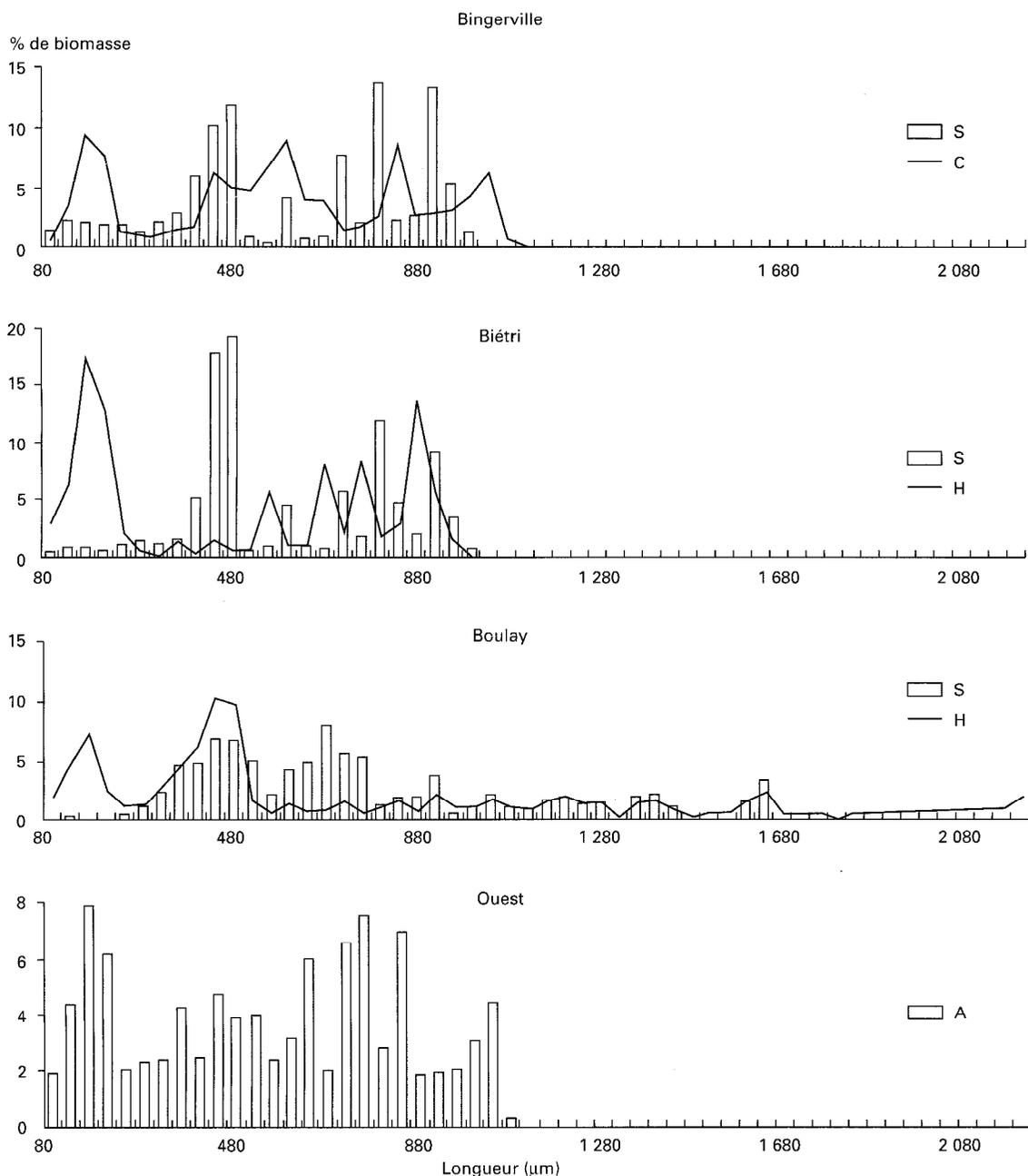


Figure 3

Répartition de la biomasse en fonction de la taille (longueur céphalothoracique pour les copépodes et longueur totale pour les autres organismes), en saison sèche (S), des crues (C), et en saison humide (H) ou pour l'ensemble de l'année (A). Données de 1984-85.

et à Bingerville (disparition pendant le maximum de crue de la Comoé) (fig. 5). *P. hessei* est absent dans la zone estuarienne, abondant de juillet à octobre-novembre à Bingerville (pluies et crue), et pendant toute l'année dans l'ouest. Dans cette région, ce calanide tend à présenter ses maximums d'abondance en saison sèche, occupant parfois une position dominante (Tiegba). À l'inverse, *Oithona* prédomine

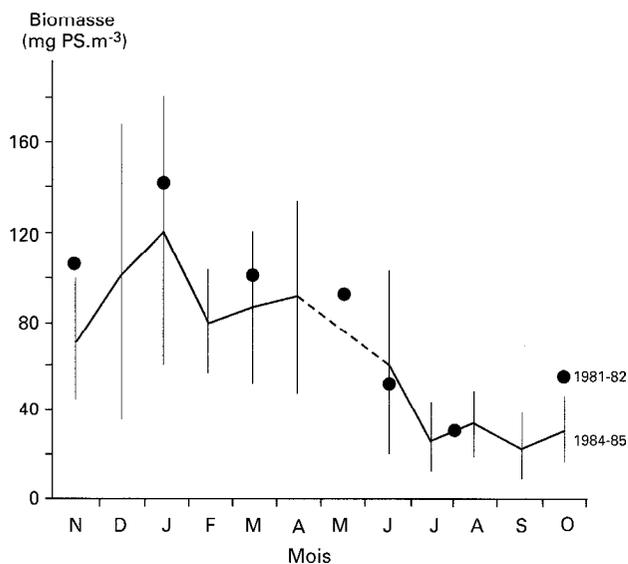


Figure 4

Variation saisonnière de la biomasse moyenne (avec intervalle de confiance) des cinq stations.

dans les deux stations estuariennes, où il abonde toute l'année, ainsi qu'à Bingerville, où il diminue dès le début de la saison des pluies pour disparaître pendant la crue de la Comoé.

Des différences semblent exister entre chenal et baie sur le plan de la biomasse totale (voir ci-dessus à Bingerville) et sur celui de la composition, avec une plus grande abondance de *Oithona* et des formes de la communauté marine dans les chenaux de l'ouest et de Bingerville. Les données disponibles sont insuffisantes pour mettre en évidence et analyser un éventuel (et probable) « effet de baie ».

Il semblerait également, et cela se vérifie dans les deux cycles, que les densités soient plus élevées dans la région centre-est que dans l'ouest, du moins en saison sèche. Les différences entre ces deux régions tendent à s'atténuer en 1984-85, essentiellement par remontée des biomasses dans l'ouest, et surtout à Mopoyem, lorsque la salinité dans cette région approche les 5 g . l⁻¹.

Les variations de biomasse entre les deux cycles sont non significatives à Tiegba, Boulay et Bingerville, malgré une augmentation de la concentration en phytoplancton dans les deux premières de ces stations (tabl. II). À Biétri et Mopoyem (baie), on observe au contraire une évolution nette et opposée entre les deux cycles. À Biétri, en 1984-85, il y a une diminution de la biomasse moyenne, qui correspond surtout à un effondrement de la biomasse de *Acartia* en saison humide, avec un développement relatif de *Oithona* et une évolution du peuplement vers la dominance des formes de petite taille à forte productivité potentielle (rotifères). La diminution de biomasse est ici associée à une augmentation de la concentration en chlorophylle. À Mopoyem, il y a une augmentation de la biomasse des principales composantes du peuplement (*A. clausi*, *P. hesssei* et *O. brevicornis*), associée à une augmentation de la concentration en chlorophylle et de la salinité. Aucune interprétation simple et convaincante de ces évolutions ne peut être proposée sur la base des données disponibles.

Une analyse des corrélations partielles portant sur les variables environnementales et la biomasse totale (BT) ou la biomasse de *A. clausi* (BA) a été effectuée par station et pour l'ensemble des données d'échantillonnage. Elle montre que seules la température dans l'ouest et la salinité à Boulay et à Bingerville, ou ces deux facteurs à la fois lorsqu'on traite l'ensemble des données, expliquent des pourcentages significatifs de la variance totale de BT ou BA. Cependant, ces pourcentages sont faibles, de sorte qu'aucun modèle prédictif satisfaisant des variations de biomasse en fonction des facteurs environnementaux ne peut être proposé.

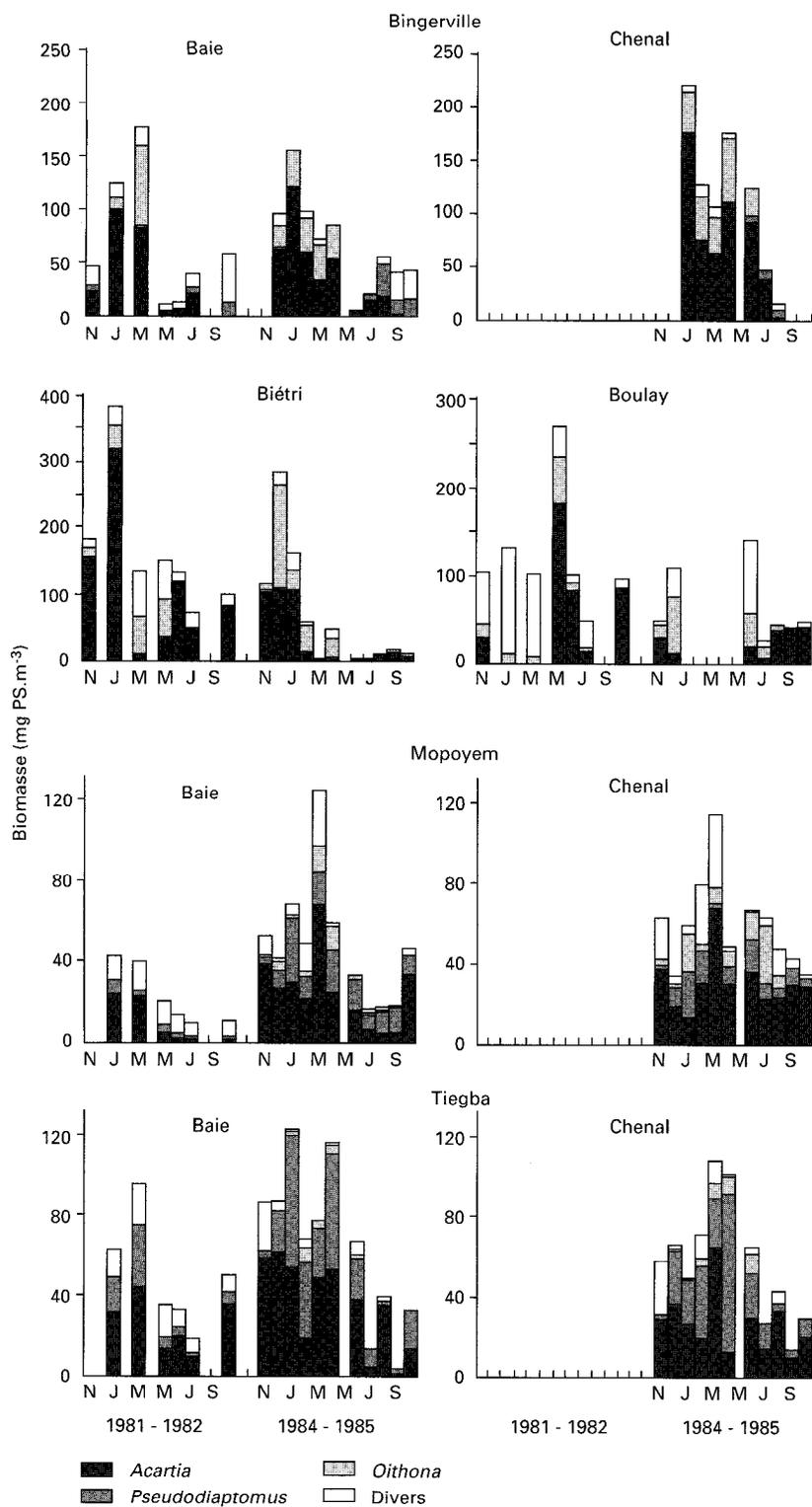


Figure 5

Variation saisonnière de la biomasse des principales espèces ou groupes d'organismes dans les cinq stations. Le groupe des divers est essentiellement constitué par des formes marines à Boulay et Biétri, par des formes continentales ou des rotifères à Bingerville et par des larves de mollusques et des rotifères dans l'ouest.

Répartition verticale

La répartition verticale a été principalement étudiée en 1984-85 à Mopoyem et à Bingerville, deux baies non stratifiées, peu profondes (4 m) et exposées aux vents (SAINT-JEAN et PAGANO, 1990). Dans ces deux stations, la nuit (de 20 à 22 h), tous les organismes se répartissent de façon quasi homogène dans la colonne d'eau (fig. 6a). Le jour (de 13 à 17 h), deux types de répartition sont observés. Les organismes de petite taille, larves de mollusques (LMO), rotifères (ROT), nauplii de toutes les espèces (N, NP, NO), copépodites et adultes de *O. brevicornis* (CAO), présentent une répartition de type nocturne, alors que les organismes plus grands, copépodites et adultes de *A. clausi* et de *P. hessei* (CAP), mysidacés (non représentés sur la figure), se concentrent en profondeur. Chez *P. hessei* et chez les mysidacés, le phénomène de concentration est très marqué, aucun ou presque aucun individu n'étant capturé en pleine eau le jour. Chez *A. clausi*, il s'accroît depuis le stade C1 (en moyenne 17 % des individus concentrés dans une couche de 20 cm au-dessus du fond représentant environ 5 % de la colonne d'eau), jusqu'au stade adulte (45 %) (fig. 6). Ce type de répartition est la cause principale d'une baisse importante de l'efficacité de collecte de ces formes le jour, avec, par exemple, des densités diurnes 5 fois plus faibles que les densités nocturnes chez les adultes de *A. clausi*, et aucune capture de jour pour les adultes de *P. hessei* (PAGANO et SAINT-JEAN, 1989).

La répartition verticale a également été étudiée à deux reprises en milieu stratifié (station de Biétri) (CAUMETTE *et al.*, 1983). Les répartitions observées sont différentes, on ce sens que : 1° les nauplii et *Oithona* y présentent une répartition non homogène et tendent à se concentrer en profondeur de jour comme de nuit (fig. 6 b, c, d) ; 2° la quasi-totalité (6c ; 18 h) ou une fraction importante (6d ; 21 h) des copépodites et adultes de *A. clausi* restent en profondeur en début de nuit, à proximité ou au contact de la zone anoxique.

