

**Calanoides carinatus**  
**(copépode pélagique)**  
**sur le plateau continental congolais**

III. *Abondance, tailles et temps de génération*  
*Relations avec la chlorophylle*

Didier PETIT (1)

RÉSUMÉ

*La prospection répétée d'une aire située sur la pente et le plateau continental durant la saison froide 1976, en juin, août et septembre fait apparaître une évolution dans la dynamique des populations de C. carinatus. En juin, les niveaux de production sont les plus élevés, grâce à une reproduction intense aboutissant à un fort recrutement d'adultes. En août, on assiste à une baisse des effectifs. On suggère, pour l'expliquer, l'intervention d'une compétition d'ordre trophique, de la part d'espèces néritiques, qui s'intensifie avec le changement d'orientation des courants locaux: la rotation au sud de ceux-ci conduit à l'appauvrissement trophique et zooplanctonique tandis que les eaux se réchauffent, amenant une modification dans la répartition de l'espèce, puis son éviction des eaux superficielles.*

*En juin, la répartition en essaim de l'espèce est parfois intimement liée à celle de la chlorophylle. En général, les fortes biomasses se trouvent dans les aires de richesse phytoplanctonique, mais le « grazing » et les dérives peuvent modifier les répartitions. En août, les relations avec le phytoplancton sont moins nettes.*

*Les mesures céphalothoraciques mettent en évidence l'hétérogénéité de la population: des cohortes de grande taille se développent sur les taches phytoplanctoniques. L'évolution dans le temps, l'existence d'une maturation des œufs dès le stade CV, plus importante en zone trophiquement riche, suggèrent des différences du temps de génération selon les cohortes. Diverses hypothèses sont étudiées pour tenter d'expliquer ces phénomènes, faisant appel à l'existence de races, au comportement ontogénique de l'espèce, et à sa biologie.*

MOTS-CLÉS : *Calanoides carinatus* — Copépode — Biologie — Écologie — Atlantique — Tropical.

ABSTRACT

*Calanoides carinatus* (PLANKTONIC COPEPOD) ON THE CONGOLESE CONTINENTAL SHELF. III. ABUNDANCE, SIZES, GENERATION DURATION. RELATIONS WITH CHLOROPHYLL

*On the continental shelf and slope, during June and August-September, frequent observations in a 300 square mile zone show that the dynamics of C. carinatus population change through the cold season. In June, the production is the highest, and is connected with an intense breeding and an important adult recruitment. In August, the population size falls. It is thought that a trophic competition with neritic species occurs. It increases with the new direction of local currents. The rotating to the south of the latter leads to the phyto and zooplanktonic impoverishment, while the warming alters the species distribution, and finally leads to its eviction out of the surface waters.*

*In June, the patchiness of C. carinatus is sometimes closely dependent on the phytoplankton one. Generally, the high biomasses occur in the rich phytoplanktonic zones, but grazing and drifts can disturb the distributions pattern.*

---

(1) Antenne O.R.S.T.O.M. auprès du CNEXO, B.P. 337, 29273 Brest Cedex, France.

In August, the relationships are less pronounced. Cephalothoracic measurements part forward the heterogeneity of the stock: larger length cohorts growth on phytoplanktonic patches. Evolution in time of length histograms, the more frequent existence of egg ripening from copepodite V for cohorts living in trophically area suggest the ability of a shorter generation time for the latter. Different assumptions are attempted to give an explanation appealing to the presence of races, ontogenic behaviour and biology of *C. carinatus*.

KEY WORDS : *Calanoides carinatus* — Copepod — Biology — Ecology — Atlantic — Tropical.

## 1. INTRODUCTION

Bien que répandu en région tropicale, le copépode pélagique *C. carinatus* est encore peu connu. Pourtant sa prolifération dans les zones d'upwelling ou de divergence, liée à son régime alimentaire herbivore, lui confèrent un rôle de première importance dans les transferts d'énergie aboutissant aux poissons.

La mise en évidence de son abondance saisonnière, le long des côtes congolaises (BINET, 1970), a conduit à développer son étude à partir de 1974. Les premiers travaux ont permis d'esquisser le cycle biologique et le comportement migratoire saisonnier local (PETIT et COURTIES, 1976). Trois facteurs principaux semblent intervenir dans la dynamique des populations peuplant la frange littorale congolaise : la température, les courants et la richesse trophique des eaux. COURTIES (1978) décrit les variations saisonnières d'abondance depuis le fleuve Congo jusqu'au cap Lopez.

Nous nous proposons d'exposer ici l'incidence de la richesse phytoplanctonique sur l'abondance et la biologie de l'espèce.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'appréciation de la variabilité quantitative ponctuelle (PETIT, 1978) et du temps de génération ont amené à poursuivre l'étude de la dynamique des populations en prospectant une zone, avec un échantillonnage dense et fréquent. Durant la saison froide 1976, trois séries de quadrillages ont été opérées sur une aire de 300 milles carrés. Les époques, le nombre de campagnes et celui des stations sont indiqués dans le tabl. I. En fonction du déplacement côte-large des populations (PETIT et COURTIES, 1976), la position de l'aire échantillonnée a légèrement changé d'une époque à la suivante (fig. 1).

Pendant les deux premières séries, l'intervalle d'observation est de 4 jours; la prospection, diurne, s'étend sur 2 jours; les stations sont espacées de 5 milles. Chacune comporte un profil thermique au bathythermographe, une mesure de la teneur en pigments et un prélèvement vertical de zooplancton 50 m - surface. Au cours de chaque quadrillage, les courants sont mesurés à 5 et 25 m en deux stations. Des prélèvements de matériel vivant ont

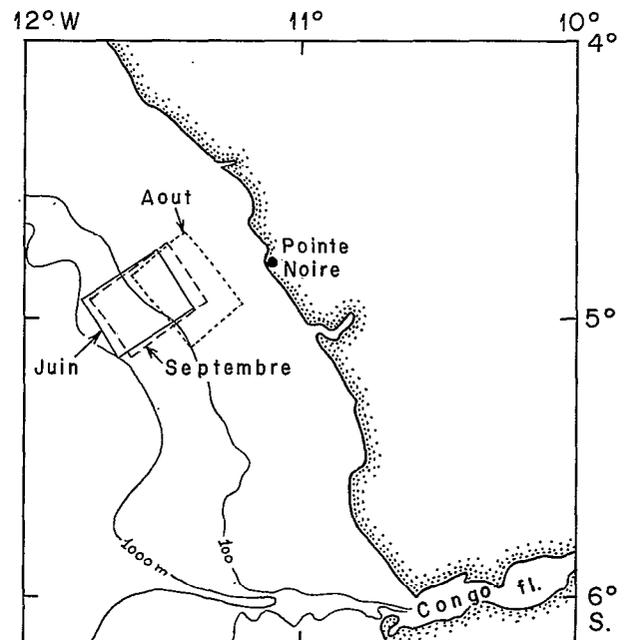


FIG. 1. — Position des quadrillages

Position of the squares of sampling covering  $15 \times 20$  miles. The twenty stations are spaced with 5 miles. According to the period, their position have been displaced to follow the movements of *C. carinatus* populations as in 1974. June and early July: 6 surveys; August and early September: 7; September: 4

permis de réaliser des mesures de biomasse, de respiration et de composition élémentaire qui feront l'objet d'un autre article.

Les teneurs en pigments ont été déterminées par fluorimétrie après extraction sur un échantillon provenant du mélange, en parties aliquotes, d'eau prélevés à cinq niveaux théoriques de pénétration de lumière incidente (100, 50, 25, 10,1 %). Ces niveaux étaient déterminés d'après la profondeur d'extinction du disque de Secchi. Pour les pêches zooplanctoniques, on a utilisé un filet de  $53 \mu\text{m}$  de vide de maille, de 40 cm de diamètre d'ouverture, ayant la proportion cylindroconique du filet WP2 classique. Les performances de l'engin, par rapport à celles du WP2 ont été éprouvées (PETIT, 1978).

TABLEAU I

Calendrier des campagnes 1976. Les trois époques se rapportent aux trois positions des quadrillages de la fig. 1

Programme of 1976 surveys. Periods 1, 2, 3, refer to the position of the squares on Fig. 1

ÉPOQUE	MOIS	DATES	NOMBRE DE CAMPAGNES	NOMBRE DE STATIONS PAR QUADRILLAGE
1	MAT	24	(radiale)	6
	JUIN	9, 14, 19	6	20
		24, 29		
JUILLET	4			
2	AOÛT	7, 7, 12	7	20
		17, 27		
	1, 6			
3	SEPTEMBRE	14, 19	2	20
		28		
	OCTOBRE	5	2	10

La dernière série rassemble quatre campagnes. En raison de la disparition de l'espèce dans les eaux superficielles, les deux derniers quadrillages ne comportent que des traits profonds dont les résultats ne seront pas évoqués (on constate, par endroits, la reconstitution d'un stock profond de copépodites au stade 5, phénomène déjà décrit) (PETIT et COURTIÈS, 1976).

### 3. CONDITIONS THERMIQUES ET DYNAMIQUES. TENEURS EN CHLOROPHYLLE

Ces trois caractéristiques ont fait l'objet d'une étude (PETIT, 1977) que nous résumons ici.

L'évolution thermique est représentée en fig. 2. On peut y suivre la variation saisonnière par la courbe des températures enregistrées sur fond de 17 m. Si l'on adopte le passage de l'isotherme 22 °C, à cette profondeur, comme indicateur du changement de saison (DESSIER, 1979), la saison froide a débuté à la fin avril; la température décroît très lentement en juin-juillet; la fin de la saison survient début septembre.

Sur l'étendue des quadrillages, le refroidissement paraît occasionné par la succession de poussées profondes d'eaux froides (16-17 °C). La couche suprathermoclinale est mince (de 1 à 5 m, en moyenne). L'aspect plissé des isothermes laisse supposer qu'il existe une turbulence devant favoriser les échanges nutritifs verticaux. Au cours du mois de juin, il s'établit une structure thermique qui tend à être divergente vers la côte, convergente vers le proche large. Le refroidissement maximal est atteint à la mi-août, époque où l'isotherme 16 °C parvient à 20 m. Dès le 26/8, le réchauffement survient avec épaissement de la couche suprathermoclinale et un système tendant à converger vers la côte s'installe.

Par rapport à 1974, année où le cycle de *C. carinatus* a été suivi (PETIT, 1976), la saison froide est survenue un mois plus tôt : fin avril au lieu de fin mai; mais les eaux superficielles sont restées chaudes, et un fort gradient vertical demeure jusqu'en juin. Précocité aussi de la fin de la saison, qui se caractérise par une baisse du gradient thermique vertical superficiel : début octobre en 1974, début septembre en 1976.

