

N° d'enregistrement
du C.N.R.S. :

T H E S E

DE DOCTORAT D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

- Paris 6 -

par

Alain DESSIER

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES

ECOLOGIE DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS ZOOPLANCTONIQUES
COTIERS, ET PLUS PARTICULIEREMENT DES COPEPODES, DU
SUD DU GOLFE DE GUINEE (COTES DU CONGO, DU GABON ET
DE L'ANGOLA)

I - Texte

Soutenue le 1979 devant le jury composé de
MM.

"The propaganda against old and reliable taxonomy has been very effective ; today, people able to identify organisms are distressingly scarce. Taxonomy is necessary even at a macroscopic level, not only in computation of diversity but also in the study of similarity between different samples of ecosystems obtained by different methods".

MARGALEF , 1968.

Je tiens à exprimer ici ma gratitude envers Monsieur Le Professeur DRACH qui dirigea mon initiation à l'océanographie et envers Monsieur Le Professeur BOUGIS dont l'enseignement détermina l'orientation future de mes travaux à l'O.R.S.T.O.M. C'est pour moi une grande satisfaction de les voir, une quinzaine d'années plus tard, me faire l'honneur de siéger dans ce jury.

Depuis 1966 c'est davantage en ami qu'en tant que Directeur scientifique que Monsieur FRONTIER n'a cessé de me prodiguer ses conseils et me faire bénéficier de ses connaissances et de son expérience en écologie. Il a suivi avec sollicitude l'élaboration de ce travail et ses suggestions et encouragements m'auront été particulièrement précieux.

Je remercie aussi vivement Messieurs les Professeurs VOVELLE et NIVAL ainsi que Messieurs OMORI et GUEREDRAT d'avoir bien voulu accepter de juger ce travail et me faire l'honneur d'être membre du jury.

Je tiens également à associer à ces remerciements tous mes collègues de l'O.R.S.T.O.M. et du C.O.B. qui, à des titres divers, contribuèrent à la réalisation de ce travail. Il me faut ici mentionner plus particulièrement Monsieur LAUREC pour l'aide précieuse qu'il m'apporta dans le maniement des outils mathématiques de traitement de données.

Mes remerciements vont aussi au personnel navigant et technique du Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe Noire dont le dévouement et la compétence n'ont jamais failli et ont permis de mener à bien les phases les plus ingrates et fastidieuses, en mer et au laboratoire, des programmes de planctologie.

S O M M A I R E

	Page
INTRODUCTION	1
PREMIERE PARTIE : L'environnement physico-chimique et biologique : étude descriptive	4
1.1. Introduction	4
1.2. Climatologie et hydrologie fluviale	5
1.2.1. Généralités sur la circulation atmosphérique	5
1.2.2. Les précipitations	6
1.2.3. Durée de l'ensoleillement	7
1.2.4. Hydrologie fluviatile	8
1.3. Hydrologie du golfe de Guinée : généralités	9
1.3.1. Définition	9
1.3.2. Masses et catégories d'eau	10
1.3.2.1. Les eaux superficielles (catégories d'eau)	10
1.3.2.2. Les eaux centrales de l'Atlantique sud (masse d'eau)	11
1.3.3. Circulation générale dans le golfe de Guinée	11
1.3.4. Structures hydrologiques particulières	13
1.3.4.1. Le front du cap Lopez	13
1.3.4.2. Les upwellings côtiers	14
1.3.4.3. Les dômes et les divergences	15
1.3.5. Enrichissements trophiques et production primaire .	15
1.4. L'hydroclimat au large du Congo entre 1969 et 1974	16
1.4.1. Introduction	16
1.4.2. Les saisons marines de 1969 à 1974 d'après les principaux paramètres de l'hydroclimat : température et salinité	18

1.4.2.1. Année moyenne 1969-1974	18
1.4.2.2. Années individuelles	20
1.4.2.3. Interprétation des variations : catégories d'eau et hydroclimat en 1973-1974	21
1.5. Sels nutritifs, production primaire et teneur en oxygène à la station côtière (1969-1974)	27
1.5.1. Le phosphate minéral dissous	28
1.5.1.1. Variations saisonnières	28
1.5.1.2. Teneurs moyennes en PO_4^{3-} des différentes catégories d'eau	29
1.5.2. Variations saisonnières de la concentration en chlorophylle a	30
1.5.3. Production primaire	30
1.5.4. Teneur en oxygène	31
ANNEXE 1.1. : Paysage hydrologique rencontré au cours des cam- pagnes du N.O. ANDRE NIZERY (période 1970-1972).	32
A.1.1.1. Grande Saison Chaude	32
A.1.1.2. Grande Saison Froide	33
A.1.1.3. Petite Saison Chaude	33
A.1.1.4. Petite Saison Froide	34
ANNEXE 1.2. : Description mathématique du cycle hydroclimatique annuel moyen pour la période 1969-1974	35
A.1.2.1. Introduction. Position du problème	35
A.1.2.2. Constitution du tableau des données	36
A.1.2.3. Résultats	37
Axes 1 et 2	
Axes 2 et 3	
Axes 3 et 4	
A.1.2.4. Conclusions	40
DEUXIEME PARTIE : Etude écologique de quelques taxons principaux	44
2.1. Introduction	44

2.2. Matériel utilisé	45
2.2.1. Station côtière de Pointe-Noire	46
2.2.2. Radiale de Pointe-Noire (RPN)	46
2.2.3. Séries de pêches verticales au filet fermant	47
2.2.4. Campagne de l'ANDRE NIZERY	47
2.3. <u>Undinula vulgaris</u>	49
2.3.1. Introduction et données de la bibliographie	49
2.3.2. Fluctuations saisonnières d'abondance	50
2.3.2.1. Station côtière	50
2.3.2.2. Plateau continental	51
2.3.3. Discussion et conclusion	52
2.4. <u>Calanoides carinatus</u> et <u>Eucalanus monachus</u>	53
2.4.1. Introduction et données de la bibliographie	53
2.4.2. Répartition verticale au niveau des accores	55
2.4.3. Fluctuations saisonnières d'abondance	58
2.4.3.1. Station côtière	58
2.4.3.2. Radiale de Pointe-Noire	59
2.4.3.3. Répartition géographique saisonnière	60
2.4.4. Discussion et conclusions	61
2.5. <u>Eucalanus pileatus</u>	64
2.5.1. Introduction et données de la bibliographie	64
2.5.2. Fluctuations saisonnières des abondances à la station côtière	66
2.5.2.1. Remarques générales	66
2.5.2.2. Année moyenne 1969-1974	67
2.5.2.3. Prélèvements quotidiens	67
2.5.2.4. Relations avec le milieu physique	68
2.5.3. Succession des générations à la station côtière ..	70
2.5.3.1. Introduction	70
2.5.3.2. Identification des stades juvéniles	71
2.5.3.3. Succession des générations entre octobre 1973 et octobre 1974	72
2.5.4. Répartition géographique sur la RPN (1974)	76
2.5.4.1. Répartition verticale	76
2.5.4.2. Répartition et évolution saisonnière le long de la RPN	77

2.5.5. Répartition géographique saisonnière (campagnes de l'ANDRE NIZERY)	77
2.5.5.1. Remarques générales	77
2.5.5.2. Situation de G.S.C.	78
2.5.5.3. Situation de G.S.F.	79
2.5.5.4. Situation de petites saisons	79
2.5.5.5. Relations avec le milieu physique	80
2.5.6. Discussion et conclusions	81
2.6. <u>Paracalanus scotti</u> et <u>Oithona nana</u>	83
2.6.1. Introduction	83
2.6.2. Fluctuations saisonnières d'abondance	84
2.6.2.1. Station côtière	84
2.6.2.2. Radiale de Pointe-Noire (RPN)	86
2.6.2.3. Répartition géographique saisonnière du Gabon à l'Angola	87
2.6.3. Discussion et conclusions	88
2.7. Le genre <u>Centropages</u>	89
2.7.1. Introduction et données de la bibliographie	89
2.7.2. Fluctuations saisonnières d'abondance	90
2.7.2.1. Station côtière	90
2.7.2.2. Radiale de Pointe-Noire	92
2.7.2.3. Répartition géographique saisonnière du Gabon à l'Angola	93
2.7.3. Relations avec le milieu	94
2.7.4. Discussion et conclusions	94
2.8. <u>Pseudodiaptomus serricaudatus</u>	95
2.8.1. Introduction	95
2.8.2. Evolution saisonnière d'abondance	96
2.8.3. Données biologiques	97
2.8.4. Discussion et conclusions	98
2.9. Le genre <u>Temora</u>	100
2.9.1. Introduction	100
2.9.2. Cycle annuel à la station côtière	102
2.9.2.1. Année moyenne	102
2.9.2.2. Récoltes quotidiennes	102

2.9.3. Cycle biologique	103
2.9.4. Evolution le long de la RPN 1974	104
2.9.5. Campagnes de l'ANDRE NIZERY	106
2.9.5.1. Petites saisons	106
2.9.5.2. Grande Saison Chaude	107
2.9.5.3. Grande Saison Froide	107
2.9.6. Relations avec le milieu	108
2.9.7. Discussion et conclusions	109
2.10. Les cladocères	111
2.10.1. Introduction	111
2.10.2. Cycle annuel à la station côtière	111
2.10.2.1. <u>Penilia avirostris</u>	111
2.10.2.2. <u>Evadne spp.</u>	113
2.10.3. Répartition géographique et saisonnière sur le plateau continental	113
2.10.3.1. <u>Penilia avirostris</u>	113
2.10.3.2. <u>Evadne spp.</u>	114
2.10.4. Relations avec les conditions hydrologiques de surface	115
2.10.5. Discussion et conclusions	115
2.11. <u>Lucifer faxonii</u>	119
2.11.1. Introduction	119
2.11.2. Variations saisonnières d'abondance à la station côtière	120
2.11.3. Relations avec les paramètres du milieu	121
2.11.4. Répartition géographique saisonnière au-dessus du plateau continental	123
2.11.4.1. RPN	123
2.11.4.2. Campagnes de l'ANDRE NIZERY	124
2.11.5. Discussion et conclusions	126
2.12. Conclusion : essai de classification des taxons de la station côtière	130

TROISIEME PARTIE : Description de l'évolution spatio-tempo-	
relle des peuplements de zooplancton	135
3.1. Introduction	135
3.2. Méthode d'analyse multivariable, application à l'analyse du cycle annuel à la station côtière	137
3.2.1. But écologique de l'étude	137
3.2.2. Constitution du tableau bidimensionnel	138
3.2.2.1. Définition des colonnes : codage de l'information	138
3.2.2.2. Définition des lignes du tableau	140
3.2.3. Les analyses factorielles ou analyses d'inertie ..	141
3.2.3.1. Généralités et position du problème	141
3.2.3.2. Critères de choix d'une analyse	144
3.2.3.3. Etude semi-quantitative et analyse des correspondances	145
3.2.3.4. Etudes quantitatives et analyses en com- posantes principales	147
3.2.3.4.1. Analyse de la matrice des corréla- tions entre taxons	148
3.2.3.4.2. Analyse de la matrice de variance- covariance des taxons	148
3.2.3.5. Analyse générale	149
3.3. Analyse de la station côtière de Pointe-Noire	150
3.3.1. Année moyenne en semi-quantitatif	150
3.3.1.1. Cycle saisonnier	150
3.3.1.2. Relations entre les différents taxons et le cycle saisonnier	152
3.3.2. Etudes des années individuelles en semi-quanti- tatif	155
3.3.3. Etude de l'année moyenne en quantitatif	156
3.3.3.1. Corrélation entre taxons	156
3.3.3.1.1. Cycle saisonnier	156
3.3.3.1.2. Etude de l'espace dual des taxons ...	157
3.3.3.2. Covariance entre taxons	159
3.3.4. Analyse globale de la série complète des 601 ré- coltes	160

3.3.4.1. Introduction	160
3.3.4.2. Etude de l'espace des récoltes	161
3.3.4.2.1. Plan des axes 1 et 2	161
3.3.4.2.2. Essai d'interprétation des axes	163
3.3.4.3. Espace dual des taxons	165
3.3.4.4. Essai de classification des récoltes	166
3.3.4.4.1. Position du problème	166
3.3.4.4.2. Réalisation pratique	167
3.3.4.4.3. Résultats concernant la station côtière	168
3.4. Radiale de Pointe-Noire (RPN) 1974	170
3.4.1. Introduction	170
3.4.2. Espace des observations	171
3.4.3. Espace dual des variables (taxons)	173
3.4.4. Essai de classification des observations	174
3.5. Campagnes du N.O. ANDRE NIZERY	176
3.5.1. Introduction : matériel et méthodes	176
Approche quantitative	
Approche qualitative	
3.5.2. Résultats de l'analyse des données qualitatives ..	179
3.5.2.1. Espace des variables	179
3.5.2.2. Espace des observations	180
3.6. Cycle saisonnier des populations zooplanctoniques au large de Pointe-Noire et dans la partie S-E du golfe de Guinée : essai de synthèse	182
3.6.1. Grande Saison Chaude (G.S.C.)	183
3.6.2. Transition G.S.C.- G.S.F.	186
3.6.3. Grande Saison Froide (G.S.F.)	187
3.6.4. Transition G.S.F.- P.S.C.	189
3.6.5. Petite Saison Chaude (P.S.C.)	191
3.6.6. Petite Saison Froide (P.S.F.) et transition P.S.F.- G.S.C.	191
3.6.7. Conclusions	193
3.6.7.1. Méthodologie du traitement	193
3.6.7.2. Résultats écologiques	195
3.6.7.3. Stratégie d'échantillonnage	198

QUATRIEME PARTIE : Analyse structurelle des communautés de copépodes	213
4.1. Introduction	213
4.2. Définition de la diversité	214
4.3. Richesse spécifique	217
4.3.1. Définition et estimation	217
4.3.2. Richesse spécifique des communautés de la station côtière	219
4.3.3. Evolution de la richesse spécifique le long de la RPN	220
4.3.4. Richesse spécifique à l'échelle de toute l'aire étudiée	221
4.4. Diversité spécifique	221
4.4.1. Définitions et calcul : choix d'un indice	221
4.4.2. Variabilité et précision de l'estimation de H' ...	223
4.4.3. Evolution saisonnière de H' à la station côtière .	225
4.4.4. Relations de H' avec d'autres paramètres étudiés à la station côtière	226
4.4.4.1. Température et salinité	226
4.4.4.2. Abondance totale des copépodes	228
4.4.5. Diversité des peuplements de la RPN	229
4.5. Les composantes de la diversité : richesse spécifique et "evenness"	230
4.5.1. Mesure de l'"evenness"	230
4.5.2. Relations de H' avec ses composantes J' et S et autres expressions de l'"evenness"	231
4.6. Distributions d'abondance et diagrammes rang-fréquence ..	234
4.6.1. Séries géométriques	235
4.6.2. Distribution log-normale de PRESTON	235
4.6.3. Distribution du "bâton brisé" de McARTHUR	236
4.6.4. Modèle de MANDELBROT (FRONTIER, 1977)	237
4.6.5. Applications	237
4.7. Etude de l'évolution spatio-temporelle par les diagrammes rang-fréquence de la structure des peuplements de copépodes	238

4.7.1. Le problème des successions écologiques	238
4.7.2. Structure des communautés à la station côtière ...	240
4.7.2.1. Introduction	240
4.7.2.2. Structure des communautés saisonnières ..	241
4.7.2.3. Evolution temporelle de la structure des communautés	245
4.7.3. Structure des peuplements de copépodes le long de la RPN	245
4.8. Conclusions	247
CONCLUSION	253

INTRODUCTION

Les grandes campagnes océanographiques permirent, dès la fin du siècle dernier, de dresser les inventaires faunistiques presque exhaustifs des grands groupes taxonomiques du zooplancton du golfe de Guinée (cf. BINET, 1968 et THIRIOT, 1977).

Dans les années qui suivirent la création, vers 1950, du Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire, cette orientation des travaux ne se modifia guère et l'étude du matériel récolté, plus ou moins épisodiquement, par le N.O. OMBANGO, fut en partie confiée à divers spécialistes qui purent ainsi décrire plus précisément certains des groupes de la région et fournir les premières informations sur leur écologie. Cependant, il fallut attendre 1967 pour que, à la faveur d'un premier programme d'étude suivie du zooplancton, fut abordée celle des copépodes. Les 15 radiales (Radiale de Pointe-Noire) de 3 à 6 stations, qui furent alors visitées entre janvier 1967 et janvier 1968, permirent de décrire les grandes lignes des variations saisonnières des principaux groupes et des espèces de copépodes (BINET et DESSIER, 1971, 1972 ; BINET et al. 1972a) dans le cadre hydroclimatologique classique défini par BERRIT (1958). Les observations, irrégulières et en nombre réduit, ne purent toutefois donner qu'une vision très grossière du cycle saisonnier où apparaissait principalement l'opposition entre les deux grandes saisons, chaude et froide. Les modifications rapides des peuplements durant les périodes transitoires intersaisonnières ne purent être perçues tout comme l'opposition existant entre le début (juin) et la fin (août) de la grande saison froide. De plus, les deux espèces principales (par leur abondance) des communautés néritiques de copépodes furent pratiquement absentes des récoltes par suite de l'inaptitude des engins de pêche à les retenir.

En 1969, la mise en service d'un wharf minéralier offrit la possibilité d'accéder à tout instant à une station côtière située sur des fonds de 17-18 m. Les observations portèrent sur l'hydrologie, le phytoplancton et le zooplancton, selon une fréquence hebdomadaire à quotidienne.

La première année de mesure donna lieu à une publication (DUFOUR et MERLE, 1972) décrivant l'hydrologie et donnant les premières estimations de la production primaire. Cependant, l'exploitation complète de la série temporelle des six premières années d'observations, dont nous avons analysé les peuplements zooplanctoniques, n'a, à ce jour, été qu'esquissée par GUILLERM (1977).

A partir de 1970, une série de campagnes d'échoprospection fut effectuée par le N.O. ANDRE NIZERY, dans le cadre du projet F.A.O. UNDP/SF/217/CON(B) entre l'estuaire du Gabon (1° N) et Benguela (13° S). Ces campagnes furent mises à profit pour réaliser des pêches planctoniques destinées, principalement, à donner une dimension spatio-temporelle aux observations ponctuelles de la station côtière. En 1974, une série de 11 radiales (selon la Radiale de Pointe-Noire) vint préciser la représentativité de la station côtière, à l'échelle du plateau continental congolais.

Les moyens matériels mis à la disposition d'un chercheur totalement isolé, travaillant de plus dans une discipline peu favorisée par la politique de l'O.R.S.T.O.M., ne pouvaient être que très modestes. Aussi les programmes de récoltes dont nous venons de faire état furent-ils, avant tout, dictés par les opportunités offertes.

L'intérêt initialement manifesté pour la station côtière du wharf fut malheureusement sans lendemain si ce n'est, peut-être, chez des personnes extérieures à l'O.R.S.T.O.M. qui profitèrent de cette série temporelle exceptionnelle pour tester divers outils mathématiques de traitement de données (LAUREC, 1979). La première partie de ce travail a donc été consacrée à la description du cadre hydroclimatologique et biologique pendant la période considérée, en utilisant tous les paramètres disponibles et en insistant plus particulièrement sur la période de récoltes quotidiennes. Nous avons ainsi été conduits à émettre, ou faire état, de nouvelles hypothèses, pour tenter d'interpréter les différentes phases du cycle saisonnier des peuplements zooplanctoniques.

Dans la seconde partie nous analysons l'autécologie de quelques taxons principaux choisis pour leur abondance et leur rôle vraisemblable dans l'économie du zooplancton de la région et pour leur intérêt écologique.

L'étude du cycle saisonnier des peuplements est envisagée, d'un point de vue synécologique, dans la troisième partie. Il y est largement

fait appel aux méthodes d'analyse multivariable complétées par une méthode de classification automatique des données.

Nous terminons par une analyse structurelle des peuplements de co-pépodes, identifiés précédemment, et tentons de les situer dans l'évolution de l'écosystème pélagique.

Nous n'avons pas fait appel aux mesures globales du zooplancton, biovolumes et poids secs, souvent faussées par les fortes proliférations phytoplanctoniques, fréquentes dans les eaux côtières. Tout comme la biomasse phytoplanctonique, celle du zooplancton est fortement corrélée avec la température, paramètre hydroclimatologique que nous verrons le mieux refléter les déplacements et mélanges des masses et catégories d'eau, à l'origine des situations saisonnières.

P R E M I E R E P A R T I E

L'ENVIRONNEMENT PHYSICOCHIMIQUE ET BIOLOGIQUE :

ETUDE DESCRIPTIVE

1.1. INTRODUCTION

Dans les dix ans qui ont suivi la création du Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire en 1953, les grandes lignes de l'hydrologie de la partie sud du golfe de Guinée furent décrites.

Les observations côtières à Pointe-Noire fournirent le matériel des premières descriptions du cadre hydroclimatologique local. Depuis cette époque, la masse des données n'a cessé de s'accroître. Leur exploitation n'a donné lieu qu'à quelques travaux ponctuels qui ont surtout permis de préciser certains aspects des connaissances antérieures ; l'arrivée de nouveaux moyens plus modernes d'investigation a eu malheureusement pour conséquence un certain désintérêt de la part des océanographes physiciens pour ces données historiques.

Avec l'installation, en 1969, d'une nouvelle station côtière permanente à l'extrémité d'un wharf minéralier, les océanographes disposèrent d'une source supplémentaire de données, accessible à tous moments. La première année d'observations aboutit à une description du cycle annuel de la production primaire à Pointe-Noire en relation avec l'hydroclimat mais, après plusieurs années d'observations, dont la fréquence est devenue quotidienne en 1972, un premier bilan, amorcé cependant dans le travail de GUILLEM (1977), reste à faire. On pourrait, entre autres choses, en attendre une meilleure définition des catégories d'eaux dont la succession au cours de l'année détermine le cycle hydroclimatologique. GUILLEM (1977) comble partiellement cette lacune mais les observations, moyennées par décade, ne pouvaient être utilisées directement, nos récoltes ayant été hebdo-

madaires quatre années sur six. De plus l'étude de l'hydroclimatologie de la station côtière n'étant dans ce travail qu'un des éléments de celle, beaucoup plus vaste, du sud-est du golfe de Guinée, est-elle demeurée sommaire et n'a pas, en particulier, fourni d'interprétation hydrologique à certaines particularités du cycle du zooplancton, que nous signalerons plus loin.

Signalons ici que WAUTHY (1977) conteste la classification des eaux de surface du golfe de Guinée de BERRIT (1961), en particulier l'origine des deux principales catégories : "eaux guinéennes" et "eaux benguéennes" ; nous conserverons cependant ici la dénomination de BERRIT à laquelle se réfèrent tous les travaux antérieurs.

L'approche à laquelle nous nous sommes livrés n'a d'autre prétention que de fournir un cadre écologique sommaire susceptible de contribuer à l'interprétation de l'évolution spatio-temporelle des peuplements zooplanctoniques. Il résulte de cette option un certain pragmatisme dans l'exposé : seuls les éléments indispensables dans la suite ont été développés.

Nous dirons aussi quelques mots de la production primaire, seulement à la station côtière. Il n'existe malheureusement à ce jour aucune analyse qualitative publiée des populations phytoplanctoniques.