Une interprétation de ces répartitions verticales observées et des migrations qu'elles impliquent a été proposée par CAUMETTE *et al.* (1983) et SAINT-JEAN et PAGANO (1990), malgré l'absence de données sur les répartitions crépusculaire et aurorale et le manque d'informations précises quant aux facteurs susceptibles d'interférer sur le comportement migratoire : rythmes d'alimentation du zooplancton ; gradients quantitatifs et qualitatifs de la nourriture potentielle en pleine eau ; concentration, qualité et accessibilité des particules nutritives situées à proximité du fond (nature, abondance, répartition) ; rythme d'alimentation des zooplancophages (voir notamment HUNTLEY, 1985 et KERFOOT, 1985).

En milieu non stratifié exposé aux vents (cas de Mopoyem et de Bingerville), les répartitions seraient essentiellement régies par les **variations d'éclairement** (processus de descente aurorale et de remontée crépusculaire des organismes) et par les **mouvements turbulents** liés aux vents. En général, ces mouvements varient de façon régulière en cours de journée, naissent vers 9 h, s'amplifient en milieu de journée et diminuent vers 16 à 18 h pour cesser la nuit. Les répartitions au petit matin, du fait de l'absence de turbulence, seraient fonction du type de réaction ou de sensibilité à la lumière des organismes et de leur vitesse de descente. Les répartitions observées en milieu de journée résulteraient des répartitions aurorales, plus ou moins modifiées par les mouvements turbulents, compte tenu de la profondeur atteinte par ces organismes et de leur réaction ou de leur capacité de résistance aux mouvements turbulents. Une illustration en est donnée par le cas extrême des copépodites et adultes de *P. hessei* et des mysidacés qui, après avoir atteint la zone à faibles turbulences proche du sédiment, sont capables de s'y maintenir. On ne peut exclure toutefois que la concentration diurne en profondeur, notamment chez *P. hessei* et les mysidacés, corresponde aussi (ou surtout) à un phénomène d'évitement des prédateurs chassant à vue en pleine eau.

En ce qui concerne les répartitions observées à Biétri, on rappellera que cette station est à l'abri des vents et présente deux stocks potentiels de nourriture, l'un situé dans l'épilimnion et essentiellement constitué de matériel algal, et l'autre situé à la limite supérieure de l'hypolimnion anoxique et constitué de thio-bacilles et de bactéries photosynthétiques (CAUMETTE *et al.*, 1983). Les répartitions matinales (6b et 6d,

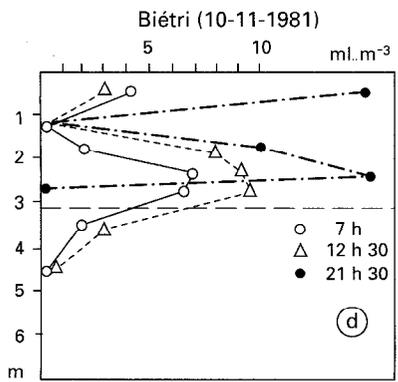
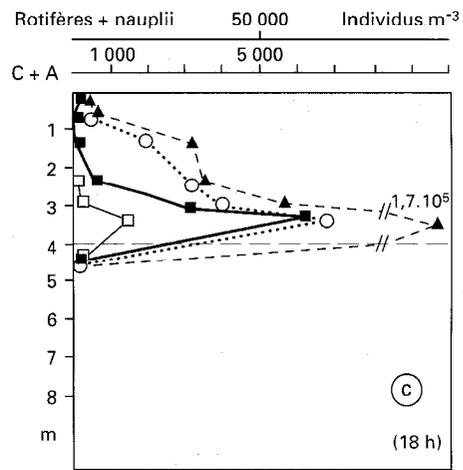
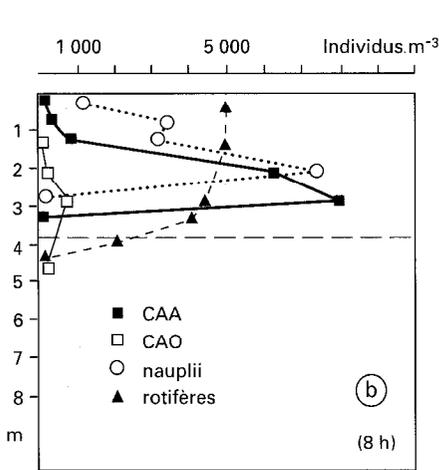
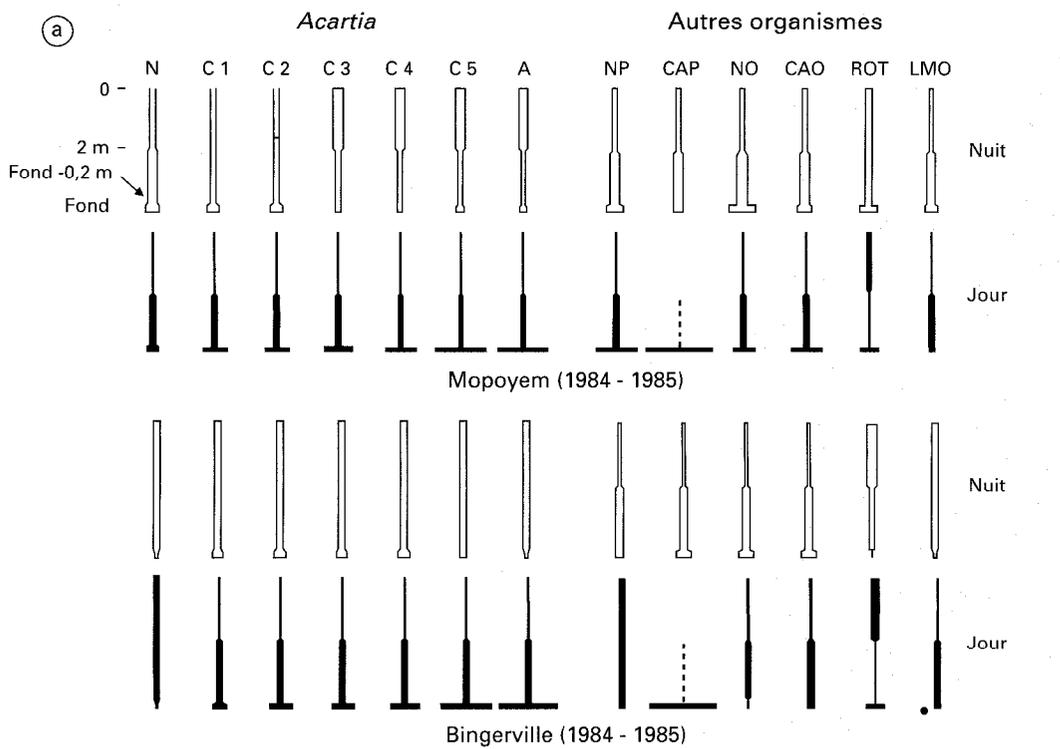


Figure 6
Répartition verticale diurne et nocturne des organismes, dans les zones sans gradient vertical, stations de Mopoyem et Bingerville; expression en pourcentage de la biomasse par unité de surface (a), et dans un milieu stratifié, station de Biétri; expression en nombre d'individus par niveau (b, c) ou en volume de plancton (d).
N, C, A = nauplii, copépodites, adultes; NA, NP, NO = nauplii de *A. clausi*, de *P. hessei* et de *O. brevicornis*; CAA, CAP, CAO = copépodites et adultes des mêmes espèces; ROT = rotifères; LMO = larves de mollusques.

8 h et 7 h) et de mi-journée (6d, 12 h 30) sont dans l'ensemble cohérentes avec les interprétations précédentes, les gradients de densité créés par la plongée aurorale des organismes n'étant pas ici détruits par les mouvements turbulents (station à l'abri des vents). De même, la répartition nocturne du stock de copépodes et adultes de *A. clausi* observée le 10-11-1981 à 21 h 30 (fig. 6d) traduit une certaine remontée des organismes en pleine eau la nuit. Cependant, le fait que cette remontée ne soit pas totale (partition du peuplement entre la surface et la zone juste au-dessus de la chimiocline) et l'absence de remontée crépusculaire massive en pleine eau de l'ensemble des organismes constatée lors des observations du 8-9-1981 (fig. 6c), sont en contradiction avec ces interprétations. Ces « anomalies » pourraient résulter de décalages, de retards dans le processus de remontée. Toutefois, la présence du stock de matériel nutritif constitué de bactéries phototrophes situé au niveau de la chimiocline a conduit à proposer une autre interprétation (CAUMETTE *et al.*, 1983). Les répartitions dans cette station résulteraient d'une compétition (ou d'une combinaison) entre les facteurs éclaircissement et nourriture, le comportement de remontée crépusculaire étant contrebalancé par l'attraction exercée par le stock de bactéries phototrophes. Cette interprétation implique diverses conditions, notamment qu'il y ait, en moyenne et dans le cas de *A. clausi*, une certaine atténuation, ou un décalage, du rythme de nutrition caractérisé, à Bingerville et Boulay, par une intensification de l'activité alimentaire centrée sur 16 heures (PAGANO et SAINT-JEAN, 1985 et *infra*). Il n'existe aucune preuve directe qu'il en soit ainsi, une atténuation du rythme de ponte, qui *a priori* découle du rythme d'alimentation, constatée dans cette station par rapport aux deux autres (SAINT-JEAN et PAGANO, 1983), pouvant toutefois le laisser supposer.

D'une façon générale, les données précédentes et celles recueillies antérieurement par REPELIN (1985) montrent que la lagune est un milieu extrêmement diversifié sur le plan des migrations ou des profils verticaux de répartition diurnes des organismes. Cette diversité répond à l'hétérogénéité du milieu sur les plans physico-chimique (avec différents types de stratifications) et morphologique (degré d'exposition aux vents, profondeur,...), ainsi qu'à l'hétérogénéité de répartition des zooplanctophages présumés et des conditions écologiques à proximité du fond, si tant est que ces facteurs jouent, dans le cas présent, un rôle décisif dans le comportement migratoire.

Nutrition

Les données sur la nutrition portent sur les adultes de *A. clausi* et reposent principalement, d'une part, sur des identifications bactériennes dans le tractus digestif effectuées dans la station de Biétri, et, d'autre part, sur des mesures de fluorescence intestinale effectuées à Boulay et Bingerville. Les observations réalisées à Biétri ont notamment montré que les adultes consommaient massivement les bactéries photosynthétiques se développant à Biétri au niveau de la chimiocline (CAUMETTE *et al.*, 1983).

Les mesures de fluorescence intestinale ont permis de mettre en évidence une variation nyctémérale de la réplétion associée à une variation parallèle de la concentration en chlorophylle (fig. 7a). L'analyse de ces résultats, détaillée dans PAGANO et SAINT-JEAN (1985), suggère l'existence d'un rythme d'alimentation, avec des maxima situés entre 14 et 20 heures et des minima entre 2 et 8 heures. Exprimée en poids de matière organique, la réplétion atteint jusqu'à 10 % du poids du corps. Les taux journaliers d'ingestion calculés à partir de ces résultats, en supposant que le temps d'évacuation du tractus digestif est de 45 minutes (KJORBØE *et al.*, 1985), sont respectivement de 71, 67 et 180 % du poids du corps pour les trois séries d'observations reportées sur la figure 7a.

Développement, croissance, fécondité et production

Ces aspects ont été abordés de façon inégale chez les trois principales espèces de copépodes, *A. clausi*, *P. hessei* et *O. brevicornis*.

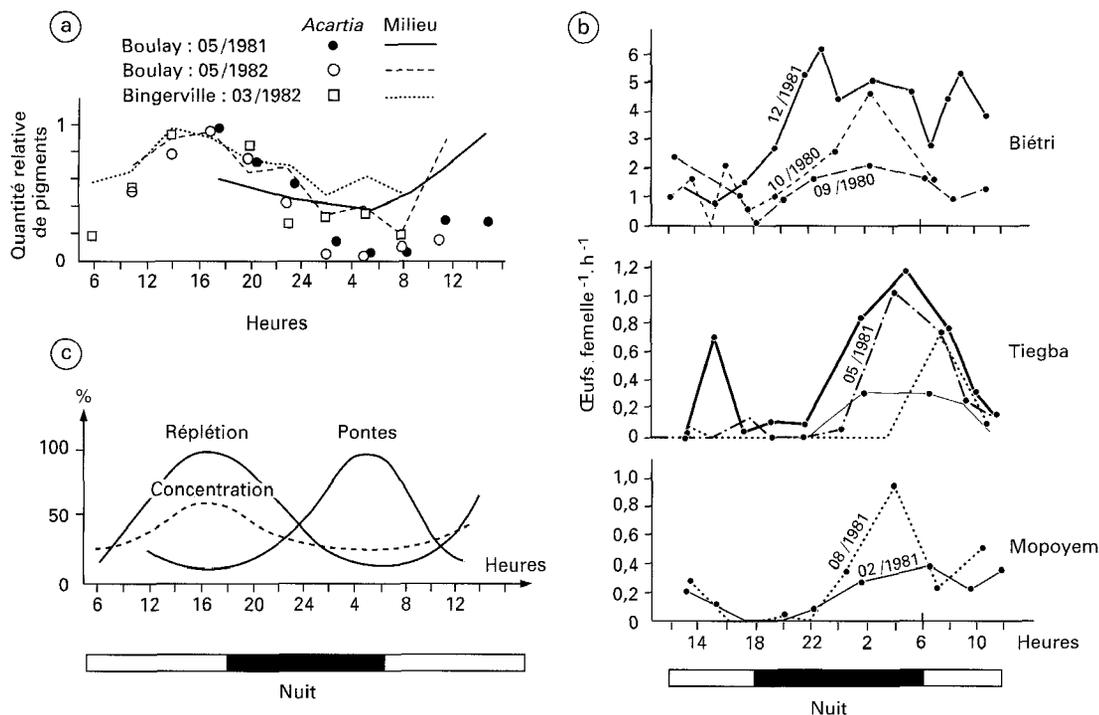


Figure 7

Variations journalières de la réplétion (quantités de pigments chlorophylliens et de matière organique) (a) et de la production horaire d'œufs (b), observées à différentes stations ou époques ; schéma des variations de ces deux paramètres ainsi que de la concentration en chlorophylle *in situ* (c).

La réplétion du pigment par adulte et les concentrations en chl sont exprimées par rapport à leurs maxima journaliers, soit en mars 1981, $1,25 \text{ ng} \cdot \text{ind}^{-1}$ et $12,5 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$; en mai 1981, $1,39 \text{ ng}$ et $25,3 \mu\text{g}$; en mai 1982, $0,28 \text{ ng}$ et $6,3 \mu\text{g}$.