L'évolution thermique superficielle est sous la dépendance du régime des courants (fig. 3). En juin,

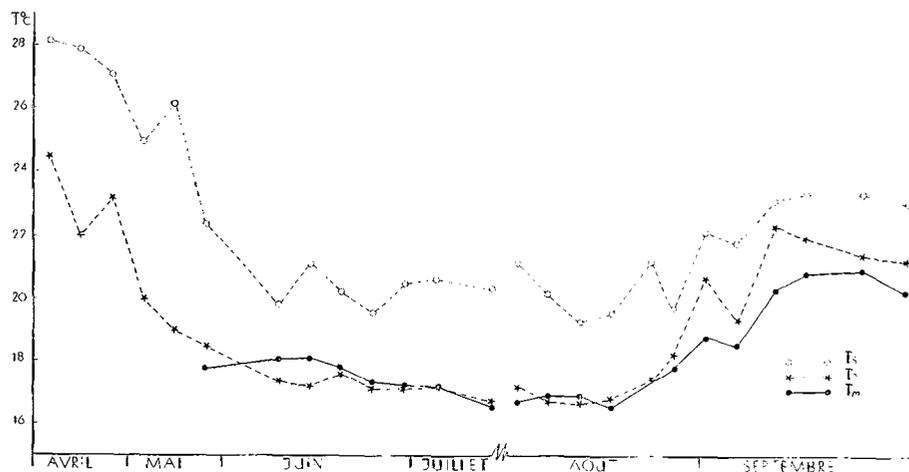


FIG. 2. — Conditions thermiques sur les quadrillages. Comparaison avec les températures côtières à 17 m (Wharf de la C.P.C.).  $T_m$  = Température moyenne de 0-50 m sur les quadrillages;  $T_s$  et  $T_p$  = Température de surface et à 17 m au wharf. Mean thermic conditions in the squares ( $T_m$ ), between 0-50 m. Comparison with the temperature of surface ( $T_s$ ) and at 17 m ( $T_p$ ) at costal station. The cold season 1976 started one month earlier than in 1974. At the end of August, the increase of temperature coincides with the rotation of currents to the south

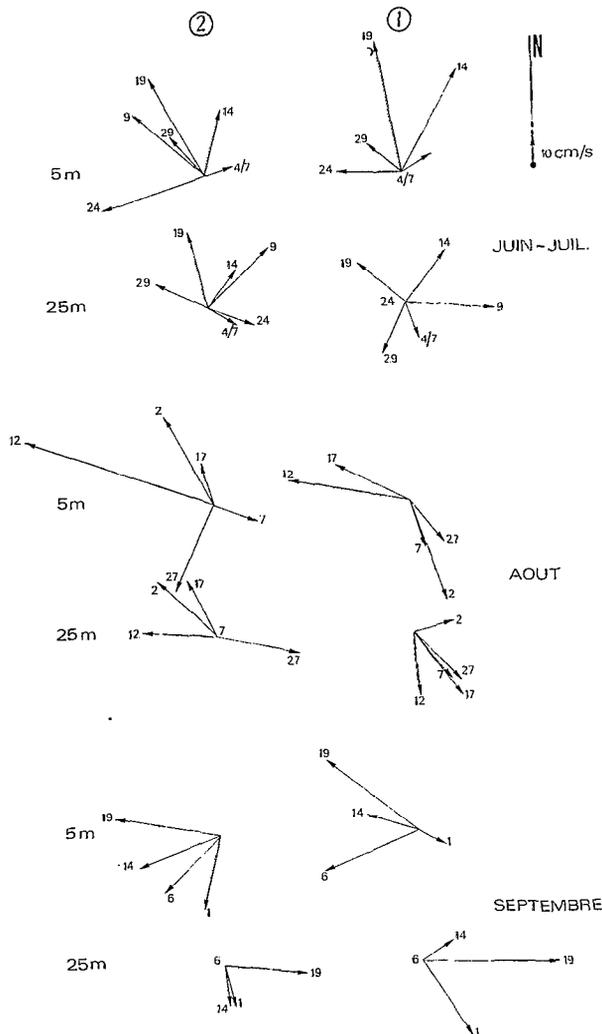


FIG. 3. — Direction et vitesse des courants sur l'aire prospectée. Mesures à 5 et 25 m sur des fonds de : (1). 90 m (juin), 55 m (août), 60 m (septembre); (2). 350 m (juin), 110 m (août), 115 m (septembre); mesures au courantomètre Ekman

*Orientation and intensity of surface currents (5 and 25 m): 1. above the depth 90 m (June), 55 m (August), 60 m (September); 2. above the depth 350 m (June), 110 m (August), 115 m (September) (Ekman currentmeter). In June, the surface drifts set to the north, the subsurface waters tend to stay. At the mid August, the rotating of currents to the south coincides with the warming and will induce the end of cold season*

la dérive superficielle porte au secteur nord; elle rabat vers la côte les eaux du proche large. En subsurface, la dérive est moins intense; dans la zone plus côtière, les eaux à 25 m tendent même à rester sur place. En août, les superficielles sont entraînées vers le proche large ou vers le sud; le déplacement subsuperficiel diffère suivant la distance à la côte : un courant longe la côte en portant

au sud, tandis qu'au large une dérive plus lente porte au nord-ouest. La dominance sud des dérives s'accroît à partir de la mi-août. Le réchauffement qui survient à la fin du mois semble ainsi lié à l'orientation générale des courants vers le sud. Contrairement à ce que semble admettre WAUTHY (1977), la fin de la saison froide devant Pointe-Noire est commandée par une dérive d'origine nord et non sud.

La répartition en taches de la chlorophylle est représentée en figure annexe. Par rapport aux résultats déjà publiés (PETIT, 1977), les teneurs ont été réévaluées en utilisant un coefficient d'acidification de 2,2, au lieu de 1,7. Sur l'ensemble de l'aire, les teneurs sont élevées avec des taches à forte concentration (maximum : 22 mg/m<sup>3</sup> en juin). On n'a pu mettre en évidence de relation précise entre structure thermique et répartition des abondances chlorophylliennes; les teneurs tendent cependant à s'accroître avec l'épaississement de la couche homogène superficielle. En août, les valeurs maximales sont plus faibles (11 mg/m<sup>3</sup>), la richesse moyenne décroît avec le réchauffement des eaux (fig. 4). Il est vraisemblable que la richesse chlorophyllienne est liée au régime des courants locaux : ceux de juin, à dominance nord, assurent l'approvisionnement côtier en eaux froides, riches sans doute en sels nutritifs, tandis que les courants du mois d'août n'apportent que des eaux d'origine côtière plus pauvres. Ce dernier phénomène conduit à l'appauvrissement phytoplanctonique constaté en fin de saison froide.

#### 4. ABONDANCE ET DISPERSION DE *C. CARI-NATUS*

##### 4.1. Évolution de l'abondance de l'espèce

Le déroulement du cycle quantitatif est illustré par la fig. 4, qui représente les moyennes d'abondance des larves d'une part, des adultes d'autre part, parallèlement à la chlorophylle *a*, pour les vingt stations échantillonnées. Durant la phase d'abondance (juin-août) les variations quantitatives des larves et des adultes alternent, indiquant que la succession des générations se poursuit sans l'intervention d'un facteur limitatif brutal du milieu. Cependant les niveaux d'abondance rencontrés entre mai et septembre justifie la distinction de quatre époques : l'implantation, représentée par l'échantillonnage de mai; la prolifération (juin-juillet); la régression (août); la disparition (septembre). Cette évolution s'appuie aussi sur l'observation du cycle de 1974 (PETIT et COURTIÈS, 1976).

À l'issue des travaux précédents, trois facteurs étaient supposés intervenir dans les variations d'abondance de l'espèce : richesse trophique, tempé-

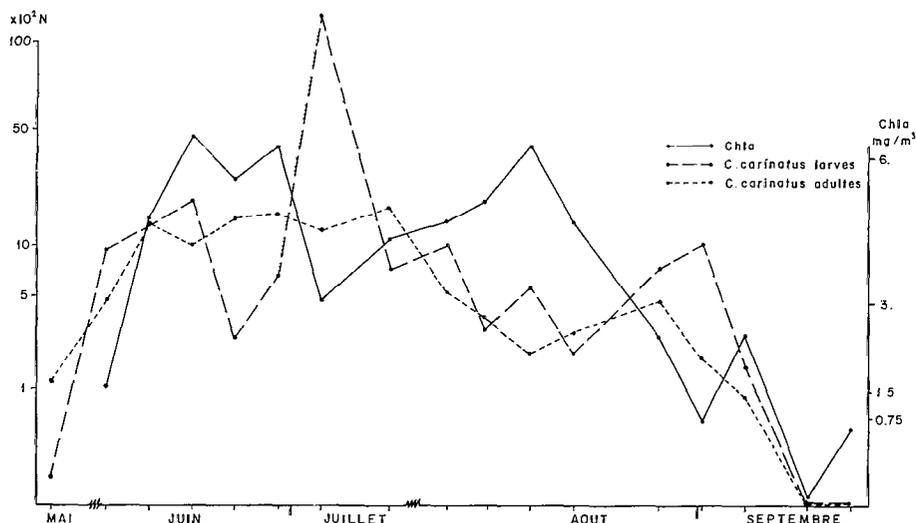


FIG. 4. — Variations quantitatives de la teneur moyenne en chlorophylle *a* et de l'abondance de *C. carinatus* (moyenne des traits). En mai et mi-juillet, les valeurs concernent une radiale dans l'aire quadrillée

Mean abundance of chlorophyll *a* and *C. carinatus* (copepodids and adults). May and mid July: observation on a radial only. In June, the increase of the stock is fast; the variations of larval stages and adults are opposite. Up to mid August, abundance falls, but the previous variations are still existant; after mid August the amounts fall up to disappearance of species. This is due to the shift of currents, the warming of surface waters, then a trophic impoverishment

rature, courants. Nous reprendrons chacun d'eux pour mettre en évidence leur incidence sur les variations quantitatives de *C. carinatus*.

#### 4.1.1. ABONDANCE ET PHYTOPLANCTON

La relation paraît très nette entre la phase de présence abondante de l'espèce et la richesse phytoplanctonique : en mai 1976, nous ne disposons pas de mesure de chlorophylle, mais on peut se reporter raisonnablement pour cette époque aux observations de l'année précédente en juin, qui révèlent la pauvreté trophique du milieu. En phase de prolifération (juin-juillet), les « blooms » phytoplanctoniques se succèdent. En septembre où l'espèce disparaît, la teneur chlorophyllienne moyenne retombe au-dessous de  $1 \text{ mg/m}^3$ , valeur observée fin juin 1975.

Les variations d'abondance phytoplanctonique n'expliquent cependant pas la baisse d'abondance de *C. carinatus*, qui débute tôt en août alors que les teneurs en chlorophylle sont toujours très élevées. Toutefois, le facteur trophique est sous la dépendance de la température et des courants qui interviennent aussi dans le cycle quantitatif de l'espèce.

#### 4.1.2. ABONDANCE ET TEMPÉRATURE

En 1974 et 1975, on doit attendre juillet et août pour rencontrer des concentrations analogues à celles de juin 1976. Ainsi, relativement aux années

précédentes (Tabl. II) la précocité de la saison froide entraîne la précocité de l'abondance de l'espèce. Cependant, comme les années précédentes, il s'écoule environ un mois et demi entre le moment où les températures subsuperficielles paraissent devenir favorables à l'espèce (fin avril 76, fin mai 74 et 75) et son explosion démographique. Considérant la diminution d'intensité du gradient thermique vertical en début de saison froide, il est possible que l'explosion ne puisse survenir que lorsque l'espèce, déjà présente dans les eaux, peut accéder à des couches suffisamment riches.

En fin de cycle saisonnier, le réchauffement des couches superficielles semble intervenir dans la localisation spatiale des femelles; cette observation sera reprise dans l'étude de la dispersion.

En ce qui concerne les larves, les abondances de la fin août et du début septembre sont principalement constituées par les stades CIV et CV. Le passage par un effectif maximum a déjà été observé en 1974 : on peut supposer qu'il s'agit d'un blocage du développement au passage larve-adulte. La chute brutale d'abondance, mi-septembre, est la conséquence de leur disparition de la surface qui résulte (PETIT et COURTIÈS, 1976) d'une descente en masse des stades CV (on doit toutefois reconnaître que la réapparition en profondeur du stade CV estivant commence bien avant), et coïncide avec le réchauffement des eaux, lequel précède l'appauvrissement trophique du milieu (fig. 2 et 4). Sans qu'il soit

possible de donner une limite biologique précise (qui ne pourrait être déterminée qu'en laboratoire), il est vraisemblable que la température suspende le développement de l'espèce en empêchant son accès à la source de nourriture.