1.2. CLIMATOLOGIE ET HYDROLOGIE FLUVIALE

1.2.1. Généralités sur la circulation atmosphérique (d'après VENNETIER, 1968)

La circulation est, dans la région congolaise, sous la dépendance de zones anticycloniques de grandes dimensions: au nord l'anticyclone des Açores, responsable de l'alizé des côtes ouest-africaines, et au sud l'anticyclone de l'Atlantique sud ou anticyclone de Sainte-Hélène qui envoie en direction des côtes d'Afrique centrale un air humide et stable (mousson) se glissant en coin sous l'air chaud et sec de l'alizé. Entre les deux se trouve une surface de discontinuité très inclinée dont la trace au sol constitue le Front intertropical ou Convergence intertropicale.

La pénétration de l'air maritime ou du front de mousson vers l'est peut atteindre le 35ème méridien pendant l'hiver austral mais peut aussi disparaître totalement en laissant la place à un courant d'est à toute altitude.

Nous avons donc dans cette région de la côte d'Afrique la présence constante d'un courant aérien WSW-ENE d'épaisseur variable, surmonté par un courant à composante E-W d'air plus sec. Les variations saisonnières des précipitations et des températures dépendent surtout de l'importance relative des masses d'air humide.

En hiver austral, le flux de mousson, composé d'un air très humide mais frais, est surmonté par un air sec venant de l'est. Cette situation s'oppose à l'apparition de courants de convection et à la formation de nuages à développement vertical : c'est la saison sèche qui dure en moyenne quatre mois.

Avec l'éloignement vers le sud de l'anticyclone de l'Atlantique sud, l'intensité du flux de mousson s'atténue tandis que diminue l'épaisseur de l'air maritime qui s'est de plus réchauffé au contact de l'océan. Il devient alors instable et permet la formation de nuages à fort développement vertical ou ne peut s'opposer au passage de perturbations provenant de l'est : c'est la saison des pluies que vient interrompre fréquemment à Pointe-Noire, en décembre-janvier, une "petite saison sèche".

Les interactions entre l'océan et l'atmosphère constituent une orientation de recherche dont l'exploration ne fait que débuter. Les liaisons entre la circulation atmosphérique et l'hydrologie sont cependant maintenant bien établies. C'est ainsi que GALLARDO (1977), étudiant les tensions de vent méridiennes dans le bassin d'Angola, formule l'hypothèse que la nature des saisons marines était liée aux variations de force du maximum d'alizés dans la région sud ($15\text{--}20^\circ \text{ S}$). Le renforcement des alizés dans le bassin d'Angola serait favorable à l'établissement des saisons chaudes dans la région congolaise (5° S) ; inversement leur affaiblissement correspondrait aux apparitions des eaux froides. Il ressort aussi des travaux de GALLARDO que l'apparition, dans la circulation océanique au large du Congo, de flux propices aux upwellings était sans corrélation avec les vitesses verticales locales des vents.

1.2.2. Les précipitations

La façade maritime du Congo est, avec 1 264 mm de précipitations moyennes annuelles, relativement peu arrosée pour une région équatoriale. Elle constitue en fait la pointe septentrionale de l'aire de sécheresse climatique

qui, à partir des déserts du Namib et du Kalahari, va en se rétrécissant vers le nord.

Le massif montagneux de Mayombe, dont les plis parallèles à la côte s'étendent du Zaïre au Gabon, constitue dans l'arrière pays un îlot de précipitations nettement plus abondantes pouvant, dans certaines parties, être doubles de celles observées à Pointe-Noire. Les petits fleuves côtiers, tel la Loémé au sud de Pointe-Noire, ou certains affluents de fleuves plus importants qui le traversent (Kouilou au nord), y prennent leur source.

Les précipitations présentent deux maximums, en novembre et février-mars, séparés par un fléchissement correspondant à la petite saison sèche (figure 1.2). Elles sont pratiquement nulles de juin à août. L'existence de deux saisons aussi nettement tranchées constitue une caractéristique tropicale à laquelle s'ajoute une très grande variabilité annuelle (pouvant atteindre un facteur de 1 à 7 pour les années 1958 et 1961, citées par VENNETIER, 1968). Pour la période 1971-1974, on a observé un déficit constant par rapport à une moyenne calculée sur plus de trente ans, ayant, semble-t-il, surtout affecté le maximum de février-mars ; l'excès de précipitations constaté en 1969-1970 doit être surtout attribué au mois de novembre (figure 1.2).

Les précipitations dans les autres parties du golfe de Guinée se répartissent très différemment au cours de l'année. Ainsi à Douala, au fond de la baie de Biafra, elles sont maximales entre juin et août et leur contribution à la formation des eaux dessalées du nord-est du golfe de Guinée doit être très importante à cette époque de l'année.

1.2.3. Durée de l'ensoleillement

Bien que l'incidence de l'éclairement sur la production primaire reste contestée, les variations saisonnières de la durée quotidienne de l'insolation peuvent intervenir en s'ajoutant à d'autres facteurs plus déterminants. Ainsi l'insolation à Pointe-Noire est minimale en septembre-octobre et nous verrons plus loin que c'est à peu près à cette époque de l'année que la teneur en phosphate minéral dissous, mesurée à la station côtière du wharf, est, en moyenne, une des plus basses.

1.2.4. Hydrologie fluviale

Le massif du Mayombe a donné naissance à un réseau hydrographique assez dense et bien alimenté. Parmi les petits fleuves côtiers qui y prennent leur source, la Loémé, au sud de Pointe-Noire, est vraisemblablement le plus important. La grande variabilité de son débit, mesuré à la sortie du Mayombe, lui confère un caractère torrentiel. La liaison de son régime avec l'intensité des précipitations est évidente. Ainsi, en 1973 et 1974, on observe deux pics, en novembre et mars-avril : pendant ces deux années son débit a varié de moins de $7 \text{ m}^3/\text{s}$, en saison sèche, à $278 \text{ m}^3/\text{s}$ en novembre 1973. Il est donc probable que la Loémé et les autres petits fleuves côtiers de moindre importance mais tout aussi tumultueux, participent à la dilution superficielle des eaux marines côtières en saison chaude.

Le Kouilou, dont l'embouchure est située à une cinquantaine de kilomètres au nord de Pointe-Noire, prend sa source loin à l'intérieur du Congo et, traversant des régions aux climats suffisamment diversifiés, son cours est beaucoup plus régulier. L'étiage se produit en fin de saison sèche où le débit moyen, mesuré dans le Mayombe, tombe à moins de $400 \text{ m}^3/\text{s}$ pour s'élever à plus de $1\ 300 \text{ m}^3/\text{s}$ en décembre et près de $1\ 600 \text{ m}^3/\text{s}$ en mai. Il s'agit là de valeurs moyennes : en 1973, année pourtant relativement sèche à Pointe-Noire, on a pu mesurer $2\ 530 \text{ m}^3/\text{s}$ et il est probable que le débit à l'embouchure ait été nettement supérieur à cette valeur après les apports des affluents provenant du Mayombe.

Depuis les travaux de BERRIT c'est généralement au fleuve Congo, le second du monde par son débit, que l'on attribue l'essentiel des plus fortes dessalures superficielles observées à Pointe-Noire. Le Congo présente une crue principale en décembre où son débit peut atteindre jusqu'à $80\ 000 \text{ m}^3/\text{s}$ et une crue secondaire, moins accusée, en mai-juin. DONGUY et al. (1965), étudiant le parcours maritime des eaux du Congo, ont dégagé un certain nombre de caractères généraux :

- la direction initiale de la langue dessalée est toujours à peu près perpendiculaire à la section de l'estuaire ;
- la limite sud des eaux dessalées, et aux caractéristiques optiques typiques (cf. plus loin), est beaucoup plus nette que la limite nord ;
- la langue d'eaux dessalées infléchit sa direction d'abord vers

l'ouest à une cinquantaine de milles de l'estuaire puis le sud-ouest à une centaine de milles.

Des différences importantes se manifestent dans ce parcours entre les périodes de crue et d'étiage. Pendant l'étiage il semblerait que l'upwelling refoule vers le large les eaux dessalées. En saison humide, au moment de la crue, la présence sur la côte congolaise d'"eaux du Congo" est loin d'être permanente, même si on peut leur attribuer partiellement la baisse générale des salinités de surface en cette saison. Elle doit dépendre tout autant de la circulation atmosphérique que de la circulation océanique. Nous examinerons plus loin l'apparition de ces eaux fluviatiles à Pointe-Noire et leur identification.

Au large, les substances humiques donnent aux eaux du Congo une couleur brunâtre (20-21 dans l'échelle Forel-Uhl), très caractéristique. La profondeur de disparition du disque de Secchi y est très faible, de 3 à 5 m, contre une vingtaine de mètres pour les eaux guinéennes, typiques des saisons chaudes. Une faible teneur en phosphate minéral dissous (cf. § 1.5) s'ajoutant à un coefficient d'extinction élevé, font des eaux du Congo un milieu vraisemblablement peu favorable à la production primaire. On peut donc raisonnablement supposer que l'aire maritime de plusieurs milliers de km² recouverte par la pellicule des eaux fluviatiles ne soit guère propice à une production phytoplanctonique élevée.

D'autres fleuves et lagunes débouchent sur les côtes gabonaises et doivent aussi participer à la formation des eaux dessalées du plateau continental en saison chaude. Nous citerons les fleuves Nyanga, Ogoé, et les lagunes M'Banio, N'Dogo, N'Komi, etc...

1.3. HYDROLOGIE DU GOLFE DE GUINEE : GENERALITES

1.3.1. Définition

Il est malaisé de définir précisément la zone maritime que l'on désigne habituellement par "golfe de Guinée". La définition, surtout géographique, donnée par LONGHURST (1962) nous semble par trop restrictive ; nous lui préférons celle proposée par les océanographes de l'O.R.S.T.O.M. (Anonyme, 1975), tenant mieux compte de l'ensemble des connaissances hydrodynamiques et hydroclimatiques de l'Atlantique intertropical. Le golfe de Guinée,

dans un sens élargi, comprendra donc la zone océanique intéressée par un ensemble de systèmes reliés entre eux, s'étendant du courant des Canaries (cap Blanc, 20° N) à la dérive de Benguéla (cap Frio, 15° S). Outre l'unité dynamique, cette région présente de plus une unité faunistique marquée, non seulement en ce qui concerne les grands pélagiques hauturiers, mais aussi dans le domaine du zooplancton, ainsi que nous serons amenés à l'illustrer.

Les données que nous avons utilisées pour cette étude proviennent essentiellement des zones côtières de la partie sud du golfe de Guinée, s'étendant du cap Estérias au nord (0°30' N) à Benguéla au sud (12°30' S), Pointe-Noire, (4°50' S), occupant approximativement une latitude moyenne (figure 2.1.). Nous insisterons donc plus particulièrement sur cette région.

1.3.2. Masses et catégories d'eau

Nous nous limiterons à l'examen de la "couche chaude de surface" ou "troposphère océanique" (GUILLERM, 1977), dans laquelle nous distinguerons :

1.3.2.1. Les eaux superficielles (catégories d'eau)

Jusqu'aux premiers travaux de l'O.R.S.T.O.M. sur la côte d'Afrique (principalement BERRIT), on considérait, à la suite de SVERDRUP, deux catégories d'eaux superficielles :

- les eaux tropicales ou subtropicales, relativement froides (18 - 25° C) et salées ;
- les eaux équatoriales, plus chaudes et nettement moins salées, recouvrant les premières dans la zone proprement équatoriale.

Les premiers travaux, poursuivis surtout dans les zones côtières du sud du golfe de Guinée, conduisirent BERRIT à compliquer la classification existante pour tenir compte des conditions particulières régnant près des masses continentales. L'auteur (1958, 1961, 1962 a, 1962 b), a ainsi distingué quatre catégories d'eaux superficielles, qui sont :

- les eaux guinéennes, $T^{\circ} > 24$, $S^{\circ}/_{\text{o}} < 35$
- les eaux tropicales, $T^{\circ} > 24$, $S^{\circ}/_{\text{o}} > 35$
- les eaux benguélennes, $T^{\circ} < 24$, $S^{\circ}/_{\text{o}} > 35$
- les eaux froides dessalées, $T^{\circ} < 24$, $S^{\circ}/_{\text{o}} < 35$

Les observations effectuées à la station côtière du wharf à Pointe-Noire, depuis 1969, ont fait apparaître diverses particularités locales, examinées par DUFOUR et MERLE (1972), (abondance des eaux froides dessalées, importance des effluents fluviatiles, rareté des eaux tropicales) qui ont incité ces auteurs, à l'issue de la première année d'observations, à modifier la classification de BERRIT. Nous examinerons ultérieurement plus attentivement la situation spécifique de la station côtière de Pointe-Noire.

1.3.2.2. Les eaux centrales de l'Atlantique sud (masse d'eau)

Elles résultent du mélange des eaux tropicales ou subtropicales et des eaux antarctiques intermédiaires. Sur un diagramme T - S, (figure 1.3), elles sont représentées par une droite joignant les points représentatifs des eaux types subtropicales ($T = 20^\circ$; $S = 36 \text{ } \text{‰}$) et antarctiques intermédiaires ($T = 4^\circ$; $S = 34 \text{ } \text{‰}$). Ces eaux centrales existent toute l'année dans l'ensemble du golfe de Guinée et on a pu noter (BERRIT et DONGUY, 1964) le caractère rigoureux de la relation T - S : entre 100 et 500 m, la salinité peut être déduite, avec une précision de $\pm 0,03 \text{ } \text{‰}$, de la relation linéaire $S \text{ } \text{‰} = 33,78 + 0,116 T^\circ$, (données de la radiale de Pointe-Noire en 1974). On peut les rencontrer en saison froide, principalement en août, au voisinage immédiat de la côte (cf. § 1.4.2.3.).

Les diagrammes T - S relatifs à une série de stations hydrologiques effectuées sur les fonds de 500 m en 1974 ("Radiales Productivité"), nous permettent de retrouver les différentes catégories et masses d'eau, telles qu'a pu les résumer MERLE (1972) sur un diagramme T - S schématique (figure 1.3). Dans les eaux guinéennes, au sens de BERRIT, il nous semble intéressant de conserver la distinction entre les eaux guinéennes s.s ($33 \text{ } \text{‰} < S < 34 \text{ } \text{‰}$), ayant, selon la théorie classique, leur origine au fond du golfe de Guinée, et les eaux continentales qui, à cette distance de la côte, ne peuvent provenir que du fleuve Congo, tout comme vraisemblablement les eaux froides très dessalées de surface en juillet et septembre 1974.

1.3.3. Circulation générale dans le golfe de Guinée

L'essentiel de la circulation zonale superficielle est connu depuis longtemps. Les trois principaux éléments en sont :

- le courant de Guinée lié à la mousson littoral de sud-ouest et prolongeant le contre-courant équatorial nord ;
- le courant équatorial sud appartenant à la partie équatoriale du tourbillon anticyclonique de l'Atlantique sud. Il atteint son maximum d'intensité pendant la saison froide (1,5 noeud). Moins épais à l'équateur que de part et d'autre, il est séparé du courant de Guinée au nord par la convergence tropicale nord et du contre courant équatorial sud, au sud, par la convergence tropicale sud ;
- le courant de Benguela qui est la partie orientale de la circulation anticyclonique de l'Atlantique sud. Au nord du cap Frio il se divise en deux branches, l'une s'incurvant rapidement vers l'ouest constitue la dérive de Benguela, l'autre s'étend vers le nord et se prolonge par le courant équatorial sud après avoir longé la côte dans la zone qui nous intéresse.

Il aura fallu attendre les résultats d'études récentes pour que soient mises en évidence des structures inattendues d'une circulation subsuperficelle dont l'importance n'était pas soupçonnée. Nous mentionnerons dans cette circulation deux courants portant à l'est :

- le contre-courant équatorial sud, vers 10° S, mesuré seulement en novembre, époque à laquelle il atteint 30 cm/s, et transporte vers l'est un maximum de salinité ;
- le courant de Lomonosov à l'équateur, homologue du courant de Cromwell dans le Pacifique. Ses caractéristiques sont celles des sous-courants équatoriaux : courant étroit, peu épais, très rapide, au débit important et transportant une eau très salée. Son importance sur les côtes du Congo-Gabon est vraisemblablement très grande puisqu'en se divisant à la longitude de Sao Thomé, il contribue à la formation du contre-courant guinéen mais aussi, et surtout, à celle d'un sous-courant côtier portant au sud entre le cap Lopez et Pointe-Noire ainsi qu'à l'apparition du front thermohaline du cap Lopez. Ses variations saisonnières sont importantes : il atteint sa valeur maximale de deux noeuds au printemps boréal, alors qu'en automne sa vitesse tombe à 0,6 noeud.

Les liaisons méridiennes entre ces différents courants posent encore de nombreux problèmes. Si la liaison entre le courant de Benguela et le

courant équatorial sud est évidente en saison froide, elle est beaucoup moins nette durant la saison chaude et l'extension vers le nord du courant de Benguela reste imprécise. Le long des côtes, du Gabon à l'Angola, le courant général porte alternativement au sud (prolongement de la branche sud-est du courant de Lomonosov) et au nord (branche est du courant de Benguela) avec des implications sur la fertilité des eaux.

1.3.4. Structures hydrologiques particulières

Ces structures contribuent aux enrichissements en sels nutritifs et favorisent ainsi la production biologique. On en reconnaît trois types (MERLE, 1972) :

- les fronts,
- les upwellings côtiers,
- les dômes et les divergences.

Nous nous bornerons à examiner l'existence de ces structures dans la partie sud du golfe de Guinée.

1.3.4.1. Le front du cap Lopez

La notion de front océanique a été directement inspirée par celle des fronts météorologiques. Les eaux intertropicales (eaux équatoriales et eaux guinéennes) sont séparées des eaux centrales de l'Atlantique sud par une thermocline où le gradient vertical de température peut atteindre deux degrés par mètres (BERRIT et DONGUY, 1964). Cette thermocline se situe, au large de Pointe-Noire, pendant la saison chaude, vers 40-50 m de profondeur. Sous certaines conditions, il peut arriver que cette thermocline atteigne la surface : un front apparaît, pouvant se définir par une thermocline de profondeur nulle (GALLARDO et LE GUEN, 1972). C'est ce qui se produit dans les upwellings côtiers où les eaux de la thermocline remontent en surface à la côte puis dérivent ensuite vers le large avant de glisser sous des eaux plus chaudes et plus légères. Au large, un front froid divergent pourra apparaître dans une zone privilégiée où la thermocline atteint la surface, le long de l'équateur par exemple (upwelling équatorial).

Le front ou, selon HISARD et al. (1975), la zone frontale qui apparaît en juin, au début de la grande saison froide (G.S.F.), à la latitude

du cap Lopez, est de nature thermohaline (gradient horizontal double, thermique et halin). Sa première mise en évidence est due à BERRIT (1962). Les gradients verticaux et horizontaux de température et salinité y sont très élevés. On pensait que, lors de l'établissement de la saison froide, les eaux froides (eaux benguélénnes et eaux subtropicales), venues du S-SW, s'enfonçaient en coin sous les eaux chaudes plus légères (eaux guinéennes et eaux équatoriales). HISARD et al. (1975) ont montré que la zone frontale du cap Lopez n'était en fait qu'un cas particulier des zones frontales équatoriales. L'hypothèse avancée pour expliquer la présence d'une salinité proche de 36 ‰ au sud du front, en leur attribuant une origine subtropicale sud-atlantique, ne peut, selon ces auteurs, être actuellement confirmée. La source possible, représentée par la branche sud-est du courant de Lomonosov, semblerait beaucoup mieux fondée. En plus des diverses illustrations proposées par HISARD et al. (1975) pour étayer leur hypothèse, nous donnons (figure 1.1) une coupe représentant la répartition verticale des salinités sur les fonds de 100 m, entre l'équateur et 6° S, telle qu'elle apparaît dans les stations hydrologiques exécutées par le N.O. OMBANGO en mai (campagne OM 36) et août 1968 (campagne OM 37). Nous voyons nettement, mi-mai, une langue de salinité maximale, de l'ordre de 36 ‰, s'avancer en se rétrécissant jusque vers 4° S, sous les eaux guinéennes, alors qu'en août ces eaux sont refoulées jusqu'à 1°30' N. L'upwelling de saison froide amène à la surface ces eaux à salinité élevée, dérivées du courant de Lomonosov qui subit de plus en cette saison une remontée générale.

1.3.4.2. Les upwellings côtiers

Ils apparaissent en saison froide au sud du cap Lopez. La température de surface en est le meilleur indicateur (MERLE, 1972). Nous avons vu qu'ils concourraient à la formation du front du cap Lopez en amenant à la surface les eaux du courant de Lomonosov, alors à son maximum d'intensité et d'extension. Les mécanismes qui les génèrent restent mal connus ; ils pourraient être, soit d'origine météorologique (vent), mais cette hypothèse est critiquée par GALLARDO (1977), soit résulter de la circulation horizontale. Ces upwellings sont peu intenses et intermittents ; ils semblent s'affaiblir momentanément à Pointe-Noire en juillet (GALLARDO, com. pers.) avant de reprendre en août (figure 1.12). Leur intensité reste très inférieure à celle des upwellings existant plus au sud, au large des côtes du Sud-Ouest Africain.

1.3.4.3. Les dômes et les divergences

Nous n'évoquerons pas ici le dôme qui apparaît dans le bassin d'Angola en saison chaude (janvier-avril), dont l'influence ne semble pas s'étendre jusqu'à la côte congolaise.

Plus intéressantes pour nous sont les analogies pouvant exister entre le modèle de circulation proposé par HART et CURRIE (1960) pour l'upwelling sud-africain et les phénomènes se déroulant dans notre région. Selon GALLARDO et LE GUEN (1972), on retrouve à des latitudes moins élevées, par exemple au large de Pointe-Noire en mai-juin 1969, un schéma voisin. On conçoit que l'upwelling côtier s'accompagne au proche large d'une convergence produite par l'enfoncement des eaux issues de l'upwelling. GALLARDO et LE GUEN (1972) signalent de plus le long des accores une remontée des isothermes situés sous la thermocline, constituant l'amorce d'une divergence. L'intense activité biologique que nous avons pu constater parfois au niveau des accores apporte une autre preuve de l'existence de mécanismes d'enrichissement, encore mal connus, au-delà du plateau continental.

1.3.5. Enrichissements trophiques et production primaire

A l'échelle du golfe de Guinée, la connaissance que l'on a des teneurs en sels nutritifs et de la production primaire provient de quelques campagnes océanographiques effectuées pour la plupart après les années 60 ; nous citerons les campagnes "EQUALANT I et III" (1963-64), la croisière GUINÉE I du N.O. JEAN CHARCOT (1968), certaines croisières du N.O. CAPRICORNE. Parmi ces dernières, l'une d'entre elles nous fournit, en novembre 1971, une coupe le long du méridien 4° W entre 5° N et 24° S ; c'est essentiellement à la publication de DUFOUR et STRETTA (1973), qui en est issue, que nous nous référerons.

Enrichissements trophiques et production primaire sont directement conditionnés par les courants et leurs caractères hydrologiques. A l'équateur, la remontée de la thermocline a pour conséquence que le fort gradient thermique auquel se superpose un fort gradient de sels minéraux (phosphates et nitrates), se trouve dans la zone euphotique tandis que, plus au sud, l'enfoncement de ces gradients sous la zone euphotique ne devrait autoriser qu'une production de régénération. En fait les transports horizontaux latitu-

dinaux viennent contrarier ce schéma et nous avons vu précédemment que les liaisons méridiennes entre les différents courants zonaux posaient encore de nombreux problèmes.