DÉVELOPPEMENT, TAILLE, POIDS INDIVIDUEL, CROISSANCE ET PRODUCTION D'ŒUFS

Chez *Acartia clausi*, le développement et la croissance ont été étudiés en laboratoire sur des individus fraîchement collectés, mis en élevage pour des temps très courts (deux stades consécutifs au plus) dans les conditions (eau, température, salinité et nourriture) du lieu de prélèvement (PAGANO et SAINT-JEAN, 1983). La production journalière d'œufs a été essentiellement déterminée à partir de femelles prélevées et mises en élevage sur le lieu de pêche pendant des périodes de 24 heures (SAINT-JEAN et PAGANO, 1983).

Les observations expérimentales sur le développement et la croissance ont mis en évidence l'existence : 1° de durées de développement embryonnaire (De) très courtes, qui varient entre 0,35 et 0,47 jour dans la gamme de températures observées en lagune, et qui correspondent à la moitié environ de la durée d'un stade copépodite moyen (D) ; 2° d'un allongement faible mais significatif de la durée des deux derniers stades copépodites par rapport aux trois premiers ; 3° de différences entre individus mâles et femelles au niveau de la durée des stades C4 et C5 ; 4° d'une croissance en poids exponentielle au cours de la phase copépodite lorsqu'on considère l'ensemble des individus des deux sexes (taux de croissance des différents stades identique).

Les taux journaliers de production d'œufs (GF) varient entre 0,02 et $0,55 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$, et sont généralement plus faibles que les taux de croissance en poids au cours de la phase copépodite (GC compris entre 0,26 et $0,89 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$).

Dans toutes les stations, on observe un rythme nyctéméral de ponte, 63 à 78 % de la production journalière d'œufs ayant lieu entre 22 et 8 heures et 2 à 8 % entre 14 et 20 heures (fig. 7b). Ce rythme serait la conséquence du rythme de nutrition précédemment signalé, le maximum de ponte suivant d'environ douze heures le maximum de réplétion intestinale (fig. 7c). Ce laps de temps se situe dans la gamme des délais entre ingestion et production d'œufs observés en laboratoire chez divers copépodes marins, dont *A. tonsa*, par TESTER et TURNER (1990).

Un certain nombre de différences régionales sont observées : 1° le rythme de ponte est moins marqué et la production d'œufs plus élevée à Biétri que dans les autres stations (GF = 0,23 et 0,29 en 1981-82 et 1984-85, contre des valeurs comprises entre 0,01 et 0,15 pour le premier de ces cycles et entre 0,02 et 0,19 pour le second) ; 2° le taux de croissance GC est en moyenne plus élevé dans cette station que dans les autres (0,58 à 0,67, contre 0,30 à 0,40 en 1981-82 et 0,40 à 0,56 en 1984-85 dans les autres stations) ; 3° les populations de l'ouest (Mopoyem et Tiegba) ont une plus petite taille et des taux de croissance par stade copépodite (GS) plus faibles que l'ensemble des populations du centre-est (Boulay, Biétri et Bingerville), hormis les populations de petite taille qui s'installent pendant la période de dessalure qui précède l'onde de crue de la Comoé à Bingerville.

Des modèles empiriques liant les taux de développement, de croissance et de fécondité aux facteurs température (T) et nourriture (concentration en chlorophylle + phéopigments, Pi, ou en seston estimé par le phosphore, P), ont été établis (SAINT-JEAN et PAGANO, 1984) :

$$\frac{1}{De} = 0,1493 T - 1,770 \quad (1)$$

$$\frac{1}{D} = (0,1493 T - 1,770) \cdot \frac{0,6 \cdot Pi}{9 + Pi} \quad (2)$$

$$GC = \frac{1}{De} \cdot GS \cdot \frac{0,6 \cdot Pi}{9 + Pi} \quad (3)$$

où GS, taux de croissance par stade copépodite, est calculé d'après la relation $1/4 \log (W5/W1)$ où W1 et W5 sont les poids des copépodites 1 et 5 ;

$$GF = \frac{0,35 \cdot (P - 8)}{5 + P} \quad (4)$$

Une analyse de corrélations partielles portant sur les données de terrain suggère que les variations de taille et de GS sont liées à la salinité selon une relation curviligne (fig. 8).

Chez *Pseudodiaptomus hessei* et *Oithona brevicornis*, aucune observation expérimentale n'a été faite. Seules des données basées sur le dépouillement des échantillons ont été obtenues : nombre d'œufs, taille, relations longueur-poids (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). Les taux de croissance ont été établis sur la base de relations entre la durée des stades et la température empruntées à HART et ALLANSON (1975) et HART (1981), pour *P. hessei*, et à UCHIMA (1979), pour *O. brevicornis*. Le taux de production d'œufs a été estimé d'après la relation :

$$GF = \frac{NE \cdot WE}{De \cdot WF} \quad (5)$$

où NE, WE et WF désignent respectivement le nombre d'œufs, leur poids (constant) et le poids des femelles (déduit de leur longueur et des relations longueur-poids) (SAINT-JEAN et PAGANO, 1987) ; les valeurs de De sont calculées en fonction de la température sur la base de relations tirées des travaux cités.

Ces données permettent d'établir quelques comparaisons interspécifiques. Si l'on excepte des valeurs de GF très faibles observées à Boulay en 1981-82 (0,01), on constate ainsi que *A. clausi* présente les taux de production d'œufs les plus forts (en moyenne 0,13 en 1981-82 et 0,19 en 1984-85, contre 0,10-0,06 chez *P. hessei* et 0,03-0,05 chez *O. brevicornis*). Chez les trois espèces, la croissance en poids est exponentielle au cours de la phase copépodite ; les taux de croissance par stade copépodite sont pratiquement identiques (compris entre 0,45 et 0,49), mais on note des taux journaliers plus faibles chez *P. hessei* (0,26 pour les deux cycles, contre 0,38-0,52 chez *A. clausi* et 0,50-0,49 chez *O. brevicornis*).

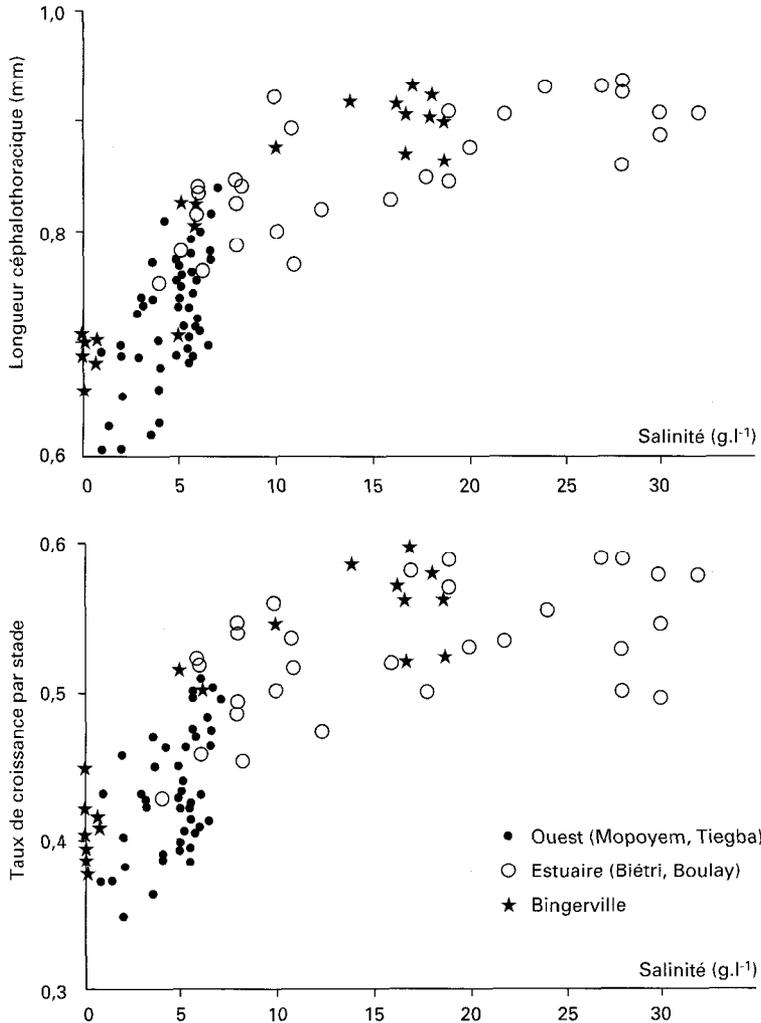


Figure 8

Variation de la longueur céphalothoracique et du taux de croissance par stade en fonction de la salinité chez la femelle de *Acartia clausi*. Données provenant des deux cycles et des cinq stations.

Une analyse de corrélations partielles effectuée sur l'ensemble des données d'échantillonnage montre : 1° que la taille est positivement (et seulement) corrélée à la concentration en pigments chez *P. hessei*, alors qu'elle l'est avec la salinité chez *A. clausi*, et sans doute aussi chez *O. brevicornis*, si l'on en juge par le fait que les populations de l'ouest ont une taille moyenne inférieure à celles du centre-est ; 2° qu'aucune de ces espèces ne présente de corrélation entre la fécondité (GF) et la salinité ; 3° que GF est corrélé à la concentration en pigments chez *A. clausi* (relation précédente) et *O. brevicornis*, ainsi, sans doute, que chez *P. hessei*, par le biais d'une liaison longueur des femelles-nombre d'œufs ($r = 0,662$, $p < 0,001$; $n = 67$) et de la relation taille-pigments ci-dessus.

PRODUCTION

La production journalière a été calculée d'après la méthode des croissances cumulées :

$$P = \text{BN.GN} + \text{BC.GC} + \text{BF.GF}$$

où BN, BC et BF représentent les biomasses de l'ensemble des nauplii, des copépodites et des femelles, GN, GC, et GF étant les taux journaliers de croissance correspondants.

Chez les trois espèces GC est supposé identique pour tous les stades (croissance exponentielle), et calculé à partir des relations du paragraphe précédent. GN est déduit de GC en supposant la croissance exponentielle au cours de la phase nauplienne et les rapports GC/GN sont constants et égaux à 1,405 chez *A. clausi* (valeur observée), à 1,177 chez *P. hessei* et à 0,650 chez *O. brevicornis* (données de la littérature). Chez *A. clausi*, GF correspond aux valeurs observées *in situ* en 1981-82, et à des valeurs estimées en fonction de la concentration en phosphore [relation (4)] en 1984-85. Chez les deux autres espèces GF est calculé d'après l'expression (5). On suppose enfin que la production des mâles des trois espèces est nulle.

La comparaison des P/B journaliers moyens fait apparaître que *A. clausi* est l'espèce la plus productive, suivie de *Oithona* et de *P. hessei* (tabl. III). Les variations sont assez importantes, avec des valeurs extrêmes de 0,04 et 0,64 en 1981-82 et de 0,1 et 0,68 en 1984-85 chez *A. clausi* (0,05 à 0,26 chez *P. hessei* et 0,05 à 0,44 chez *O. brevicornis* sur l'ensemble des deux cycles). Aucun modèle saisonnier de variation du P/B ne semble se dégager. Chez *Acartia* ce résultat s'explique par le fait que le P/B suit dans une large mesure les variations, importantes et sans caractère saisonnier apparent, de la concentration en pigments chlorophylliens. Chez *Pseudodiaptomus* et *Oithona* les faibles variations régionales et saisonnières du P/B observées résultent aussi en partie du fait que le calcul de ce taux n'intègre que les variations relativement mineures de la température. Les valeurs moyennes de P/B calculées pour les périodes de présence de chacune des espèces sont peu différentes entre les cinq stations (tabl. III), excepté celles, très basses, de *A. clausi* à Boulay en 1981-82 (peu de jeunes et taux de ponte très faibles).

TABLEAU III

Poids individuel moyen (WM en $\mu\text{g PS}$), production journalière (P en $\text{mgPS}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{j}^{-1}$) et taux de production journalier (P/B en $\text{mg}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$), calculés pour les trois espèces principales de copépodes dans les différentes stations au cours des deux cycles annuels. PF = pourcentage de la production journalière consacrée à la reproduction

Stations	Années	<i>A. clausi</i>				<i>P. hessei</i>				<i>O. brevicornis</i>			
		WM	P	P/B	PF	WM	P	P/B	PF	WM	P	P/B	PF
Bingerville													
baie	1981-82	1,46	5,9	0,25	38	5,00	0,59	0,11	39	0,20	6,21	0,27	5
	1984-85	1,04	12,6	0,30	27	4,70	0,86	0,09	28	0,30	4,79	0,18	15
chenal	1984-85	nd	17,1	0,21	31	2,30	0,73	0,15	6	0,40	5,05	0,13	16
Biétri													
baie	1981-82	2,14	26,8	0,29	78	abs	abs	abs	abs	0,20	5,84	0,19	20
	1984-85	1,21	15,4	0,48	22	abs	abs	abs	abs	0,40	7,84	0,22	40
Boulay													
baie	1981-82	2,46	9,9	0,12	3	abs	abs	abs	abs	0,40	2,00	0,12	15
	1984-85	1,28	8,2	0,28	15	abs	abs	abs	abs	0,40	4,23	0,13	16
Mopoyem													
baie	1981-82	0,35	3,2	0,34	4	3,60	0,44	0,13	24	abs	abs	abs	abs
	1984-85	0,47	12,1	0,45	8	3,50	1,57	0,13	15	0,20	1,03	0,26	5
chenal	1984-85	0,66	11,2	0,36	10	4,10	1,03	0,12	17	0,20	2,11	0,24	6
Tiegba													
baie	1981-82	0,50	7,9	0,28	9	4,00	1,47	0,13	27	abs	abs	abs	abs
	1984-85	0,70	15,5	0,44	21	5,50	1,89	0,08	33	0,10	0,41	0,19	16
chenal	1984-85	0,67	12,1	0,43	17	6,00	1,78	0,08	37	0,20	0,84	0,21	15
Moyenne													
baies	1981-82	1,36	10,7	0,26	26	4,20	0,83	0,13	30	0,30	4,69	0,19	14
	1984-85	1,09	12,8	0,39	19	4,60	1,44	0,10	25	0,30	3,66	0,20	18

nd = non déterminé ; abs = espèce absente.

Les contributions des stades de développement à la biomasse et la production sont similaires chez les trois espèces, en ce sens que les adultes fournissent l'essentiel de la biomasse (entre 40 et 82 % en moyenne selon les espèces et les stations) et un pourcentage également variable et plus faible de la production totale (tabl. III, % PF). Cela montre notamment que le pourcentage de production transmissible sans conséquence importante ou directe sur le recrutement, *i.e.* la production par croissance des stades juvéniles, est voisin de 75 %, et serait légèrement plus fort (85 %) chez *O. brevicornis*.