TABLEAU II

Nombres maximaux d'adultes par m<sup>3</sup> échantillonnés devant Pointe Noire en 1974-75 (radiales) et 1976. En 1974, les traits ont été réalisés avec un WP2 classique

Adults/m<sup>3</sup> off Pointe Noire during the cold seasons 1974, -75, -76. The catches during 1974 were made with a WP2 standard net

	MAI		JUN		JUILLET		Fin AOUT	SEPTEMBRE			
	mi	fin	déb.	mi-fin	déb.	mi-fi		déb.	mi-fin	fin	
1974	1.3		14	45	12		120	192	203	76	68
1975		57			40	230					
1976		29	170	535	537	754	646	74	78	2.4	0.5

#### 4.1.3. ABONDANCE ET COURANTS

Bien que les températures restent propices en août, on assiste au déclin régulier des abondances. Il ne s'agit pas d'un ralentissement de la production : les rapports d'effectif CI + CII/Femelles, aux périodes de reproduction, sont du même ordre de grandeur en août (1,19, le 2; 1,83, le 12) et en juin-juillet (1,02, le 19/6; 1,69, le 4/7). Nous avons relié cette diminution de biomasse au changement de direction des courants superficiels. L'implantation côtière de l'espèce, alors que cette dernière estive sur la pente continentale, est conditionnée par l'établissement de courants portant vers la côte. Les hauts niveaux de production phyto- et zooplanctonique s'y maintiendront tant que le régime des dérives de surface permet un apport d'eau riche en sels nutritifs. Les systèmes de courants qui s'établissent en août peuvent conduire au déclin des peuplements suivant trois processus. Les deux premiers sont d'ordre mécanique : les dérives vers le large entraînent progressivement les peuplements côtiers et réduisent à long terme le stock; d'autre part, la limite d'extension nord de l'espèce dans la région se situe au niveau du cap Lopez (COURTIES, 1978); l'instauration d'une dérive sud entraînera donc une raréfaction de l'espèce dans notre zone. Le troisième processus serait d'ordre synécologique et résulterait d'une modification locale de la compétition entre l'espèce et le reste du zooplancton. En effet, la renverse des courants amène l'extension de peuplements néritiques (DESSIER, *comm. pers.*) mieux adaptés aux nouvelles conditions de milieu. C'est peut-être la raison pour laquelle la population de

*G. carinatus*, en août, apparaît beaucoup moins liée à la « patchiness » chlorophyllienne qu'en juin. Par ailleurs, l'observation du cycle saisonnier de 1974 avait révélé qu'un stock profond de stades CV se reconstituait dès la fin de juillet : on peut penser que l'évolution des conditions de milieu suscite un début de descente de ce stade entraînant une diminution de densité de l'espèce dans les eaux superficielles.

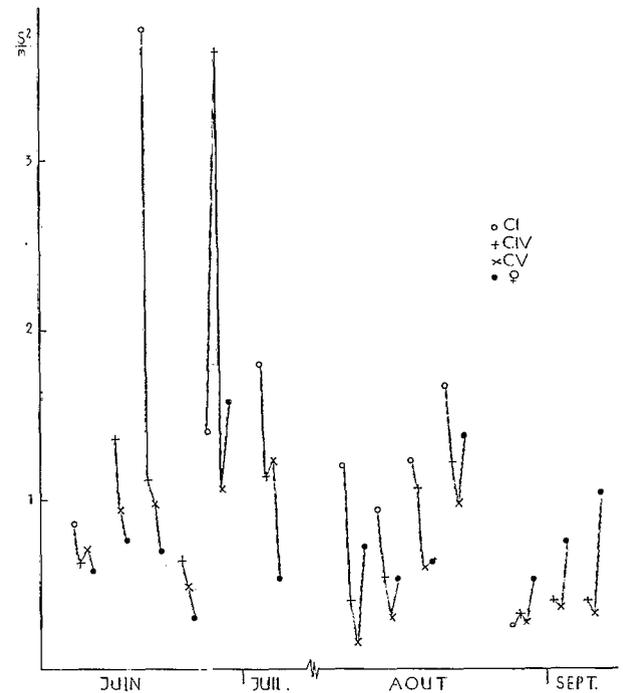


FIG. 5. — Évolution du coefficient de Fisher  $s^2/m$  (effectifs en  $\log^2$ ) durant la saison. Pour chaque quadrillage, de g à dr. : copépodites I, IV, V et femelles

*Fisher coefficient  $s^2/m$  for every survey. Overdispersion declines during the season, and from juvenile to older stages, in June. In August, the overdispersion is maintained by females. Then the fall for CIV and CV stages is doubtless, caused by sinking at this time*

#### 4.2. Évolution de la dispersion

Nous avons utilisé le coefficient de Fischer  $s^2/m$  pour évaluer la surdispersion des divers stades au cours de la saison (fig. 5). Le procédé n'est pas exempt de critiques puisque l'on sait que variance et moyenne des effectifs varient dans le même sens. Pour atténuer cette relation, on a effectué une transformation  $(\log(x+1))^2$  sur les effectifs. D'autre part, on s'intéressera à l'évolution du coefficient d'un stade à l'autre, au cours de la saison, et non aux valeurs en elles-mêmes.

L'évolution globale de la dispersion, pour l'ensemble des stades, fait apparaître une tendance à la sous-dispersion au fur et à mesure que la saison avance. D'autre part, on constate une évolution variable dans la saison, de la dispersion des stades les uns par rapport aux autres : en juin-juillet, il y a tendance à la sous-dispersion des stades jeunes vers les stades âgés; en début de phase copépodite, *C. carinatus* conserve une répartition grégaire très prononcée pouvant dans certaines populations, se maintenir jusqu'au stade CIV; c'est le cas pour la population de la fin juin.

En août, les populations montrent un changement de distribution : on constate un accroissement de la surdispersion au cours du mois, contrairement à l'époque précédente. Il semble que ce soient les femelles qui entretiennent cet aspect. En septembre, ce phénomène s'accuse, par contre les stades larvaires âgés tendent à se sous-disperser.

On constate ainsi dans l'évolution des coefficients  $s^2/m$  des stades successifs trois étapes, qui correspondent aux phases de développement de la population de *C. carinatus* : prolifération (juin-juillet), régression (août) et disparition (septembre); la phase d'implantation n'a pu être considérée puisque l'échantillonnage de mai n'intéresse qu'une radiale.

On peut relier le comportement des stades aux conditions de milieu.

En juin-juillet, les fortes concentrations des différents stades semblent répondre à la répartition en tache de la chlorophylle.

En août, la tendance croissante à la surdispersion accompagne l'accroissement du caractère néritique des masses d'eau : les populations tendraient à se localiser dans les espaces les plus propices à leur existence. Les répartitions d'abondance, tous stades confondus, ne montrent pas alors de tendance nette vis-à-vis de la température ni de la richesse en phytoplancton. Seules les femelles, qui semblent entretenir l'aspect surdispersé montrent éventuellement une répartition spatiale liée à l'abondance phytoplanctonique (tabl. III); de même, elles tendent parfois à être localisées en surface dans les eaux les plus froides, sans que l'on observe toutefois un degré élevé de concordance entre la répartition de leurs abondances et celle des températures.

En septembre, la tendance à la sous-dispersion du dernier stade larvaire est prononcée. Or on sait qu'en fin de cycle saisonnier superficiel, les stades CIV et CV quittent les eaux de surface (PETIT et COURTIÈS, 1976). Les deux phénomènes sont vraisemblablement liés : la dispersion verticale de ces stades entraîne, par le jeu des courants, une meilleure homogénéité spatiale de leur abondance. Mais le phénomène migratoire qui doit entraîner l'arrêt du développement, n'a pas lieu simultanément sur toute la région. On peut supposer que les

différences locales de comportement du stade CV entretiennent alors la répartition surdispersée des femelles, car celles-ci ne subsistent que dans les aires où le stade CV n'aura pas débuté sa descente. Ainsi la distribution des populations se trouve modifiée par les changements de comportement liés aux conditions de milieu.

### 5. RÉPARTITION SPATIOTEMPORELLE. RELATION AVEC LA CHLOROPHYLLE

#### 5.1. Répartition au cours de la croissance

Il est reconnu que les répartitions zooplanktoniques sont de type contagieux; bien que l'on constate une forte dispersion des abondances d'un même stade à l'échelle d'un quadrillage (pouvant atteindre une variation de 9 à 1800 animaux/m<sup>3</sup>), la richesse de stations voisines est généralement du même ordre de grandeur. On a adopté, pour représenter les répartitions, un système de classes

TABLEAU III

Corrélations entre les répartitions spatiales de l'abondance des stades et entre celles-ci et celles de la teneur en chlorophylle. 1 : entre stades (les traits relient les stades dont la répartition d'abondance est corrélée). 2 : entre la répartition de la teneur en chlorophylle et celle de *C. carinatus*, tous stades confondus; la corrélation est indiquée par une croix. 3 : stades pour lesquels la corrélation avec la chlorophylle est la plus élevée. Le signe - indique que la corrélation est négative; teneurs chlorophylliennes en log; effectifs zooplanktoniques en log<sup>2</sup>

*Significative correlations (level 5% or less) between spatial abundance of stages and between stages and chlorophyll. 1 : between stages (bars link stages with correlated abundance distribution). 2: between chlorophyll and C. carinatus (all stages); correlation marked +; 3: stages for which the correlation is the highest; - indicates negative correlation*

DATES	1					2	3
	C1	C2	C3	C4	C5		
JUIN	9	●	●	●	●	+	C1
	14				●	+	C5
	19	●	●	●	●	+	C3
JUIL.	24				●		
	29	●	●		●		+
AOÛT	4	●	●	●	●		-C3
	2	●	●	●	●		
	7						
	12	●	●	●	●		
	17				●	+	
SEPT.	27	●	●	●	●		
	1				●		-C5

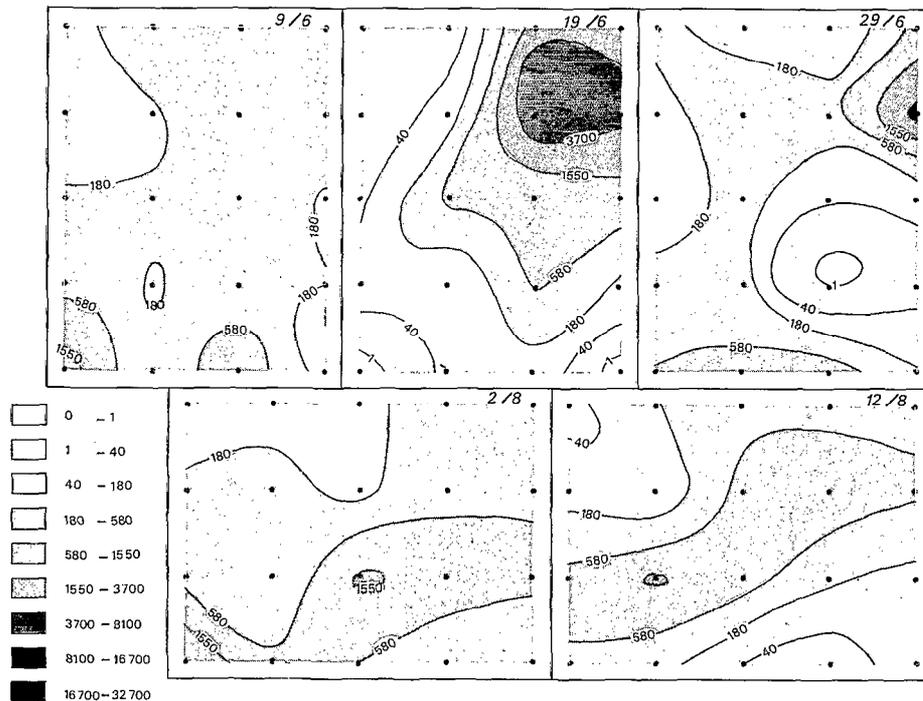


FIG. 6. — Répartitions spatiales des copépodites CI+CII+CIII, à diverses époques

Spatial distribution of stages CI+CII+CIII at different times. See also Fig. 8. Class intervals of abundance have been computed from the intensity of the local variability (PETIT, 1978). The patchiness of June disappears in August

d'abondance dont l'intervalle tient compte de la variabilité ponctuelle (PETIT, 1978). Les zones d'abondance sont ainsi délimitées par un ensemble d'isoplèthes positionnées d'après les effectifs transformés (transformation  $\log_2$ ), entre stations voisines (FRONTIER, 1973). La fig. 6 illustre la répartition en taches de l'ensemble des trois premiers stades copépodites, dont les variations quantitatives sont synchrones. L'hétérogénéité spatiale laisse présumer un asynchronisme du cycle biologique d'un point à l'autre de la région prospectée.