Au nord de l'équateur, le courant de Guinée bénéficie des apports terrigènes et des upwellings côtiers saisonniers. La convergence tropicale nord constitue une zone d'appauvrissement relatif où les riches teneurs en sels nutritifs ne se rencontrent qu'à la base de la couche euphotique. Le courant équatorial sud est fertilisé par la divergence équatoriale et des teneurs de $0,50 \mu\text{atg/l}$ de phosphate minéral dissous se rencontrent à moins de 50 m de profondeur, tandis que la production primaire atteint $0,600 \text{ g de C/m}^2/\text{j}$. Le taux de phéopigments y est minimal, indiquant la jeunesse des peuplements phytoplanctoniques, non soumis à un broutage intensif. Le contre-courant équatorial sud, où la couche homogène atteint 70 m, est, avec moins de $0,300 \text{ g C/m}^2/\text{j}$, une zone peu productive. Plus au sud la dérive du courant de Benguela bénéficie des enrichissements apportés par les upwellings côtiers du Sud-Ouest Africain. Toute la couche homogène reste ainsi fertilisée par le jeu des migrations verticales, turbulences, etc..., et les teneurs superficielles en sels nutritifs sont avec plus de $0,30 \mu\text{atg/l}$ de PO_4^{--} parmi les plus fortes rencontrées au cours de cette croisière. La production primaire moyenne est de $0,615 \text{ g C/m}^2/\text{j}$ et on y retrouve un faible taux de phéopigments.

1.4. L'HYDROCLIMAT AU LARGE DU CONGO ENTRE 1969 ET 1974

1.4.1. Introduction

L'hydroclimat, qui peut être défini comme l'équivalent dans le milieu marin du climat météorologique, est la succession des caractères d'une couche d'eau en un lieu donné (BERRIT, 1973). L'hydroclimatologie, qui se propose de décrire et d'expliquer les hydroclimats, répond à une préoccupation essentielle des biologistes soucieux de disposer d'un cadre écologique dans leurs études des organismes marins.

Sur la côte d'Afrique, les premières stations d'observation dans la zone intertropicale furent mises en place au cours des années 50. A Pointe-Noire, les mesures remontent à 1950 (COLLIGNON, 1955) mais la première description de l'hydroclimat est due à BERRIT (1958). Seules les observations

quotidiennes au port de Pointe-Noire, (T° et $S^{\circ}/_{\text{o}}$), se sont poursuivies depuis cette date. La couche de surface étant très influencée par les conditions locales (dessalures, réchauffement diurne), on a profité de la construction d'un wharf minéralier pour installer, en 1969, une station de référence sur des fonds de 17-18 m, à environ 1 500 m de la côte. Nous avions donc ainsi à nouveau accès à l'immersion 15 m qui avait été choisie comme référence par BERRIT (point A, à la sortie de la baie de Pointe-Noire, où les observations étaient ininterrompues depuis 1960). La station wharf, (position $4^{\circ} 49,2'$ S et $11^{\circ} 50,3'$ E), a d'abord été visitée deux fois par semaine, d'avril 1969 à mai 1970 puis hebdomadairement jusqu'en décembre 1971 et enfin quotidiennement à partir de janvier 1972. Les mesures ont été effectuées à quatre ou six niveaux et ont porté, outre les paramètres hydrologiques classiques (température, salinité, oxygène), sur les teneurs en phosphate minéral dissous et en chlorophylle ainsi que sur une estimation de la production primaire par la technique du ^{14}C . Une première exploitation des données recueillies au cours de la première année a été réalisée par DUFOUR et MERLE (1972). Cette étude a permis de préciser la définition et la classification des catégories d'eau proposées par BERRIT (1958) et de donner une première estimation de la production primaire annuelle nette. Mais à ce jour il n'existe encore aucun bilan global de la station, pouvant conduire, par exemple, à une optimalisation des observations dont certaines sont probablement redondantes, mais aussi conduisent à déceler les variations inter-annuelles dont les conséquences biologiques sont mal connues mais vraisemblablement importantes. On peut aussi s'interroger sur la représentativité d'une station côtière ponctuelle dans la description et la compréhension de l'hydroclimat d'une aire géographique de quelque étendue. L'étude de MERLE (1972), concernant l'ensemble du plateau congo-gabonais, utilise les données hydrologiques provenant de sept campagnes du N.O. OMBANGO, entre le Cabinda et Libreville, antérieures à l'installation de la station.

C'est, entre autre, pour tenter de situer la station côtière dans l'hydroclimat du sud-est du golfe de Guinée, qu'a été entreprise, début 1973, une série de radiales mensuelles côte-océan (Radiales Productivité) dont l'exploitation a permis à GUILLEM (1977) de proposer une description de l'hydroclimat de la région congolaise.

Il n'entre pas dans notre propos de dresser à nouveau un panorama complet de l'hydroclimatologie du Congo. Nous nous contenterons d'en examiner

les grands traits entre 1969 et 1974, période pour laquelle les récoltes de zooplancton ont été dépouillées. Nous comparerons chaque année individuelle à une année moyenne définie sur ces six ans d'observations, et nous étudierons plus attentivement la période comprise entre octobre 1973 et octobre 1974, pendant laquelle les récoltes planctoniques furent quotidiennes. Il nous arrivera aussi de considérer les données de la radiale 1974 quand elles pourront éclairer l'interprétation des observations côtières, mais en renvoyant à GUILLEM (1977) pour ce qui est de la description détaillée du cycle hydroclimatologique au large du Congo.

Nous proposons dans l'Annexe 1.2 une description synthétique, grâce à une méthode d'analyse multivariante, du cycle hydroclimatologique moyen (1969-74) à la station côtière.

1.4.2. Les saisons marines de 1969 à 1974 d'après les principaux paramètres de l'hydroclimat : température et salinité

1.4.2.1. Année moyenne 1969-1974

Nous avons calculé sur ces six ans les valeurs moyennes hebdomadaires de la température et de la salinité, en surface et à 17 m. Les courbes relatives à l'évolution de ces paramètres (figure 1.4) font nettement apparaître le caractère bimodal des fluctuations qui avait conduit BERRIT (1958) à définir quatre saisons marines. Les critères d'établissement de saisons de BERRIT, mesurés à 17 m, ne sont pas toujours d'un emploi aisés.

Nous avons fait figurer les lignes représentant les moyennes annuelles de température et de salinité, au fond et en surface, et nous voyons que les températures hebdomadaires moyennes à 17 m dépassent la moyenne annuelle durant deux périodes, de la mi-janvier à la fin mai d'une part et de la mi-septembre à la mi-décembre d'autre part, périodes que nous pourrons, en première approximation, assimiler aux Grande Saison Chaude (G.S.C.) et Petite Saison Chaude (P.S.C.), séparées par une Grande Saison Froide (G.S.F.) et une Petite Saison Froide (P.S.F.), selon la terminologie de BERRIT. L'évolution de la salinité à 17 m nous conduirait à un découpage à peu près identique. Les plus fortes valeurs sont observées en G.S.F. et nous pouvons constater qu'elles excèdent la moyenne dès le début mai, précédant ainsi de près d'un mois la chute de la température au-dessous de la moyenne annuelle.

BERRIT sépare ces quatre saisons principales par des inter-saisons, périodes de transition où l'on assiste "non pas à une évolution progressive des caractères hydrologiques mais à une alternance plus ou moins rapide des masses d'eau qui caractérisent la saison précédente et la saison suivante". En fait, ces situations d'inter-saison sont souvent difficiles à saisir alors que parfois elles se prolongent sur de longues périodes, estompant pratiquement une des saisons principales (G.S.C. 1973 par exemple). Nous les incluerons donc dans les saisons pour simplifier.

Examinons succinctement les grands traits de ces saisons :

- G.S.C. - La température en surface et au fond, ainsi que la salinité au fond, restent à peu près stables de la mi-janvier à la fin mars ; pendant cette période la couche de surface est l'objet d'intense dessalures qui se poursuivront jusqu'à la mi-avril. La seconde partie de la saison est marquée par un refroidissement progressif de toute la couche tandis que les salinités s'élèvent rapidement. La définition d'une année moyenne conduisant à l'effacement des transitions, il faut voir dans l'affaiblissement des conditions de G.S.C. à partir d'avril, en partie, le résultat de la variabilité annuelle des périodes de transition, dans leur durée, leur date d'apparition, etc...

- G.S.F. - A partir du début juin et durant tout ce mois, la chute de la température s'accélère, puis, se ralentissant ensuite, aboutit au maximum du refroidissement hivernal vers le début août. La salinité, après un maximum proche de 36 ‰ au fond, début juin, décroît lentement jusqu'à la fin de la saison. Ainsi le maximum de salinité précède-t-il de près de deux mois le minimum de température. Remarquons une dessalure de quatre semaines, sensible en surface, en juin-juillet.

- P.S.C. - Début septembre, la température au fond remonte brutalement et l'intensité même du phénomène dans l'année moyenne prouve sa constance dans le temps. Après un palier de plusieurs semaines le réchauffement reprend au fond jusqu'au plus fort de la saison qui se situe en novembre. Les salinités de surface et, à un degré moindre, celles du fond, marquent par leur chute l'installation de la P.S.C.. Remarquons que le gradient thermique fond-surface est minimum la 37ème semaine, à la fin du réchauffement de fin de G.S.F..

- P.S.F. - Elle est très variable d'une année sur l'autre dans sa durée, son intensité et peut parfois même ne pas apparaître. Cette irrégularité se manifeste sur la courbe des températures moyennes par une baisse régulière et lente en novembre-décembre et ce n'est qu'entre la mi-décembre et la mi-janvier que la température et la salinité au fond atteignent des valeurs attestant une permanence maximale de cette saison en cette courte période de l'année. En surface les manifestations thermiques de la P.S.F. sont très atténues. La transition vers la G.S.C. se fait brutalement et nous retrouvons à cette occasion la même dissymétrie constatée entre les transitions G.S.C. - G.S.F. et G.S.F. - P.S.C., les réchauffements étant brutaux et surtout se produisant à une date plus constante que les refroidissements.

1.4.2.2. Années individuelles

- 1969 - Les courbes de température et de salinité suivent d'assez près celles de l'année moyenne. La G.S.F. commence début mai et les salinités maximales, de l'ordre de 36 ‰, sont atteintes dans la seconde moitié du mois. Fin décembre, il n'y a encore eu aucune manifestation évidente de l'installation de la P.S.F. (figure 1.5).

- 1970 - Seul un refroidissement bref mais intense marque, la deuxième semaine de janvier, la P.S.F.. La première partie de la G.S.C. (janvier, février, mars) est plus chaude de 1 à 3° C au fond que la moyenne et les salinités sont moins élevées. La transition vers la G.S.F. se fait ensuite à peu près comme dans l'année moyenne, jusque fin juin où la température au fond chute brutalement de 3° C. Dès la mi-juillet en surface et début août à 17 m, s'amorce le réchauffement qui mène à la P.S.C., notablement plus marquée que la moyenne. La P.S.F., très forte au fond, puisqu'on y enregistre des températures voisines de celles de la G.S.F., dure quatre semaines (figure 1.6).

- 1971 - Après une G.S.C., légèrement plus chaude que la moyenne en février-mars, l'évolution des températures se fait approximativement selon le schéma moyen et ce jusqu'en octobre. Début novembre commence une P.S.F. exceptionnellement forte et prolongée, dont nous verrons plus loin le retentissement considérable sur les peuplements zooplanctoniques (figure 1.7).

- 1972 - La P.S.F. ne se termine que fin janvier. La G.S.C. qui lui succède brutalement, restera toujours plus fraîche que la moyenne et le refroidissement hivernal sera plus intense. Seul un bref refroidissement au fond vient interrompre fin décembre la P.S.C. (figure 1.8).

- 1973 - Durant la G.S.C., à partir de février, se manifeste une grande instabilité de la couche du fond où se succèdent réchauffements et refroidissements. Cette situation cesse avec l'installation de la G.S.F., sensiblement moins marquée que la moyenne. Après une P.S.C. qui débute brutalement mi-septembre, nous arrivons à la P.S.F., assez nette et prolongée quoique beaucoup moins forte que celle de 1971-72 (figure 1.9).

- 1974 - Deux refroidissements, l'un de cinq semaines, en février-mars, dont les effets finissent même par se faire sentir en surface, l'autre plus bref fin avril-début mai, viennent perturber le déroulement de la G.S.C. ; celle-ci se prolonge jusqu'à la fin du mois de mai où s'amorce seulement le refroidissement qui conduit en quelques jours à la situation de G.S.F.. Le début de la P.S.C. est marqué, fin septembre, par un retour de quelques jours des eaux froides (figure 1.10).

D'après les fluctuations saisonnières de la température, qui apparaît comme le paramètre hydroclimatologique le plus aisément d'emploi, nous voyons que nous disposons, avec nos six années d'observations, d'une gamme assez étendue de variations interannuelles des conditions de milieu, tant en ce qui concerne la durée que l'intensité des saisons marines.

1.4.2.3. Interprétation des variations : catégories d'eau et hydroclimat en 1973-1974

Nous venons d'esquisser ce qu'avait été l'évolution saisonnière et annuelle de la température et de la salinité à la station côtière du wharf entre 1969 et 1974. Le découpage saisonnier auquel nous nous sommes livrés est évidemment très sommaire mais commode et nous nous y référerons par la suite.

L'analyse des peuplements zooplanctoniques en relation avec leur environnement passe cependant par l'examen des catégories d'eau se succédant au cours du cycle annuel, de leurs caractéristiques hydrologiques, de leur

origine et de leur importance respective dans la stratification verticale. Nous avons déjà abordé le problème des catégories d'eau à l'échelle du golfe de Guinée et nous avions alors signalé la nécessité d'adapter la classification proposée par BERRIT pour tenir compte des conditions locales particulières régnant à Pointe-Noire. C'est ainsi que DUFOUR et MERLE (1972), repartant de la classification de BERRIT, se sont efforcés de séparer dans les quatre catégories originelles, les eaux du large et les eaux ayant subi une influence continentale (eaux fluviatiles du Congo, du Kouilou, ...).

Les auteurs sont partis d'un diagramme T - S global dans lequel ils ont défini une relation T - S limite séparant le plan T - S en eaux du large et en eaux dessalées locales. En procédant ainsi ils étaient parfaitement conscients de la part d'arbitraire entrant dans leur définition de la courbe T - S frontière, particulièrement pour les températures supérieures à 25° C ; cette classification, de plus, ne fait appel qu'à une année d'observations, dont la représentativité est critiquable : par exemple c'est pendant la G.S.C. 1970 que la permanence des eaux guinéennes au fond fut la plus nette et la plus prolongée au cours des six années (figure 1.6). Il est pour nous ici exclu de vérifier son adéquation après les six années d'observations ; nous nous bornerons à examiner la période de récoltes quotidiennes de zooplancton (oct. 1973 - oct. 1974) à l'aide de diagramme T - S à différents niveaux, en nous référant aux diverses classifications existantes rassemblées dans le tableau 1.1.

C'est bien entendu à 17 m que les points T - S quotidiens sont les moins dispersés (figure 1.11). Si nous nous reportons aux catégories du tableau 1.1, les eaux guinéennes, au sens de BERRIT, apparaissent en deux périodes : octobre-novembre (P.S.C.) et janvier, avril et mai (G.S.C.). La distinction entre eaux guinéennes dessalées et eaux guinéennes du large ne nous paraît pas justifiée à cette profondeur. La radiale du 8-9 avril 1974 (figure 1.15) fait apparaître effectivement un recouvrement général du plateau et des abysses par les eaux guinéennes. Leur développement vertical atteint près de 40 m au milieu du plateau où la thermocline est aussi la plus forte. Les salinités de surface, de l'ordre de 33 ‰ (sauf à la côte), attestent l'absence d'eaux du Congo au large de la côte congolaise le long de laquelle les dessalures côtières superficielles ne peuvent avoir qu'une origine locale (Kouilou, Loémé).

Les refroidissements de février et mars-avril 1974 amènent à la côte des eaux ayant une température inférieure à 24° C et que nous devrions donc assimiler à des eaux benguéléennes du large. selon la terminologie du tableau 1.1. La radiale du début mars (figure 1.14) montre une remontée de la thermocline d'une trentaine de mètres par rapport à la radiale d'avril, remontée chassant la plus grande partie des eaux guinéennes, dont l'épaisseur est alors inférieure à 10 m. Lors de ces refroidissements de G.S.C., la thermocline se termine à la côte, justifiant la terminologie de BERRIT (1958) parlant "d'eaux de la thermocline", bien distinctes sur le diagramme T-S à 17 m des eaux de G.S.F.. Les mécanismes responsables de ces oscillations verticales de la thermocline perturbant le déroulement de la G.S.C. pourraient être liés à l'existence d'une onde interne de longue période (LEFEUVRE, 1975).

Vers la fin de la G.S.C., en mai, la température au fond décroît lentement sans cependant descendre au-dessous de 24° C. A la côte, les salinités sont élevées et dépassent alors 35 ‰ ainsi d'ailleurs que sur toute la largeur du plateau (radiale du 6 mai, figure 1.16), à l'exception d'une mince pellicule (moins de 10 m d'épaisseur) dont la dessalure est très forte au large (eaux du Congo) et beaucoup plus faible près des côtes (restes d'eaux guinéennes, influences continentales diverses, ...). Ces eaux chaudes et salées possèdent les caractéristiques des eaux tropicales de BERRIT et leur origine hauturière est attestée par leur salinité élevée ; sur le diagramme T-S de la figure 1.3 elles correspondent aux eaux équatoriales mais cette terminologie sous-entend une origine géographique improbable à Pointe-Noire.

Dans les derniers jours de mai la température chute brusquement de 2° C environ tandis que la salinité atteint son maximum annuel, proche de 36 ‰ en 1974 mais certaines années pouvant dépasser cette valeur. Ce maximum de salinité existe déjà très au-delà du plateau, vers 50 m de profondeur, en avril (figure 1.15). Début mai les salinités supérieures à 35,80 ‰ ont envahi presque tout le plateau et des valeurs de 36 ‰ sont mesurées sur les accores, à 50 m de profondeur. Ainsi l'installation de la G.S.F. est caractérisée par l'affleurement à la côte, sous l'effet d'un phénomène d'upwelling, de ces eaux salées, d'une température voisine de 20° C, dont l'origine sud est très improbable. Hydrologiquement elles s'apparentent tout à fait aux eaux subtropicales de la figure 1.3. La coupe de salinité au niveau

des 100 m tendrait à prouver que ces eaux proviennent, au moins en partie, du N-NW, donc probablement de la branche S-E du sous-courant de Lomonosov (cf. § 1.3). Une autre explication de ce maximum côtier de salinité en début de G.S.F., proposée par GALLARDO (1977), fait intervenir les vitesses verticales du vent. Aux ascendances positives correspondent les zones de divergence océanique et aux ascendances négatives les zones de convergence. C'est ainsi qu'en mai la vaste zone de convergence atmosphérique du sud-ouest du golfe de Guinée atteint son maximum d'extension tandis que se forme une divergence au sud-est du cap Lopez. L'action conjuguée de ces deux structures peut être la cause d'une extension vers l'est des eaux subtropicales du maximum de salinité.

La valeur du flux portant au S-SE, mesuré à la mi-juin, représente plus de 90 % des transports sur le plateau continental (GUILLERM, 1975). La thermocline s'est très atténuee et les salinités dépassent uniformément 35,80 ‰ au-dessus de 50 m (figure 1.17). Vers la mi-juillet ces eaux de plus de 35,80 ‰ de salinité refluent peu à peu vers le large tandis qu'apparaît une thermocline en surface (figure 1.18) ; le flux S-SE s'est beaucoup affaibli au-dessus du plateau (59 % du transport méridien selon GUILLERM, 1975). En même temps l'intensité de l'upwelling, tel que le révèlent les transports vers la côte, s'affaiblit en juillet (GALLARDO, com. pers., figure 1.12). Le refroidissement va se poursuivre en juillet et août tandis que les salinités décroissent faiblement ; nous pouvons parler d'eaux benguélénnes typiques. Les points T-S représentant alors les eaux du fond à la station côtière (figure 1.11) se situent très exactement dans la partie supérieure du segment figurant les eaux centrales de l'Atlantique sud sur le diagramme de la figure 1.3.

Le réchauffement relatif de fin août-début septembre est un phénomène très côtier (radiale du 2/9/74, figure 1.19). Les eaux qui apparaissent alors sont relativement moins salées, à température égale, que les eaux de P.S.F. et G.S.F., et confèrent au mois de septembre une originalité hydrologique que l'on retrouvera dans les peuplements zooplanctoniques. Sur la coupe thermique de la figure 1.19 on voit nettement la plongée des isothermes à proximité de la côte, contrariant tout enrichissement à partir d'eaux plus profondes et bloquant les eaux de surface à la côte. Elles constituent les "eaux froides" ou "eaux benguélénnes dessalées" du tableau 1.1. Parler d'eaux benguélénnes tendrait à leur attribuer une origine S-SE. En fait

nous pensons plutôt qu'elles résulteraient d'un mélange d'eaux benguéennes, dont elles possèdent partiellement les caractéristiques, surtout thermiques, et d'eaux peu salées (eaux guinéennes ?) provenant du N-NW, le long de la côte, après la disparition du front thermohalin du cap Lopez. Les précipitations sont effectivement maximales entre juin et août au fond du golfe de Guinée (cf. § 1.2) et les eaux dessalées qui se sont accumulées pendant la G.S.F. austral ne pourront s'écouler vers le sud qu'après la disparition du front et l'affaiblissement, tout au moins près des côtes, de la circulation N-NW. La grande dispersion des points T-S de septembre et d'une partie d'octobre 1974, est une autre preuve de l'instabilité de ces eaux issues de mélanges d'eaux benguéennes et, vraisemblablement, d'eaux guinéennes de P.S.C.. Enfin remarquons que, à peu près chaque année (figures 1.4 à 1.10), on observe vers la 37ème semaine (mi-septembre) un des plus faibles gradients thermique et halin (et donc de densité) fond-surface de l'année, observation venant conforter l'hypothèse disant que nous sommes alors en présence d'eaux de mélange. Enfin c'est en octobre-novembre que la proportion du flux dirigé vers la côte atteint ses plus faibles valeurs de l'année (figure 1.12).

Durant tout le mois de septembre et le début d'octobre, le réchauffement et la dessalure se poursuivent jusqu'à l'apparition des eaux guinéennes de P.S.C.. La radiale du 1/10/74 nous fournit un exemple de la situation existant à un moment de cette évolution : caux benguéennes en profondeur, mélangées en surface avec des eaux guinéennes, eaux du Congo au large, isothermes plongeant en divergeant au-dessus du plateau tandis que la thermocline reste très forte au niveau des accores et plus au large (figure 1.20).

La P.S.F., en décembre-janvier, peut être interprétée, dans une certaine mesure, comme le premier, le plus constant et le plus intense des refroidissements de saison chaude (P.S.C. et G.S.C.). Les points T-S qui figurent la P.S.F. sont parfaitement distincts, par la valeur des salinités, de ceux de G.S.F., dans une gamme de température donnée. Ils se situent approximativement dans le prolongement des points T-S des refroidissements de février et d'avril et les eaux de P.S.F. sont donc aussi celles de la thermocline, comme le montre la radiale du 02/1/74 (figure 1.13). Remarquons dans l'évolution quotidienne des températures et des salinités (figure 1.10), l'intensité décroissante des refroidissements interrompant le déroulement de la saison chaude 1973-74 ainsi que la relative régularité de leur espacement temporel (deux mois environ), suggérant un caractère ondula-

toire aux oscillations de l'immersion de la thermocline, responsables des refroidissements spondiques estivaux.