Chez *Acartia*, le P/B augmente lorsque le poids individuel moyen (WMT) diminue selon la relation suivante :

$$\text{Log P/B} = -0,377 \cdot \text{Log WM} - 1,288$$

($r^2 = 0,325$; $n = 109$) (fig. 9).

Il s'agit d'une relation classique, similaire à celles que mentionne ZAIKA (1970) pour diverses espèces marines dont *A. clausi*. Une analyse de régression par sélection pas à pas des variables permet d'établir un modèle plus performant qui prend également en compte les facteurs environnementaux et explique 88 % de la variance totale :

$$\text{P/B} = \exp [-0,343 + 0,072 \cdot \text{Log Pi} - 0,088 \cdot \text{Log WM} + 0,03 \cdot \text{Log (S+1)} + 0,012 \text{ T}] - 1$$

La comparaison des P/B observés et estimés d'après ce modèle montre qu'il s'applique dans chaque station bien qu'il ait été établi à l'échelle de la lagune (ensemble des données). Les facteurs environnementaux agissent sur le taux de production par le biais des relations exprimant les taux de croissance et de fécondité, ainsi que par la relation sans expression mathématique de la figure 8. Le fort pourcentage de variance expliqué par le modèle est d'ailleurs partiellement attribuable à l'utilisation de ces relations.

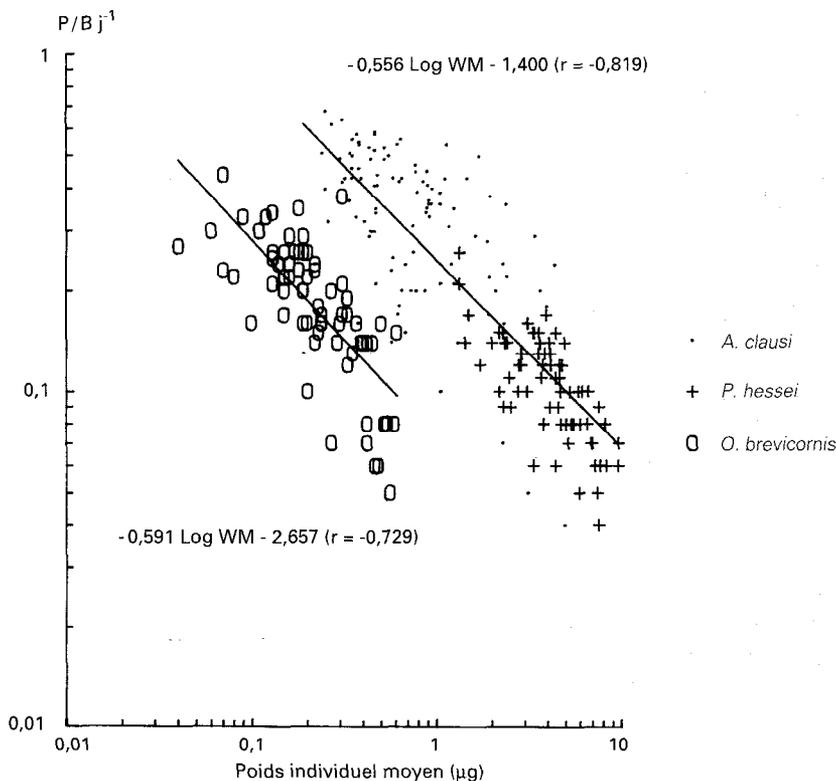


Figure 9

Variation du taux journalier de production (P/B) en fonction du poids individuel moyen chez les trois copépodes dominants du peuplement, et équation des droites d'ajustement (droites de régression) correspondantes.

Chez les deux autres espèces, on ne signalera que les relations entre le taux de production et le poids individuel moyen (fig. 9). Les deux calanides admettent une loi commune et la loi relative à *Oithona* est décalée vers le bas. Les individus de *O. brevicornis* étant plus petits (tabl. III : Wm), on peut considérer que ce décalage est en contradiction avec la loi générale de variation du P/B en fonction du poids qu'expriment séparément chacune des lois établies. Il pourrait provenir de la non-représentativité des données sur le développement appliquées pour estimer les productions de *P. hessei* et *O. brevicornis*.

Respiration et excrétion

Les mesures de respiration (consommation de O_2) et d'excrétion azotée et phosphorée (généralement deux mesures quotidiennes, l'une le matin et l'autre en milieu ou en fin d'après-midi) ont été effectuées en 1981-82 dans les cinq stations étudiées. Elles portent sur le mésozooplancton, soit, dans la plupart des cas, sur les stades terminaux de *A. clausi*. Les échantillons sont mis à incuber pendant 3 à 4 heures dans des flacons de 250 ml contenant de l'eau du milieu dépourvue de particules nutritives (données non publiées).

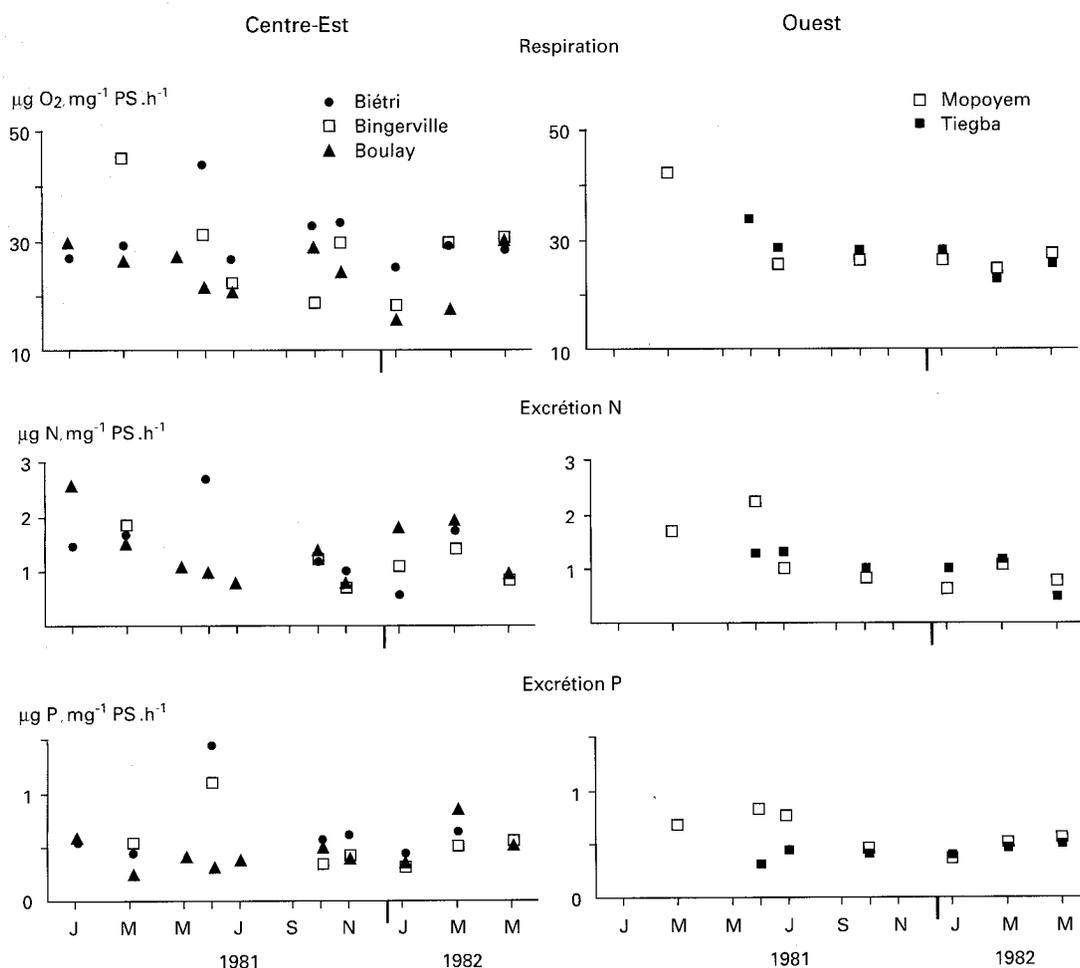


Figure 10

Variation du taux de respiration (R), des taux d'excrétion d'azote (N) et de phosphore (P) du mésozooplancton dans les cinq stations en 1981-82.

Les taux moyens journaliers observés dans les cinq stations (fig. 10) concordent dans l'ensemble avec les données antérieures (LEBORGNE et DUFOUR, 1979). Il apparaît que la variabilité est plus forte dans le centre-est que dans l'ouest. Aucune tendance bien nette ne se dégage sur le plan des variations saisonnières et régionales, sinon que les taux de respiration les plus élevés s'observent en saison sèche (et chaude), et les plus bas en saison humide (et froide). À noter également que ces taux sont plus élevés à Biétri, station la plus riche en chlorophylle, qu'à Boulay, station la plus pauvre. Une analyse de corrélations partielles confirme en partie ces remarques, seule l'influence de la température apparaissant significative. L'équation de régression correspondante est :

$$R = 4,85 \cdot \exp(0,059 T)$$

L'absence d'influence de la salinité, malgré la grande amplitude de variation de ce facteur à l'échelle lagunaire, s'expliquerait par l'euryhalinité de *Acartia*. Elle contraste avec l'influence qu'a ce facteur sur la taille, et suggère que le taux de croissance inférieur des populations des eaux oligohalines de l'ouest et de Bingerville n'est pas la conséquence d'une augmentation de leurs dépenses métaboliques.

Les rapports O/N observés sont en moyenne plus élevés dans les peuplements dominés par *A. clausi* (25,1) que dans les peuplements dominés par les formes marines à Boulay (10,2), témoignant d'un catabolisme à tendance glucido-lipidique dans le premier cas et protéolitique dans le second.

Bilan métabolique

Les bilans métaboliques des populations de *A. clausi* ont été établis à partir des données précédentes (production, respiration, excrétion) et sur la base des conditions suivantes : 1° un taux d'assimilation constant égal à 69,4 %, estimé d'après trois séries d'observations où l'ingestion était également mesurée ; 2° un quotient respiratoire égal à 1 (catabolisme glucido-lipidique) ; 3° une extrapolation aux premiers stades de développement des taux métaboliques mesurés sur les stades terminaux, d'après la relation générale liant le métabolisme d'un individu à son poids : $M = aW^{0,33}$ (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988).

La ration moyenne journalière exprimée en carbone est de l'ordre de 150 % du poids corporel et les pertes métaboliques représentent environ la moitié de la ration (tabl. IV). Des relations positives sont observées entre les différents termes du bilan (fig. 11). La relation entre les termes de production P et de

TABLEAU IV

Bilan métabolique du mésozooplancton dominé par *Acartia* et extrapolation à l'ensemble de la population (moyennes par station pour 1981-82)

WM = poids individuel moyen ; R, P, I et E = taux de respiration, de production, d'ingestion et d'excrétion ; K₁ et K₂ = rendements brut et net de production exprimés en %

Stations	WM	Carbone					Azote			Phosphore			
		R	P	I	R/P	K ₁	K ₂	E	I	K ₂	E	I	K ₂
Mésozooplancton													
Biétri	5,3	0,62	0,21	1,20	3,3	17,9	25,8	0,3	0,7	43,6	1,8	2,8	11,1
Bingerville	3,9	0,53	0,17	1,00	6,1	14,4	20,8	0,2	0,6	42,1	1,1	1,8	13,3
Boulay	4,5	0,50	0,06	0,81	8,7	7,8	11,2	0,2	0,4	25,5	1,0	1,5	6,2
Mopoyem	2,1	0,54	0,15	0,98	3,7	15,1	21,8	0,2	0,5	42,7	1,0	1,6	13,4
Tiegba	2,5	0,54	0,16	0,99	3,5	15,9	23,0	0,2	0,5	45,6	1,3	2,2	11,2
Ensemble de la population													
Biétri	2,1	0,77	0,29	1,52	2,6	19,2	27,7	0,3	0,9	45,1	2,1	3,4	11,7
Bingerville	1,5	0,79	0,25	1,48	3,1	16,9	21,8	0,3	0,8	44,0	2,1	3,3	11,1
Boulay	2,6	0,58	0,12	1,00	4,9	11,8	16,3	0,2	0,5	34,9	1,1	1,8	9,3
Mopoyem	0,4	0,93	0,35	1,83	2,6	19,2	28,1	0,4	1,0	51,1	1,7	2,9	17,8
Tiegba	0,5	0,86	0,29	1,63	3,0	17,5	25,1	0,3	0,9	48,8	2,1	3,5	12,7

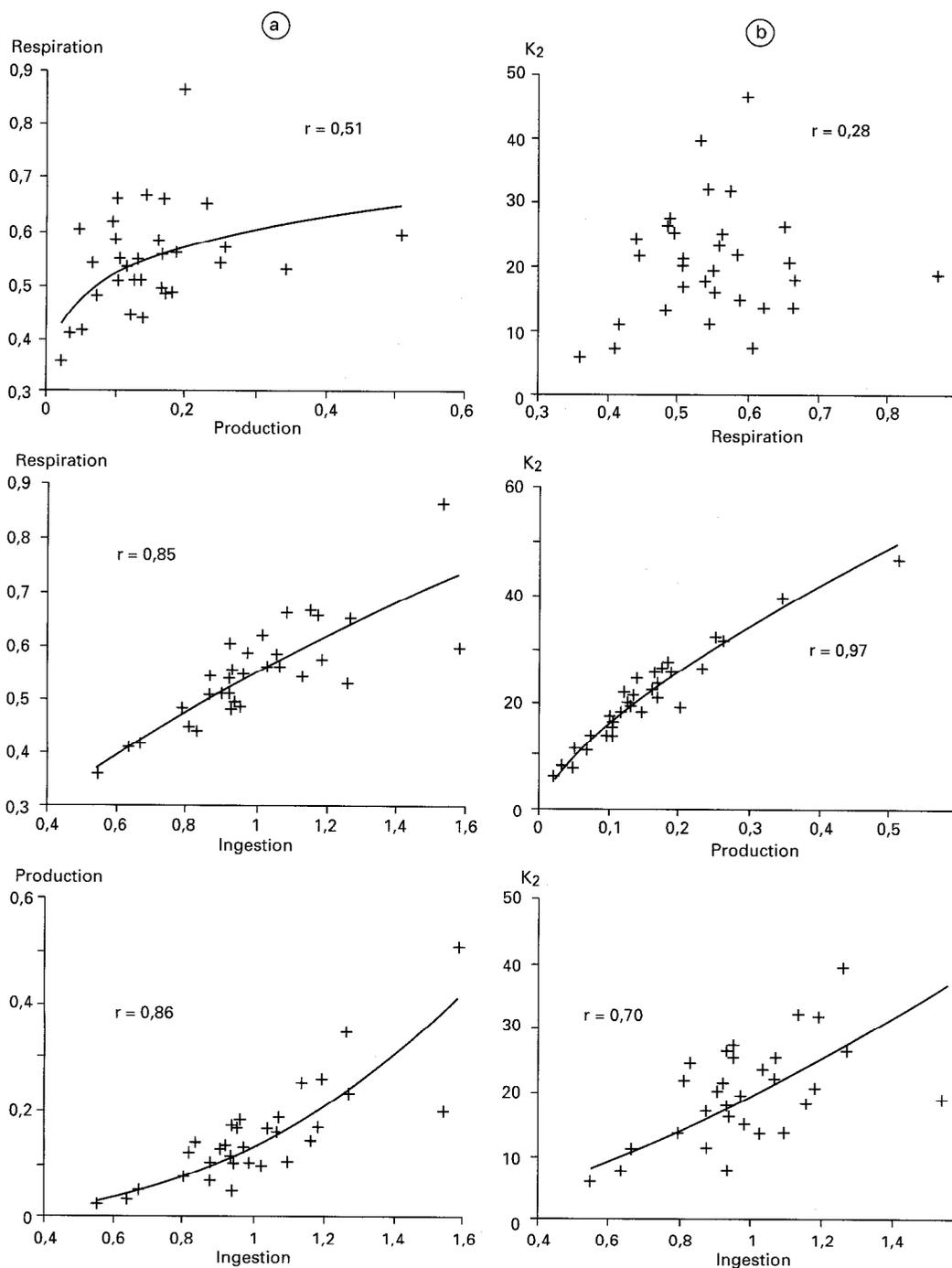


Figure 11

Relations entre les termes du bilan en carbone (a) et variation du rendement net de production K_2 avec la respiration, la production et l'ingestion (b). Données de 1981-82.