Dans une population, cette répartition en taches subsiste au cours de son développement. Le Tabl. III récapitule les relations significatives (au seuil 5 % au moins), qui existent entre les abondances ponctuelles des stades successifs de *C. carinatus*. On constate, en suivant chronologiquement les campagnes le déplacement des stades concernés par la corrélation à mesure que l'espèce se développe. Sans anticiper sur l'étude du rythme et de la succession des générations, la considération du Tabl. III laisse présumer que les populations sont

en début de génération les 9, 19, 29 juin et 4 juillet, en fin de génération aux dates intermédiaires. En août, à la suite des corrélations existant le 2/8, on devrait observer le 7 une corrélation CV-femelles; elle n'existe pas, peut-être en raison d'amputations locales du stock de stades CV (1).

En dépit des dérives, le développement larvaire peut s'effectuer dans la même masse d'eau. L'illustration en est donnée par la fig. 7, où les maxima des stades CI et CIV occupent le même site. A cette époque, les courants atteignent 17 à 40 cm/sec. La concordance des répartitions implique que les mouvements verticaux en cours de croissance sont peu importants, et que le développement larvaire doit être rapide.

## 5.2. Répartition phyto- et zooplanctonique

En juin, la répartition spatiale de l'espèce concorde assez nettement avec celle des pigments (Tabl. III). Il semble donc que la répartition en tache de *C. carinatus* résulte de celle du phytoplancton :

(1) L'absence de corrélation s'accompagne d'une baisse de l'effectif des femelles (fig. 9). Est-ce la conséquence de la migration du dernier stade larvaire ?

en général, aux zones riches en chlorophylle correspondent les densités les plus fortes en copépo-  
de, tous stades confondus (Tabl. IV). Chez les stades  
larvaires, l'aggrégation au niveau des taches peut  
être importante : la situation la plus caractéristique  
a lieu le 19/6 (fig. 7), où la concentration en stade CI

est 144 fois plus élevée en zone riche en phyto-  
plancton. A cette date, toutes les répartitions  
d'abondance des stades sont fortement corrélées avec  
celle de la chlorophylle, à l'exception de celles des  
mâles, qui, justement, ne s'alimentent pas (observa-  
tions faites en laboratoire).

TABLEAU IV

Abondance de *C. carinalus*, tous stades confondus, dans et  
hors des taches phytoplanctoniques. Nombre par m<sup>3</sup>, moyenne  
sur 7 stations. La classification « riche » ou « pauvre » est  
arbitraire et varie d'une campagne à l'autre

*Abundance inside and outside the phytoplankton patches.  
Numbers/m<sup>3</sup>, all stages (mean on 7 stations). The classifica-  
tion of stations between « rich » or « poor » phytoplanktonic area  
is arbitrary and changes from one survey to another*

DATES	9/6	14/6	19/6	24/6	29/6	4/7
Zone riche	275	630	770	260	360	1500
Zone pauvre	175	280	70	350	230	2600

En août, les répartitions phyto- et zooplancto-  
niques sont le plus souvent indépendantes; pourtant,  
les teneurs en chlorophylle restent élevées pendant  
la première quinzaine. Seuls les stades plus âgés  
montrent une localisation s'apparentant à celle  
du phytoplancton (tabl. III), tandis que les stades  
jeunes se répartissent davantage suivant un gradient  
d'abondance croissant de la côte au large : ainsi,  
l'accroissement des conditions néritiques agit davan-  
tage sur ces derniers.

L'évolution des abondances globales avait mis  
en évidence la différence existant entre juin et  
août : on retrouve cette différence dans la répar-  
tition du copépo-  
de vis-à-vis de celle de la teneur  
en chlorophylle.

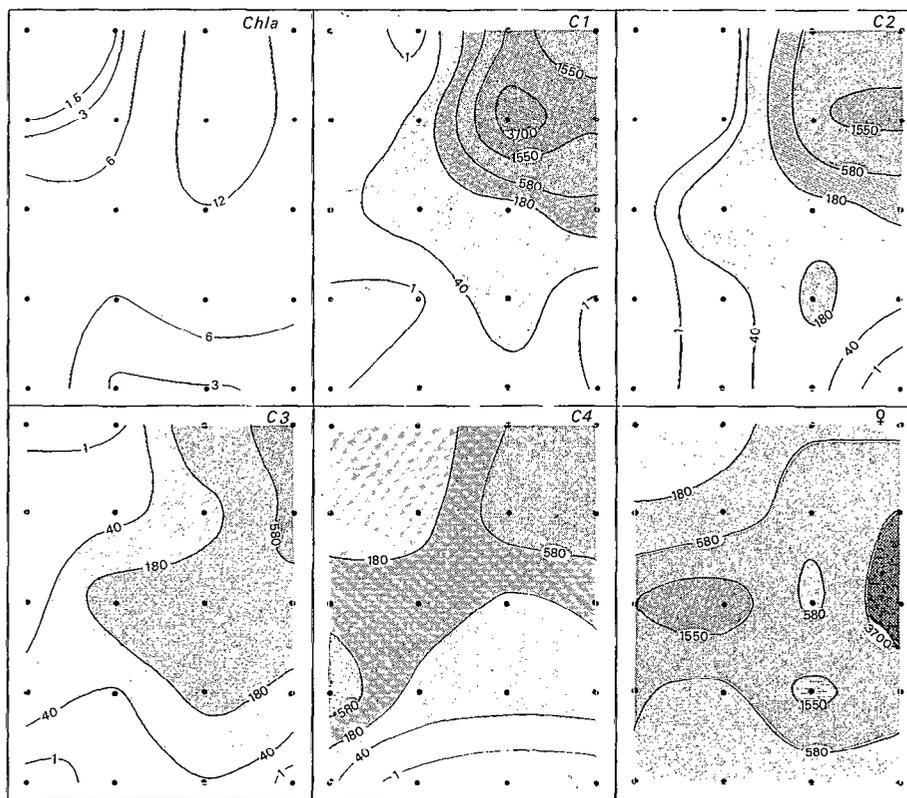


FIG. 7. — Répartition des stades copépodites successifs centrés sur la tache phytoplanctonique, le 19/6

On 19/6, spatial distribution of the copepodids on a phytoplanktonic patch. The gregarious aspect is persisting along the development from C1 to C6 stage

### 5.3. Effet de broutage

On pourrait supposer qu'en juin la forte production phytoplanktonique permet aisément l'alimentation de la population herbivore. Les répartitions observées début juillet (fig. 8) semblent indiquer que, même

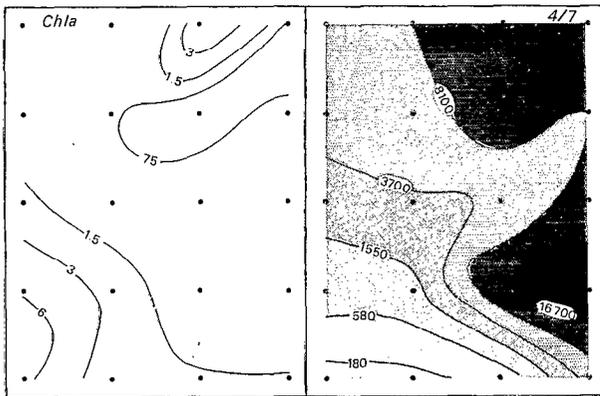


FIG. 8. --- Répartitions phyto- et zooplanctoniques (CI+CII+CIII) au cours de la période de reproduction du 4/7

*Phyto- and zooplankton (CI+CII+CIII) distributions during the breeding of 4/7. We suppose that an important grazing induced the opposite distributions*

en période de richesse phytoplanktonique, il peut survenir une limitation de la biomasse végétale par broutage. En effet à la suite de l'intense reproduction, les densités enregistrées (moyennes sur une verticale 0-50 m) atteignent alors plus de 5000 animaux par m<sup>3</sup>; cette valeur est d'ailleurs inférieure à celle qui existe localement, puisque les premiers stades peuplent principalement les vingt mètres superficiels. Indépendamment de la chute de la teneur en chlorophylle — phénomène qui peut avoir son origine dans une baisse de la production primaire —, les abondances des stades larvaires et les teneurs en pigment montrent une corrélation négative, significative pour chacun des trois premiers stades copépodites.

Ainsi, si la « patchiness » phytoplanktonique semble induire celle de la biomasse de *G. carinatus*, en certaines occasions cette dernière semble capable en retour de réduire la production végétale. Après une phase de croissance sous la dépendance de la température et de la dynamique des eaux, la population parviendrait, début juillet, à une sorte d'équilibre avec la production phytoplanktonique, les conditions écologiques restant identiques par ailleurs. Le phénomène n'est plus vrai en août, où une compétition trophique s'est sans doute installée avec le retour de conditions néritiques.

## 6. ESTIMATION DU TEMPS DE GÉNÉRATION

### 6.1. Observations antérieures

Au large des côtes du Ghana, en étudiant les variations d'abondance des stades et les époques de reproduction, MENSAH (1974) estime l'intervalle de génération à environ un mois. La phase de l'ovogenèse occupe la moitié de cette durée. D'autre part, la chute d'abondance des femelles à l'époque des pontes permet à l'auteur de conclure que les animaux n'effectuent qu'une seule reproduction par génération.

BINET et SUISSE DE SAINTE CLAIRE (1975) en Côte d'Ivoire, après observation de nombreux cycles en une station, font état d'intervalles de génération pouvant aller de 14 à 32 jours au cours d'une même saison, cette durée variant selon les cohortes.

Au large du Congo, des observations antérieures (PETIT et COURTIÉS, 1976) avaient permis de conclure à l'existence de six générations successives. L'estimation n'était toutefois pas rigoureuse en raison de l'espacement dans le temps de l'échantillonnage et de son caractère relativement ponctuel. Nous en déduisons un intervalle de génération de 20 à 30 jours, avec une phase larvaire de 8 à 15 jours.

Durant la saison froide 1976, des observations en laboratoire (TOMASINI et PETIT, 1977) indiquent que l'éclosion a lieu environ 24 h après la ponte; les durées de vie des stades CIV et CV, très voisines, sont de l'ordre de 4 à 5 jours (du moins à 15 °C, température inférieure à celle des eaux superficielles de la région).

### 6.2. Origine du stock reproducteur début juin 1976

Devant le Congo, le repeuplement des eaux du plateau continental se réalise grâce à la remontée des stades CV qui ont passé la saison chaude en profondeur. Puisque l'on va tenter de suivre le déroulement du cycle biologique à partir des variations d'abondance des stades, il n'est pas inutile de préciser l'origine du stock de femelles présent en début d'observation. Proviennent-ils du stock estivant ou de générations qui se seraient développées en surface? On peut admettre que, à l'époque où débutent les quadrillages, la reprise du cycle biologique superficiel est déjà bien installée. En effet, d'une part, on décèle en mai la présence de stades larvaires jeunes qui ne peuvent estiver (fig. 4 et 9), et qui démontrent une reprise de la reproduction dès cette époque; d'autre part, la densité en femelles est alors nettement plus élevée que celle que l'on rencontre lors de la remontée du stock larvaire estivant.