Les diagrammes T-S relatifs aux autres immersions montrent une influence croissante des dessalures et donc des perturbations locales. A 10 m elles affectent surtout les eaux de saison chaude tandis qu'en surface (figure 1.21) elles concernent aussi, en plus, le mois de septembre et certaines stations du mois d'août. En saison chaude, les eaux guinéennes sont, en outre, caractérisées par leur faible salinité et les campagnes du N.O. OMBANGO (DESSIER et PIANET, 1971) ont bien montré la dessalure superficielle générale des eaux du plateau congo-gabonais, ainsi que l'existence d'un gradient côte-océan croissant. Le rôle joué par les lagunes et les fleuves côtiers dans cette dilution est certainement très important. A Pointe-Noire, l'essentiel des dessalures est habituellement attribué au Congo ; il faut cependant remarquer que les plus faibles salinités de surface sont rencontrées pendant les deux saisons chaudes (cf. année moyenne, figure 1.4), coïncidant donc avec les maximums de précipitations et les crues des fleuves côtiers (tel le Kouilou).

L'arrivée depuis le large, sur la côte congolaise, des eaux fluviales du Congo est un phénomène tout à fait transitoire et épisodique. Nous avons vu qu'au large ces eaux étaient très facilement identifiables par leurs caractéristiques optiques. Il en va de même à la côte et une très faible salinité de surface (inférieure à 30 ‰), associée à un indice colorimétrique de 20 ou 21 dans l'échelle Uhl-Forel, sont les plus sûrs indices de la présence de ces eaux. La comparaison des courbes de l'évolution quotidienne des salinités (figure 1.10) et de l'indice colorimétrique de l'eau (figure 1.22), montre l'apparition certaine d'eaux du Congo à la station côtière, en octobre et novembre 1973, février, juin, août et septembre 1974, en tout une vingtaine de jours en treize mois.

Cette description détaillée du cycle saisonnier en 1973-74 a montré la complexité de l'hydroclimatologie de la station côtière de Pointe-Noire. Nous pouvons pour terminer passer en revue les principaux phénomènes à l'origine des situations saisonnières typiques.

La G.S.C. et plus généralement la saison chaude s.l., de septembre à mai, correspond à l'arrivée dans les couches superficielles, des eaux chaudes et dessalées que leur origine supposée (baie de Biafra au fond du golfe

de Guinée) a fait baptiser "eaux guinéennes" ; rappelons que cette hypothèse a récemment été combattue par WAUTHY (1977). Les oscillations verticales de la thermocline, alors bien marquée, sont responsables de l'aminissement de la couche superficielle chaude isotherme, conduisant aux refroidissements sporadiques qui viennent généralement interrompre la saison chaude, la P.S.F., dans cette interprétation, en constituant le premier et le plus intense.

L'installation de la G.S.F. est marqué par l'affleurement dans la zone côtière d'eaux très salées (salinité proche de 36 ‰) provenant vraisemblablement d'une branche sud du sous-courant de Lomonosov. Ces eaux chassent vers le large les eaux superficielles de fin de G.S.C.. Le flux général parallèle à la côte porte alors au sud. Au fur et à mesure qu'on avance dans la saison, la composante zonale du courant dirigée vers la côte et à laquelle on devait la situation d'upwelling de début de G.S.F., tend à s'affaiblir, en même temps que le flux sud. Vers la fin juillet le flux dominant s'inverse et devient nord et les eaux benguéléennes, venues du sud, envahissent peu à peu la zone côtière jusqu'au cap Lopez. C'est à cette époque de l'année que sont observées les plus basses températures.

Fin août-début septembre, des eaux venues du nord vont se mélanger à proximité de la côte aux eaux benguéléennes, en les réchauffant sensiblement : c'est l'époque de la transition vers la P.S.C. dont l'établissement est effectif vers la fin septembre, quand les eaux chaudes (eaux guinéennes) ont totalement chassé les eaux de G.S.F..

Les mécanismes responsables des phénomènes que nous avons faits intervenir dans notre interprétation du cycle hydroclimatologique, doivent être recherchés à l'échelle de tout l'Atlantique sud et restent encore mal connus. Les rôles du sous-courant équatorial et du courant de Benguela apparaissent essentiels.

1.5. SELS NUTRITIFS, PRODUCTION PRIMAIRE ET TENEUR EN OXYGENE

A LA STATION COTIERE (1969-1974)

Parmi les cinq facteurs susceptibles d'avoir une incidence sur la production primaire (d'après DUFOUR et MERLE, 1972), nous ne ferons ici état que du phosphate minéral dissous, le seul des éléments minéraux ayant été

dosé et que l'on puisse gagner à l'avant considérer comme indicateur des variations des autres éléments. Nous nous contenterons de dégager les traits généraux des variations saisonnières sur une année moyenne et d'examiner la richesse des catégories d'eau qui se succèdent pendant la période de référence 1973-74.

En ce qui concerne la production primaire, (biomasse phytoplanctonique et production primaire proprement dite), nous ferons principalement appel aux conclusions d'ordre général de DUFOUR et MERLE (1972). L'analyse qualitative des peuplements phytoplanctoniques, hors de notre compétence et pour laquelle les données sont discontinues et contestables, ne sera pas envisagée. On peut raisonnablement supposer que ces peuplements ne diffèrent pas sensiblement dans leur composition spécifique de ceux décrits en Côte d'Ivoire par REYSSAC (1970) et DANDONNEAU (1971), si ce n'est peut-être par les apports benguéléens.

1.5.1. Le phosphate minéral dissous

1.5.1.1. Variations saisonnières

Une année moyenne (1972-74) a été calculée sur les teneurs quotidiennes à 5 m, immersion où la série est la plus complète. Ces valeurs à 5 m apparaissent assez représentatives de toute la couche : elles sont intermédiaires entre celles à 0 m et celles à 17 m, avec lesquelles la corrélation est dans les deux cas de 0,94 (pour 294 couples).

On retrouve dans cette courbe moyenne (figure 1.24), les grandes lignes du cycle décrit par DUFOUR et MERLE (1972) : richesse maximum en saison froide, minimum pendant les saisons chaudes. Si nous comparons cette courbe moyenne avec celle relative à la température à 17 m (figure 1.4), l'existence d'une corrélation inverse est évidente. Après le minimum du début de G.S.C., en janvier-février, les teneurs augmentent régulièrement en même temps que se refroidissent peu à peu les eaux. Le caractère nettement bimodal de l'évolution des teneurs en phosphate durant la G.S.F. ne se retrouve pas dans celle des températures. On peut l'interpréter comme une conséquence de l'affaiblissement de la situation d'upwelling en juillet dont nous avons fait état précédemment (figure 1.12), lorsque la part du flux dirigé vers le nord l'emporte sur celle portant au sud. Ce fléchissement de la teneur

en phosphate au milieu de la G.S.F. apparaît mal dans les années individuelles par suite de la grande instabilité de ce paramètre et du manque de précision de ses dosages. Par contre les propriétés optiques de ces eaux de juillet (juillet 1974, par exemple, figure 1.22) caractérisent peut-être le mieux leur originalité à l'intérieur de la G.S.F..

La P.S.C. voit un nouveau minimum en octobre-novembre. Il correspond au retour des eaux guinéennes ainsi qu'à l'existence de structures hydrologiques s'opposant aux enrichissements (cf. § 1.4 et figures 1.19 et 1.20). Un nouveau pic fin décembre, précédé d'une hausse progressive, signale la P.S.F.. Si on admet que des concentrations de phosphate inférieures à 0,4 $\mu\text{atg/l}$ peuvent limiter la production primaire, on voit qu'en moyenne de telles valeurs sont observées principalement en début de G.S.C. et au milieu de la P.S.C.. Cependant on considère actuellement que la silice pourrait être, davantage que le phosphate minéral dissous, un facteur limitant dans la croissance du phytoplancton.

L'amplitude des fluctuations quotidiennes masque quelque peu l'évolution saisonnière (figure 1.23). Par contre l'étroite relation température-richesse en phosphate est bien conservée et tout refroidissement, principalement à 17 m, s'accompagne d'un accroissement concomitant de la teneur en PO_4^{--} ; la corrélation entre les valeurs quotidiennes de la température et la teneur en PO_4^{--} à 17 m atteint -0,64 (pour 295 couples de données) attestant ainsi que les upwellings, au sens large, constituent bien la principale source des enrichissements en phosphate.

1.5.1.2. Teneurs moyennes en PO_4^{--} des différentes catégories d'eau

Le cycle saisonnier de l'hydroclimat, résultant essentiellement sur la côte congolaise d'une succession de masses et catégories d'eaux, il convient d'examiner la richesse en PO_4^{--} de ces eaux. Nous prendrons comme référence les teneurs à 17 m, immersion le plus souvent située au-dessous du 1 % de pénétration de la lumière incidente en surface et où l'activité photosynthétique ne peut être que négligeable voire nulle. Les teneurs moyennes sont rassemblées dans le tableau 1.2.

Les eaux guinéennes et les eaux benguélonnes dessalées qui apparaissent en septembre sont, avec moins de 0,50 $\mu\text{atg/l}$, les plus pauvres tandis

que les concentrations les plus élevées sont observées dans les eaux de G.S.F. : eaux subtropicales du début ($1,61 \mu\text{atg/l}$), et eaux benguéléennes, plus ou moins issues de l'eau centrale de l'Atlantique sud, de la seconde moitié de la saison ($1,08 \mu\text{atg/l}$). Les eaux d'une température inférieure à 24°C que l'on trouve en P.S.F. et lors des upwellings de G.S.C., et qui, comme nous l'avons vu, correspondent à une remontée de la thermocline, sont, quant à elles, moyennement riches ($0,60 \mu\text{atg/l}$) du même ordre que les eaux dites équatoriales. Les eaux de septembre et octobre 1974 ont une richesse intermédiaire ($0,78 \mu\text{atg/l}$) entre celle des eaux benguéléennes de la fin de la G.S.F. et des eaux guinéennes que l'on trouvera en P.S.C., autre indice qu'elles résultent bien d'un mélange de ces deux catégories d'eaux.

A côté des upwellings, les apports terrigènes peuvent constituer une autre source d'enrichissement. En fait on constate que la teneur moyenne en PO_4^{--} des eaux superficielles dont la salinité est inférieure à 30‰ , que la température soit ou non supérieure à 24°C , reste très proche ($0,30$ - $0,40 \mu\text{atg/l}$) de celle des eaux guinéennes de surface.

1.5.2. Variations saisonnières de la concentration en chlorophylle a

Les fluctuations de la concentration en chlorophylle a nous fournissent une image approximative de celles de la biomasse phytoplanctonique. Les teneurs moyennes en chlorophylle varient selon un rythme saisonnier calqué, dans ses grandes lignes, sur celui des phosphates ; deux minimums en début de G.S.C. et au milieu de la P.S.C., deux maximums au début et à la fin de la G.S.F., séparés par un fléchissement en juillet (MERLE et GUILLEM, 1975). Ces résultats sont parfaitement en accord avec ceux de BERRIT et TROADEC (1960), observant aussi, en G.S.F., un double maximum de la concentration moyenne par mois en chlorophylle, calculée sur quatre ans, bien que la méthode de dosage ait été différente. Remarquons pour terminer la grande variabilité temporelle et verticale des teneurs en chlorophylle.

1.5.3. Production primaire

La liaison avec la concentration en phosphate minéral dissous est très significative : $r = 0,61$, pour 49 couples (DUFOUR et MERLE, 1972). Les fluctuations au cours d'une année moyenne de la production primaire, intégrée

sous un mètre carré, rappelle celle de PO_4^{3-} et de la chlorophylle. La fréquence, seulement hebdomadaire, des mesures de productivité, par ailleurs très variables d'une station à l'autre (ainsi que vraisemblablement les imperfections de la méthode du radiocarbone), ne laisse subsister dans la courbe moyenne (figure 1.25) que les tendances générales : productivité minimale des eaux de G.S.C. et P.S.C., maximum en fin de G.S.F., c'est-à-dire dans les eaux benguéennes issues de l'eau centrale de l'Atlantique sud.

La répartition verticale de la production primaire diffère aussi selon la saison : en saison chaude la limpidité relative des eaux guinéennes autorise souvent une activité photosynthétique jusqu'au fond alors qu'en G.S.F. celle-ci est généralement localisée dans les deux ou trois premiers mètres et devient nulle au-dessous de dix mètres (DUFOUR et MERLE, 1972). La production primaire est très significativement corrélée en G.S.F. avec la teneur en chlorophylle a ; la considération des rapports production/chlorophylle a montre un taux de renouvellement de l'ordre de 42 h, en G.S.F., environ deux fois plus rapide qu'en G.S.C. (les calculs de DUFOUR et MERLE portant sur la G.S.C. 1970, où les eaux guinéennes furent très abondantes, reflètent toutefois une situation assez éloignée de la moyenne 1969-74).

DUFOUR et MERLE (1972) ont tenté d'estimer pour la période allant de mai 1969 à avril 1970 la production annuelle nette ; leur évaluation donne 148 g de carbone par mètre carré de surface. En appliquant la même procédure de calcul aux données moyennes, nous obtenons 167 g, valeur légèrement supérieure tenant mieux compte de la situation moyenne de P.S.F. et G.S.C.. Remarquons que DANDONNEAU (1973) chiffre à 169 g de $\text{C}/\text{m}^2/\text{an}$ la production primaire moyenne à la station côtière d'Abidjan, valeur très voisine de la notre.

1.5.4. Teneur en oxygène

Très schématiquement, les concentrations dans la couche de surface varient peu tandis qu'elles subissent aux autres niveaux une chute régulière d'avril à fin août, chute d'autant plus intense que l'on considère un niveau profond. C'est ainsi qu'en fin de G.S.F. la teneur en oxygène tombe à moins de 2 ml/l au fond. La remontée début septembre est très brutale et intéresse toute la couche.

A N N E X E 1.1

PAYSAGE HYDROLOGIQUE RENCONTRE AU COURS DES CAMPAGNES DU N.O.

ANDRE NIZERY (PERIODE 1970-1972)

Il s'agit ici de replacer dans le contexte hydroclimatologique général décrit précédemment, la situation rencontrée durant les campagnes du N.O. ANDRE NIZERY au cours desquelles furent effectuées une partie des récoltes zooplanctoniques utilisées dans cette étude.

A.1.1.1. Grande Saison Chaude - Nous avons vu qu'à la station côtière de Pointe-Noire les situations les plus typiques de G.S.C. étaient, en moyenne, observées en début de saison, de fin janvier à mars. Deux campagnes se sont déroulées à cette époque de l'année : NIZ 03-71 (mars 1971), entre Pointe-Noire et Lobito, et NIZ 03-72 (mars 1972), entre Pointe-Noire et Libreville.

NIZ 03-71 - En mars 1971 les températures sont, à la station côtière, très proches des valeurs moyennes et au large de l'Angola elles sont, en surface, du même ordre de grandeur : de 27,0 - 27,5° C à la côte, pour une salinité de plus de 33 ‰, elles s'élèvent à 29° C au niveau des accores (salinité inférieure à 32 ‰), par suite de la persistance de petits upwellings côtiers, plus ou moins marqués selon les régions (figure 1.26). Les eaux guinéennes, à peu près isothermes, recouvrent presque toute la région ; leur épaisseur, qui atteint 20 à 30 m sur les fonds de 1 000 m, où elles sont séparées des eaux sous-jacentes par une thermocline bien marquée, diminue vers la côte, en même temps que remonte la thermocline.

NIZ 03-72 - Pendant la G.S.C. 1972 à Pointe-Noire les eaux sont restées anormalement froides pour la saison, par suite de l'absence presque complète d'eaux guinéennes. Cette situation est générale en mars 1972 au sud de l'embouchure de la Nyanga (3° S), en deçà des 1 000 m, avec des températures de l'ordre de 26° C en surface et des salinités dépassant souvent 35 ‰ (figure 1.28), caractéristiques qui sont celles des eaux tropicales de BERRIT (cf. diagramme T - S, figure 1.3). Une coupe bathythermique sur les fonds de 50 m, montre l'absence de thermocline nette en cette région.

Au nord du 3ème parallèle on retrouve les eaux guinéennes, ($S < 34 \text{ ‰}$ et $T > 28^\circ \text{ C}$) en même temps que se renforce la thermocline qui atteint son maximum d'intensité au large de Libreville.

A partir d'avril, à Pointe-Noire, les caractéristiques estivales de l'hydroclimat ont tendance à s'affaiblir : remplacement des eaux guinéennes par les eaux tropicales, upwellings temporaires, La campagne NIZ 04-71, de fin avril 1971, illustre cette évolution. Si les eaux superficielles possèdent encore des caractéristiques d'eaux guinéennes, une coupe bathythermique au niveau de l'isobathe 50 m fait apparaître une remontée des isothermes vers le sud en même temps que la thermocline tend à s'affaiblir.

A.1.1.2. Grande Saison Froide - Avec la campagne NIZ 08-72 (juillet 1972), nous avons un aperçu des conditions de milieu de la G.S.F., entre Pointe-Noire et Libreville (figure 1.29). Au sud du 2ème parallèle la thermocline, peu marquée, affleure la surface ; les salinités superficielles sont relativement élevées avec, au sud de l'embouchure de la Nyanga, une dessalure modérée provoquée vraisemblablement par le Congo et les fleuves côtiers. Les températures peuvent être inférieures à 20° C au voisinage des côtes tandis qu'elles dépassent 21° C et même 22° C sur les accores. Le front du cap Lopez se manifeste par un gradient thermique horizontal croissant entre 2° S et l'équateur où une forte thermocline isole entre 30 - 40 m et la surface des eaux guinéennes à plus de 25° C . Les isothermes restent malgré tout peu serrés au niveau du front ; une telle campagne ne peut fournir qu'une image grossière moyenne d'une structure hydrologique aussi instable et fluctuante qu'une zone frontale.

A.1.1.3. Petite Saison Chaude - Trois campagnes se sont déroulées en cette saison.

NIZ 04 et NIZ 05-70 nous fournissent une vue d'ensemble d'une situation typique de P.S.C., de Benguela à Libreville (figure 1.31). Les températures superficielles varient peu dans l'ensemble de la région. La thermocline, forte et profonde à la latitude de Libreville, s'affaiblit peu à peu vers le sud (mais aussi du large vers la côte), tandis que les eaux guinéennes disparaissent pour être remplacées par des eaux plus salées au sud de Loanda (eaux tropicales).

Avec NIZ 13-71 (octobre 1971), nous ne retrouvons pas exactement la situation décrite précédemment entre Pointe-Noire et le cap Lopez. A l'exception de l'extrême sud de la zone, les températures sont partout supérieures à 25° C mais les salinités, proches de 35 ‰, font penser davantage à des eaux tropicales qu'à des eaux guinéennes. Ces dernières ne sont bien développées qu'au nord du cap Lopez où la thermocline, très forte, se situe uniformément vers 50 m de profondeur jusqu'à l'estuaire du Cameroun (figure 1.30).

A.1.1.4. Petite Saison Froide - Nous avons vu qu'à Pointe-Noire cette saison était l'objet d'une grande variabilité annuelle, tant dans sa durée que dans son intensité. Elle fut très brève mais forte en 1970-71 et exceptionnellement prolongée en 1971-72. Trois campagnes se sont déroulées en P.S.F. : NIZ 01-71 en janvier 1971, et NIZ 14 et NIZ 15-71 en novembre et décembre 1971. Durant NIZ 01-71, de Pointe-Noire à 3° S, régnent des conditions de P.S.F. typiques : malgré une température de surface relativement élevée, la thermocline affleure. Plus au nord elle s'enfonce peu à peu, isolant au-dessus d'elle des eaux guinéennes dont le développement vertical ne dépasse pas une vingtaine de mètres sur les fonds de 50 m, à la latitude de Libreville (figure 1.32) ; ceci nous montre le caractère relativement régional de l'apparition de la P.S.F. fin 1970. Pendant NIZ 14 et NIZ 15-71, le refroidissement intéresse tout le plateau, de l'Angola au sud du cap Lopez. L'upwelling apporte à la côte les eaux les plus froides ; sa limite nord est marquée par un front thermohalin (figures 1.27 et 1.33) rappelant tout à fait celui qui s'établit en G.S.F. dans cette même région. Au nord de ce front nous retrouvons d'ailleurs les eaux guinéennes.

A N N E X E 1.2

DESCRIPTION MATHÉMATIQUE DU CYCLE HYDROCLIMATIQUE ANNUEL MOYEN

POUR LA PÉRIODE 1969-1974

A.1.2.1. Introduction. Position du problème

Dans la description de l'hydroclimat pour la période octobre 1973-octobre 1974, que nous avons tentée dans le paragraphe 1.4.2.3, nous avons dû pratiquement nous limiter à l'examen de la température et de la salinité à un seul niveau d'observation, 17 m, servant de référence ; cette profondeur avait été choisie afin de minimiser le plus possible les perturbations affectant les couches superficielles, dont la nature et l'importance pourraient cependant constituer un caractère saisonnier intéressant. On procède généralement de même dans les études hydroclimatologiques, en négligeant ainsi une masse considérable d'informations constituées par les autres niveaux d'observation mais aussi par d'autres paramètres non conservatifs tels l'oxygène, les sels nutritifs, l'UAO, la teneur en chlorophylle, etc... Il pourra arriver que l'on recoure à tel ou tel de ces facteurs pour faire ressortir l'originalité d'une partie quelconque du cycle (milieu de la G.S.F. par exemple).

Afin de réduire la masse trop abondante des données, le calcul d'une année moyenne constitue aussi fréquemment l'étape préalable à la description du cycle hydroclimatologique ; on risque ainsi de se voir priver de certaines valeurs extrêmes prises par les paramètres, valeurs dont la rareté ne signifie pas forcément le manque d'intérêt (nous pensons par exemple aux fortes salinités souvent observées lors de la transition G.S.C.-G.S.F.).

Certaines populations peuvent parfois, dans notre cas, venir très fortement caractériser une partie quelconque du cycle du zooplancton. Dans cette éventualité la recherche d'une liaison avec un événement simultané affectant le milieu n'aboutit par forcément ; on peut alors invoquer l'insuffisance de l'analyse du milieu, particulièrement du nombre de paramètres pris en compte, ainsi que l'incapacité de l'esprit humain à dominer une information excessive.

Ces constatations conduisirent à rechercher un moyen d'utiliser le maximum de l'information disponible. Les méthodes d'analyse multivariable nous offrent les outils mathématiques susceptibles de satisfaire cette exigence (cf. troisième partie).

A.1.2.2. Constitution du tableau des données

Dans la troisième partie nous passons rapidement en revue les méthodes d'analyse factorielle. Tout comme pour l'étude du cycle moyen du zooplankton, nous adoptons ici un point de vue strictement descriptif, sans rechercher d'inférences mathématiques sous-jacentes. Nous disposons de six paramètres : $T^{\circ} C$, $S^{\circ}/_{\infty}$, teneur en oxygène, teneur en phosphate minéral dissous, teneur en chlorophylle a et UAO, mesurés à quatre niveaux. Le manque d'homogénéité de ces paramètres nous incite à recourir à un codage préalable. Nous avons adopté la semaine comme observation élémentaire. Après codage des six paramètres aux quatre niveaux de mesure (0, 5, 10 et 17 m), nous aboutissons à un tableau de contingence de 52 colonnes représentant les semaines, et 96 lignes représentant les variables, c'est-à-dire le nombre total des modalités retenues pour les paramètres (cf. tableau 1.3 et figure annexe).

L'analyse des correspondances est parfaitement adaptée au traitement d'un tel tableau et c'est à elle que nous avons recouru (on trouvera dans la troisième partie les justifications d'un tel choix). La représentation duale qu'elle autorise - les points-variables occupent les barycentres des points-observations qui les contiennent et réciproquement - facilite l'interprétation des résultats et permet de reconnaître graphiquement les facteurs caractéristiques de telle ou telle période du cycle.