respiration R ($r = 0,504$; $p < 0,01$) est particulièrement intéressante dans la mesure où ces deux termes sont évalués indépendamment l'un de l'autre. La distribution des points suggère qu'il s'agit d'une relation curviligne, les pertes en carbone diminuant par rapport à la production au fur et à mesure que celle-ci augmente. Les rendements bruts de production ($K_1 = \text{production}/\text{ration}$) sont toujours inférieurs à 50 %.

Les rendements nets ($K_2 = \text{production/assimilation}$) sont en moyenne de l'ordre de 24 %, les plus élevés étant observés à Biétri et les plus faibles à Boulay. Ils sont corrélés positivement avec les différents termes du bilan, la meilleure relation étant observée avec la production. Par ailleurs, ils diffèrent suivant l'élément, étant forts en termes d'azote (45 %) et faibles en termes de phosphore (13 %). Ces différences sont en partie fonction des conditions d'établissement des bilans, mais rendent compte aussi d'un phénomène de rétention d'azote et d'une métabolisation plus intense et rapide du phosphore. Les rendements observés sont faibles. Dans une lagune tropicale, GERBER et GERBER (1979) observent toutefois des valeurs en termes de C encore plus faibles, estimant qu'il s'agit d'une caractéristique du zooplancton tropical attribuable à des taux de respiration relativement élevés. Les présents résultats concordent avec cette hypothèse. Cependant, si l'on se base sur les observations de CHERVIN (1978) (relation inverse entre le K_2 et le pourcentage de détritus dans la nourriture assimilée), la faiblesse de ces rendements pourrait également provenir de la qualité relativement médiocre de la nourriture naturelle disponible en 1981-82 (forte teneur en détritus).

Principaux facteurs contrôlant l'abondance, la répartition et l'activité des organismes

La synthèse des différents aspects de l'étude présentée ici permet de définir le type de contrôle qu'exercent les facteurs environnementaux sur l'activité, l'abondance et la répartition des organismes (tabl. V).

Il apparaît ainsi que tous les taux d'activité (fécondité, croissance, etc.), à l'exception des dépenses métaboliques, dépendent peu ou prou de l'ensemble des facteurs considérés. Curieusement, ces dernières sont indépendantes des deux facteurs qui présentent la plus forte variabilité spatiotemporelle en

TABLEAU V

Récapitulation synoptique de l'influence de la température, de la salinité et de la richesse trophique sur les peuplements, la biomasse et les taux d'activités. 0 = pas d'influence ; les signes + et - indiquent les influences positives ou négatives. Le nombre de signe est fonction du degré de la relation

	Communautés	Biomasses				Respiration Total	P/B Ac	
		Ac	Ph	Ob	Bp			
Ouest								
Température	0	+++	nd	nd	nd	+++	+	++
Salinité	+	0	0	+++	0	++	0	0
Rich. troph.	0	0	nd	nd	nd	0	0	+++
Estuaire								
Température	0	0	nd	nd	nd	0	+	0
Salinité	+++	-	---	+	---	0	0	+
Rich. troph.	+++	0	nd	nd	nd	0	0	+++
Est								
Température	0	0	nd	nd	nd	0	+	0
Salinité	+++	+++	---	+++	++	0	0	+
Rich. troph.	+	0	nd	nd	nd	0	0	+++
Lagune								
Température	0	+	nd	nd	nd	++	+	+++
Salinité	++	++	---	+++	---	+++	0	+++
Rich. troph.	+++	0	nd	nd	nd	0	0	+++

Ac = *A. clausi* ; Ob = *O. brevicornis* ; Ph = *P. hessei* ; Bp = *B. plicatilis* ; nd = non déterminé.

lagune, la salinité et la concentration en particules nutritives. Ce résultat, bien qu'en partie lié aux conditions expérimentales (animaux non nourris), reflète le caractère euryhalin et euryèce d'*A. clausi*, espèce dominante dans les échantillons de mésozooplancton objet des mesures de respiration et d'excrétion.

La salinité joue un rôle fondamental à l'échelle lagunaire. Elle contrôle la composition du peuplement et influe sur les différences régionales de biomasse totale, avec, de façon générale, des biomasses supérieures en saison sèche dans la zone estuarienne et dans la zone est. Un examen des variations de l'ensemble des valeurs de biomasse des principales espèces en fonction de la salinité ne révèle pas de tendance particulière chez *A. clausi*, alors qu'il suggère que ce facteur agit à la manière d'un seuil chez les trois autres espèces (fig. 12). Le dépassement d'une salinité de l'ordre de 5 à 7 g . l⁻¹ correspond ainsi à une augmentation d'abondance chez *O. brevicornis* et à une diminution chez *P. hessei* et *B. plicatilis*. La diminution d'abondance de *P. hessei* et de *B. plicatilis* au-delà de ce seuil peut paraître surprenante, dans la mesure où ces deux espèces sont des formes d'eaux saumâtres qui, dans d'autres milieux, abondent à des salinités supérieures. Pour expliquer ce phénomène, on peut avancer l'idée d'une action indirecte défavorable de la salinité modifiant les compétitions interspécifiques, ou d'une sélection, sous la pression de l'environnement, de populations plus sténohalines (ouest).

Hormis chez l'espèce euryhaline *A. clausi* pour laquelle nous disposons d'observations détaillées, les modalités d'action de la salinité sur la fécondité, le recrutement et la croissance sont difficiles à établir sur la base des données disponibles. Une action positive de ce facteur sur la taille (et le taux de croissance par stade copépodite) a cependant été envisagée chez *O. brevicornis*. Cette influence se manifeste plus nettement chez *A. clausi*, avec un seuil, également voisin de 5 à 7 g . l⁻¹, au-delà duquel elle s'atténue ou s'annule (fig. 8a). Elle explique probablement en grande partie l'opposition entre les formes de petite taille des eaux oligohalines de l'ouest et de Bingerville, et les formes plus grandes qui peuplent la

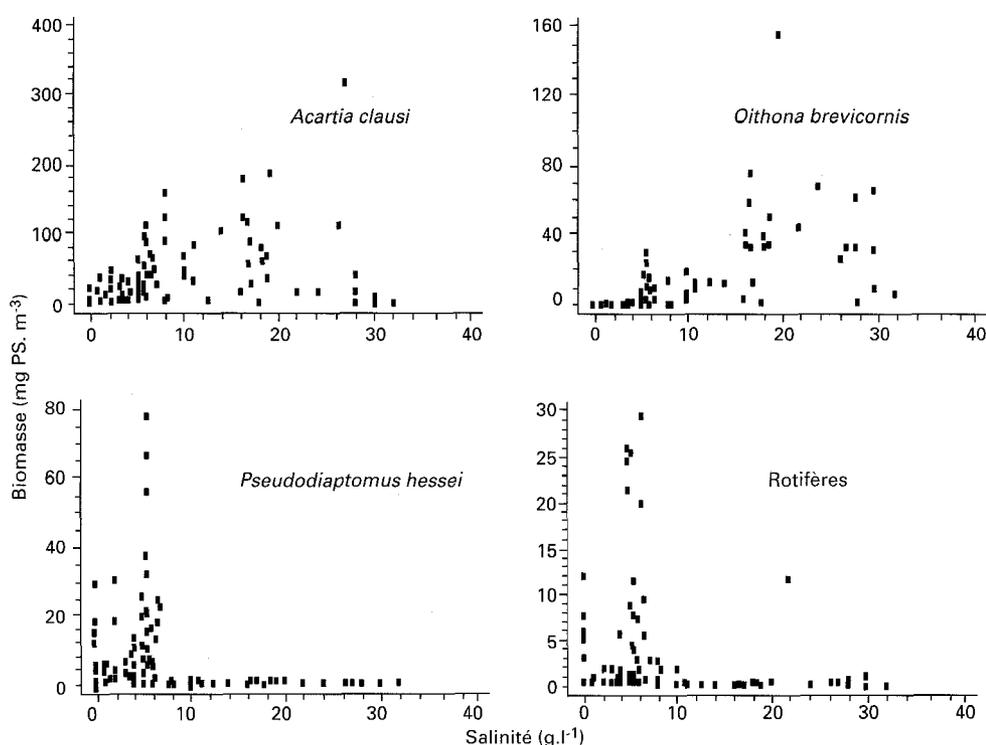


Figure 12

Variation de la biomasse en fonction de la salinité chez les copépodes et les rotifères (regroupant *B. plicatilis* et des espèces strictement d'eau douce). Ensemble des données.

zone estuarienne toute l'année et l'est en saison sèche. On signalera aussi une autre manifestation possible de l'influence de ce facteur, *i. e.* l'observation, chez un nombre important d'individus, dans l'ouest et à Bingerville, à des salinités de l'ordre de $1 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ — qui représentent la limite inférieure d'occurrence de cette espèce — de ruptures de la cuticule dans la partie médio-dorsale de la carapace. Ces ruptures seraient susceptibles de résulter d'un déséquilibre osmotique trop fort ou durable entre le milieu intérieur et extérieur, ou de phénomènes pathologiques favorisés par un affaiblissement des organismes dû à des conditions défavorables de salinité (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). La diminution de taille peut ne pas correspondre à une réponse de type osmotique car elle ferait augmenter le rapport entre la surface de contact de l'animal avec l'eau et son volume tissulaire. Le fait que ces populations maintiennent des taux de production relativement élevés en milieu oligohalin (*cf.* tabl. III) serait plutôt en faveur de l'hypothèse d'une adaptation sélective permettant la « survie » de l'espèce dans des conditions défavorables, grâce à un métabolisme individuel plus faible en valeur absolue qui se traduit par un ralentissement de la croissance.

Quelles qu'en soient les modalités d'action, la salinité constitue un facteur limitant pour *A. clausi*. De ce fait la zone ouest, où les salinités avoisinent le seuil de $5 \text{ à } 7 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, correspond à un secteur sujet à de fortes variations interannuelles de la taille des individus. De même, l'élévation de biomasse constatée dans l'ouest en 1984-85 (pour des salinités de l'ordre de $4 \text{ à } 5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$), et les modifications de la composition et de l'abondance observées dans la zone est (*e. g.* la chute de biomasse d'*A. clausi* et de la biomasse totale dès le début de la saison des pluies à Bingerville), zone soumise à des variations saisonnières brutales de la salinité, peuvent résulter du même phénomène.

On signalera enfin qu'un seuil de salinité du même ordre semble également avoir une signification biologique pour d'autres organismes. Il correspondrait en particulier, selon nos données, à la limite supérieure du développement de fleurs d'eau à *Microcystis aeruginosa*, qui étaient particulièrement fréquentes dans l'ouest pendant le cycle oligohalin de 1981-82.

Le facteur trophique influe sur la composition du peuplement (tabl. V). La manifestation la plus évidente de cette influence est la dominance de *A. clausi* qui accompagne l'évolution vers l'eutrophie lorsqu'on passe de la zone estuarienne rurale (Boulay) à la zone estuarienne urbaine (Biétri), encore que le facteur trophique puisse masquer d'autres facteurs, non mesurés et plus directement liés à la pollution de cette baie. Les modalités d'action du facteur nutritif sur la croissance et la fécondité, donc sur le recrutement et le taux de production des populations, sont bien connues. Elles ont été identifiées chez *P. hessei* (fécondité) et *A. clausi* (durée de développement juvénile, croissance et fécondité), avec un seuil de concentration de $30\text{-}35 \mu\text{g chl} \cdot \text{l}^{-1}$, au-delà duquel cette influence s'atténue (SAINT-JEAN et PAGANO, 1984 ; PAGANO et SAINT-JEAN, 1988).

Ce seuil de concentration est tel que l'on peut, de façon générale, différencier la zone ouest et les régions polluées, où le facteur nutritif ne serait pas limitant, de la zone estuarienne et de la zone est, où il présenterait ce caractère, soit dans l'espace (opposition de la zone estuarienne rurale pauvre représentée par Boulay et des zones eutrophes de l'agglomération d'Abidjan), soit dans le temps (épisode « marin » de saison sèche à Boulay, et épisode continental de saison humide à Bingerville). Par ailleurs les données sur le seston (teneur en détritiques et structure dimensionnelle) et ce que l'on sait de la sélection des particules par les copépodes permettent de penser que des limitations alimentaires passagères sont susceptibles d'intervenir en toutes régions chez ces organismes.

La température est le seul facteur à avoir une action décelable et positive sur les dépenses métaboliques (respiration). Comme les conditions trophiques, on sait qu'il agit aussi sur la vitesse de développement, donc sur le recrutement et le taux de production. Il ne s'agit pas à proprement parler d'un facteur limitant, bien qu'il semble partiellement responsable, d'après les analyses de corrélation, des variations saisonnières de biomasse importantes observées dans l'ouest (tabl. V). Le fait que son influence sur la biomasse ne se manifeste que dans l'ouest est sans doute directement lié à la faible variation des conditions hydrologiques dans cette région.