On peut donc considérer que le stock issu de 1975 (stades CV et femelles qui en proviennent)

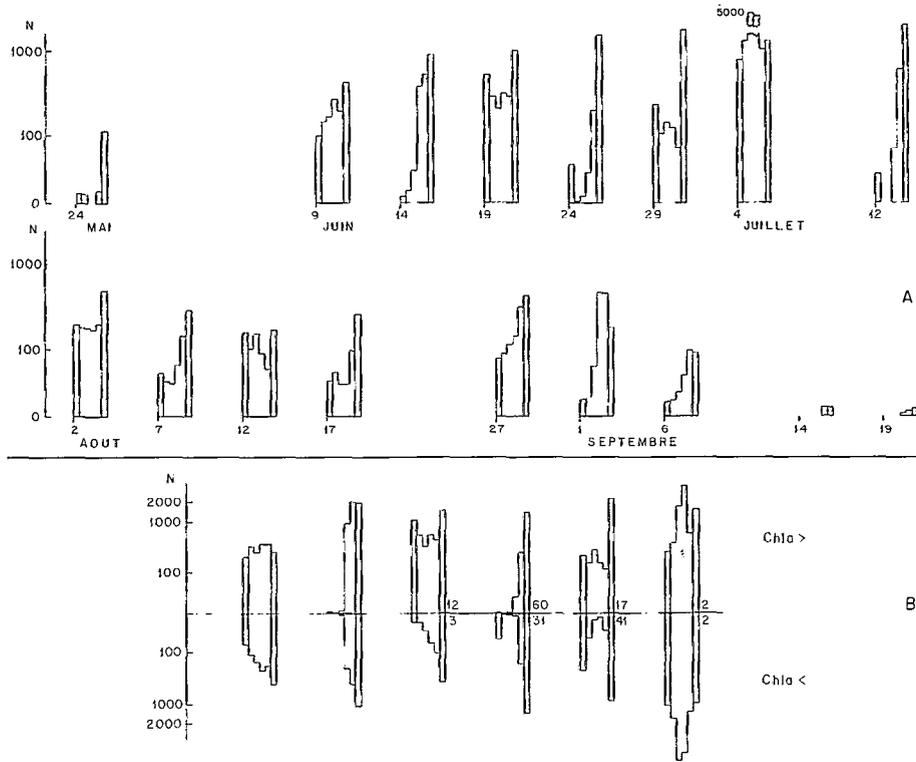


FIG. 9. — A : Histogrammes d'abondance des stades (moyenne des 20 traits) par quadrillage. Pour chaque histogramme, de g. à dr. : copépodites CI, CII, CIII, CIV, CV et femelles. Le 24/5 et le 12/7, moyenne sur une radiale seulement. Échelle en log<sup>2</sup>. — B : Histogrammes d'abondance moyenne en juin, les stations étant réparties en deux groupes, riche (Chl a >) ou pauvre (Chl a <) en chlorophylle. Les nombres proches des histogrammes indiquent le pourcentage de stades CV en phase de maturation des ovocytes  
 A : Quantitative distributions of stages (mean of the 20 catches) by square. From left to right: CI, CII, CIII, CIV, CV, females. 24/5 and 12/7, mean on one radial only. Numbers in log<sup>2</sup>. — B : June, mean quantitative distributions in the stations sorted into two groups, rich (Chl a >) or poor (Chl a <) in chlorophyll. The numbers near the distributions are the percentages of copepodids V for which ripening has started. After the variations of abundance of copepodites IV and V, in June, interval of generations would be 22 days. But the breeding of 19/6 shows that there is an overlap of cohorts. The young cohort of 19/6 grows on rich phytoplankton zones; its participation to the intensive breeding of 4/7 would give a generation time of 10-15 days. The percentage of ripening copepodids V is more important in richest zones; it falls since 29/6, while the same phenomenon connected with the breeding occurs later in poor zones

ne constituent pas une proportion importante des effectifs rencontrés en juin, et que les polygones d'abondance de ces deux stades ne sont pas perturbés par une arrivée soudaine d'animaux en migration.

6.3. Étapes du cycle biologique

La fig. 9 A représente les histogrammes d'abondance des cinq stades copépodites et des femelles pour chaque quadrillage. Trois phases du cycle vont nous permettre de repérer les générations et de suivre leur croissance :

— les phases de reproduction, que l'on identifiera par l'apparition importante du premier stade copépodite;

— les phases de passage au stade GIV et CV, que l'on décèle par la position du maximum d'abondance de ces stades;

— l'évolution de l'abondance des femelles.

A la différence des derniers stades copépodites, les trois premiers montrent des variations quantitatives concomitantes; leur durée de vie est apparemment plus brève, et la fréquence d'échantillonnage ne permet pas de suivre le passage des cohortes d'un stade au suivant. On ne prendra pas non plus en considération l'abondance des mâles ni le sex-ratio : ce dernier, très déséquilibré au profit des femelles, présente des variations actuellement ininterprétables.

Durant le mois de juin, trois reproductions ont lieu : les deux premières se situent aux environs du

9 et du 19; la troisième débute le 29 et se poursuit encore le 4 juillet. Elles n'ont pas la même importance : les deux premières sont inféodées aux aires riches en phytoplancton (tabl. III); la dernière intéresse l'ensemble de la région. On est donc tenté de considérer qu'il y a eu deux générations successives au cours du mois. L'intervalle de génération serait alors de 10 à 15 jours.

Cependant les variations d'abondance des femelles ne semblent pas corroborer cette interprétation. La majorité des femelles qui se reproduisent semblent mourir après la ponte (MENSAH, 1974); nos propres observations sur les répartitions respectives des stades CI et des femelles, tendent à confirmer ce fait : le 4 en particulier, les répartitions d'abondance, d'une part des trois premiers stades larvaires, d'autre part des femelles, sont inverses. Or durant le mois, l'effectif des femelles ne montre pas de diminution d'abondance, il ne cesse au contraire de croître. On doit donc admettre que ce ne sont pas les femelles issues de la reproduction du 9 juin qui sont responsables de la ponte du 19 : il y a un chevauchement de générations. Dans ce cas, on peut envisager que la génération qui débute le 9 juin, se termine le 4 juillet, tandis que celle issue de la ponte du 19 juin s'achèverait vers le 14 juillet. L'intervalle de génération serait de l'ordre du mois, comme le suppose MENSAH (1974).

Pendant la même période de temps, l'évolution de l'abondance des stades CIV et CV nous fournit une autre estimation du temps de génération. Leur effectif, provenant de la ponte du 9, culmine le 14; le maximum suivant n'est pas repéré, mais peut être situé un peu après le 4 juillet si l'on considère qu'à cette date le stock de larves antérieures au stade CIV est encore important. Ainsi la phase d'observation de juin serait à cheval sur deux générations. Le temps de génération, d'après les variations d'abondance de deux derniers stades larvaires serait inférieur au mois (l'observation du 12 juillet révèle déjà une baisse très nette de leurs effectifs) : on peut lui attribuer une valeur de 22 à 25 jours.

En août, la fréquence des reproductions se retrouve, suggérant à nouveau l'imbrication des générations : deux maxima de ponte ont lieu à dix jours d'intervalle (le 2 et le 12). Cependant l'intervalle de génération estimé d'après les variations quantitatives du stade CV est voisin du précédent (environ 25 jours). Cette estimation doit être acceptée avec réserve car les variations sont très estompées; la reproduction paraît beaucoup plus continue, comme si plusieurs cohortes se trouvaient intime-

ment mélangées. A cette époque, la répartition spatiale de *Calanoides* semble plus zonale. La dérive des jeunes stades larvaires vers le proche large ne favorise pas le maintien de fortes biomasses. Par ailleurs, le changement de comportement peut aussi modifier la dynamique des populations : la migration subsurface du stade CV doit entraîner la raréfaction des reproducteurs; stades CV et femelles ont alors des variations simultanées d'abondance.

Fin août, alors que les dérives sont orientées au sud, les histogrammes d'abondance prennent la même allure que ceux qui ont été rencontrés mi-septembre 1974. Il s'agit de populations achevant leur développement larvaire mais dont le passage à l'état adulte ne se réalise pas. La survie de l'espèce en surface est compromise et *C. carinatus* disparaît au cours du mois de septembre.

En conclusion, l'observation discontinue des variations d'abondance des stades, dans cette région où les conditions de milieu sont très hétérogènes ne permet pas de connaître rigoureusement l'intervalle de génération. Le chevauchement du développement des cohortes, même dans une aire aussi restreinte, semble un fait acquis; il ne permet pas de savoir si la durée de génération est de l'ordre du mois ou non.

#### 6.4. Richesse trophique et développement

Ayant déjà mis en évidence l'étroite relation qui existe dans les répartitions phyto- et zooplanctoniques, on est tenté de rechercher si l'évolution des populations diffère selon qu'elles occupent des aires riches ou pauvres en nourriture. On a déjà remarqué que les reproductions de juin diffèrent des suivantes, les deux premières étant principalement localisées aux aires riches en chlorophylle, la troisième intéressant toute la zone; cette dernière est considérable et amène à penser qu'en plus du chevauchement des cohortes, une vitesse de croissance différente suivant l'habitat pourrait conduire à la reproduction presque concomitante des cohortes en présence. Ainsi, si une partie de la population issue de la ponte du 9 juin donnait naissance à une nouvelle génération le 4 juillet, une autre se reproduirait le 19 et participerait aussi à la ponte débutant le 29 juin.

Dans le but de déceler une vitesse de croissance différentielle entre zones, les histogrammes d'abondance des divers stades ont été reconstitués pour le mois de juin, en choisissant d'une part les stations les plus riches en phytoplancton, d'autre part les plus pauvres (1). On aboutit ainsi à la représentation

(1) En raison des variations des teneurs en chlorophylle, d'une campagne à la suivante on n'a pu garder le même seuil de séparation entre zones riches et pauvres.

donnée à la fig. 9 B. Malgré l'action des dérives qui tendent nécessairement à estomper les différences entre zones, on constate une évolution plus rapide de la population de zone riche.

Une autre observation confirme l'augmentation du rythme des générations dans les aires à forte production phytoplanctonique : elle concerne la durée de l'ovogenèse. D'après les variations d'abondance des stades représentées par MENSAH (1974), on est conduit à attribuer à la maturation des œufs une période de 15 jours (égale par conséquent à la période nécessaire pour accéder au stade femelle) comptée à partir de la mue CV-adulte. MARSHALL et ORR (1972) constatent qu'en période riche en diatomées, certaines femelles de *Calanus finmarchius* se présentent, dès cette mue, à divers stades du développement sexuel, allant jusqu'à la maturité. La ponte peut alors survenir, suivant l'état de maturation atteint, au bout de 1 à 11 jours après la mue imaginale. Pourtant leurs observations révèlent que le stade CV ne présente au mieux qu'un ovaire à fin diverticule.

L'étude anatomique des stades CV de *C. carinalus* indique que ces derniers peuvent posséder un diverticule nettement formé contenant des ovocytes; d'après la grosseur de ceux-ci, variable selon les animaux, le stade CV, pourtant larvaire, peut parvenir à un degré de maturité sans aucun doute avancé. Il est donc peu vraisemblable qu'en cet état, ayant mué en femelle, ces animaux attendent encore environ quinze jours pour pondre, si les conditions trophiques favorables se maintiennent. La variation de proportion des stades CV en phase maturation a été suivie dans et hors des zones riches en phytoplancton, à la suite de la reproduction du 19 juin. En zone riche, après cette dernière, 60 % des stades CV sont en cours de maturation (fig. 9 B); on peut prévoir que la ponte suivante s'y déclenchera plutôt tôt qu'en zone pauvre où la proportion continue de s'accroître jusqu'au 4/7, alors qu'en zone riche, elle chute dès le 29, à la reproduction suivante.