Tout comme pour le cycle moyen du zooplankton, le codage des paramètres conduisant à la constitution du tableau de contingence, est une étape essentielle dont dépend le succès du traitement ultérieur et qui appelle quelques commentaires.

Le diagramme T - S temporel facilite grandement l'identification et la définition des masses et catégories d'eau entrant dans la description saisonnière de l'hydroclimat d'une région (cf. § 1.4). Il nous a donc semblé intéressant de ne pas chercher à dissocier les deux paramètres T et $S^{\circ}/_{\infty}$ lors du codage. Nous avons donc effectué un découpage du plan T - S (chaque

fragement de ce plan constituant, pour un niveau déterminé, une variable, cf. tableau 1.3 et figure annexe) en nous inspirant directement de l'analyse détaillée menée, principalement, dans le paragraphe 1.4.2.3 et en nous aidant, pour fixer les limites des secteurs du plan T-S, des figures 1.3, 1.11 et 1.21, ainsi que du tableau 1.1. Le recours aux seuls diagrammes T-S des figures 1.11 et 1.21 peut être critiqué car ceux-ci ne concernent qu'une année d'observations, cependant la figure 1.3 et le tableau 1.1 prouvent la réalité des masses et catégories d'eau à une plus grande échelle spatio-temporelle. Il est vraisemblable que ce codage pourrait être amélioré, particulièrement au niveau des limites dans les fortes salinités, en considérant la totalité des données T-S disponibles.

Le codage des données T-S auquel nous nous sommes livrés revient à introduire dans l'analyse une information supplémentaire que l'on peut suspecter d'être quelque peu subjective puisqu'issue de l'expérimentateur, ce qui va à l'encontre de ce qu'on attend généralement d'une analyse multivariable mythique. Ici l'emploi de l'analyse des correspondances vise principalement à maîtriser la totalité des données disponibles, l'expérimentateur voyant son rôle renforcé par son intervention, essentielle, au niveau de l'élaboration des variables entrant dans l'analyse mathématique ; nous verrons l'heuristica de ce procédé.

Le codage des autres paramètres posait moins de problèmes. Une certaine imprécision entrant dans leur estimation, nous nous sommes contentés de diviser leur plage de variation en 3 ou 4 intervalles (voir le tableau 1.3 pour les bornes), regroupant chacun un nombre d'observations voisin et correspondant grossièrement aux valeurs saisonnières moyennes (G.S.C., G.S.F. et petites saisons).

A.1.2.3. Résultats

Nous nous sommes limités aux cinq premiers facteurs représentant 72,6 % de la variance (respectivement, 42,6, 10,5, 10,1, 5,4 et 4,0 %). A partir de l'examen des projections des points observations (semaines) sur les plans formés par les axes factoriels pris deux à deux, nous tenterons de dégager les structures du cycle en nous efforçant, grâce à la représentation dual, d'identifier les facteurs responsables.

Axes 1 et 2

La projection des points d'observations dans les plan 1-2 (figure 1.34 A) nous fournit une représentation de la structure du cycle parfaitement cohérente. Elle nous permet, en particulier, une visualisation synthétique des grands traits de l'hydroclimat que nous nous sommes efforcés de dégager dans le paragraphe 1.4. Le premier facteur oppose les deux grandes saisons, G.S.C. et G.S.F., tandis que le second fait ressortir la P.S.C. et dissocie les évolutions G.S.C. - G.S.F., d'une part, et G.S.F. - P.S.C. d'autre part.

La G.S.C. commence en janvier (semaine 2) et conserve jusque début avril une grande stabilité (semaine 14) ; tout au plus peut-on déceler une faible différence entre les mois de février, où elle semble culminer, et mars. La structure dégagée montre nettement qu'à partir de la semaine 15 (mi-avril) les conditions de G.S.C. commencent à s'altérer, tout d'abord lentement et irrégulièrement, avec retours eventuels à une situation estivale plus marquée, puis rapidement à partir de début juin où on fait généralement commencer la G.S.F..

Durant tout le mois de juin on voit s'intensifier les conditions hivernales. En juillet, à partir de la semaine 26, l'évolution se fait plus tôt selon l'axe 2 jusqu'en août où nous atteignons le maximum de l'intensité de la G.S.F.. Ainsi la G.S.F. est-elle marquée d'une évolution interne très nette et apparaît de ce fait beaucoup moins homogène que la G.S.C., tout au moins dans le plan 1-2. L'opposition entre le début de la saison (juin) et la fin (août) est évidente, le mois de juillet apparaît dans ce schéma comme une période transitoire.

La transition qui aboutit à la P.S.C. intervient brutalement au cours de la 1ère quinzaine de septembre (semaines 35 à 37). Ensuite cette évolution estivale se ralentit tout en se prolongeant jusque fin octobre où les semaines 43 et 44 marquent le maximum de la P.S.C.. De la semaine 46 (mi-novembre) à la semaine 2 (mi-janvier), nous sommes en P.S.F., dont la durée atteint au plus deux mois ; les semaines 52 et 1 apparaissent comme les plus caractéristiques (les plus permanentes) de la saison. La proximité dans le plan 1-2 (cf. figure 1.34 A) des configurations de la P.S.F. et de la fin de la G.S.C. (semaines 15 à 22), pendant laquelle on voit se dégrader peu à peu la situation estivale, paraît confirmer l'hypothèse, que nous avons

avancée dans le paragraphe 1.4, d'une parenté entre les refroidissements de P.S.F., et ceux, moins prononcés et irréguliers, de G.S.C.. Ces derniers, d'une certaine façon, pourraient apparaître comme les prémisses de la G.S.F. (mais sont en fait de nature différente).

Avec la représentation duale des variables (figures 1.34 B et C) nous pouvons essayer de reconnaître les facteurs responsables des structures du cycle dégagées par l'analyse. La G.S.C. typique (semaines 3 à 14) est surtout caractérisée par les eaux les plus chaudes et dessalées et, en ce qui concerne les facteurs non conservatifs, par des teneurs en oxygène moyennes, plus particulièrement dans les niveaux inférieurs, et surtout par les valeurs minimales des teneurs en chlorophylle a et phosphate minéral dissous, ceci dans toute la couche. Vers la fin de la saison on voit tout d'abord apparaître les eaux équatoriales (semaine 6) puis, en profondeur, les eaux subtropicales. C'est l'UAO qui, pour les facteurs non conservatifs, apparaît la plus caractéristique de cette période de transition ; ses valeurs augmentent progressivement en commençant par les niveaux inférieurs. Le début de la G.S.F. doit, d'un point de vue hydrologique, à peu près exclusivement son originalité à la présence des eaux subtropicales qui gagnent peu à peu les niveaux superficiels. Le fait peut-être le plus intéressant de la G.S.F. est que les eaux les plus riches en PO_4^{3-} et en chlorophylle a se rencontrent au début et à la fin de la saison et non seulement en août où l'arrivée des eaux benguéennes marquent le plus fort de la saison. Cette dernière période est caractérisée par les plus fortes UAO, principalement dans la couche de surface.

Septembre et la transition G.S.F. - P.S.C. ne doivent leur spécificité qu'à la présence des eaux froides dessalées que nous avons vues sur le diagramme T - S établir la liaison entre les eaux benguéennes de fin de G.S.F. et les eaux guinéennes de P.S.C. sensiblement plus froides que celles de G.S.C.. Remarquons que les plus fortes teneurs en oxygène, particulièrement au fond, sont caractéristiques de la P.S.C..

La P.S.F., qui ne contribue que pour 2 % à la définition du plan factoriel 1-2, ne présente guère d'originalité hydrologique tandis que les facteurs non conservatifs prennent généralement des valeurs moyennes.

Axes 2 et 3

La structure du cycle telle que nous venons de la décrire dans le

plan 1.2 éclate complètement. La configuration saisonnière se trouve renforcée et, surtout, le 3ème facteur opère une coupure extrêmement nette entre le début et la fin de la G.S.F. dont les 14 semaines contribuent pour près de 50 % à la définition de l'axe 3 (figure 1.35 A). La configuration duale des variables n'apporte pas de faits nouveaux.

Axes 3 et 4

Le 4ème facteur met nettement en évidence l'individualité du mois de septembre qui se trouve dissocié du reste de la P.S.C.. Un fait très important, dont nous reparlerons dans la troisième partie à propos du cycle moyen du zooplancton, est l'originalité présentée par la 37ème semaine (figure 1.35 B), que seule l'analyse multivariable à partir des paramètres du milieu, nous aura permis de déceler. Notons que cette 37ème semaine contribue pour 19,8 % à la définition du 4ème axe.

A.1.2.3. Conclusions

Nous discutons à la fin de la troisième partie de l'aspect méthodologique de la description mathématique du cycle du zooplancton à la station côtière. Nos conclusions pourraient être reprises ici. Nous venons de montrer que les méthodes d'analyse multivariable, particulièrement l'analyse des correspondances, pouvaient permettre sous certaines conditions (longue série temporelle d'observations, réflexion préalable au codage des paramètres, ...), de décrire de façon synthétique le cycle hydroclimatologique.

Grâce à l'analyse des correspondances l'étude du cycle hydroclimatologique moyen a pu se faire en utilisant la totalité des données disponibles sur l'environnement, tant physicochimique que biologique. Les configurations des points d'observations (semaines) projetées sur les plans factoriels formés par les quatre premiers axes (totalisant 68,6 % de la variance totale) combinés 2 à 2, nous ont fourni une description synthétique très détaillée. Certains phénomènes non décelés (singularité de la 37ème semaine par exemple) ou très difficilement mis en évidence (division de la G.S.F. en deux parties) par l'étude classique analytique menée précédemment sont clairement apparus.

La constitution d'un tableau de départ significatif n'aura été pos-

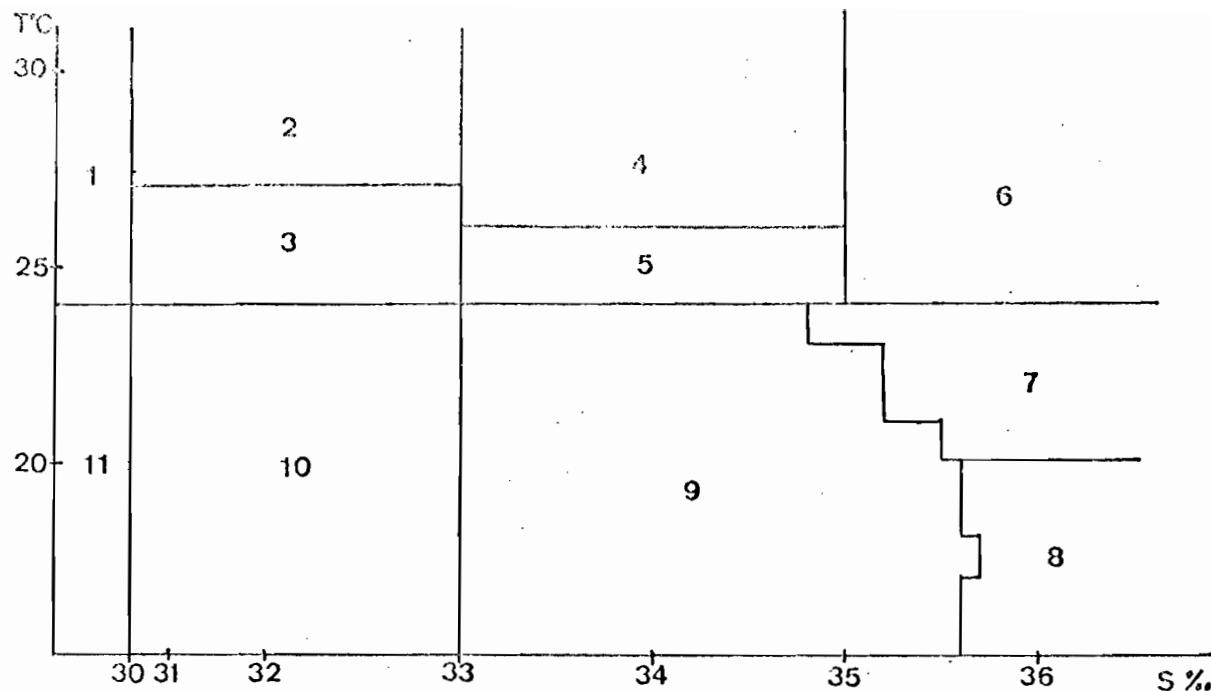
sible que plus que nous disposions de six années d'observations, dont trois quasi-quotidiennes. D'autre part, le codage des données, particulièrement des données T-S, est revenu à introduire préalablement à l'analyse une information supplémentaire relativement élaborée, fruit de la réflexion de l'expérimentateur. L'analyse multivariable redevient alors réellement un outil dont la puissance perd enfin son caractère thaumaturgique (BLANC et LAUREC, 1976).

Classification de BERRIT	Subdivisions tenant compte des influences locales	Terminologie employée insistant sur les influences locales (DUFOUR et MERLE, 1972)
Eaux Guinéennes (T > 24° C ; S < 35 °/oo)	Eaux Guinéennes dessalées Eaux Guinéennes du large	Eaux Guinéennes dessalées (T > 24° C, eaux dessalées) Eaux chaudes du large (eaux du large et T > 24° C)
Eaux Tropicales (T > 24° C ; S > 35 °/oo)	Eaux Tropicales (du large)	
Eaux Benguéléennes (T < 24° C ; S > 35 °/oo)	Eaux Benguéléennes du large Eaux Benguéléennes dessalées	Eaux Benguéléennes du large (eaux du large et T < 24° C) Eaux Benguéléennes dessalées (T < 24° C ; eaux dessalées)
Eaux froides dessalées (T < 24° C ; S < 35 °/oo)	Eaux froides dessalées	

TABLEAU 1.1 : Catégories d'eaux à la station côtière
(D'après DUFOUR et MERLE, 1972)

CATEGORIES D'EAU A 17 m		n	\bar{m} $\mu\text{atg/l}$	s	
T > 24° C	S < 35 °/oo	Eaux guinéennes	67	0,47	0,26
T > 24° C	S > 35 °/oo	Eaux équatoriales	11	0,68	0,19
T < 24° C	S > 35,80 °/oo	Eaux subtropicales	29	1,01	0,28
18,5° C < T < 24° C	35,00 °/oo < S < 35,80 °/oo	"Eaux de la thermocline"	95	0,60	0,27
T < 18,5° C	S > 35 °/oo	Eaux benguéléennes (début eau centrale Atlantique S)	48	1,08	0,23
T < 24° C	S < 35 °/oo	Eaux froides dessalées	16	0,47	0,13
Septembre-octobre 1974	T < 24° C	Eaux de transition G.S.F.- P.S.C.	46	0,78	0,37

TABLEAU 1.2 : Teneurs moyennes en P minéral dissous des différentes catégories d'eau à la station côtière de Pointe-Noire (n = nombre d'observations,
 \bar{m} = moyenne, s = écart-type).



niveau en m.	Diagramme T-S (cf. fig.)											
	I ○	2 □	3 ○	4 □	5 ▽	6 ▼	7 △	8 ▲	9 +	10 X	II °	
0	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	II	
5	I2	I3	I4	I5	I6	I7	I8	I9	20	2I	22	
10	23	24	25	26	27	28	29	30	3I	32	33	
I7	34	35	36	37	38	39	40	4I	42	43	44	

niveau en m.	Oxygène ml/l			P μatg/l			Chl a mg/m ³			U.A.O. ml/l			
	<3 ○	3-5 ○	>5 ○	<0.4 △	0.4- ▽	0.75 ▽	<1.0 △	-3.0 ▽	1.0 △	>3.0 ▽	0-I +	>I-2 +	>2-3 □
0	45	46	47	57	58	59	69	70	7I	8I	82	83	84
5	48	49	50	60	6I	62	72	73	74	85	86	87	88
10	5I	52	53	63	64	65	75	76	77	89	90	9I	92
I7	54	55	56	66	67	68	78	79	80	93	94	95	96

Annexe 2 - Tableau I.3 : codage des données.

DEUXIÈME PARTIE

ETUDE AUTECOLOGIQUE DE QUELQUES TAXONS PRINCIPAUX

2.1. INTRODUCTION

La plupart des études autécologiques portant sur le zooplancton qui furent menées dans l'Atlantique intertropical (NETO et PAIVA, 1966 ; SEGUIN, 1966 ; BINET et DESSIER, 1971 ; BAINBRIDGE, 1960a) suivirent une démarche analytique (tout au moins dans un premier temps). Elles ont comme point de départ une station côtière ou une radiale côte-océan, suivies avec une périodicité au plus hebdomadaire. Les fluctuations saisonnières d'abondance des divers taxons (essentiellement des copépodes mais aussi divers groupes zooplanctoniques), rapprochées de cycle hydroclimatologique, permettent de dresser, pour chacun d'entre eux, un profil écologique sommaire. Il était exclu dans le cadre de cette étude de nous livrer, pour chaque taxon inventorié, à une telle analyse. Plus de 150 espèces de copépodes ont été identifiées mais les informations disponibles pour chacune d'entre elles sont très disparates, à la limite simplement qualitatives (présence ou absence dans une récolte).

Les travaux antérieurs avaient permis de reconnaître l'importance d'un certain nombre de taxons, d'après leur abondance dans les récoltes et leurs caractéristiques écologiques marquées. Ce sont eux qui ont davantage retenu notre attention lors des dépouilllements et c'est de certains d'entre eux qu'il sera question dans ce chapitre (l'accent étant mis sur les espèces de copépodes).

Nous examinerons tour à tour :

- Undinula vulgaris
- Calanoides carinatus et Eucalanus monachus
- Eucalanus pileatus
- Paracalanus scotti et Oithona nana

- Centropages furcatus et Centropages chierchiai
- Pseudodiaptomus serricaudatus
- Temora stylifera et Temora turbinata
- Evadne spp. et Penilia avirostris
- Lucifer faxonii

Nous avons été amenés à rapprocher, pour diverses raisons (espèces appartenant à un même genre ou groupe zoologique, ou possédant certaines similitudes biologiques et écologiques), certains taxons dans l'exposé.

Nous avons cherché à obtenir une connaissance plus précise de leur écologie, à une plus vaste échelle géographique (répartition géographique saisonnière) ou temporelle (variations inter-annuelles à l'intérieur d'une série de six années d'observations). La diversité des exigences écologiques manifestées par ces taxons à travers les résultats des travaux antérieurs, nous permettra de reconnaître les facteurs essentiels régissant la structure et l'évolution des peuplements des régions étudiées et facilitera l'interprétation des résultats des analyses globales de la troisième partie.

La biologie des espèces tropicales (structure des populations, cycle biologique, production, etc...), tout au moins dans cette région de l'Atlantique, a généralement été plus ou moins négligée. Dans la mesure du possible, quand les données disponibles le permettront, nous nous efforcerons d'apporter des informations de cette nature.

Nous avons négligé, dans une partie de nos récoltes (campagnes de l'ANDRE NIZERY) et en dépit de leur importance, les chaetognathes ayant par ailleurs fait l'objet d'autres travaux, ainsi que les euphausiacés, très mal échantillonnées par les engins de pêche utilisés mais pour lesquelles nous disposons de données non publiées, recueillies sur la Radiale de Pointe-Noire en 1968-1968.

2.2. MATERIEL UTILISE

Les données utilisées dans cette étude proviennent de l'examen d'environ 1 700 récoltes de zooplancton qui furent réalisées à l'aide d'un filet WP2 standard utilisé verticalement du fond, ou de 200 m, à la surface. Ces prélèvements se répartissent selon quatre ensembles qui sont :

2.2.1. Station côtière de Pointe-Noire

Cette station est située à l'extrémité d'un wharf minéralier sur un fond moyen de 17 m (position $4^{\circ} 49,2$ S et $11^{\circ} 50,3$ E). Elle a été visitée régulièrement depuis avril 1969. La fréquence des prélevements (dont les dépouilllements ont été interrompus depuis décembre 1974) a subi durant cette période diverses modifications résumées dans le tableau ci-dessous :

P E R I O D E	Fréquence des prélevements
avril 1969 - mai 1970	bi-hebdomadaire
juin 1970 - septembre 1973	hebdomadaire
octobre 1973 - octobre 1974	quotidienne
depuis novembre 1974	hebdomadaire

Les pêches zooplanctoniques, trois traits verticaux fond-surface, ont été effectuées le matin entre 07 et 08 heures. Le volume filtré théorique, estimé d'après le parcours linéaire du filet, était voisin de 4 m^3 mais il est vraisemblable que le volume réel a été souvent supérieur à cette valeur par suite des courants, plus ou moins forts, animant, principalement, la couche superficielle (jusque vers 5 - 10 m), en faisant dériver le filet. La vitesse de remontée était d'environ 1 m par seconde. Outre ces récoltes de zooplankton diverses mesures d'hydrologie, la teneur en phosphate minéral dissous et la production primaire ont aussi été faites à divers niveaux (cf. première partie).

2.2.2. Radiale de Pointe-Noire (RPN)

Le zooplankton observé à la station côtière située sur de petits fonds et très fortement soumise aux influences continentales ainsi qu'au maximum des effets des upwellings (existence quasi permanente d'un gradient côte-océan de température croissante), temporaires ou permanents selon les saisons, pourrait n'être que peu représentatif des peuplements de l'ensemble du plateau. Cette radiale était donc destinée à déterminer les effets sur la faune zooplanktonique (principalement des copépodes) du gradient

côte-océan à travers ses diverses manifestations : profondeur, apports terrigènes, intensité des variations saisonnières, et tester ainsi la représentativité de la station côtière. Elle a été parcourue 11 fois entre mai et octobre 1974. La première station était située sur les fonds de 30 m et les autres, espacées entre elles d'environ 3 milles, vers les fonds de 43, 55, 70, 85, 100, 120 et 250 m. Quelques stations supplémentaires situées plus au large au niveau de la pente continentale (dont l'amorce se trouve devant Pointe-Noire vers l'isobathe 120 m) ont été visitées irrégulièrement.

2.2.3. Séries de pêches verticales au filet fermant

Une vingtaine de séries de pêches au moyen d'un filet muni d'un dispositif de fermeture de type Hensen ont été effectuées à peu près aux mêmes dates que les radiales, dans leur prolongement, au-dessus des fonds de 800 - 1 000 m, parfois au-delà.

Sept de ces séries ont constitué un cycle nycthéméral les 13 et 14 mai 1974 tandis que les autres étaient effectuées vers le milieu du jour ou de la nuit. Théoriquement, les couches d'eau échantillonées se situaient entre les immersions 0 - 50 (0 - 30 et 30 - 50 m pour une série), 50 - 100, 100 - 200, 200 - 300, 300 - 500 et 500 - 800 (parfois 500 - 1 000) mètres. L'impossibilité de maintenir le câble parfaitement vertical, en dépit des manœuvres du navire, nous a certainement conduit à surestimer la profondeur maximum atteinte par le filet ; de même la profondeur de fermeture n'était-elle connue qu'approximativement (en particulier celle concernant les traits profonds).

2.2.4. Campagnes de l'ANDRE NIZERY

L'ANDRE NIZERY a effectué une quinzaine de campagnes entre novembre 1970 et juillet 1972, dans le cadre du projet F.A.O. UNDP/SF/217/CON(B) de mise en valeur des ressources en poissons pélagiques côtiers.