La hiérarchie salinité-conditions trophiques-température qui se dégage des analyses n'est guère surprenante, dans la mesure où elle correspond aux principales caractéristiques de la lagune Ébrié (fortes amplitudes des variations de la salinité, biomasses de seston généralement fortes, températures élevées et peu variables).

Importance du zooplancton dans les transferts de matière

CONTRIBUTION AU RECYCLAGE DE L'AZOTE ET DU PHOSPHORE

Cette contribution ne peut être estimée de façon significative, faute d'informations sur les flux au sein du phytoplancton (assimilation et différentes formes d'azote excrétées et dissoutes). On peut cependant penser qu'elle est faible, car l'azote et le phosphore excrétés journalièrement ne représentent en moyenne, en 1981-82, que 0,5 % et 3,3 % des concentrations en azote et en phosphore dissous. Il en serait de même en ce qui concerne la contribution du zooplancton à la production dite de régénération, bien que la forme azotée principalement rejetée par les copépodes soit de l'azote ammoniacal directement assimilable par le phytoplancton (LEBORGNE, 1986).

RELATION ZOOPLANCTOPHAGES-ZOOPLANCTON-PHYTOPLANCTON, BROUTAGE ET RENDEMENT ÉCOLOGIQUE

Rapports zooplanctophages/zooplancton

Ces rapports ne peuvent être évalués avec certitude, puisque l'on ne connaît pas de façon précise la nature et l'abondance des consommateurs de zooplancton, qu'il s'agisse de zooplanctophages stricts ou d'omnivores. Il convient cependant de noter que, en supposant que les mysidacés appartiennent à l'une de ces catégories et en ne prenant en considération que ces seuls consommateurs de zooplancton, on aboutirait, pour la zone ouest, à des rapports de 45 % en 1984-85 (moyenne des rapports de biomasse entre macroplankton et zooplancton à Mopoyem et Tiegba) et de 77 % en 1981-82 (tabl. II). Il s'agit de rapports très élevés, qui témoigneraient d'une pression de prédation particulièrement forte, même si le zooplancton ne représentait qu'une faible fraction des aliments ingérés par les mysidacés.

Rapports zooplancton/phytoplancton

Si l'on excepte Boulay en 1981-82, les biomasses de zooplancton exprimées en carbone (PS . 0,45) représentent en général de faibles pourcentages des biomasses de seston et de phytoplancton, respectivement moins de 4 et de 5 %. Si l'on fait abstraction de Biétri et de Bingerville en saison des crues, les rapports zooplancton/phytoplancton sont en moyenne plus élevés dans la zone estuarienne rurale (Boulay, moyennes de 17,0 et 5,2 % en 1981-82 et 1984-85) et dans l'est (Bingerville, 4 et 6,2 %) que dans l'ouest (1,7 et 1,4 %), l'opposition entre ces deux régions étant confirmée par des données antérieures (DUFOUR, 1984b). Aucune variation saisonnière significative de ces rapports n'apparaît. Les plus faibles correspondent à une quasi-disparition du zooplancton et sont observés à Biétri en 1985 au début de la saison des pluies (0,02 % du C total en juin), dans la baie de Mopoyem en saison des pluies de 1981-82 (0,09 %) et dans le chenal de Bingerville pendant la crue de la Comoé de 1984-85 (0,04 %) ; les plus forts sont observés à Boulay, station oligotrophe subissant une forte influence marine.

Broutage et rendement écologique

En adoptant une ration journalière en carbone égale à 150 % du carbone corporel (moyenne des valeurs du tableau IV relatives à l'ensemble de la population), on aboutit à une consommation journalière

par les populations d'*Acartia* de $32 \text{ mgC} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{j}^{-1}$ en 1981-82 et de 22 mg en 1984-85, soit 1,6 et 1,1 % du carbone particulaire total et 3,3 et 1,2 % du carbone algal. Si l'on étend ces estimations à la totalité du zooplancton, les pourcentages restent faibles : 2,7 % du C total et 5,6 % du C algal en 1981-82 (2,1 et 2,4 % en 1984-85).

Une estimation précise de l'impact du broutage en termes de flux ne peut être faite car la production primaire n'a pas été évaluée au cours des deux cycles annuels. À titre indicatif, une estimation de cet impact peut être proposée, en s'appuyant sur l'évaluation moyenne établie pour le cycle annuel de 1974-75 par DUFOR (1984b) sur l'ensemble de la lagune, soit $409 \text{ gO}_2 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{an}^{-1}$, ou $135 \text{ mgC} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{j}^{-1}$ si l'on adopte une profondeur moyenne de 4,8 m et une respiration algale équivalant à 46 % de la production brute. Après correction de simple proportionnalité pour tenir compte des variations de la concentration en pigments chlorophylliens entre les cycles, cette estimation donne une production nette de $84,5 \text{ mgC} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{j}^{-1}$ en 1981-82 et de $217,7 \text{ mg}$ en 1984-85. Pour satisfaire ses besoins métaboliques, *Acartia* aurait ainsi prélevé par jour en moyenne 37,8 % de la production primaire en 1981-82 et 10,1 % en 1984-85. Il s'agit de pourcentages beaucoup plus élevés que les pourcentages de biomasse précédents. Ils résultent en partie de la relative faiblesse de la production primaire nette, laquelle équivaut en effet à un temps de renouvellement de la biomasse de 12 à 13 jours, très inférieur au temps de renouvellement du zooplancton (3 à 6 jours). Toutefois, les prélèvements réels de matériel algal sont sans doute plus faibles, car on peut supposer que d'autres micro-organismes et les détritiques présents dans l'eau sont consommés avec les algues et satisfont une partie des besoins alimentaires du zooplancton. D'autant que, d'après nos estimations, le pourcentage de matériel non algal est élevé, allant, selon les stations, de 37 à 56 % du carbone total en 1981-82 et de 5 à 44 % en 1984-85 (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988).

Selon ces mêmes bases, les rendements de transfert entre le phytoplancton et le zooplancton, rapport entre les productions de ces deux niveaux trophiques ici exprimées en carbone, auraient été de 8,5 % en 1981-82 et de 4 % en 1984-85. La différence entre ces deux valeurs provient surtout de la production primaire. Ces rendements peuvent paraître élevés compte tenu des faibles rapports de biomasse existant entre zooplancton et phytoplancton, mais ils s'inscrivent dans la gamme des données de la littérature. Il convient de souligner qu'ils ne représentent pas le rendement de transfert entre producteurs primaires et secondaires, notamment parce qu'ils ne prennent pas en compte tous les consommateurs potentiels de phytoplancton, parmi lesquels figure l'ethmalose, un élément important du peuplement ichthyologique (cf. II-8). La prise en considération de la structure en taille du seston en relation avec la sélection des particules effectuée par les organismes du zooplancton permet de compléter l'analyse précédente.

D'après les mesures au compteur de particules effectuées sur les échantillons récoltés en 1984-85 (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988), la quasi-totalité du seston est constituée de particules inférieures à $10\text{-}13 \mu\text{m}$, taille qui les rend consommables par le zooplancton (fig. 13). On sait que ces particules sont inégalement sélectionnées. Les modalités, les caractéristiques de cette sélection, la plasticité du comportement alimentaire des organismes et l'étendue de l'éventail des particules qu'ils sont susceptibles de consommer sont toujours l'objet de discussions (NIVAL et NIVAL, 1976 ; ALLAN *et al.*, 1977 ; RICHMAN *et al.*, 1977 ; ROMAN, 1977 ; POULET, 1978 ; PRICE et PAFFENHÖFFER, 1985 ; KOZA et KORINEK, 1985 ; GAUDY et PAGANO, 1987). Cependant, on peut admettre, avec POURRIOT (*in* POURRIOT *et al.*, 1981), en schématisant et à titre d'hypothèse de travail, qu'il existe un certain partage des ressources entre ces organismes. Certains, en particulier les plus petits, ingèreraient préférentiellement les petites particules, et d'autres, les plus grands, des particules plus grosses. Les travaux précités conduisent ainsi à distinguer trois fractions au sein du seston (tabl. VI). La première va de $1,2$ à $3,3 \mu\text{m}$ d'ESD (*equivalent spherical diameter*) et représente 25 % en moyenne du seston total. Cette fraction serait principalement ou exclusivement exploitée par des organismes, nauplii, rotifères, larves de mollusques, cladocères, tintinnides, et appendiculaires, qui ne constituent que 6 à 10 % environ de la biomasse totale du zooplancton (fig. 13). La seconde fraction ($3,3$ à $13,2 \mu\text{m}$; 50 %) correspond à des particules de volume compris

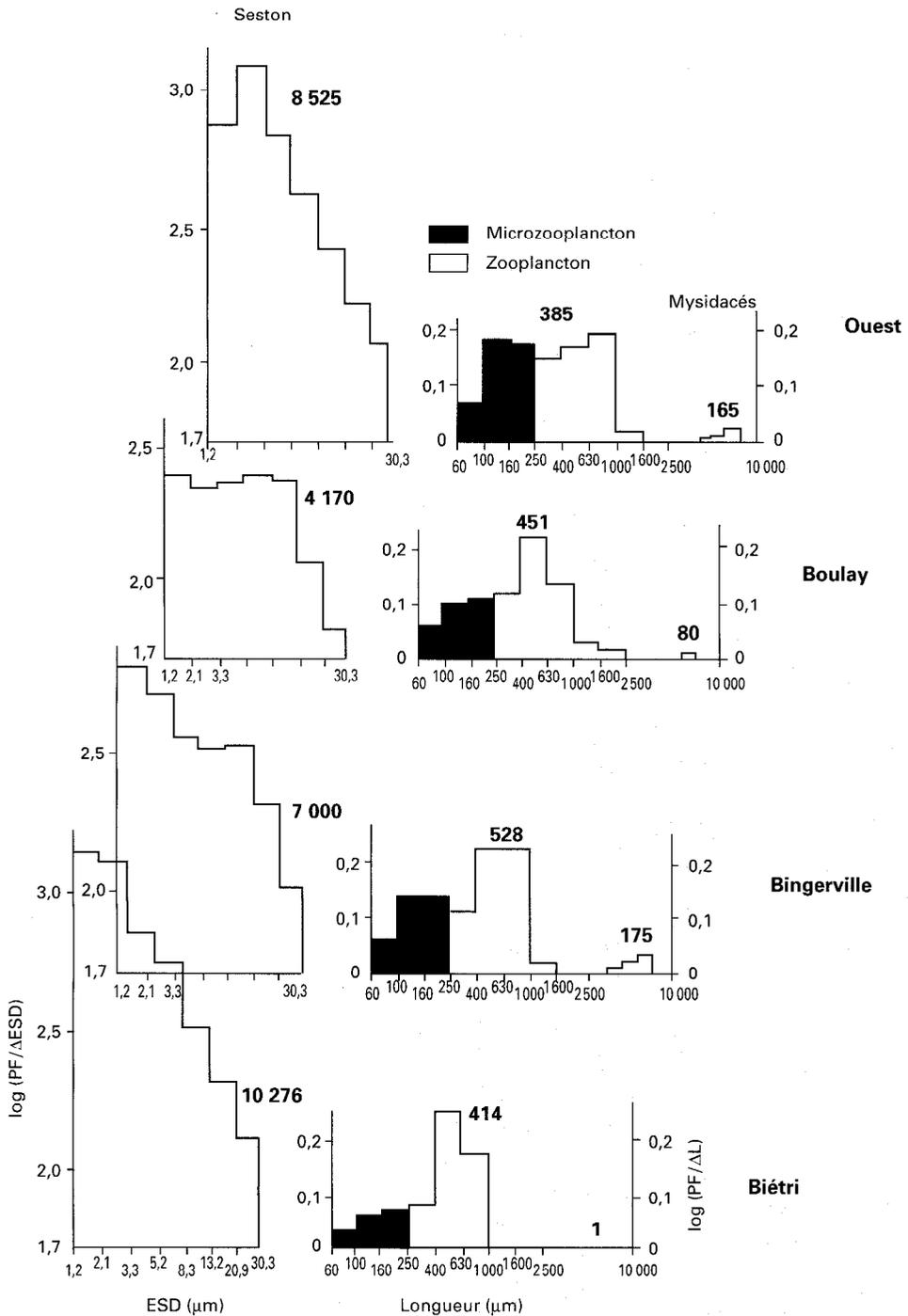


Figure 13

Histogrammes de distribution de la biomasse moyenne annuelle du seston par classes de tailles pour les quatre stations étudiées. La biomasse en poids frais du seston ($\mu g PF \cdot l^{-1}$) est évaluée à partir des volumes particuliers déduits de mesures effectuées au Coulter Counter ; la taille est exprimée en équivalent sphérique (ESD). Les biomasse en poids frais du zooplancton et des mysidacés sont obtenues à partir des mesures en poids sec ($PF = PS \cdot 6,67$).

La taille (L) correspond à la longueur totale des individus.

Les valeurs en gras correspondent aux biomasses moyennes par station.

entre 19 et 1 200 μm^3 et comprend virtuellement des algues filamenteuses ou allongées. Elle constituerait le stock de nourriture d'une large partie de la communauté dominée par les copépodites et adultes des divers copépodes. La troisième fraction enfin ($> 13,2 \mu\text{m}$), à laquelle on peut ajouter les très grosses particules exclues de l'analyse, serait partiellement exploitée par ces copépodes et par divers autres organismes, dont, probablement, des poissons.

Cette partition du seston et du zooplancton qui le consomme, bien qu'arbitraire, permet d'établir d'autres rapports zooplancton/phytoplancton ou seston, sans doute plus représentatifs. De ces nouveaux rapports (tabl. VI), il ressort que la fraction S1 serait sous-exploitée par rapport aux autres fractions, en particulier à Biétri où le rapport moyen Z1/S1 exprimé en C n'est que de 0,2 %. Avec des rapports Z2/S2 supérieurs, qui atteignent 6,5 % à Boulay, la fraction S2 serait plus exploitée, d'autant que ces rapports sous-estiment sans doute le degré d'exploitation de cette fraction, laquelle est en effet peu ou prou consommée par tous les organismes. Si l'on raisonne en termes de production, on peut estimer, à titre indicatif et en se basant sur les calculs de broutage précédents, que les organismes de la fraction Z2 consommeraient jusqu'à 100 % de la production fournie par la fraction S2, en supposant que ces organismes prélèvent les deux tiers de leurs besoins alimentaires sur cette fraction.