Bien que ces observations n'apportent pas une conclusion définitive, l'incidence de la richesse trophique sur le développement nous semble démontrée, et l'hypothèse d'une réduction du temps de génération dans les aires où la nourriture est la plus abondante ne doit pas être rejetée. Certaines cohortes paraissent ainsi capable d'avoir un *turn over* de 10 à 15 jours, alors que dans des conditions moins favorables ce dernier peut attendre près d'un mois. Le développement des taches de phytoplancton favorise la réalisation de la première évolution; l'accentuation des dérives chasse les animaux hors de celles-ci, favorise la seconde; ces deux facteurs pourraient ainsi rendre compte de l'observation d'un rythme ou l'autre. On peut

rapprocher les temps de génération indiqués aux temps de développement larvaire minimaux trouvés par BINET et SUISSE DE SAINTE CLAIRE (1975) : 8 jours au large de la Côte d'Ivoire, pour le passage de CI à CV, et même 5 jours, dans l'upwelling mauritanien (BINET, 1973). Toutefois le caractère fortuit de cette dernière observation ne permettait pas d'avancer une conclusion à l'abri de toute critique.

## 7. VARIATIONS DE TAILLE. RELATION AVEC LES TENEURS EN CHLOROPHYLLE ET LES GÉNÉRATIONS

### 7.1. Observations antérieures

Une relation saisonnière taille-température a été mise en évidence chez les femelles, tant en Côte d'Ivoire qu'au Congo. BINET et SUISSE DE SAINTE CLAIRE (1975) supposent que la richesse des eaux, étroitement liée aux remontées d'eau froide peut intervenir dans cette relation.

Au large du Congo, les variations de taille — c'est la longueur céphalothoracique qui est mesurée — sont simultanées chez les stades larvaires depuis le premier stade copépodite. Il s'agit donc apparemment d'un phénomène lié aux cohortes. D'autre part, en suivant une radiale, on peut retrouver chez les femelles des variations de même amplitude que les variations moyennes saisonnières.

### 7.2. Taille et teneur en chlorophylle

En 1976, une observation rapide des tailles en quelques stations montre que des variations existent dès le mois de juin. On s'est particulièrement intéressé à la campagne du 19/6, où la répartition zooplanctonique suit étroitement celle des teneurs en pigment. Le stade CIV a été choisi pour étudier une éventuelle liaison entre la longueur des animaux et la richesse phytoplanctonique. Cent animaux, si possible, ont été mesurés à chaque station, fournissant l'histogramme de la fig. 10. Admettant une simple bimodalité, la décomposition en a été opérée en deux sous-populations. La cartographie d'abondance qui en résulte montre clairement que les animaux appartenant à la sous-population « B » sont principalement situés dans la zone riche en phytoplancton (fig. 10 et 7). La corrélation entre l'abondance (en  $\log^2$ ) et la chlorophylle (en  $\log$ ) qui était de 0,56 pour l'ensemble du quadrillage, atteint 0,72 ( $N = 17$ ), si l'on considère la répartition estimée de la population de grande taille. On doit noter qu'il n'existe à cette date aucune relation entre répartition de la chlorophylle et celle de la température.

Il est évident que la répartition des tailles du stade CIV n'est pas liée à la répartition simultanée

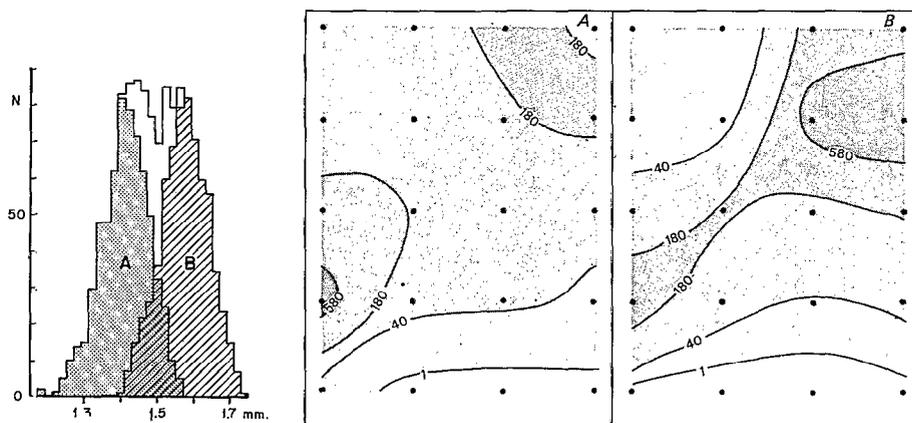


FIG. 10. — Distribution de taille du stade CIV, le 19/6. Répartition spatiale des deux sous-populations A et B. Intervalle de classe : 20  $\mu\text{m}$

On 19/6, diagram of copepodite IV lengths. Partition in two subpopulations and their spatial distribution. Interval of class: 20  $\mu\text{m}$ . The likeness between the subpopulation B and chlorophyll distributions (fig. 7) is striking

de la chlorophylle : la relation spatiale n'est décelable que grâce à la relative permanence des répartitions respectives au cours du temps. Supposant que la richesse du milieu ait peu changé durant le développement larvaire, une augmentation de 1 à 10  $\text{mg}/\text{m}^3$  en pigment serait capable d'induire un accroissement relatif de taille de 12 %, en moyenne, sur la base des éléments suivants :

$L_{\text{mm}} = 1,34(\text{chl}_{\text{mg}/\text{m}^3})^{0,051}$ ,  $r = 0,8476$ ,  $N = 17$ , entre les longueurs limites du stade, soit 1,14 et 1,74 mm.

### 7.3. Taille et générations

L'existence de fortes variations de taille selon les régions incite à utiliser l'évolution de la taille des stades dans le temps pour tenter de délimiter des générations successives. Le procédé suppose d'une part qu'il existe une filiation de la taille d'un stade au suivant, d'autre part que ce caractère est transmissible à la reproduction. Sous certaines conditions de milieu, la première hypothèse semble vérifiée : en 1974 comme en 1976, les variations de taille sont simultanées dans les divers stades. La seconde reste à vérifier chez *Calanoides*, mais on sait qu'elle a été expérimentalement démontrée chez *Pseudocalanus* (CORKETT et Mc LAREN, 1978).

Partant des variations de taille précédemment signalées chez le stade CIV, le 19/6, on a tenté de suivre au cours des campagnes suivantes, l'évolution des histogrammes de longueurs des stades CIV, CV et des femelles. Dans chaque quadrillage ces stades ont été mesurés en dix stations (cinq parmi les plus riches en chlorophylle, cinq parmi les plus pauvres), à raison de cent animaux, si possible, par échantillon. Les courbes de distribution ont été construites en rapportant par station et par taille, les effectifs mesurés aux effectifs pêchés (1). On obtient la succession de distributions de la fig. 11.

Le 19/6, le stade CIV comporte deux modes que l'on retrouve plus ou moins nettement chez le stade CV et les femelles (2). On peut donc considérer qu'il existe à cette date deux cohortes. D'après les histogrammes d'abondance (fig. 9 A), on est en phase de reproduction; la cohorte d'animaux de grande taille occupe les mêmes eaux que les stades CI à CIII alors présents, et qui se révèlent être aussi de taille plus grande. Les stades CIV de mode inférieur proviendraient de la reproduction précédente (le 8/6).

A la date suivante, les stades CIV de grande taille ont pratiquement disparu; le stade CV ne comporte plus que la cohorte des animaux de tailles inférieures, tandis que les femelles révèlent un fort

(1) Les mesures ont été faites au micron près; en raison du positionnement soit dorsal soit latéral des animaux, on peut estimer la précision des mesures à 5  $\mu\text{m}$ ; l'intervalle précédemment utilisé de 20  $\mu\text{m}$  conduisant à des pics trop nombreux, on adopté un intervalle de classe de 40  $\mu\text{m}$ .

(2) La mise en évidence d'une bimodalité de taille au niveau du stade CIV pouvait être due à un dimorphisme sexuel. Ce dimorphisme existe chez les adultes : les mâles sont plus petits que les femelles. Cependant il ne semble pas que ce caractère soit la cause du phénomène observé : les variations de taille se retrouvent chez les CV puis les femelles; d'autre part, parmi les stades CV de petite taille, on peut déceler l'ovogenèse : les petites formes ne sont donc pas toutes destinées à donner des mâles.

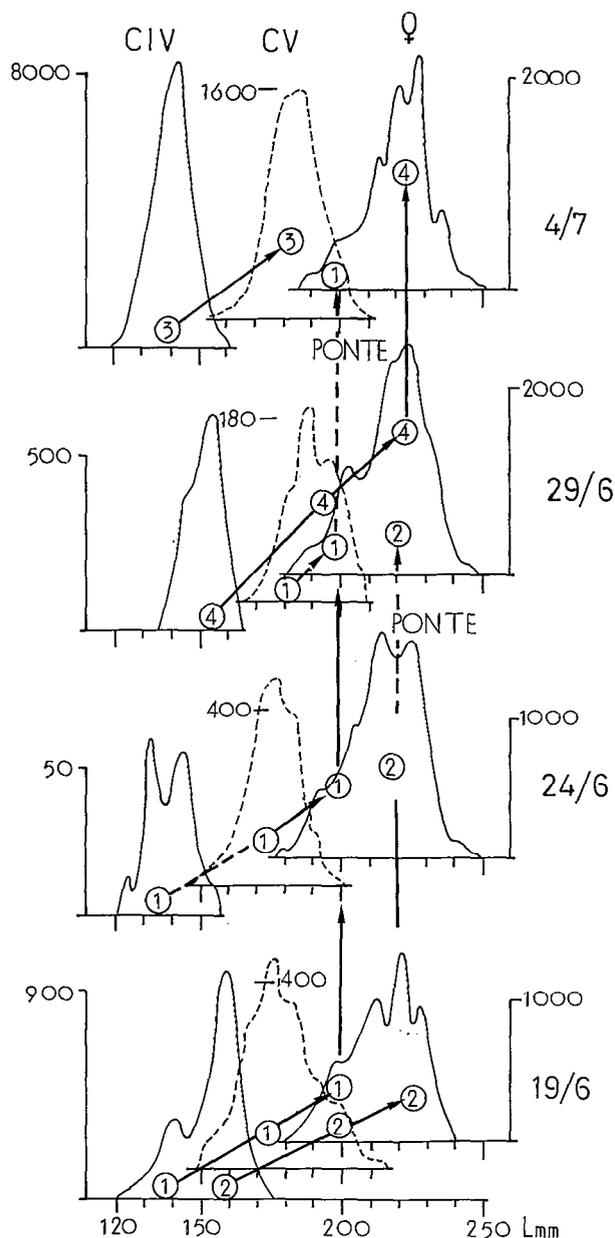


FIG. 11. — Évolution de l'abondance par taille chez les stades CIV, CV et les femelles, durant la deuxième quinzaine de juin. Échelle arithmétique. Les chiffres indiquent la filiation supposée pour les deux cohortes présentes : 1 vers 3, 2 vers 4. *Abundance-length diagrams of copepodids IV, V and females, for ten stations. Arithmetic scale. Class interval: 40  $\mu$ m. The cohort 1, born from the breeding of 9/6 would give the cohort 3, the cohort 2 would give the 4*

accroissement du nombre d'animaux supérieurs à 2,10 mm (cohorte 2). Ainsi du 19/6 au 24/6, la cohorte 2 parvient à l'adulte, la cohorte 1 termine son développement larvaire.