Ces campagnes étaient destinées à évaluer ces ressources par des techniques électro-acoustiques. La région prospectée régulièrement s'est étendue à l'estuaire du Gabon, au nord, à Lobito, au sud, Pointe-Noire étant approximativement situé au milieu de cette zone (figure 2.1). En général, les stations ont été faites près de la côte (fonds de 15 - 20 m), à 50, 100 et

1 000 m. Le navire n'a pas suivi un itinéraire constant d'une campagne à l'autre et la répartition des stations sur l'ensemble du plateau n'est donc pas uniforme (figure 2.1). Les dates des campagnes ainsi que leurs limites nord et sud, sont résumées dans le tableau ci-dessous. Une campagne fut prolongée jusqu'à Douala et quelques stations furent visitées entre les îles Ano Bon, Fernando Po et la côte d'Afrique (figure 2.1 A).

Campagne	Dates début - fin	Limites extrêmes N et S	Nombre de récoltes
NIZ 04-70	27/10 - 07/11/70	0°30' N - 5°45' S	83
NIZ 05-70	16/11 - 22/11/70	6°00' S - 12°50' S	55
NIZ 01-71	05/01 - 22/01/71	0°30' N - 5°50' S	65
NIZ 03-71	04/03 - 11/03/71	4°50' S - 12°30' S	73
NIZ 04-71	14/04 - 24/04/71	0°30' N - 4°50' S	42
NIZ 05-71	18/05 - 26/05/71	2°10' S - 5°30' S	37
NIZ 07-71	23/06 - 01/07/71	0°50' N - 4°50' S	41
NIZ 09-71	07/08 - 10/08/71	4°45' S - 8°50' S	24
NIZ 11-71	21/09 - 28/09/71	1°10' S - 4°50' S	24
NIZ 13-71	13/10 - 23/10/71	4°00' N - 4°50' S	79
NIZ 14-71	19/11 - 26/11/71	4°50' S - 12°20' S	56
NIZ 15-71	07/12 - 16/12/71	2°20' N - 4°45' S	76
NIZ 03-72	13/03 - 19/03/72	0°30' N - 5°10' S	66
NIZ 06-72	06/06 - 08/06/72	3°00' S - 5°30' S	29
NIZ 08-72	14/07 - 19/07/72	0°35' N - 5°10' S	55

Si le filet utilisé à bord de l'ANDRE NIZERY fut aussi du type WP2, les conditions d'exécution des traits ne furent pas tout à fait identiques à celles de la station côtière ; lors des radiales et des campagnes, la vitesse de remontée du filet atteignait environ 2 m par seconde. On peut supposer que la pression dynamique exercée sur les organismes était donc beaucoup plus forte et il est possible que les plus petits d'entre eux (stades copépodites et espèces de petite taille) aient été sous-échantillonnés par rapport à la station côtière.

L'hydrologie de ces campagnes fut limitée à chaque station à une

mesure de la température et de la salinité de surface ainsi qu'à l'enregistrement d'un bathythermogramme (cf. annexe 1.1).

2.3. UNDINULA VULGARIS (1)

2.3.1. Introduction et données de la bibliographie

A l'instar de Calanoides carinatus, Undinula vulgaris est une des espèces du golfe de Guinée les mieux caractérisées écologiquement. Mais tandis que Calanoides carinatus est peut-être, comme nous le verrons (cf. § 2.4), la forme la plus typique des saisons froides, U. vulgaris appartient aux peuplements superficiels des eaux les plus chaudes et est, à ce titre, l'espèce de saison chaude la plus spécifique.

Les auteurs font état de deux variétés : U. vulgaris (= U. vulgaris typica) et U. vulgaris giesbrechti Sewell, la première étant de loin la plus commune dans l'Atlantique intertropical (VERVOORT, 1963 ; BJORNBERG, 1963) et la seule que nous ayons rencontrée. U. vulgaris est une espèce présente dans les trois océans où elle est localisée dans les régions tropicales et subtropicales. Certains auteurs la considère comme côtière (FARRAN, 1936 cité par BJORNBERG, 1963), d'autres comme océanique (YAMAZI, 1958 cité aussi par BJORNBERG, 1963). C'est en fait, selon VERVOORT (1963), une espèce à tendance néritique mais qui n'est pas pour autant strictement inféodée aux eaux côtières puisque pouvant se rencontrer au milieu des océans (de l'océan Indien par exemple, TANAKA, 1960) alors qu'elle ne pénètre pas dans les zones d'estuaire (estuaire de la Sierra Leone, BAINBRIDGE, 1960b ; fond de la baie d'Ambaro au N-W de Madagascar, BINET et DESSIER, 1968). Dans les zones océaniques non soumises à des refroidissements périodiques relativement intenses (comme c'est le cas dans une grande partie du golfe de Guinée), U. vulgaris peut devenir l'une des espèces dominantes des eaux superficielles, par exemple aux Barbades (FISH, 1962), dans les eaux japonaises (TANAKA, 1960)

(1) On trouvera dans les paragraphes 2.5.2.1 et 2.5.5.1 quelques remarques concernant l'estimation des abondances dans les récoltes et la présentation des résultats.

ou sur les côtes américaines de la Floride (BOWMAN, 1971). Ces abondances relativement élevées ne justifient pas cependant, nous semble-t-il, la comparaison avec Calanus finmarchicus en ce qui concerne la place respective tenue par ces deux espèces dans l'économie des écosystèmes pélagiques tropicaux et tempérés.

U. vulgaris est généralement considérée comme une espèce superficielle. C'est effectivement le cas dans le golfe de Guinée où elle se tient dans les cinquante premiers mètres, en relation vraisemblablement avec une assez faible immersion de la thermocline. Dans le détroit de Floride par contre, ROEHR et MOORE (1965) observent un niveau moyen variant de 134 m le jour à 85 m la nuit, tandis que MOORE et FOYO (1963), dans cette même région, la classent parmi les espèces profondes à migrations verticales de grande amplitude.

Les dispositifs de filtration développés par cette espèce en font un herbivore hautement spécialisé dans la capture des organismes de petite taille, très mobiles, des périodes de stabilité du golfe de Guinée (BAINBRIDGE, 1972).

2.3.2. Fluctuations saisonnières d'abondance

2.3.2.1. Station côtière

Undinula vulgaris est une espèce très peu fréquente à la station côtière où elle n'apparaît que dans 7,2 % des récoltes. Son abondance est toujours très faible et ses captures ne se font guère qu'en G.S.C.. La courbe relative à l'année moyenne est très régulière et traduit le caractère intermittent de ses apparitions (figure 2.2). A partir de fin février, les abondances moyennes vont décroissant en même temps que décline la température moyenne, jusqu'à la chute brutale du début de G.S.F..

En 1974, les apparitions de U. vulgaris à la station côtière peuvent être regroupées en trois périodes : fin janvier (où avec 160 individus dans un trait, elle atteint son effectif le plus élevé), fin mars-début avril et mi-mai, qui coïncident très exactement avec l'arrivée à la côte d'eaux chaudes à faible gradient thermique fond-surface et salinité inférieure à 35 ‰, caractéristiques qui sont celles des eaux guinéennes.

2.3.2.2. Plateau continental

A l'échelle du plateau continental, *U. vulgaris* est une espèce beaucoup plus fréquente puisque présente dans 54,7 % des récoltes de l'ANDRE NIZERY. Son abondance n'atteint pas cependant des valeurs très élevées, en tout cas toujours inférieures à 1 000 individus par trait.

C'est bien entendu en G.S.C. que la présence de *U. vulgaris* est la plus généralisée, de Lobito à Libreville. L'uniformité de la répartition géographique en cette saison apparaît bien au cours de la campagne de mars 1971, entre Pointe-Noire et Lobito (figure 2.3 F). Les plus faibles abondances sont observées à la fois près des côtes et sur les accores, ce qui illustre les affinité néritiques, réelles mais modérées, de l'espèce. Remarquons que la proportion de juvéniles reste faible, de l'ordre de 31 % du total. L'extension vers le sud des *U. vulgaris* doit se faire à la faveur d'un transport par les eaux guinéennes sans que les populations soient pour autant placées dans les conditions optimales à leur reproduction. Cette situation est, à cette même époque, à peu près identique au large du Congo et du Gabon. En G.S.C. 1972, la pénétration des eaux guinéennes vers le sud est contrariée par la persistance d'upwellings côtiers ; abondance et fréquence s'en ressentent considérablement (figure 2.3 A).

Avec le déclenchement des upwellings plus ou moins permanents et le refroidissement généralisé qui marque la G.S.F., les *U. vulgaris* disparaissent totalement au sud du cap Lopez ; le front thermohaline constitue alors une barrière écologique infranchissable (campagne de juillet 1972, figure 2.3 B).

Le réchauffement modéré des eaux en P.S.C. (octobre-novembre), s'accompagne d'une réapparition progressive des *U. vulgaris*, mais, hormis une zone où les abondances peuvent être comparées à celles de la G.S.C. (qui s'étendait en novembre 1970 jusqu'à Mayumba, cf. figure 2.3 C), la distribution géographique reste dans l'ensemble très clairsemée (novembre 1970 au large de l'Angola, figure 2.3 G) et plutôt confinée aux eaux du large. La P.S.F. chasse une nouvelle fois l'espèce vers le nord et vers le large, avec plus ou moins de vigueur selon l'intensité du refroidissement : modérément en janvier 1971, où la P.S.F. fut intense mais brève à Pointe-Noire, fortement en décembre 1971 (figure 2.3 D et E).

Cette relation avec la température des eaux apparaît clairement sur

la figure 2.2 B ; à partir de 29° C l'effectif moyen par récolte ne cesse de décroître jusqu'à devenir nul en dessous de 23°.

2.3.3. Discussion et conclusions

Peu d'exemples de cycles annuels de *U. vulgaris* sont proposés par les auteurs. Aux Barbades, les deux pics annuels décrits par FISH (1962), en juillet et janvier-février, sont contemporains du maximum d'abondance des copépodes et donc des périodes riches. Sur la côte africaine c'est, au contraire, une espèce caractéristique des eaux les plus pauvres mais aussi les plus chaudes, le facteur thermique étant primordial semble-t-il. Une autre particularité des populations africaines d'*U. vulgaris* concerne leur sex-ratio (proportion des femelles par rapport au total des adultes). Il atteint pour l'ensemble de nos récoltes 59,5 %, sans que les variations spatio-temporelles constatées puissent être clairement interprétées, si ce n'est une certaine tendance à voir ce sex-ratio diminuer vers le sud ou en période défavorable. Le calcul effectué sur les données de FISH (1962), aux Barbades, réparties sur un an, donne une valeur nettement plus élevée, de l'ordre de 87 %, tandis que GUEREDRAT (1974) publie des valeurs du même ordre, et même supérieures, dans l'est de l'Océan Indien.

Seule la baie de Biafra, au fond du golfe de Guinée, offre tout au long de l'année les conditions thermiques, qui sont celles des eaux guinéennes, compatibles avec le maintien de *U. vulgaris* (figure 2.2 B). Il semblerait que, au moins dans la partie du golfe de Guinée située au sud du cap Lopez, n'existent pas de populations permanentes et l'apparition de l'espèce y est directement liée à l'extension superficielle des eaux guinéennes, pouvant, en G.S.C., atteindre le sud de l'Angola. Si pour l'ensemble des récoltes de l'ANDRE NIZERY, on calcule la proportion de juvéniles par secteur géographique d'une extension latitudinale d'environ un degré, on observe une décroissance régulière de celle-ci, du nord au sud. De 61,3 % au nord du cap Lopez, elle n'atteint plus que 40,3 % dans la région de Pointe-Noire et seulement 35 % au sud de Luanda. Ainsi nous voyons que *U. vulgaris* rencontre vers le sud des conditions de milieu de moins en moins favorables à son développement. Seules les populations de la baie de Biafra sont susceptibles d'assurer la pérennité de l'espèce pendant les saisons où les upwellings et la remontée des eaux benguéléennes vers le nord interdisent sa présence au

sud du cap Lopez. Ces observations viennent appuyer la thèse, récemment très vivement critiquée par WAUTHY (1977), d'une origine nord des eaux chaudes et dessalées, les eaux guinéennes, qui envahissent en période estivale le plateau continental au sud du cap Lopez et ce jusqu'au sud de l'Angola, en transportant avec elles certaines populations planctoniques inféodées, telles celles de U. vulgaris.

2.4. CALANOIDES CARINATUS ET EUCALANUS MONACHUS

2.4.1. Introduction et données de la bibliographie

Parmi les copépodes pélagiques rencontrés dans l'Atlantique intertropical oriental, Calanoides carinatus occupe une place tout à fait originale. Etroitement inféodé aux régions et aux périodes d'upwelling, il peut devenir l'espèce dominante, tant par ses effectifs (80 % du total des copépodes dans la couche 200 m - surface en septembre 1972, au large de l'Angola) que par sa biomasse ; avec une taille supérieure à 2 mm, c'est en effet l'une des plus grandes espèces des couches superficielles, en période favorable. MARQUES (1958) le signale comme une espèce des eaux froides hivernales de l'Angola, mais c'est vraisemblablement à BAINBRIDGE (1960a) que revient le mérite d'avoir le premier souligné le rôle primordial joué par C. carinatus dans les écosystèmes pélagiques issus des upwellings saisonniers du golfe de Guinée. Ultérieurement, cette importance a été confirmée par divers auteurs qui, à la faveur de cycles annuels, ont vu en C. carinatus l'espèce la plus caractéristique des saisons froides, en Angola (NETO et PAIVA, 1966), au Congo (BINET et DESSIER, 1971) au Nigeria (BAINBRIDGE, 1972) au Ghana (MENSAH, 1969), en Côte d'Ivoire (BINET et SUISSE de SAINTE CLAIRE, 1975) et au Sénégal (GAUDY et SEGUIN, 1964).

La singularité écologique de cette espèce a retenu l'attention de certains des auteurs cités précédemment qui lui ont consacré des études approfondies (MENSAH, 1974 ; BINET et SUISSE de SAINTE CLAIRE, 1975 ; PETIT et COURTIERS, 1976 ; COURTIERS, 1978). Certains de ces travaux concernant la région congolaise sont encore en cours aussi ne ferons-nous état ici que de résultats généraux ou provenant de données originales.

L'importance de C. carinatus dans le zooplancton africain dépasse largement les limites du golfe de Guinée ; on le retrouve dans l'upwelling

mauritanien (BINET, 1973) ainsi qu'au large de la Namibie, où, selon UNTERUBERBACHER (1964), il occupe en d'autres régions, par sa grande abondance, une place analogue à celle de Calanus finmarchicus dont l'aire de répartition peut d'ailleurs empiéter sur celle de C. carinatus, dans l'Atlantique N-E par exemple, où il semblerait prendre l'avantage sur ce dernier. La prééminence de C. carinatus sur les autres copépodes dans l'Atlantique sud est réaffirmée par STANDER et DE DECKER (1969). Sa présence se prolonge sur la côte est de l'Afrique du Sud (DE DECKER, 1964), au moins jusqu'à Durban, mais en se raréfiant progressivement à partir de la pointe sud de l'Afrique. Il semblerait que ces populations orientales aient en fait une origine atlantique et qu'elles proviennent d'un transport par le contre-courant côtier jusqu'au large du Natal où ne se trouvent plus d'ailleurs que des adultes alors que les juvéniles dominent très largement entre Le Cap et Port Elizabeth (DE DECKER, 1964). Sur les côtes est américaines, BJORNBERG (1963) est semble-t-il le seul auteur à le mentionner, dans les eaux froides côtières du Brésil.

A côté de C. carinatus, BAINBRIDGE (1972) cite Eucalanus monachus comme autre espèce habituellement absente des eaux tropicales superficielles et dont l'apparition en grand nombre sur les côtes nigériennes est liée à l'installation de l'upwelling saisonnier. Cette similitude dans le cycle annuel des deux espèces se manifeste aussi en Angola (NETO et PAIVA, 1966) et à Pointe-Noire (BINET et DESSIER, 1971), ce qui nous a incité à traiter conjointement ici ces deux espèces, qui, de plus, sont voisines par leur taille et leur régime alimentaire essentiellement phytopage. En fait, E. monachus est une espèce plus strictement tropicale bien qu'elle ait été signalée en Méditerranée et même en mer de Behring (UNTERUBERBACHER, 1964). Son abondance ne peut toutefois être comparée à celle de C. carinatus que dans le golfe de Guinée, et encore ce dernier prédomine-t-il généralement, ainsi que nous le verrons, au plus fort de la période favorable. Cependant, la fréquence d'apparition de E. monachus dans l'ensemble des récoltes du plateau continental atteint 72,9 %, contre seulement 36,4 % pour C. carinatus. Quand on descend vers le sud, le long des côtes africaines, les E. monachus se raréfient peu à peu. C'est ainsi qu'à Baia Farta ils ne dépassent qu'une seule fois, en 1960, 10 % du total des copépodes, tandis qu'ils deviennent rares au large de la Namibie (UNTERUBERBACHER, 1964 ; STANDER et DE DECKER, 1969) et exceptionnels en Afrique du Sud (DE DECKER, 1964). A

l'échelle de l'Atlantique, sa distribution géographique est assez large. BJORNBERG (1963) en fait une espèce caractéristique des eaux néritiques brésiliennes qui contribuerait pour une bonne part à l'alimentation des poissons planctonophages. Dans l'Atlantique nord on le signale sur les côtes européennes (VIVES, 1970) et américaines, dans le canal de Floride (OWRE, 1962) et sur toute la côte sud-est des Etats-Unis (BOWMAN, 1971) sans que son abondance n'atteigne pourtant jamais celle du golfe de Guinée.

2.4.2. Répartition verticale au niveau des accores

Nous commencerons par examiner les fluctuations de la répartition verticale des deux espèces entre 800 m et la surface, de la fin de la G.S.C. à la P.S.C. 1974, qui conditionnent leur apparition et leur disparition sur le plateau continental congolais (figure 2.4).

- *Calanoides carinatus*

C. carinatus a parfois été considéré comme une espèce d'eau profonde (par exemple par FARRAN, 1951, au sud de Madagascar). Effectivement, évitant les saisons chaudes dans les régions soumises à des upwellings saisonniers temporaires, elle se maintient au niveau des accores à l'état de copépodite de stade V en dessous de 500 m, en recourant peut-être pour son alimentation à des bactéries auxquelles doivent s'ajouter d'importantes réserves protéiques, glucidiques et surtout lipidiques, si l'on en juge par les dimensions du globule lipidique coloré de carotène.

La première série de prélèvements verticaux, en mai 1974, nous offre une situation intermédiaire entre celle que nous venons de décrire pour la saison chaude et celle qui prévaudra en G.S.F. : plus de 80 % du total des *C. carinatus* (très vraisemblablement au stade copépodite V) se situe entre 300 et 500 m et seulement 11 % au-dessous de 500 m. Remarquons qu'avec une moyenne de 1 265 individus par série de traits du cycle nyctéméral, la population reste relativement importante malgré plusieurs mois d'interruption de toute activité reproductrice dans la région congolaise. Début juin, la fraction profonde de la population s'est considérablement amenuisée et cette tendance s'accentue fin juin où 92 % des individus sont capturés entre 100 m et la surface. La population globale sur toute la couche (avec un total de 400 par série) a par contre nettement diminué. Il est possible que la

migration ascendante et la maturation des copépodites V s'accompagnent d'une certaine mortalité mais on peut aussi faire intervenir un déplacement vers le sud de la population profonde assez dense de mai sous l'action de la branche sud-est du courant de Lomonosov et son remplacement par des populations moins abondantes venues du nord (cf. première partie). Notons que dans le fond du golfe de Guinée, en baie de Biafra, où ne se déclenchent pas d'upwellings, on peut capturer quelques individus épars entre 300 et 800 m (série du 21/06/74 au large de Bata) qui seraient entraînés par la circulation profonde depuis les régions favorables du sud ou de l'ouest.

Fin juillet, l'importance des C. carinatus en surface se renforce et atteint son maximum fin août. Cependant, dans le même temps, une fraction importante de la population réapparaît dans la couche 300 - 500 m en juillet et 500 - 800 m fin août. En septembre, la population superficielle décline peu à peu et début octobre elle ne représente plus que 10 % du total, contre 75 % entre 500 et 800 m. Cette migration descendante, à l'origine de la reconstitution du stock profond de copépodites V qui assurera la pérennité de l'espèce jusqu'au retour en surface des conditions favorables, tant thermiques que trophiques, paraît se poursuivre tout au long de la G.S.F. ; un certain contingent issu de chaque génération, et ceci dès le mois de juillet alors que la prolifération en surface n'a pas encore atteint son maximum, contribue à la reconstitution de la population profonde.

Cette évolution saisonnière de la répartition bathymétrique des C. carinatus est étroitement liée au cycle biologique de l'espèce. L'examen de la composition des peuplements montre que seuls les stades V sont concernés par cette migration, sauf peut-être en début de G.S.F. où apparaissent en profondeur des adultes issus de la maturation des copépodites V en cours de migration ascendante. Généralement les stades I à IV et les adultes se maintiennent dans la couche 0 - 50 m (PETIT et COURTIES, 1976).

- Eucalanus monachus

En mai, E. monachus est, tout comme C. carinatus, à peu près totalement absent des 100 premiers mètres ; par contre, la population est plus proche de la surface, puisque près de la moitié des individus se trouvent à moins de 300 m de profondeur. En juin-juillet, la fraction superficielle devient peu à peu prédominante. Il subsistera toutefois cependant une proportion notable de la population en dessous de 200 m qui représentera encore

2.4.3. Fluctuations saisonnières d'abondance

2.4.3.1. Station côtière

Année moyenne

Calanoides carinatus et Eucalanus monachus ne sont que très modestement représentés à la station côtière où leur présence en G.S.F. paraît surtout dépendre des mouvements horizontaux côte-océan. Même au plus fort de leur développement et de leur extension, aucune des deux espèces n'atteint d'une façon permanente les eaux les plus côtières.

Chez C. carinatus, il s'agit essentiellement de jeunes stades qui peuvent ponctuellement devenir abondants (4 600 dans le prélèvement du 22/07/74). La courbe moyenne relative aux deux espèces (figure 2.5) fait nettement apparaître leur affinité hivernale. Celle-ci est surtout très forte chez C. carinatus dont les effectifs les plus importants sont observés en juillet-août, au maximum de refroidissement, bien que l'espèce apparaisse, au moins certaines années, dès la fin mai et ne disparaisse totalement que début octobre. Il a pu arriver que quelques individus soient capturés lors d'une P.S.F. bien marquée et prolongée (par exemple en 1973-1974).

E. monachus, au contraire, peut être trouvé à peu près toute l'année, même si les périodes les plus favorables correspondent aux deux saisons froides (P.S.F. et G.S.F.). L'apparition en G.S.F. est plus précoce et les plus fortes abondances, qui restent malgré tout très modestes à la côte si on les compare à la plupart de celles des autres espèces, sont observées plus tôt, en juin-juillet, que chez C. carinatus dont les effectifs sont par ailleurs plus élevés. De même la quasi disparition de E. monachus intervient-elle fin août, soit près de deux mois avant celle de C. carinatus. Durant la G.S.C., E. monachus apparaît irrégulièrement, en petit nombre ; de fin janvier à début mai, la richesse moyenne et la fréquence des captures ont tendance à augmenter, en même temps que s'affaiblissent peu à peu les caractéristiques estivales typiques. Le pic de P.S.F., à l'encontre de celui de C. carinatus, est bien marqué. Ainsi, en résumé, l'abondance moyenne par récolte de E. monachus reste inférieure à celle de C. carinatus (6,6 individus contre 37,5) tandis que sa fréquence est légèrement plus élevée (16,5 % contre 13 %).

Récoîtes quotidiennes (10/73 - 10/74)

La moindre abondance de E. monachus et ses apparitions plus fréquentes au cours de l'année se retrouvent dans les prélevements quotidiens (figure 2.7). Par contre, s'il est trouvé dès le mois de mai 1974, un mois plus tôt que C. carinatus, les plus fortes captures se produisent en même temps pour les deux espèces.