Il semblerait ainsi que les rapports globaux précédents entre zooplancton et phytoplancton, qui laissent supposer que la nourriture était en excès, ne traduisent pas réellement les conditions trophiques propres aux différentes composantes du peuplement. Ces conditions resteraient en permanence très favorables pour les organismes de la fraction Z1. En revanche, pour les calanides (fraction Z2 et Z3), il pourrait exister de véritables phénomènes de limitation alimentaire liés à d'éventuels épuisements de la fraction S2, encore qu'un glissement vers la sélection des particules les plus abondantes, plus grandes (S3) ou plus petites (S1), puisse alors venir compenser un tel épuisement. Par ailleurs, le broutage créant un déséquilibre par sous-exploitation de la fraction S1 et exploitation intensive de la fraction S2 influencerait sur l'évolution de la structure dimensionnelle du seston. En particulier, la proportion généralement forte des calanides, qui n'exploitent que peu la fraction S1, favoriserait l'augmentation de la proportion d'ultranoston, tendant en outre à faire baisser le rapport zooplancton/phytoplancton ou seston. Une évolu-

TABLEAU VI

Biomasses moyennes annuelles totales et par fraction du seston (S1 = 1,2 à 3,3 μm d'ESD ; S2 = 3,3 à 13,2 ;

S3 $> 13,2$) et du zooplancton (Z1 = nauplii rotifères, Z2 = copépodites et adultes de copépodes) exprimées en poids frais et en carbone et rapports zooplancton/seston correspondants (1984-1985).

Les biomasses carbonées des fractions du seston sont estimées d'après le % en PF de chaque fraction

Stations	Estimateur	Seston mg.l^{-1}				Zooplancton mg.m^{-3}			Rapports zooplancton/seston			
		Total	S1	S2	S3	Total	Z1	Z2	Z1/S1	Z2/S2	Z2/S2+S3	Z1/S1
Bingerville	PF	7,83	1,19	3,37	2,45	528,33	65,07	463,27	6,75	5,47	13,75	7,96
	C	1,35	0,23	0,67	0,48	31,80	3,91	27,89	2,29	1,67	4,19	2,42
Biétri	PF	10,28	2,89	4,70	2,68	414,33	27,13	387,27	4,03	0,94	8,24	5,25
	C	3,40	0,95	1,56	0,89	30,30	1,98	28,32	0,89	0,21	1,82	1,16
Boulay	PF	4,18	0,46	2,26	1,46	451,20	47,33	403,93	10,79	10,29	17,87	10,86
	C	0,78	0,09	0,42	0,27	30,50	3,28	27,30	3,93	3,56	6,50	3,96
Ouest	PF	8,53	2,19	3,96	2,38	384,60	87,13	297,47	4,51	3,98	7,51	4,69
	C	2,80	0,72	1,38	0,78	26,50	6,00	20,50	0,95	0,83	1,58	0,99

tion dans ce sens est effectivement observée dans les zones typiquement lagunaires ou eutrophes où ces calanides prédominent (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). Une analyse plus détaillée des données, prenant en compte les résultats par jour-station, devrait permettre de préciser le degré de vraisemblance de ces suppositions. Il serait également intéressant de reconsidérer sous cet angle les corrélations entre biomasse zooplanctonique et phytoplancton ou seston.

INCIDENCE DES MIGRATIONS VERTICALES

L'incidence des migrations sur la dynamique des populations planctoniques et sur le fonctionnement de l'écosystème est un problème difficile à traiter sur la base des données disponibles.

Si l'on se place à l'échelle de l'ensemble de la lagune, il est probable que les migrations n'ont qu'une incidence mineure sur la dynamique, la productivité et le taux d'activité métabolique des organismes migrants, puisque la plus grande partie de ce milieu est occupée par les zones sans gradient vertical notable. Certaines conséquences possibles des migrations doivent néanmoins être signalées.

La première concerne *A. clausi* et résulte du fait que cette espèce pond des œufs libres principalement en pleine eau et la nuit (fig. 7b et 14). Le temps de développement des œufs étant de l'ordre de huit heures, il est probable que ces œufs n'atteignent pas le fond avant leur éclosion et que les nauplii naissent le jour en pleine eau. Sachant que des désoxygénations passagères se produisent au niveau du fond dans les zones sans gradient, ce phénomène assurerait une meilleure diffusion et une meilleure survie des nauplii. L'effet bénéfique de ce phénomène sur la survie se vérifie indirectement en considérant le cas de Biétri (cf. III-2). Dans cette station, des mortalités massives d'embryons (jusqu'à 90 %) ont été constatées en 1981-82 grâce à la comparaison de l'effectif de nauplii présents dans les échantillons récoltés avec la production journalière d'œufs estimée parallèlement par voie expérimentale. Il est probable que ces fortes mortalités s'expliquent par l'addition de deux facteurs défavorables, propres à cette station et qui placent les œufs à proximité de la couche anoxique au moment de leur éclosion : 1° la faible épaisseur de la couche oxygénée de surface ; 2° la remontée nocturne en pleine eau moins massive des femelles.

Les autres conséquences possibles dépendent des conditions écologiques qui règnent le jour à proximité du fond. Ces conditions sont mal connues, mais on peut penser qu'il y règne une turbulence réduite, des conditions de nutrition favorables sur le plan quantitatif (densité de particules plus élevée) et des salinités plus fortes qu'en pleine eau, du moins dans les chenaux les plus profonds. Ces conséquences pourraient être : 1° des mortalités différentes de celles des stades et espèces qui restent en pleine eau le jour ; 2° une économie d'énergie de nage ; 3° une économie d'énergie de collecte de la nourriture, du moins pour les stades terminaux de *A. clausi* qui s'alimentent plus intensément le jour ; 4° une augmentation du taux de croissance des stades copépodites de *A. clausi* dans les chenaux profonds de la région ouest, grâce à l'influence positive qu'exerce la salinité sur ce taux (fig. 8) ; 5° une augmentation du taux de croissance et de fécondité due à des conditions de nutrition plus favorables.

La localisation, le jour, tout près du fond (zones sans gradient) ou de la chimiocline (Biétri), d'une partie importante de la population a probablement des conséquences non négligeables sur le fonctionnement de l'écosystème.

On peut ainsi estimer que, dans les zones sans gradients, la concentration en profondeur des copépodites et adultes de *Acartia* et de *Pseudodiaptomus* au cours de la journée favorise la production algale et l'accumulation de phytoplancton en réduisant le broutage à l'endroit et au moment du maximum de production. Une analyse succincte de ce problème, qui s'inscrit dans le cadre général des interférences entre migrations et ressources alimentaires (LAMPERT, 1987 et 1989), est présentée par ailleurs (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). Dans les milieux stratifiés comparables à Biétri, les organismes ayant migré en profondeur consomment les bactéries phototrophes présentes au niveau de la chimiocline ; c'est du moins le cas des adultes de *A. clausi* (CAUMETTE *et al.*, 1983). Ils restituent ainsi à l'écosystème une certaine quantité d'énergie qui, sans eux, aurait été perdue, ou restituée plus tard, lors de la phase d'homogénéisation qui succède à la phase de stratification dans cette baie (cf. III-2).

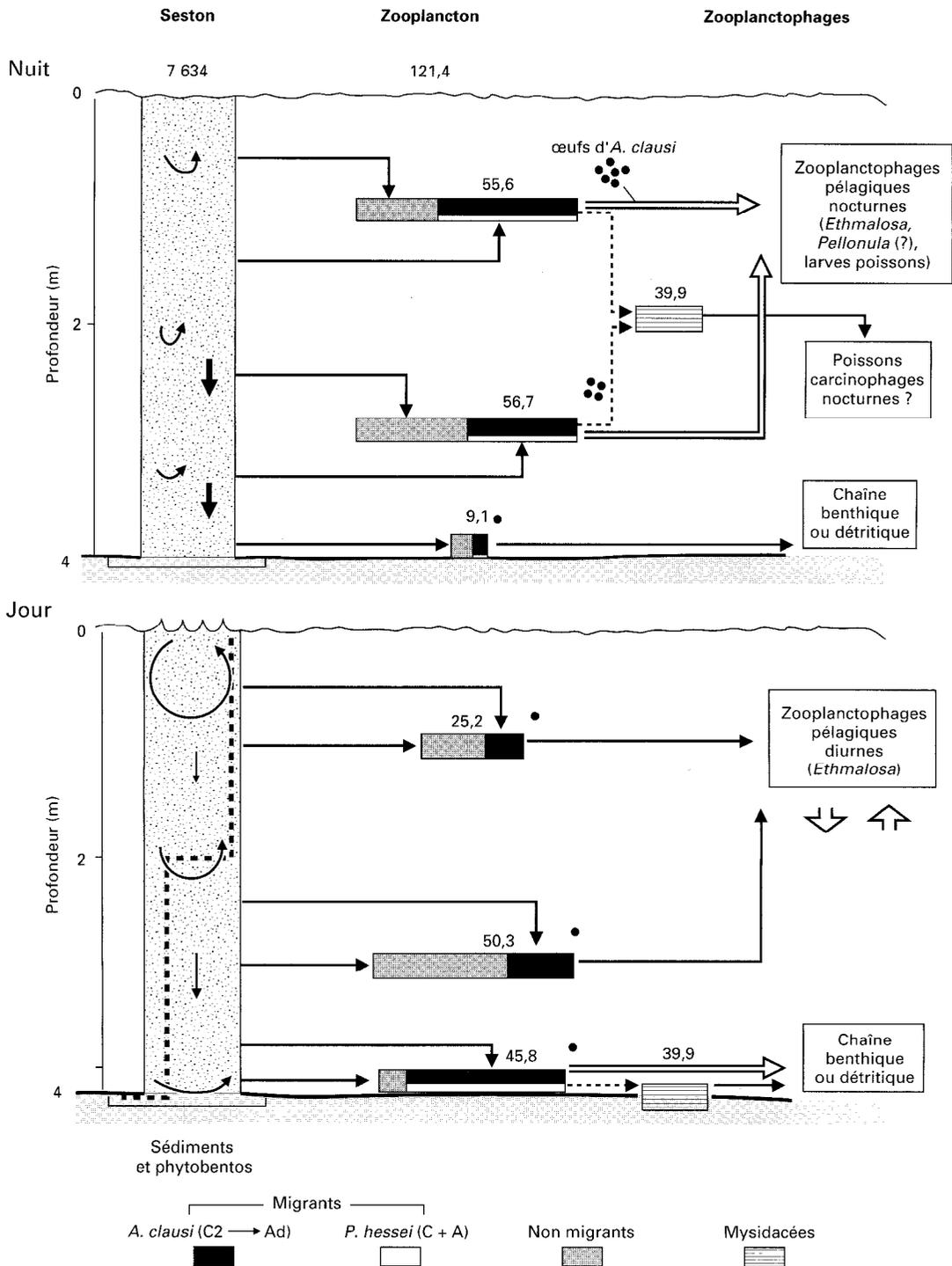


Figure 14

Schéma illustrant l'incidence des migrations verticales du zooplancton et des mysidacés sur les relations trophiques et le rendement des transferts dans les zones sans gradients (voir texte). Les biomasses sont en mg C.m^{-2} ; les relations certaines sont en trait plein et les relations hypothétiques en tirets; le double trait figure la voie de transfert théoriquement dominante, pélagique la nuit et benthique le jour; les flèches verticales portées dans le compartiment des zooplanctophages figurent le déplacement alimentaire probable qu'affectuent de façon plus ou moins durable ces organismes en direction du fond; dans le compartiment seston, les tirets schématisent un gradient de production primaire, les flèches verticales la décantation, et les flèches courbes les mouvements turbulents, avec remise ou maintien en suspension des particules, y compris des particules de la pellicule superficielle du sédiment provenant principalement des zones moins profondes.

Il est enfin probable que les migrations verticales jouent aussi un grand rôle sur le plan des relations zooplanctophages-zooplancton. Les rapports moyens précédemment établis correspondent à la situation nocturne, alors que les proies et leurs prédateurs présumés se trouvent en pleine eau. Il est évident que ces rapports atteindraient des valeurs beaucoup plus élevées (90 % selon les données des deux stations de l'ouest en 1984-85) si les mysidacés se concentraient et s'alimentaient sur le fond durant la journée.

L'incidence possible des migrations sur les relations trophiques dans les zones sans gradient est illustrée dans la figure 14. Cette illustration repose sur les répartitions verticales moyennes du zooplancton observées à Mopoyem et Bingerville, ainsi que sur diverses données ou hypothèses concernant, d'une part, le régime alimentaire et le rythme d'alimentation des poissons et des mysidacés, d'autre part, le rythme d'alimentation de *A. clausi* (alimentation diurne) et de *P. hessei* (alimentation nocturne selon HART, 1977). Les migrations entraîneraient : 1° une diminution des ressources alimentaires pour les poissons pélagiques à activité diurne, qui ne disposeraient en outre que de proies de petite taille ; 2° un transfert accru de biomasse zooplanctonique par le biais des mysidacés si ces organismes étaient zooplanctophages et s'alimentaient le jour ; 3° un transfert direct de la biomasse zooplanctonique à la chaîne benthique, en particulier par le biais de poissons, tels que les jeunes *Chrysichthys* et *Liza falcipinnis*, qui vivent près du fond et consomment occasionnellement du zooplancton (KONAN, 1983 ; ALBARET, comm. pers.).

Bien que de nombreux problèmes demeurent non résolus, il apparaît donc que les migrations verticales du zooplancton et, plus généralement, toutes les migrations ou gradients verticaux d'activité jouent vraisemblablement un grand rôle dans le fonctionnement de l'écosystème. Les principales données à obtenir pour évaluer avec plus de précision ce rôle concernent les rythmes d'activité alimentaire, le régime alimentaire des mysidacés et les conditions écologiques à proximité du fond.