Une nouvelle reproduction débute le 29/6; les premiers stades larvaires sont plutôt situés en zone phytoplanctonique riche (fig. 9 B). Le stade CIV réapparaît, lui aussi localisé préférentiellement en zone riche; son mode s'apparente à celui de la cohorte 2 du 19/6. Le stade CV accuse également un accroissement de taille. La cohorte 1 est passée au stade femelle. Chez les femelles, l'évolution de la cohorte 2 n'est pas prononcée, mais on peut cependant remarquer un affinement du mode des grandes tailles. La réapparition des stades larvaires de grande taille suggère que les femelles de la cohorte 2 ont débuté leur reproduction.

Le 4/7, les femelles de la cohorte 2 ont poursuivi leur ponte : une relation inverse existe en effet entre l'abondance des jeunes stades larvaires et la taille moyenne des femelles. La baisse apparente de la taille moyenne résulterait en partie de la mort du groupe de femelles de grande taille après reproduction. Cependant le nouveau déplacement du mode vers les tailles inférieures chez les stades CIV et CV, et la baisse d'abondance des femelles de petite taille, montrent bien que la plus grande partie de la reproduction revient alors à la cohorte 1. Ainsi, la cohorte 2 donnerait principalement naissance à la cohorte 4, la cohorte 1 à la cohorte 3 : l'évolution des tailles dans le temps semble confirmer l'hypothèse précédente à savoir qu'il existe deux rythmes de développement, l'un de 10-15 jours, l'autre d'environ 22 jours.

La considération des courbes de distribution de taille permet une autre constatation intéressante. Quelle que soit la cohorte considérée, la croissance moyenne du stade CIV au stade CV serait d'environ 400  $\mu$ m, et de ce stade à la femelle, de 200  $\mu$ m. Cela confirmerait que le caractère « taille » est acquis dès les plus jeunes stades larvaires. Une étude du diamètre des œufs permettrait peut-être de savoir si ce caractère est déjà acquis à l'éclosion, comme on peut le supposer, ou s'il est la conséquence des conditions de milieu rencontrées durant les premières phases de l'alimentation larvaire.

## 8. DISCUSSION

La particularité des résultats précédents réside dans la triple relation qui semble susceptible d'exister sur l'étendue des quadrillages : localisation dans les zones riches en phytoplancton - taille accrue - développement rapide. Or les résultats d'observations et, surtout, d'expériences relatés dans la littérature ne sont pas concordants sur le rôle joué dans le développement par la concentration en nourriture.

En ce qui concerne son incidence sur la biomasse, PAFFENHÖFER (1976) trouve une relation positive entre poids et concentration en nourriture (*C. helgolandicus*), mais seulement lorsque les concentrations

sont faibles. SICK (1976) remarque que la composition chimique d'*Artemia* peut se trouver modifiée suivant la composition chimique algale proposée comme nourriture. Mc LAREN (1963) reconnaît que la quantité de nourriture disponible peut modifier la taille finale, mais l'accroissement de taille s'accompagne d'une baisse du taux de développement. En fait la concentration en nourriture agirait sur la vitesse de croissance et pratiquement suivant une loi du tout ou rien :

— au voisinage d'un seuil, avec la baisse de concentration le temps de développement augmenterait, le poids sec diminuerait (MULLIN et BROOKS, 1970);

— au-dessous du seuil, les animaux verraient leur développement compromis. Ainsi, SCHNACK (1978) constate qu'en dessous de 0,9  $\mu\text{g C/L}$ , *C. carinatus* ne s'alimente plus (1);

— au-dessus, l'augmentation de la concentration n'aurait plus d'effet : PAFFENHÖFER et HARRIS (1976) estiment qu'en dessus d'un seuil, les stades de développement seront capables de s'adapter à une gamme de concentrations; ni le temps de génération, ni la mortalité ne seraient alors affectés par cette concentration.

Pour ce qui est d'une relation éventuelle entre taille et vitesse de croissance, on s'accorde à admettre que l'augmentation de taille conduit à un accroissement du temps de développement. Suivant cette conception, CORKETT et Mc LAREN (1978) citent Woods qui estime que l'accroissement nucléaire entraînerait un ralentissement de la vitesse de division cellulaire.

C'est à la température que l'on attribue le rôle prépondérant dans les variations saisonnières de taille ou de rythme de générations, chez les copépodes (DEEVEY, 1960, 1966), (Mc LAREN, 1963, 1965), (MULLIN et BROOKS, 1966). LANDRY (1975 a) souligne l'importance du facteur thermique sur la durée du développement embryonnaire, durant l'ovogenèse : une élévation de température augmente la vitesse de développement, un abaissement a l'effet contraire. Le temps de développement est inscrit dans le génome parental (CORKETT et Mc LAREN, 1978) mais dépend aussi des conditions qui seront rencontrées par l'animal. HEINLE et FLEMER (1975), LANDRY (1975 b), MILLER *et al.* (1977) mettent en évidence un développement isochrone chez divers copépodes et insistent sur l'importance du facteur thermique durant l'embryogenèse, étant entendu (MILLER *et al.*, 1977) que le développement ne sera isochrone et optimal

que si, toutes choses égales par ailleurs, l'apport de nourriture est suffisant.

Les variations thermiques moyennes sur les cinquante mètres superficiels (de l'ordre de 1,4 °C sur l'étendue des quadrillages) sont trop faibles pour engendrer les variations spatiales de taille et de temps de génération. Mais il existe un gradient vertical thermique atteignant 4 °C sur la couche échantillonnée : des populations vivant à différentes profondeurs seraient aussi soumises à des conditions thermiques (et bien sûr trophiques) différentes. BINET et SUISSE DE SAINTE CLAIRE (1975) ont remarqué des déplacements verticaux ontogéniques, s'apparentant beaucoup plus à une dispersion passive qu'à une migration; mais aucune mesure biométrique n'a malheureusement été réalisée à cette occasion. On peut faire l'hypothèse que les différentes populations de *C. carinatus* n'ont pas le même comportement, et que ce dernier pourrait induire des rythmes de développement différents, en rapport avec les conditions thermiques rencontrées, au moins pendant une période du cycle biologique. Quant à la localisation, parfois précise, sur les taches phytoplanctoniques, elle pourrait être le résultat d'une concentration superficielle de ces populations, dont le développement rapide favoriserait de lui-même le maintien en zone riche. Ce phénomène pourrait être vérifié par une étude de la taille en liaison avec la profondeur; MARSHALL et ORR (1972) ont en effet constaté des variations de la taille moyenne de *C. finmarchicus* avec la profondeur. En quelque sorte, l'accroissement de la vitesse de développement suscité par un comportement migratoire, serait ensuite favorisé par la persistance du développement larvaire dans les taches à forte densité algale.

D'après les deux cycles suivis au large du Congo, il apparaît que le caractère « grande taille » soit acquis, et non développé en cours de croissance. En particulier le même accroissement modal se constate chez les deux sous-populations, entre les trois dernières étapes du développement. Des transmissions héréditaires de la taille ont été démontrées chez les copépodes (CORKETT et Mc LAREN, 1978). Pour que ce caractère se maintienne chez *C. carinatus* il faut que, simultanément, la taille et le comportement migratoire soient inscrits dans le génome de la sous-population. Un indice laisse supposer que cela est possible et que les animaux de grande taille sont effectivement plus aptes à effectuer les migrations. En observant la variation saisonnière de taille du stade CV « profond », PETIT et COURTIÈS (1976) avaient remarqué que depuis la fin juillet

(1) Nos observations en conditions naturelles semblent pourtant indiquer que chez *C. carinatus* la quantité de nourriture agit déjà bien au-dessus de ce seuil critique.

(date à laquelle ce stock larvaire commençait à se reconstituer en 1974) la taille moyenne des animaux s'accroissait, jusqu'à la fin de la saison de reproduction en surface. Cela semble indiquer que les CV de grande taille se montrent plus aptes à transmettre le comportement migratoire saisonnier, comportement qui permet la survie de l'espèce dans la région.

Devant les côtes du Congo, l'irruption superficielle de l'espèce en début de saison froide semble bien provenir de l'ascension du stock estivant. Cependant aucune observation de la répartition de l'espèce, de l'Angola au Congo, n'a encore été menée au moment où *C. carinatus* réapparaît en surface. Or on sait qu'en Angola ce copépode présente un cycle saisonnier différent puisqu'il est présent en surface toute l'année (NETO et DE PAIVA, 1966).

On peut avancer une seconde hypothèse pour expliquer l'existence de deux races : il y aurait au large du Congo deux populations d'origine différente, l'une « indigène », originaire des profondeurs, l'autre « exogène » apportée par les dérives nord. Quant à présumer de leur devenir respectif, l'état des connaissances ne le permet pas. On sait seulement que le stock « indigène » ne se différencie pas par la taille d'un éventuel peuplement « exogène », puisque le stock estivant présente une distribution de tailles qui recouvre celle que l'on rencontre en surface durant le cycle de reproduction. Il faudrait admettre aussi que les deux sous-populations ont acquis des comportements différents, puisque l'une d'elles se montre mieux adaptée à exploiter les fortes biomasses phytoplanctoniques.

## 9. CONCLUSION

L'étude entreprise en 1976 a permis de cerner les différentes phases de la dynamique des populations de *C. carinatus* au large des côtes du Congo, et l'on perçoit mieux à présent la succession des mécanismes qui dirigent les étapes du cycle superficiel. Les populations s'implantent grâce à des courants d'apport nord; mais la reprise du cycle biologique n'a lieu que lorsque l'abaissement de la température des eaux de surface est suffisant pour permettre au copépode d'accéder aux strates les plus riches en nourriture. Or la richesse de ces eaux est elle-même (indirectement) liée à la température puisque l'apport de sels nutritifs dépend de la remontée d'eaux froides. Ainsi s'explique la coïncidence entre, d'une part les « blooms » phytoplanctoniques, d'autre part l'apparition soudaine de *C. carinatus* en saison froide.

On assiste ensuite à une phase de prolifération, sans doute favorisée par une faible compétition trophique, avec l'arrivée récente d'eaux froides.

BINET et DESSIER (1972) constatent en effet une baisse de la diversité des copépodes et une augmentation de la dominance de quelques espèces, après que la saison froide ait débuté; ils concluent : « Il semble qu'il s'agisse d'un cas de rajeunissement du peuplement, lié à l'eutrophisation du milieu ». Pendant cette époque, il apparaît que la prolifération en certaines zones soit telle que l'importance du « grazing » ne soit pas négligeable dans les variations de biomasse phytoplanctonique.

Plusieurs mécanismes ont été avancés comme responsables de la régression des populations : les courants changent de direction, entraînant les populations vers le large et apportant au contraire des eaux plus pauvres dans la zone d'abondance de l'espèce; mais surtout, les eaux qui arrivent progressivement ont un caractère plus néritique et abritent des peuplements qui leur sont mieux adaptés. C'est sans doute cette modification de milieu, agissant par un facteur encore inconnu qui déclenche le début de la migration descendante des estivants (stades CV), contribuant ainsi à appauvrir encore le stock superficiel. La disparition de l'espèce, que l'on peut attribuer au même facteur que son implantation, la température, est précédée d'un blocage du cycle biologique au passage CV-adulte. Il serait intéressant de préciser les seuils thermiques délimitant ces phases importantes du cycle : installation en surface et éviction.

Conditions de milieu et comportement de l'animal agissent sur la distribution des populations, si bien que l'on retrouve dans l'évolution de cette dernière les étapes de l'histoire des populations. En phase de prolifération, certaines populations sont fortement agrégées au niveau des taches phytoplanctoniques, et poursuivent leur croissance dans les mêmes eaux jusqu'à un stade avancé du développement. En général, la surdispersion décroît avec l'âge; on peut l'attribuer à une baisse de l'attrait pour la nourriture, qui ferait place à un comportement migratoire ontogénique, cependant les comportements ne sont sans doute pas identiques pour toutes les cohortes.