2.4.3.2. Radiale de Pointe-Noire (RPN)

L'évolution spatio-temporelle le long de la RPN (figure 2.8) durant la G.S.F. 1974 confirme et précise la dynamique des deux espèces telle qu'elle ressortait des observations de la station côtière.

En fin de G.S.C. (radiale du 13/05/74), les E. monachus sont déjà très abondants au-delà des fonds de 50 m, à partir desquels leurs effectifs vont décroissant en direction du large ; ils représentent alors 7,38 % du total des copépodes présents sur toute la radiale. Les C. carinatus, s'ils ne sont pas totalement absents, sont rares et n'entrent que pour 0,15 % dans ce total. On peut supposer qu'à ce moment la population de E. monachus puisse bénéficier d'apports du N-W (branche sud du courant de Lomonosov) plutôt défavorables à C. carinatus.

Début juin, alors que la G.S.F. est déjà bien installée à la station côtière, la population d'E. monachus se rapproche de la côte, en même temps que celle de C. carinatus qui, tout en restant beaucoup moins forte que celle de E. monachus, s'est accrue nettement depuis la mi-mai. Pendant le reste du mois de juin les deux espèces sont refoulées vers le large, quand arrive à la côte le noyau du maximum de salinité. Avec l'affaiblissement de l'upwelling en juillet, une nouvelle progression vers la côte se produit. C'est à cette époque que l'abondance des C. carinatus augmente lentement mais régulièrement tandis que commence le déclin de E. monachus après le maximum de début de saison. A partir de juillet, ces derniers sont dépassés par C. carinatus et fin août leur importance est devenue très faible (moins de 1 % du total des copépodes de la RPN).

2.4.3.3. Répartition géographique saisonnière (figures 2.9 et 2.10)

Grande saison chaude

Durant cette saison, C. carinatus a totalement disparu du plateau continental et des accores au large du Congo-Gabon (mars 1972). En Angola, quelques individus épars peuvent être parfois capturés (mars 1971), en particulier au sud du 9ème parallèle, et ce jusque dans les eaux les plus côtières. E. monachus reste partout présent, au-delà des fonds de 50 m au large du Gabon, et sur toute la largeur du plateau de Pointe-Noire à Lobito. Les abondances sont faibles mais offrent une grande régularité, en particulier au large de l'Angola (mars 1971).

Grande saison froide

C'est la saison de prédilection des C. carinatus qui envahissent tout le plateau jusqu'au cap Lopez, à l'exception d'une étroite bande côtière (cf. RPN, figure 2.8) où ils sont peu abondants, parfois absents (juillet 1972). A l'époque de cette campagne, les E. monachus avaient déjà atteint leur maximum d'expansion et commençaient à décliner. Leur abondance est effectivement moindre que celle de C. carinatus et ils sont absents des zones côtières. Le front du cap Lopez ne constitue pas, comme pour C. carinatus, la limite nord de leur extension et on les retrouve en grande quantité sur le talus au niveau de Libreville. Nous ignorons précisément quelle peut être l'extension vers le large de ces populations ; des prélevements effectués entre 100 m et la surface en juin 1970, jusqu'à plus de 300 milles des côtes, ont montré la persistance de populations très denses de C. carinatus au sud du 5ème parallèle alors qu'elles se clairsemait brusquement au nord, bien que l'espèce persista jusqu'à la latitude de Sao Tomé.

Si nous considérons la situation rencontrée début juin 1972 entre 3 et 5° 30' S, l'importance réciproque des deux espèces s'inverse : E. monachus est déjà très abondant, sauf à la côte, devant Pointe-Noire et à la pointe Kounda, alors qu'on le trouve aux trois stations côtières plus au nord. C. carinatus est lui aussi présent sur le plateau (excepté à la côte) mais les effectifs sont faibles, tout comme sur la radiale de début juin 1974.

Petites saisons

La situation est très différente selon que l'on considère la zone

congo-gabonaise ou angolaise. Nous avons vu qu'au Congo les deux espèces disparaissaient presque totalement pendant la P.S.C., à partir d'octobre pour C. carinatus et dès septembre pour E. monachus. C'est à peu de chose près ce que l'on observe au nord de Pointe-Noire en octobre 1971 où ne subsistent que quelques taches éparses de chaque espèce qui, pour C. carinatus, disparaîtront bientôt complètement (novembre 1971) alors qu'elles persisteront chez E. monachus (remarquons que les traits verticaux échantillonnant jusqu'à un maximum de 200 m, il se peut que ces E. monachus aient été capturés assez profondément et n'appartiennent pas à la population reproductive). En novembre 1970 (et encore plus en novembre 1971 où la P.S.F., longue et intense, avait déjà commencé), on retrouve C. carinatus à partir de 7° 30' S avec une abondance croissante en descendant vers le sud. Les conditions hydrologiques sont pourtant a priori défavorables et ces populations, à peu près exclusivement composées de copépodites V, sont vraisemblablement en cours d'enfoncement ; les jeunes stades font totalement défaut. E. monachus est lui aussi plus abondant sur les côtes d'Angola, mais paraît atteindre ses plus fortes densités entre 9° et 11° S et décroître ensuite plus au sud.

La P.S.F., malgré quelques apparitions sporadiques à la station côtière, ne permet pas le développement des C. carinatus au large du Congo-Gabon même en 1971 (campagne de décembre 1971). Il en va certainement différemment en Angola (au moins à Baia Farta, NETO et PAIVA, 1966). E. monachus peut, quant à lui, mettre à profit un refroidissement aussi fugace, mais intense, que celui de janvier 1971, pour proliférer, sans être de plus gêné par une possible compétition avec C. carinatus.

Nous avons résumé figure 2.6 les relations existant, à l'échelle du plateau continental, du Congo à l'Angola, entre température de surface et abondance moyenne des C. carinatus et E. monachus. Nous voyons que chez C. carinatus la chute est très rapide au-dessus de 20° C. Remarquons que la valeur correspondant à 19° C est légèrement inférieure à celle de 20° C, traduisant ainsi l'existence de plus basses températures à la côte, où ne se rencontrent pas, nous avons vu, les plus grandes quantités de C. carinatus.

2.4.4. Discussion et conclusions

Calanoides carinatus et, dans une moindre mesure E. monachus, apparaissent donc dans le golfe de Guinée comme les deux espèces les plus caractéristiques de cet espace.

téristiques des saisons froides, ou, plus précisément, des périodes d'upwelling qui créent dans cette région de l'Atlantique intertropical une situation rappelant celle des mers tempérées lors de la floraison printanière. Dans cette optique, les deux espèces, mais surtout C. carinatus, s'apparentent dans une certaine mesure aux grands copépodes herbivores, tel Calanus finmarchicus dans l'Atlantique nord ou Calanus acutus dans le sud des océans (ANDREW, 1966). Les herbivores habituellement rencontrés dans les eaux superficielles intertropicales seraient adaptés à la filtration de petits organismes et il se pourrait, selon BAINBRIDGE (1972), que les mécanismes filtrants mis en oeuvre ne soient plus efficaces pour de grandes diatomées qui conviendraient par contre à des broyeurs grossiers, tel E. monachus (TIMONIN, 1971). Les deux espèces que nous venons d'étudier possèdent avec les herbivores des mers froides et tempérées un régime alimentaire voisin et, comme eux, peuvent se rassembler en essaims de grande dimension et participer à l'alimentation des poissons planctonophages tels Sardinella eba et S. aurita dans le golfe de Guinée ou Sardinops ocellata en Namibie.

La situation moins profonde des populations d'E. monachus pendant les saisons froides et un optimum thermique décalé (figure 2.6) lui permet de profiter rapidement de toute situation favorable en surface et donc de proliférer plus précocement que C. carinatus, dès le début de la G.S.F.. La circulation régnant alors (flux sud dominant) est de plus certainement défavorable à C. carinatus. L'upwelling de juin s'oppose toutefois à une avancée jusqu'à la côte de ces populations superficielles, expliquant ainsi la pauvreté de E. monachus à la station côtière comparée aux effectifs de C. carinatus observés quelques semaines plus tard. Le développement progressif des populations de C. carinatus et le déclin de celles de E. monachus vont de pair avec le renversement du flux général parallèle à la côte et l'arrivée des eaux benguéléennes venues de régions plus propices à C. carinatus (NETO et PAIVA, 1966). Ainsi se trouve limitée une compétition possible entre espèces voisines par leurs exigences trophiques. L'absence de synchronisme du maximum d'abondance des deux espèces était déjà visible sur les courbes que nous avions publiées précédemment (BINET et DESSIER, 1971). Durant l'été austral, avec l'affaiblissement des upwellings et l'apparition vers 40-50 m de profondeur d'une thermocline isolant une couche de surface chaude et pauvre, le développement de C. carinatus et dans une moindre mesure celui de E. monachus, sont compromis. La pérennité des deux espèces est alors assurée par le stock de copépodites V qui s'est constitué peu à

peu durant la période favorable, au-dessous de 500 m pour C. carinatus et entre 200 et 500 m pour E. monachus. La température régnant à ces profondeurs ainsi que les faibles teneurs en oxygène (le minimum étant observé vers 300 m) contribuent à ralentir le métabolisme de ces individus.

Il semblerait que persiste en toutes saisons une faible population de E. monachus dans la couche des 100 ou 200 premiers mètres. Celle-ci serait cependant insuffisante pour permettre à l'espèce l'exploitation rapide d'une situation fugitive pouvant se manifester en surface, à l'occasion d'une P.S.F. de courte durée ou d'un upwelling venant parfois interrompre la G.S.C.. On peut estimer à une vingtaine de jours la durée d'une génération chez E. monachus, du même ordre de grandeur que chez C. carinatus (BINET et SUISSE de SAINTE CLAIRE, 1975) (chez qui PETIT et COURTIES (1976) estiment à six le nombre des générations au large du Congo entre le début juin et la fin septembre 1974). Les copépodites V de profondeur pourront par contre fournir un apport massif d'individus subadultes dont la maturation pourra être très rapide et assurer ainsi un prompt succès de l'espèce. Il se pose le problème du déterminisme et des mécanismes de cette migration ascendante. On peut envisager chez E. monachus l'action combinée des migrations nyctémérales et de mouvements d'eaux verticaux d'advection lors des upwellings ou des divergences. Chez C. carinatus, l'amplitude de la migration atteint plusieurs centaines de mètres et on imagine mal que les couches profondes puissent ressentir les effets des perturbations superficielles. L'hypothèse, émise par MENSAH, d'un déterminisme interne (rythme biologique) déclanchant la migration ascendante en temps voulu, nous semble peut-être excessive et cadrerait mal avec l'apparition de l'espèce certaines années en P.S.F.. Il est possible que des mouvements verticaux, n'intéressant pas forcément toute la couche mais dont les effets se relaieraient à différents niveaux, puissent intervenir. HART et CURRIE (1960) en ont décrit de ce type dans le courant de Benguela au large de la Namibie.

Nous avons vu qu'à Baia Farta (NETO et PAIVA, 1966) E. monachus devrait beaucoup moins abondant que C. carinatus et que cette tendance s'accentuait ensuite vers le sud, jusqu'à une disparition presque totale au large de la Namibie. Il s'agit donc bien d'une espèce intertropicale. Il en va différemment pour C. carinatus, qui est présent à Baia Farta dans 42 récoltes sur les 47 que comportait le cycle annuel étudié par NETO et PAIVA (1966). Ses fluctuations saisonnières d'abondance y sont de plus très amorties par

rapport à Pointe-Noire. Plus au sud, il devient une espèce pérenne, atteignant son développement maximum au printemps et au début de l'été austral (UNTERUBERBACHER, 1964) ; l'analogie avec les espèces du genre Calanus dans l'Atlantique nord est ici complète.

Cette adaptation d'espèces tempérées herbivores à une situation favorable de courte durée en région tropicale (que l'on rencontre généralement sur la bordure orientale des océans) se retrouve chez C. hergolandicus dans le courant de Californie (LONGHURST, 1967). Un autre exemple est fourni par DEWEY et BROOKS (1971) dans la mer des Sargasses ; ces auteurs y ont constaté que C. finmarchicus et C. tenuicornis, ainsi qu'un Eucalanus d'espèce non précisée, se maintenaient en profondeur à l'état de copépodites âgés (vers 1 000-1 500 m) et qu'ils n'apparaissaient en surface qu'en mars, juste après le "bloom" phytoplanctonique de février. Les figures publiées par ces auteurs laissent soupçonner un enfouissement moindre du stock d'Eucalanus en période défavorable.

2.5. EUCLANUS PILEATUS

2.5.1. Introduction et données de la bibliographie

Au cours de travaux antérieurs (BINET et DESSIER, 1971), nous avions signalé sa grande abondance dans les couches superficielles des eaux congolaises. Certaines caractéristiques de son cycle saisonnier nous avaient alors échappé (par exemple sa totale disparition durant le mois d'août). De plus la fréquence de nos prélèvements avait été insuffisante pour nous permettre de préciser ses exigences écologiques.

Eucalanus pileatus est l'un des copépodes pélagiques les plus fréquemment rencontré dans le mésoplancton du littoral africain de l'Atlantique intertropical. BJORNBERG (1967) le signale aussi comme étant l'un des plus importants constituant dans les eaux chaudes du plateau continental de l'Atlantique de l'ouest, où il représenterait une large proportion du contenu stomacal des poissons planctonophages. BAINBRIDGE (1960 b) le cite parmi les espèces prédominantes du plancton côtier de la Sierra Leone. SEGUIN (1970) en fait une espèce rare du zooplancton de Côte d'Ivoire ; il est très probable que son identification ait parfois donné lieu à des confusions avec d'autres espèces du genre, en particulier E. monachus ainsi que le soupçonne

VERVOORT (1963). BINET et al. (1972) ont en effet observé qu'il pouvait représenter 3 % du total des copépodes dans certaines récoltes du plateau ivoirien. Il est aussi mentionné par NETO et PAIVA (1966) dans le zooplancton de Baia Farta, où il ne représente plus que 0,34 % du total des copépodes capturés au cours d'un cycle annuel (contre plus de 1 % à Pointe-Noire). Plus au sud, au large de Walvis Bay, il est totalement absent des prélevements examinés par UNTERUBERBACHER (1964) ou représenté par un seul exemple dans les récoltes étudiées par DE DECKER (1964). On le retrouve dans l'Océan Indien, dans la région de Durban (CLEEVE, 1905), DE DECKER (1964), où les eaux chaudes du courant des Aiguilles favorisent son extension vers le sud. Il est mentionné à Dakar par GAUDY et SEGUIN (1964), mais, tout comme celles de l'upwelling sud africain, les eaux de l'upwelling mauritanien s'opposent à sa pénétration au nord du Sénégal. Son aire de répartition géographique s'étend aussi à tout l'Indo-Pacifique où sa présence est attestée par de nombreux travaux cités par VERVOORT (1963).

Parmi les 150 espèces de copépodes que nous avons identifiées sur le plateau continental entre Lobito et Libreville, E. pileatus appartient aux deux ou trois espèces les plus fréquemment observées dans nos prélevements. Son aptitude à supporter des conditions de milieu soumises à des variations brutales et de grande amplitude en fait un des constituants principaux du zooplancton le plus néritique ; la grande résistance des nauplii aux conditions de laboratoire avait d'ailleurs été notée par BJORNBERG (1967).

Dans la zone que nous avons prospectée au cours des campagnes de l'ANDRE NIZERY, E. pileatus était présent dans 95 % des stations, tandis qu'à la station côtière on le trouve dans 87 % des récoltes. Parmi les six espèces identifiées appartenant au genre Eucalanus, c'est la seule qui soit susceptible de prospérer dans les zones les plus néritiques du littoral africain. Ainsi, à la station côtière, ses effectifs peuvent atteindre environ un millier d'individus par m^3 . Par le nombre de ses représentants il vient à la 10ème place mais il est cependant probable qu'il se situe, par sa biomasse, dans les tous premiers. On peut lui attribuer dans les eaux côtières moyennement chaudes (de l'ordre de 24-25° C) un rôle comparable à celui joué un peu plus au large par Calanoides carinatus dans l'économie du zooplancton des eaux froides du plateau (avec toutefois une biomasse et une extension vers le large nettement moindres mais une plus grande permanence dans les populations zooplanctoniques).

2.5.2. Fluctuations saisonnières des abondances à la station côtière

2.5.2.1. Remarques générales

Les effectifs des taxons dénombrés dans les récoltes n'ont pas été rapportés à un volume d'eau standard et sont donc relatifs à la population totale de chacun d'eux existant sous $0,25 \text{ m}^2$ de surface. Les pêches au filet fermant ont montré que la presque totalité des représentants des taxons que nous étudierons dans cette seconde partie se trouvaient, au large, entre 50 (et même parfois 30) mètres et la surface (cf. par exemple le § 2.5.4.1). Vouloir ramener ces effectifs à un volume filtré constant conduirait à créer artificiellement une abondance décroissante au-delà des fonds de 30-50 m.

Tous les effectifs (total des adultes et des stades copépodites) ont subi une transformation $\log(x + 1)^2$, (FRONTIER, 1973 a) et c'est sous cette forme qu'ils sont rentrés dans les divers calculs auxquels ils ont pu être soumis (moyennes hebdomadaires, saisonnières, annuelles, corrélations, etc...). Nous discuterons plus en détail la signification de cette transformation dans la troisième partie. Nous donnons, à titre d'exemple, dans le tableau ci-dessous, les paramètres de la distribution des valeurs arithmétiques et transformées des effectifs de E. pileatus observées dans la série des 601 prélevements de la station côtière.

	Moyenne	Ecart type	Coefficient de dissymétrie (1)	Coefficient d'aplatissement (1)
Données brutes	452	608	2,58	9,40
Données transformées	5,39	3,18	- 0,13	- 0,70

(1) - Indices γ_1 et γ_2 de FISHER

On remarquera que la transformation diminue les coefficients de variation, de dissymétrie et d'aplatissement (dont la valeur se rapproche de la valeur zéro caractéristique d'une distribution normale).

2.5.2.2. Année moyenne 1969-1974

Compte-tenu de l'amplitude des variations d'abondance à court terme que nous constaterons au cours de l'année de prélèvements quotidiens, seules les oscillations de basse fréquence, à caractère saisonnier, conservent une signification dans le graphique de la figure 2.11. Durant la G.S.C., de janvier à mai, l'abondance moyenne des E. pileatus demeure à peu près constante. A partir du début juin, elle chute rapidement, accompagnant le refroidissement des eaux amorcé en profondeur dès avril. Après une légère remontée fin juin-début juillet, les effectifs continuent à décroître, plus lentement, en même temps que la température, pour atteindre leur valeur minimale fin août, en fin de G.S.F.. Début septembre, ils remontent brutalement, en même temps que la température. Les effets du refroidissement de P.S.F. ne se font réellement sentir que lorsque la température au fond devient inférieure à 21° C, ce qui ne se produit pas tous les ans et n'apparaît pas clairement sur la figure 2.11.

En moyenne la proportion des E. pileatus par rapport au total des co-pépodes, varie de 0,01 à 5,40 %.

2.5.2.3. Prélèvements quotidiens

Afin d'atténuer les effets des variations aléatoires de l'échantillonnage la courbe représentant, figure 2.12, l'évolution quotidienne de l'effectif total des E. pileatus a été légèrement lissée par une moyenne mobile calculée sur trois valeurs.

D'octobre 1973 à février 1974 ces effectifs sont l'objet d'oscillations s'amortissant progressivement. Leur amplitude varie de 50-1750 à 170-1000 individus par trait tandis que leur période demeure à peu près constante et voisine d'une vingtaine de jours. A partir de la mi-février apparaissent d'autres oscillations de plus basse fréquence, venant se superposer aux précédentes. Début juin, avec l'arrivée à la côte de l'eau subtropicale, les abondances chutent brusquement en même temps que s'installe, avec un léger retard en 1974 par rapport à l'année moyenne, la G.S.F.. E. pileatus reste présent en juin-juillet mais en faible quantité (rarement plus de 100 individus par trait) et disparaît complètement en août dans les eaux benguéléennes. Début septembre on le retrouve à nouveau en nombre relative-

ment important. Le refroidissement qui survient fin septembre 1974 (retour probable des eaux benguéennes) peut expliquer sa quasi disparition pendant quelques jours.

L'évolution de l'importance relative de E. pileatus par rapport au total des copépodes suit assez bien celle de ses effectifs, sauf durant la P.S.F. (décembre 1973-janvier 1974) et septembre 1974 où il ne représente au maximum que 5 % du total, alors que les autres pics d'abondance correspondent à des pourcentages d'environ 10 %.

2.5.2.4. Relations avec le milieu physique

L'examen de l'évolution des abondances au cours de l'année moyenne (figure 2.11) avait pu suggérer l'existence d'une relation entre la température et l'abondance des E. pileatus. En fait les récoltes quotidiennes (figure 2.12) montrent que les oscillations dont sont l'objet les effectifs sont indépendants des modifications des conditions du milieu, tout au moins entre octobre 1973 et fin janvier 1974. Le refroidissement de P.S.F. 1973-1974, pourtant notablement plus intense que la moyenne 1969-1974, reste sans effet notable sur les effectifs maximums observés au cours de cette période. C'est durant le refroidissement marqué de février-mars 1974 que, avec plus de 4 000 individus par trait, les plus forts effectifs sont observés. Par contre, durant les périodes les plus chaudes de la saison, où les eaux guinéennes envahissent toute la couche, en avril et en mai, les effectifs ne dépassent pas 500. Seul le refroidissement de G.S.F. paraît suffisant pour avoir une incidence nette sur l'abondance des E. pileatus.

La série de pics espacés dans le temps d'une vingtaine de jours observés entre octobre 1973 et début février 1974, semble, comme nous le verrons plus loin, pouvoir être attribué à une succession de générations dont la désynchronisation progressive pourrait expliquer l'amortissement de l'amplitude. A partir de février, le milieu physique, soit à la faveur d'un refroidissement (et d'un enrichissement trophique concomitant), soit lors d'un réchauffement général de toute la couche (arrivée d'eaux guinéennes) devient déterminant pour expliquer les variations d'abondance. Pendant la G.S.F. le milieu devient très défavorable, provoquant une chute brutale des effectifs, précédant la disparition complète de l'espèce en août.

L'imbrication de l'action du milieu et du cycle biologique rend diffi-

cilement interprétable les fluctuations constatées durant les années de prélevements hebdomadaires. Les différences observées entre les saisons chaudes (durée, intensité du réchauffement) au cours des six années n'ont pas eu de répercussion nette sur l'abondance moyenne saisonnière. Les températures moyennes de G.S.F. se trouvant plus proches du minimum compatible avec le maintien de l'espèce, un réchauffement plus précoce des eaux (G.S.F. 1970) ou une intensité plus faible du refroidissement (G.S.F. 1973) ont pu favoriser la persistance d'effectifs notables de E. pileatus (alors qu'il avait disparu, tout comme en 1974, plusieurs semaines durant les autres G.S.F.). En fait, une interprétation plus précise des variations inter-annuelles requerrait certainement une analyse plus détaillée de l'hydroclimatologie de chacune des années, du même type que celle à laquelle nous nous sommes livrés dans le paragraphe 1.4.2.3 à propos de la période 10/73 - 10/74.