Conclusions générales

La biomasse moyenne annuelle du zooplancton évaluée sur les cinq stations est du même ordre de grandeur en 1981-82 et en 1984-85 (tabl. II). Le stock lagunaire, à l'exclusion du secteur I (lagunes Aghien et Potou), peut être estimé à 160 tonnes de poids sec (ou 1 090 t. de poids frais en supposant que PS = 0,15 PF), soit une densité moyenne de 63,5 mg . m⁻³ et 3,1 kg . ha⁻¹ (tabl. VII). En 1974-75, REPELIN (1985) évalue le stock du zooplancton supérieur à 100 µm à 2 252 tonnes de poids frais, chiffre probablement très surestimé. Ces biomasses, à peine supérieures à celles de la station marine côtière située au large du canal de Vridi (zooplancton > 200 µm et macroplancton), sont faibles en comparaison de celles d'autres milieux saumâtres ou d'eau douce de zone intertropicale. Elles sont en partie compensées par des taux de production relativement élevés et stables au cours de l'année (0,3-

TABLEAU VII

Superficie, stocks de zooplancton et de macroplancton (en tonnes de poids sec), dans les différentes zones de la lagune Ébrié, évalués en 1981-1982 et 1984-1985 d'après les biomasses observées dans les stations considérées (modalités de calcul dans PAGANO et SAINT-JEAN, 1988)

Secteurs	Superficie (km ²)	1981 - 1982			1984 - 1985			Stations représentatives
		<i>Acartia</i>	Zoopl.	Macropl.	<i>Acartia</i>	Zoopl.	Macropl.	
II	62	11,7	20,9	2,4	17,5	27,7	7,1	Bingerville
III	71	45,0	74,2	4,7	17,0	36,3	4,6	Biétri, Boulay
IV	86	10,5	17,2	3,3	6,4	12,9	3,2	
V - VI	305	26,6	43,8	34,1	44,8	86,1	32,9	Mopoyem, Tiegba
Stock lagunaire	524	93,8	156,1	44,5	85,7	163,0	47,8	
kg PS.ha ⁻¹		1,8	3,0	0,9	1,6	3,1	0,9	

0,4 mg PS · mg⁻¹ · j⁻¹ en moyenne sur les deux cycles pour *A. clausi*, qui constitue 50 % de la biomasse). Selon l'estimation faite pour les trois espèces de copépodes, qui représentent environ 85 % de cette biomasse, le peuplement fournirait ainsi une production annuelle de l'ordre de 16 000 tonnes de poids sec, soit 307 kg par hectare.

Il semble que la lagune ait deux autres particularités. La première est que, contrairement à bien des milieux lagunaires — lagunes du delta du Pô (FERRARI *et al.*, 1982 ; étang de Berre en 1987-88 (GAUDY, *comm. pers.*) ; étang de Thau (LAM HOAI, 1985) ; bassin d'Arcachon (CASTEL et COURTIES, 1979) —, le méroplancton y est relativement peu abondant. La seconde est l'importance du macroplancton dans certaines régions.

De ces caractéristiques résultent des rapports zooplancton/phytoplancton ou seston généralement faibles, qui témoignent à la fois de mauvais rendements de transfert entre ces deux compartiments, et d'une faible contribution du zooplancton aux transferts de matière au sein de l'écosystème (*cf.* V-1). Ces faits contrastent avec le caractère généralement favorable des conditions environnementales. Certains éléments peuvent être avancés pour les expliquer.

Le premier est d'ordre faunistique et correspond à la dominance des copépodes sur les cladocères et les rotifères, organismes à forte productivité, qui ne sont bien diversifiés que dans les eaux douces. Outre leur productivité élevée, ces organismes présentent généralement une reproduction par parthénogénèse et développent une stratégie de reproduction de type *r*, qui les rend plus aptes à exploiter les afflux importants de production primaire susceptibles d'intervenir en lagune (voir plus haut), aptitude qui se vérifie dans des étangs de pisciculture installés près de l'embouchure de l'Agnéby en bordure de lagune (Layo ; LEGENDRE *et al.*, 1987). Enfin, il s'agit d'organismes capables d'ingérer les particules de très petite taille (< 3 µm), mal utilisées en leur absence via la chaîne des consommateurs pélagiques. Du fait de la dominance des copépodes, le zooplancton lagunaire n'est donc pas apte à exploiter avec efficacité le matériel nutritif dont il dispose, même si l'espèce qui prédomine, *A. clausi*, figure parmi les plus productives.

D'autres éléments sont spécifiques aux populations existantes, à leur métabolisme et à leur structure démographique : rendements net et brut de production plutôt faibles, associés à des dépenses métaboliques plutôt élevées ; importance pondérale des adultes et des derniers stades copépodites (notamment les mâles) à taux de production généralement plus faibles.

Les derniers éléments sont d'ordre comportemental et liés à la migration verticale d'une fraction de la population qui domine en terme de biomasse. Ces migrations favorisent très certainement l'accumulation de biomasse phytoplanctonique par des mécanismes que nous avons tenté de définir. Elles entraîneraient par ailleurs une diminution du rendement de transfert entre zooplancton et zooplanctophages pélagiques diurnes, si tant est qu'il en existe en lagune, par soustraction d'une fraction du stock de nourriture de ces derniers. Les migrations favoriseraient ainsi l'eutrophisation du milieu. Elles concourraient par ailleurs au développement de la voie benthique ou détritique de transfert de matière, indirectement, du fait de cette accumulation, suivie de sédimentation, du phytoplancton, et directement, par le biais de consommations accidentelles d'individus concentrés sur le fond durant la journée par les organismes de la chaîne benthique.

Une régulation par la prédation est également possible, sinon probable. Ce facteur pourrait jouer un rôle important, s'il se confirmait que les mysidacés consomment du zooplancton et (ou) s'alimentent le jour sur le fond aux dépens des particules et du zooplancton qui s'y trouvent, car ces organismes sont particulièrement abondants dans certaines régions (ouest) et à certaines époques (Bingerville, saison humide). D'autant que la prédation s'exercerait principalement, en ce qui concerne *A. clausi*, sur les stades copépodites terminaux et sur les adultes, notamment les femelles.

Une étude de ce groupe et plus généralement du micronecton et des espèces occasionnellement zooplanctophages (régime alimentaire, sélection, rythme d'alimentation) s'avère ainsi indispensable à une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème et du rôle qu'y joue le zooplancton.

RÉFÉRENCES

- ALLAN (J.D.), RICHMAN (S.), HEINLE (D.R.) et HUFF (R.), 1977.— Grazing in Juvenile stages of some estuarine, calanoid copepods. *Mar. Biol.*, 43 : 317-331.
- ARFI (R.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1987.— Communautés zooplanctoniques dans une lagune tropicale (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire) ; variations spatio-temporelles. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (1) : 21-35.
- BINET (D.), 1977.— Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 15 (2) : 89-109.
- BINET (D.), 1978.— Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 16 (1) : 19-61.
- BOUGIS (P.), 1974.— Écologie du plancton marin. II- Le zooplancton. Paris, Masson et Cie, 200 p.
- BREMER (P.) et VIJVERBERG (J.), 1982.— Production, population biology and diet of *Neomysis integer* (Leach) in a shallow Frisian lake (The Netherlands). *Hydrobiologia*, 93 : 41-51.
- CASTEL (J.) et COURTIÉS (C.), 1979.— Structure et importance des peuplements zooplanctoniques dans la baie d'Arcachon : milieux ouverts et lagunes aménagées de Certes. *Publ. Sci. Tech. CNEXO : Actes et Colloques*, 7 : 559-574.
- CAUMETTE (P.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983.— Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Biétri (Lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). Relations trophiques. *Hydrobiologia*, 106 : 135-148.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.) et HEM (S.), 1981.— Biologie et pêche des crabes du genre callinectes Stimpson, 1860 (Décapodes, Portunidae) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Résultats préliminaires. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 12 (1) : 95-121.
- CHERVIN (M.), 1978.— Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods. *Mar. Biol.*, 49 : 265-275.
- DUFOUR (P.), 1984a.— La biomasse végétale des lagunes côtières. Exemple de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 207-233.
- DUFOUR (P.), 1984b.— Production primaire d'une lagune tropicale (Ébrié, Côte-d'Ivoire). Facteurs naturels et eutrophiques. Thèse d'État, Univ. Paris-VI, tome 1, 166 p.
- DUMONT (H.J.) et MAAS (S.), (1988).— Copepods of the lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (1) : 3-7.
- FERRARI (I.), CECHERELLI (V.U.) et MAZZOCHI (M.G.), 1982.— Structure du zooplancton dans deux lagunes du delta du Pô. Actes Symp. internat. lag. côtières, Bordeaux, 8-14 sept. 1981, *Oceanol. Acta*, n° sp. : 293-302.
- FULTON (R.S.), 1982.— Preliminary results of an experimental study of the effects of mysid predation on estuarine zooplankton community structure. *Hydrobiologia*, 93 : 79-84.
- GAUDY (R.) et PAGANO (M.), 1987.— Nutrition chez les copépodes en milieu lagunaire méditerranéen, en fonction de la concentration en particules et de la température. Comm. 2^e coll. franco-soviétique, Yalta, 1984. *Ifremer, Act. Coll.*, n° 5 : 137-151.
- GERBER (R.P.) et GERBER (M.B.), 1979.— Ingestion of natural particulate organic matter and subsequent assimilation, respiration and growth by tropical lagoon zooplankton. *Mar. Biol.*, 52 : 33-43.
- HART (R.C.), 1977.— Feeding rhythmicity in a migrating copepod (*Pseudodiaptomus hessei* (Mrazek)). *Freshwat. Biol.*, 7 : 1-8.
- HART (R.C.), 1981.— Populations dynamics and demography of an estuarine copepod (*Pseudodiaptomus hessei*) in lake Sibaya, a subtropical freshwater coastal lake. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 7 (1) : 13-23.

- HART (R.C.) et ALLANSON (B.R.), 1975.— Preliminary estimates of production by a calanoid copepod in subtropical lake Sibaya. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1434-1441.
- HUNTLEY (M.), 1985.— Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. In : M.A. Rankin (Ed.), *Migration : mechanisms and adaptative significance. Contrib. Mar. Sci., suppl.* 27 : 71-90.
- ITOH (K.), 1970.— A consideration of feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bull. Plankton. Soc. Japan*, 17 : 1-10.
- KERFOOT (W.C.), 1985.— Adaptative value of vertical migration : comments on the predation hypothesis and some alternatives. In : M.A. Rankin (Ed.), *Migration : mechanisms and adaptative significance. Contrib. Mar. Sci., suppl.* 27 : 91-113.
- KJORBOE (T.), MOHLENBERG (F.) et RIISGARD (H.U.), 1985.— *In situ* feeding rates of planktonic copepods : a comparison of four methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 88 : 67-81.
- KONAN (J.), 1983.— Régime alimentaire des deux espèces de *Chrysichthys* en lagune (Côte-d'Ivoire). Mémoire d'ingénieur Ensar, spécialité halieutique.
- KOZA (V.) et KORINEK (V.), 1985.— Adaptability of the filtration screen in *Daphnia* : another answer to the selective pressure of the environment. In : W. Lampert (Ed.), *Food limitation and the structure of the zooplankton communities*. Stuttgart, E. Schweizerbartische Verlagsbuchhandlung : 195-198.
- LAM HOAI (T.), 1985.— Évolution saisonnière du zooplancton dans trois sites peu profonds de Thau, une lagune nord-méditerranéenne. *Hydrobiologia*, 128 : 161-174.
- LAMPERT (W.), 1987.— Vertical migration of freshwater zooplankton : indirect effects of vertebrate predators on algal communities. In : W. C. Kerfoot, A. Sih (Eds), *Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities*. London, Univ. Press of New England : 291-299.
- LAMPERT (W.C.), 1989.— The adaptative significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct. Ecol.*, 3 : 21-27.
- LEBORGNE (R.), 1986.— The release of soluble end products of metabolism. In : E.D.S. Corner, O'Hara (Eds), *The biological chemistry of marine copepods*. Oxford Univ. Press : 109-164.
- LEBORGNE (R.) et BINET (D.), 1979.— Dix ans de mesures de biomasses de zooplancton à la station côtière d'Abidjan 1969-1979. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (2) : 165-176.
- LEBORGNE (R.) et DUFOUR (P.), 1979.— Premiers résultats sur l'excrétion et la production du mesozooplancton de la Lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Centr. Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (1) : 1-39.
- LEGENDRE (M.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1987.— Peuplements et biomasse zooplanctonique dans des étangs de pisciculture lagunaire (Layo, Côte-d'Ivoire) : étude de la recolonisation après la mise en eau. *Aquaculture*, 67 : 321-341.
- MURTAUGH (P.A.), 1983.— Mysid life history and seasonal variation in population pressure on zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40 : 1968-1974.
- NERO (R.W.) et SPRULES (W.G.), 1986.— Zooplankton species abundance and biomass in relation to occurrence of *Mysis relicta* (Malacostraca : Mysidacea). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43 (2) : 420-434.
- NIVAL (P.) et NIVAL (S.), 1976.— Particle retention efficiencies of a herbivorous copepod *Acartia clausi* (adult and copepodite stages) : Effect of grazing. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 24-38.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983.— Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 151-163.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1985.— Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) obtenues par des mesures de fluorescence de broyats d'animaux. *Hydrobiologia*, 121 : 83-95.

- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1988.— Importance et rôle du zooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) : peuplement, biomasse, production et bilan métabolique. Thèse d'État, Univ. Aix Marseille-II, 390 p. + annexe.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1989.— Comparaison des prélèvements de zooplancton réalisés au filet et à la trappe de Schindler modifiée. *Hydrobiologia*, 173 : 167-192.
- POULET (S.A.), 1978.— Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 1126-1143.
- POURRIOT (R.), CAPBLANCO (J.), CHAMP (P.) et MEYER (J.A.) 1982.— Écologie du plancton des eaux continentales. Paris, Masson et Cie, 198 p.
- PRICE (H.J.) et PAFFENHOFER (G.A.), 1985.— Perception of food availability by calanoid copepods. *Archiv. Hydrobiol.*, 21 : 115-124.
- RAHM (V.U.), 1964.— Zur Oekologie des Zooplanktons der lagune Ébrié (Elfenbeinküste). *Acta Tropica*, 21 (1) : 1-47.
- REPELIN (R.), 1985.— Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nyctéméraux en lagune Ébrié. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 16 : 1-43.
- RICHMAN (S.), HEINLE (D.R.) et HUFF (R.), 1977.— Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake bay. *Mar. biol.*, 42 : 69-84.
- ROMAN (M.R.), 1977.— Feeding of the copepod *Acartia tonsa* on the diatom *Nitzschia closterium* and brown Algae *Fucus vesiculosus* detritus. *Mar. biol.*, 42 : 149-155.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1983.— Rythme journalier de ponte chez *Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 145-150.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1984.— Influence de la salinité, de la température et de la quantité de particules en suspension sur la croissance et la production d'œufs d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 235-244.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1987.— Taille et poids individuels des principaux taxons du zooplancton lagunaire ivoirien : lagune Ébrié ; étangs de pisciculture saumâtres de Layo. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (1) : 13-20.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1990.— Variation nyctémérale de la répartition verticale et de l'efficacité de collecte du zooplancton en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 194 : 247-265.
- TESTER (P.A.) et TURNER (J.T.), 1990.— How long does it take copepods to make eggs ? *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 141 : 169-182.
- UCHIMA (M.), 1979.— Morphological observations of development stages in *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida). *Bull. Plank. Soc. Japan*, 26 (2) : 59-76.
- ZAIKA (V.E.), 1970.— Age structure dependence of the specific production in zooplankton. *Mar. Biol.*, 1 : 311-315.