En phase de régression, la surdispersion diminue chez les jeunes stades, tout comme leur attirance pour les zones riches en phytoplancton; modification des conditions de milieu (courants et caractère néritique) et comportements auront alors les conséquences inverses chez les derniers stades de développement : les stades larvaires âgés tendront vers la sous-dispersion favorisée par l'enfoncement, tandis que les femelles iront vers une accentuation de la surdispersion, soit en se localisant dans les aires les plus « favorables », soit en ne subsistant que là où les stades CV n'ont pas encore quitté les eaux superficielles.

La concentration sur les taches phytoplanctoniques semble particulièrement concerner des cohortes

d'individus de grande taille. La relation est vraisemblablement plus ou moins nette suivant l'importance des dérivés ou des taches. Il est peu probable qu'il y ait une relation de cause à effet directe entre le phénomène de concentration et la taille : on peut penser que la richesse du milieu ne fait que permettre l'expression d'un caractère. Ce caractère existe-t-il chez l'espèce et s'exprime-t-il à la faveur de conditions trophiques favorables rencontrées au début de développement autonome de l'animal, ou existe-t-il réellement deux races au comportement différent, la race de grande taille possédant une croissance plus rapide ? Cette réduction du temps de génération de 22-25 jours à 10-15 jours environ est permise non seulement par une phase d'ovogenèse plus rapide, mais aussi, semble-t-il, par une augmentation de la vitesse de développement larvaire. Le phénomène expliquerait les temps de génération variables trouvés devant la Côte d'Ivoire et la Mauritanie, et montrerait que le comportement n'est pas une adaptation locale.

La survivance dans la région n'est apparemment possible que si un stock suffisamment important d'estivants a pu être reconstitué durant les trois mois de cycle superficiel. On doit admettre que l'instau-

ration de deux rythmes de croissance est un sérieux atout, dans ces conditions critiques, pour profiter au mieux des diverses conditions trophiques qui peuvent être présentées à l'espèce, suivant les régions et au long des saisons. Il est possible ainsi que le développement de populations de plus grande taille, au rythme de croissance plus rapide, soit une réponse de l'espèce aux conditions temporaires des périodes d'upwelling en région tropicale pour mieux assurer la survie de l'espèce. D'après les différences de temps de développement et de taille modale existant entre les deux races, on peut estimer que les écarts de production ainsi réalisés sont de l'ordre de 1 à 1,53, compte non tenu d'une éventuelle différence de fécondité. En se plaçant sur un tout autre domaine, celui des transferts d'énergie, on doit reconnaître également que cette adaptation est bénéfique pour les populations de poissons planctonophages, en particulier les sardinelles, puisqu'elle leur apporte un supplément de nourriture et leur garantit une source énergétique mieux renouvelée.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.,  
le 13 mai 1982*

## BIBLIOGRAPHIE

- BATTACHARYA (C. G.), 1967. — A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23 : 115-135.
- BINET (D.), 1970. — Aperçu sur les variations saisonnières du zooplancton et plus particulièrement des copépodes du plateau continental de Pointe Noire (Congo). *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe Noire*, 8, N.S.
- BINET (D.), 1973. — Note sur l'évolution des populations de copépodes pélagiques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972). *Doc. Scient. C.R.O. Abidjan*, 4 : 77-90.
- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1972. — Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. III Diversité spécifique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, n° 3 : 243-250.
- BINET (D.) et SUISSE DE SAINTE CLAIRE (E.), 1975. — Le copépode planctonique *Calanoides carinatus*. Répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 1 : 15-30.
- CORKETT (C. J.) and Mc LAREN (I. A.), 1978. — The biology of *Pseudocalanus*. *Adv. Mar. Biol.*, Vol. 15. Academic Press, London.
- COURTIES (C.), 1978. — Contribution à l'étude du copépode pélagique *Calanoides carinatus* (KRØYER). Plateau continental du Gabon et du Congo. Thèse 3<sup>e</sup> cycle. Univ. Bordeaux I, 89 pp.
- DEEVEY (G. B.), 1960. — Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine copepods in some eastern american and western european waters. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 17 : 54-86.
- DEEVEY (G. B.), 1966. — Seasonal variations in length of copepods in south Pacific New Zealand waters. *Austr. J. Mar. Fresh. Res.*, 17 : 155-268.
- DESSIER (A.), 1979. — Écologie dynamique des peuplements zooplanctoniques côtiers, et plus particulièrement des copépodes du sud du golfe de Guinée (côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola). Thèse Univ. Paris VI, *multigr.* 274 p., 126 pl.
- DESSIER (A.) et PLANET (R.), 1971. — Répartition et abondance des œufs et des larves de Clupeidae et Engraulidae des côtes du Congo et du Gabon en 1968-1969. Aperçu sur les conditions physico-chimiques et biologiques du milieu. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M., Pointe Noire* 15, N.S.
- DURBIN (E. G.) and DURBIN (A. G.), 1978. — Length and weight relationship of *Acartia clausi* from Narragansett Bay, R.I. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 958-969.
- EDMONSON (U. T.), 1962. — Food supply and reproduction of zooplankton in relation to phytoplankton population. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int. Expl. Mer*, 153 : 137-141.

- EDMONSON (U. T.) and WINBERG (G. G.), 1971. — A manual on methods for assessment of secondary productivity in fresh waters. *IBP Handbook*, Vol. 17. Blackwell Scientific Pub., Oxford and Edinburgh.
- ENRIGHT (J. T.), 1969. — Zooplankton grazing rates estimated under field conditions. *Ecology*, 50 : 1070-1075.
- FRONTIER (S.), 1973. — Évaluation de la quantité totale d'une catégorie d'organismes planctoniques dans un secteur néritique. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 12 : 299-304.
- GAUDY (R.), 1972. — Contribution à la connaissance du cycle biologique des copépodes du golfe de Marseille. 2 : Étude du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. *Tethys*, 4 : 175-241.
- HARRIS (G. P.) and SMITH (R. E. M.), 1977. — Observations of small scale patterns in phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 887-899.
- HEINLE (D. R.) and FLEMER (D. A.), 1975. — Carbon requirements of a population of the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.*, 31 : 235-247.
- IKEDA (T.), 1977. — Feeding rate of planktonic copepods from a tropical sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 29 : 263-277.
- KATONA (S. K.) and MOODIE (C. F.), 1969. — Breeding of *Pseudocalanus elongatus* in laboratory. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 49 : 743-747.
- LAI (M. C.), 1977. — Changes in cephalothorax length of *Diaptomus oregonensis* as an indicator of generations. *Hydrobiologia*, 54 : 17-21.
- LAMPITT (R. S.), 1978. — Carnivorous feeding by a small marine copepod. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 1228-1231.
- LANDRY (M. R.), 1975 a. — Seasonal temperature effect and predicting development rates of marine copepod eggs. *Limnol. Oceanogr.*, 20 : 434-440.
- LANDRY (M. R.), 1975 b. — The relationship between temperature and the development of life stages of marine copepod *Acartia clausi* Giesbr. *Limnol. Oceanogr.*, 20 : 854-857.
- LOCK (A. R.) and MC LAREN (I. A.), 1970. — The effect of varying and constant temperature on the size of a marine copepod. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 638-640.
- MC LAREN (I. A.), 1963. — Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive values of vertical migration. *J. Fish Res. Bd Can.*, 20 : 685-727.
- MC LAREN (I. A.), 1965. — Some relationship between temperature and egg size, body size, development rate and fecundity of the copepod *Pseudocalanus*. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 528-538.
- MARSHALL (S. M.) and ORR (A. P.), 1972. — The biology of a marine copepod. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- MARTIN (J. J.), 1970. — Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. IV. The seasonal importance of grazing. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 413-418.
- MENSAH (M. A.), 1974. — The reproduction and feeding of the marine copepod *Calanoides carinatus* (Krøyer) in Ghanaian waters. *Ghana J. Sci.*, 14 : 167-191.
- MILLER (C. B.), JOHNSON (J. K.) and HEINLE (D. R.), 1977. — Growth rates in the marine copepod genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 326-335.
- MULLIN (M. M.) and BROOKS (E. R.), 1966. — Growth and metabolism of two planktonic marine copepods as influenced by temperature and type of food. In : *Marine Food Chains*. Steele ed. Oliver and Boyd, Edinburgh : 74-94.
- MULLIN (M. M.) and BROOKS (E. R.), 1967. — Laboratory culture, growth rate and feeding behavior of a planktonic marine copepod. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 657-666.
- MULLIN (M. M.) and BROOKS (E. R.), 1970. — The effect of concentration of food on body weight, cumulative ingestion and rate of growth of the marine copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 748-755.
- NETO (T. S.) et DE PAIVA (I.), 1966. — Ciclo anual do zooplankton colhido na Baía Farta em 1960. *Notas Mimeogr. Centro Biol. Aqual. Trop. Lisboa*, Vol. 2, 61 p.
- PAFFENHÖFER (G. A.), 1976. — Feeding, growth and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 39-50.
- PAFFENHÖFER (G. A.) and HARRIS (R. P.), 1976. — Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus* Boeck. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 56 : 327-344.
- PETIT (D.) et COURTIES (C.), 1976. — *Calanoides carinatus* (copépode pélagique) sur le plateau continental congolais. I. Aperçu sur la répartition bathymétrique, géographique et biométrique des stades; générations durant la saison froide 1974. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIV, n° 3 : 177-199.
- PETIT (D.), 1977. — Structure thermique, courantométrie, teneurs en pigments en saison froide 1976 devant Pointe Noire (République Populaire du Congo). *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe Noire*, 52, N.S.
- PETIT (D.), 1978. — *Calanoides carinatus* (copépode planctonique) sur le plateau continental congolais. II. Aspects de la variabilité « ponctuelle » de l'abondance des stades copépodites et des adultes. Choix d'une transformation. Comparaison des efficacités de capture de deux filets. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XVI, n° 3-4 : 229-238.
- RAYMONT (J. E. G.), 1966. — The production of marine plankton. *Adv. Ecol. Res.*, vol. 3 : 117-205.

- SCHNACK (S. B.), 1978. — Feeding habits of *Calanoides carinatus* (Krøyer) in the NW-African upwelling region. Symposium on the Canary Current : Upwelling and living resources, n° 75.
- SCHNESE (W.), 1973. — Relations between phytoplankton and zooplankton in brackish coastal water. *Oikos*, 15, supp. : 28-33.
- SICK (L. V.), 1976. — Nutritional effect of five species of marine algae on the growth development, and survival of the brine shrimp *Artemia salina*. *Mar. Biol.*, 35 : 69-78.
- STEELE (J. M.) and FROST (B. W.), 1977. — The structure of plankton communities. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B. Biol. Sci.*, 280 : 485-534.
- TOMASINI (J. A.) et PETIT (D.), 1977. — Temps de développements des œufs, durée de vie des copépodites IV, V et des adultes de *Calanoides carinatus* (copépode planctonique). *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M., Pointe Noire*, 48, N.S.
- WAUTHY (B.), 1977. — Révision de la classification des eaux de surface du golfe de Guinée (BERRIT 1961), *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 3 : 279-295.
- YOPA (L. G.), LOCKO (A.) et PRON (B.), 1978. — Résultats des observations météorologiques et physico-chimiques effectuées au wharf de la C.P.C. (Pointe Noire) en 1976. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe Noire*, 622, S.R.

ANNEXE

Répartition spatiale de la teneur moyenne en chlorophylle *a* (détermination par fluorimétrie après extraction)

Spatial distribution of the mean concentration of chlorophyll *a*. After the mixing of five samples taken at 100, 50, 25, 10, 1% levels of the surface light (determination by Secchi disk). Measurements by fluorometry after acetone extraction