Une autre relation classique avec le milieu est celle existant entre la taille des copépodes et la température. Elle a été signalée chez de nombreuses espèces (cf. BINET et SUISSE de SAINTE CLAIRE, 1975 ; GAUDY, 1972 ; etc...) et nous la retrouvons chez E. pileatus. Nous avons représenté figure 2.13 la relation existant entre la température moyenne calculée à partir des valeurs quotidiennes à 17 m, pendant des périodes de 5 à 10 jours, et la longueur moyenne du céphalothorax de femelles adultes (calculée sur des échantillons de 36 à 560 individus) durant la même période. Pour 23 couples de valeurs on obtient une corrélation $r = -0,75$, et une régression : longueur du céphalothorax (mm) = $-0,016 T^\circ C$ à 17 m + 2,19 ; on remarque que cette corrélation entre longueur céphalothoracique et température est nettement meilleure que celle donnée par BINET (1977) à Abidjan. Les refroidissements amenant à la côte des eaux plus riches (eaux de la thermocline) favorisent indirectement la croissance des espèces herbivores, telle E. pileatus ; mais on peut aussi bien envisager la possibilité d'un ralentissement du métabolisme et une croissance prolongée aux basses températures que les effets d'une plus grande richesse trophique des eaux froides (DEEVEY, 1966). Cependant la rapidité avec laquelle se modifie la taille des individus laisse supposer que les eaux froides abritent elles-mêmes des populations à la fois plus abondantes et composées d'individus de plus grande taille que les eaux guinéennes chaudes et relativement plus pauvres. Ainsi nous serions donc, principalement durant la G.S.C., en présence d'un mélange de populations de diverses origines et correspondant à différentes catégories d'eau (cf. première partie) ; la distribution de taille des adultes ne nous a cependant pas permis de les séparer.

2.5.3. Succession des générations à la station côtière

2.5.3.1. Introduction

Nous avons vu que, pour expliquer les oscillations d'effectifs mises en évidence durant l'année de prélèvements quotidiens, nous avions émis l'hypothèse d'une succession de générations avec une périodicité d'une vingtaine de jours.

GAUDY (1972) fait un historique détaillé des études de dynamique saisonnière chez les copépodes. Il constate que les travaux ont généralement porté sur les espèces de régions froides ou tempérées. En ce qui concerne les espèces tropicales, les auteurs sont rarement allés au-delà d'une description plus ou moins sommaire des fluctuations saisonnières d'abondance. Le choix des espèces en fonction des divers critères habituellement retenus (abondance, exigences écologiques, ...) est compliqué en région tropicale par la forte diversification spécifique et le manque de description des stades juvéniles. Une autre difficulté provient de l'absence de saisons écologiques aussi nettement marquées que dans les zones tempérées et de la persistance d'une activité reproductrice, plus ou moins régulière, tout au long de l'année, conduisant à un déphasage des générations dont l'individualisation devient difficile, voire impossible. Ceci explique que l'une des espèces ayant le plus éveillé l'intérêt des zooplanctologistes travaillant sur la côte ouest-africaine ait été Calanoides carinatus (cf. § 2.4) que l'on peut classer, en ce qui concerne son cycle biologique, dans la même catégorie définie par HEINRICH (1962) qu'une espèce tempérée, telle Calanus finmarchicus.

Les fréquences de prélèvements adoptées, bi-hebdomadaires et plus généralement hebdomadaires ou bi-mensuelles, semblent tout à fait insuffisantes pour parvenir à suivre une population dans un milieu néritique perturbé, où les eaux sont soumises à des mouvements variés incessants (circulation générale, marées, remontées sporadiques d'eaux subsuperficielles du proche large, ...). La petite taille des espèces en milieu tropical et la rapidité de leur croissance fournissent d'autres raisons pour resserrer la maille temporelle de l'échantillonnage. Il est d'autre part possible que les conclusions auxquelles on parvienne quant à la durée des générations, dépendent plus ou moins de la fréquence des observations en particulier s'il existe des périodes de ponte successives donnant naissance à des cohortes rapprochées.

Pour identifier les générations (celles des cohortes, définies comme l'ensemble des individus issus d'une même ponte, nous paraissant encore plus difficile) on peut faire appel à plusieurs méthodes dont GAUDY (1972) fait l'examen critique. Nous avons retenu celle fondée sur l'évolution des effectifs et des proportions des différents stades copépodites, la seule possible dans notre cas. Ne pouvant saisir l'instant de la ponte, nous faisons commencer une génération à un pic d'abondance (correspondant si possible à un pic de pourcentage) de copépodite I (C I), sa durée étant fournie par l'intervalle de temps séparant deux pics consécutifs. En fait, les pics que nous observons (figure 2.14) sont généralement assez mal circonscrits dans le temps, par suite de l'étalement des pontes et la variabilité existant dans la vitesse de maturation des individus, aussi ne pouvons nous donner que des dates moyennes. Les fluctuations de l'effectif total peuvent constituer une autre approche de la question et fournir un contrôle des résultats précédents. Outre la durée des cycles, d'autres paramètres devraient pouvoir découler d'une telle analyse : durée des différents stades, mortalité, etc..., dont la connaissance serait nécessaire à une tentative d'estimation de la production de l'espèce.

2.5.3.2. Identification des stades juvéniles

BJORNBERG (1967) fournit une description détaillée des stades nauplii et copépodites de E. pileatus. Comme cette espèce était la seule du genre présente à notre station en quantité notable, les risques de confusion dans l'identification des jeunes stades (en particulier nauplii) furent limités. Les nauplii ont été dénombrés globalement. Comme il est vraisemblable que l'échantillonnage de ces tous premiers stades aient été médiocre, il ne faudra pas accorder une grande signification aux valeurs absolues de leurs effectifs.

Afin d'identifier et compter les copépodites, 150 individus (si possible) étaient isolés au hasard dans chaque prélèvement et leur céphalothorax mesuré. Après individualisation des modes dans la courbe de distribution ainsi obtenue, les importances relatives puis les effectifs des différents stades présents étaient calculés. Bien que les sexes puissent être distingués à partir des C V, les mâles, très peu abondants, n'ont pas été comptés séparément.

2.5.3.3. Succession des générations entre octobre 1973 et octobre 1974

Nous avons représenté figures 2.14 et 2.14bis l'évolution des effectifs (échelle log²) et des pourcentages des différents stades pour la période considérée. Nous avons aussi figuré les mesures quotidiennes de la température au fond et en surface.

Nous avons vu que les E. pileatus disparaissaient généralement en août. En 1973, tout comme en 1974, ils réapparaissaient brusquement en septembre, avec des effectifs relativement élevés, avant de subir à la fin de ce mois et au début du suivant une éclipse de quelques jours, conséquence d'un retour des catégories d'eau hivernales. Nous avons fait commencer les courbes le 1er octobre 1973, durant cette période d'absence ou d'abondance réduite. En octobre-novembre nous sommes en P.S.C. ; la température des eaux, moyennement élevée, tant au fond qu'en surface, ne subit pas de variations de grande amplitude. Nous verrons plus loin (cf. troisième partie) que la P.S.C. apparaît dans le cycle annuel comme la saison la plus stable écologiquement. Le gradient thermique 0-17 m n'excède généralement pas 2 à 3° C et on peut espérer que cette relative stabilité du milieu favorise le maintien d'une population stable de E. pileatus, où les apports exogènes seront restreints.

Les 15, 16 et 17 octobre, les nauplii subissent une poussée brutale portant leur effectif moyen à environ 13 000. A peu près simultanément, les C I constituent entre 60 et 75 % et les C II, 15 à 30 % du total des E. pileatus. A ces mêmes dates les stades les plus âgés sont absents où présents à l'état de traces. On peut interpréter ces trois pics (nauplii, C I et C II), étalés sur deux à trois jours, comme marquant le début de la première génération de la période étudiée, avec un léger retard par rapport à la ponte tandis que le pic de C VI du 23/10 en serait l'aboutissement. Une dizaine de jours se sont écoulés pour passer des nauplii aux adultes.

La seconde poussée des nauplii et C I, nettement moins bien délimitée dans le temps, est scindée en trois poussées successives d'importance croissante, les 27 octobre, 3-4 et 7-8 novembre. On retrouve nettement ces trois pics chez les CII, ensuite avec le vieillissement de la population, les fluctuations d'abondance deviennent moins interprétables. Si nous examinons les pourcentages, les C VI représentent, à partir du 10 et jusqu'au 17 novembre, plus de 10 % du total des E. pileatus, en atteignant même 60 % le 17. Nous ignorons la longévité de l'espèce et sur quel laps de temps s'étale

la période de reproduction. Assistons-nous, entre le 25 octobre et le 10/11, à trois pontes successives donnant trois cohortes ou bien y a-t-il un mélange de populations à différents stades de maturité ? Les trois pics de C IV, faiblement marqués, des 30/10, 02/11 et 10-12/11 succèdent, avec un décalage de seulement 4 ou 5 jours, à ceux de C I. Il semble difficile d'envisager des générations aussi brèves.

A partir du 19/11, nous retrouvons une évolution assez semblable à celle qui avait été observée au cours de la première génération : pics de nauplii et C I en phase vers le 21-22/11, pic de C VI vers le 01/12. Cette fois encore une dizaine de jours se sont écoulés entre les deux.

Début décembre, les eaux commencent à se refroidir progressivement jusqu'au 26 (au fond) et 29 (surface) : c'est la P.S.F., nettement marquée en 1973-1974. Ensuite un réchauffement, plus rapide en surface, nous amène vers le 05/01 à la G.S.C.. Au fond la température remonte plus lentement et irrégulièrement. Nous avons vu que cette P.S.F., pourtant marquée par un enrichissement sensible (cf. figure 1.23), n'avait pas eu d'effet notable sur la richesse de la population globale de E. pileatus. L'intensification du flux général S-SE (GUILLEM, 1975) provoque vraisemblablement un brassage accru des populations gênant l'identification des générations. Il semblerait cependant que l'on puisse, en décembre, déceler du 06 au 15 et du 17 au 29, deux générations.

En janvier, la situation est assez confuse. La proportion des adultes, ainsi que leurs effectifs, vont croissant jusqu'à atteindre un maximum à la fin du mois ; deux pics de C I, le 31/12 et le 07/01, pourraient représenter le début de deux générations, déphasées l'une par rapport à l'autre. Au cours de la deuxième quinzaine de janvier, le réchauffement intéresse toute la couche et la température au fond dépasse la plupart du temps 25° C. Les faibles ressources trophiques de ces eaux pourraient expliquer le vieillissement de la population et l'interruption de la reproduction dans les derniers jours du mois. Nous aurions là un exemple de dépendance de la reproduction à l'égard de l'intensité de la production primaire, comme cela peut s'observer dans les mers tempérées (GAUDY, 1972).

Vers le 11/02 un gradient thermique de 3 à 5° C se rétablit entre le fond et la surface : c'est le premier refroidissement de la G.S.C. 1974. Il provoque un nouvel enrichissement des eaux. Cette situation se prolonge jusqu'au mi-mars. Les effectifs des stades C I et C III restent très

élevés pendant cette période. Le léger fléchissement observé vers le 25-28/02 devient de mieux en mieux marqué quand on considère les stades plus âgés. L'évolution des proportions montre assez nettement deux générations, du 13 au 23/02 et du 28/02 au 15/03. Les pics d'abondance ou de fréquence sont moins nets et plus étalés que ceux de P.S.C., aussi les limites temporelles des générations sont-elles difficiles à préciser.

Du 20/03 au 19/04 la couche d'eau se réchauffe et s'homogénéise à nouveau tout en s'appauvrissant. Comme fin janvier nous assistons au vieillissement relatif de la population et à une diminution notable de l'abondance des jeunes stades, traduisant un ralentissement des fonctions reproductive. Deux générations, marquées par des pics assez nets, peuvent être identifiés.

A partir du 20/04 la température au fond baisse de 2 à 3° C : c'est le second refroidissement de la G.S.C. 1974. Dès le 19 on observe une brusque remontée de l'abondance des plus jeunes stades et donc, semble-t-il, sans relation avec le refroidissement mais, en fait, en liaison avec l'augmentation de la teneur en phosphate minéral dissous sensible dès le 16/04 (cf. figure 1.23). Cette génération, relativement abondante, est suivie par une autre début mai, la dernière avant l'établissement de la G.S.F..

Si l'on considère les oscillations d'abondance, telles qu'elles apparaissent sur la figure 2.12, ou celles des proportions par rapport au total des copépodes, il est encore possible d'identifier quatre autres générations, jusqu'à la disparition complète de l'espèce, fin juillet.

Quand les E. pileatus réapparaissent fin août, malgré des effectifs relativement élevés, la reproduction reste faible. Deux poussées, peu marquées, de C I et C II peuvent toutefois signaler deux générations. Jusque vers le milieu du mois les eaux s'appauvrissent peu à peu tandis que les adultes dominent largement. Avec l'intense refroidissement intervenant au fond durant la seconde quinzaine de septembre les E. pileatus se raréfient de nouveau. On les retrouve brusquement début octobre.

Au total entre le début octobre 1973 et la fin juillet 1974 nous aurions pu individualiser environ 17 générations. Un tel résultat doit être considéré avec prudence par suite des multiples causes d'erreur possibles (mélanges de populations plus ou moins déphasées dans leur degré de maturation, qu'il ne nous a pas été possible de séparer, apports exogènes, étalement,

ment des pontes, caractère aléatoire de l'échantillonnage, etc...) et de la grande part d'interprétation laissée à l'expérimentateur. Les fluctuations de l'effectif total représentées figure 2.12 suivent assez bien celles des C I et viennent confirmer l'interprétation proposée, tout au moins tant que les influences de l'environnement ne perturbent pas trop les cycles.

Le décalage progressif dans le temps des oscillations d'effectifs relatives aux différents stades d'une même génération devrait permettre une estimation de la longévité de chacun de ces stades. Chaque poussée dont sont l'objet les effectifs d'un stade déterminé se prolonge pendant un nombre de jours variable, généralement 10 à 15. Dans ces conditions, il est difficile de déterminer pendant cette durée si la ponte s'est produite en plusieurs phases successives nettement individualisées ou bien si elle intéresse un nombre croissant de femelles, passant par un maximum, avant de diminuer. La signification des pics identifiant chaque cohorte reste incertaine et leur dérive dans le temps, d'un stade à l'autre, à peu près impossible à estimer. Le recours aux méthodes statistiques développées pour l'étude des séries chronologiques (auto-corrélations, corrélations croisées par exemple) n'a pas apporté de solution nette à ce problème. La périodicité de notre échantillonnage reste encore insuffisante pour rendre compte en détail d'une évolution aussi rapide. Les corrélations croisées calculées entre les effectifs de stades successifs, pour une série de quatre générations (86 valeurs) sont maximum en l'absence de décalage ; les fluctuations de l'abondance totale de l'espèce, liées surtout à l'imprécision de l'échantillonnage, masquent donc complètement celles liées au développement de chaque stade (cf. tableau ci-dessous).

	CI-CII	CII-CIII	CIII-CIV	CIV-CV	CV-CVI
r (sans décalage)	0,88	0,82	0,66	0,91	0,76
r (avec décalage de un jour)	0,29	0,26	0,10	0,28	0,16

La chute du coefficient de corrélation entre les effectifs de stades successifs à un jour de décalage, laisse supposer que la succession rapide

des masses d'eau et les aléas de l'échantillonnage, interdisent de suivre dans le temps une cohorte identifiée par un pic d'abondance ; ainsi l'analyse détaillée des générations, classique dans son principe, à laquelle nous venons de nous livrer doit-elle être considérée avec prudence.

Une corrélation plus faible entre les C III et les C IV indique une certaine rupture entre ces deux stades pouvant justifier un regroupement des trois premiers stades et des trois derniers, en deux ensembles.

Certains auteurs ont tenté de calculer les coefficients de mortalité pour des copépodes planctoniques échantillonnés dans leur milieu naturel. On peut supposer que ces coefficients doivent varier au cours de la vie des individus et différer donc pour chaque stade ; les méthodes proposées prennent en considération la longévité des stades et ne sont pas applicables à nos données. Elles pré-supposent aussi que soient remplies un certain nombre de conditions : reproduction synchrone, absence d'apports exogènes, recrutement constant. FAGER (1973) et MULLIN et BROOKS (1970) donnent des exemples de calculs de tels coefficients chez Calanus helgolandicus.

2.5.4. Répartition géographique sur la RPN (1974)

2.5.4.1. Répartition verticale

Les données concernant la répartition verticale ont été recueillies à des stations situées sur la marge continentale, dans une zone qui n'est pas des plus favorables à E. pileatus. De plus, l'épaisseur des couches d'eau échantillonnées ne peut permettre une étude fine de cette répartition et des migrations nycthémérales chez une espèce superficielle.

Si on considère les résultats obtenus sur la vingtaine de séries de pêches verticales au filet fermant il ressort que la quasi-totalité de la population des E. pileatus (98 % des effectifs récoltés) est rassemblée dans la couche 50 m-surface. Entre 100 et 50 m seuls quelques individus sont parfois capturés.

La série de début juin 1974 a même montré que 80 % de la population se trouvait dans les 30 premiers mètres, résultat confirmant les observations de BAINBRIDGE (1972) qui, dans une station du plateau continental guinéen, a constaté que plus de 90 % de la population des adultes et juvéniles se trouvait, de jour comme de nuit, à moins de 50 m de profondeur. Ces résul-

tats s'éloignent considérablement de ceux obtenus par ROE (1972) au large des Canaries, où cet auteur observe des effectifs maximums, de jour comme de nuit, vers 500 m de profondeur ; l'auteur évoque malgré tout une possible confusion avec E. subcrassus, qui nous paraît très probable.

2.5.4.2. Répartition et évolution saisonnière le long de la RPN

Nous rappelons (cf. § 2.5.2.1) que les effectifs sur le plateau continental n'ont pas été pondérés en fonction du volume filtré et représentent, ainsi que nous l'avons vu, la totalité de la population existant sous $0,25\text{ m}^2$ de surface.

La première radiale (mi-mai) se situe en pleines conditions de G.S.C.. Les E. pileatus sont partout abondants avec des maximums aux stations les plus côtières (figure 2.15). Dès le début de la G.S.F., les effectifs diminuent rapidement, en commençant par la côte (radiales du début et de la mi-juin). Nous avons là une conséquence de l'affleurement à la côte des eaux subtropicales en début de G.S.F. Vers le milieu de la G.S.F., les très faibles abondances sont générales sur toute la radiale. Fin août ils sont totalement absents des eaux benguéléennes. Leur brutale réapparition début septembre se fait en commençant par la côte avant de gagner tout le plateau. Les plus forts effectifs sont observés début octobre.

Ainsi, ces observations tendent à montrer que la station côtière reflète de manière satisfaisante et en les amplifiant, les fluctuations saisonnières.

2.5.5. Répartition géographique saisonnière (campagnes de l'ANDRE NIZERY)

Figure 2.16.

2.5.5.1. Remarques générales

A partir d'un nombre relativement limité de campagnes isolées on ne peut espérer suivre l'évolution saisonnière des populations d'un taxon quelconque. Chaque campagne reflétera approximativement une situation, que nous supposerons à peu près stable durant un intervalle de temps de quelques jours, et que nous tenterons d'assimiler à la situation moyenne de la saison (telle qu'elle est ressentie à Pointe-Noire) durant laquelle elle s'est déroulée. Nous avons déjà signalé que, si le filet utilisé au cours de ces

campagnes était identique à celui de la station côtière, la vitesse de remontée était à peu près le double. Il est donc vraisemblable que les populations jeunes, où dominent les C I, ont été sous-échantillonnées. Nous avons adopté pour cartographier les abondances les cotations de FRONTIER (1969) qui atténuent la variabilité due aux diverses causes liées à l'échantillonnage pour conserver principalement celles gouvernées par la nature du milieu où la biologie de l'espèce (structure d'âge des populations par exemple). Nous avons généralement supprimé la classe 1 sans signification la plupart du temps.

Dans le cas de E. pileatus, nous disposons pour certaines campagnes de données relatives aux différents stades et pourrons ainsi tenter d'apprécier l'extension géographique d'une population de maturité homogène.

2.5.5.2. Situation de la G.S.C.

En 1971, l'intensité et la durée de la G.S.C. à la station côtière furent voisines de celles de l'année moyenne et au cours des campagnes qui se déroulèrent au nord et au sud de Pointe-Noire furent rencontrées des conditions estivales bien marquées. E. pileatus était abondant sur l'ensemble du plateau avec toutefois une tendance, déjà notée sur la radiale 1974, à voir ses effectifs décroître de la côte vers le large (campagne NIZ 03-71 au large de l'Angola ou NIZ 04-71 au large du Congo et du Gabon, figure 2.16). Quand on se rapproche de l'équateur, au fur et à mesure que le réchauffement des eaux gagne en profondeur, son abondance va en diminuant. Si on examine la composition de ces populations, on constate que, à l'exception de quelques stations de la pente continentale devant Pointe-Noire, les C V et les C VI constituent plus de 80 % du total. On retrouve donc à une vaste échelle géographique ce que nous avions constaté durant les périodes les plus chaudes de la G.S.C. à Pointe-Noire (G.S.C. 1974) : l'absence presque complète de reproduction dans les eaux guinéennes, c'est-à-dire au plus fort du réchauffement estival.

La G.S.C. 1972 fut de 2 à 3° C moins chaude que celle de l'année moyenne 1969-1974. Au cours de la campagne de mars (NIZ 03-72, figure 2.16) ce n'est que vers 3° S que furent retrouvées les conditions hydrologiques rencontrées en G.S.C. 1971 jusqu'à vers l'extrême sud de l'aire géographique prospectée. Les plus fortes abondances de E. pileatus furent observées

dans deux régions distinctes : l'une était située au large et au nord de Pointe-Noire jusque vers 4° S où l'upwelling côtier était suffisamment marqué pour que s'amorce une baisse sensible des effectifs aux stations les plus côtières ; l'autre commençait vers 2° 30 S en s'étendant jusqu'à l'estuaire du Gabon. Il semblerait que les apports terrigènes de l'Ogoué et de la Komo aient pu être responsables des fortes concentrations rencontrées dans les secteurs du cap Lopez (Port-Gentil) et de Libreville.

2.5.5.3. Situation de G.S.F.

La campagne NIZ 08-72 (juillet 1972) nous fournit un exemple de la répartition de E. pileatus au large du Congo-Gabon vers le milieu de la saison, à une époque où le refroidissement des eaux (ou, ce qui revient au même, l'arrivée des eaux benguéléennes) n'a pas atteint son maximum d'intensité, en provoquant la disparition totale de l'espèce comme sur la RPN en 1974. Son abondance avait toutefois fortement décrue dans la moitié sud où les E. pileatus étaient même totalement absents de certains prélèvements les plus côtiers. En remontant vers le nord on retrouve des effectifs voisins de ceux des saisons chaudes, en particulier dans la région de Port-Gentil et du cap Lopez, au niveau des accores. Au-delà du front thermohalin, dans la région équatoriale où on retrouve les eaux guinéennes, son abondance décroît de nouveau.

Au sud du Congo, lors de la campagne NIZ 09-71 (août 1971), les températures de surface atteignaient 21° C sur les fonds de 1 000 m et décroissaient vers la côte et ce n'est qu'au-delà des fonds de 100 m que E. pileatus a été rencontré sporadiquement et en quantité très modeste.

2.5.5.4. Situation de petites saisons

Nous avons vu que c'était pendant la période allant de septembre à janvier que E. pileatus avait paru trouver à la station côtière les conditions optimales à son développement. Cette constatation se trouve vérifiée par les campagnes de l'ANDRE NIZERY. E. pileatus était présent à peu près à toutes les stations de Libreville à Lobito, avec des effectifs maximums entre 3° S et 8° S environ (campagnes NIZ 04 et NIZ 05-70). On a retrouvé cette situation, à quelques variantes près, au cours des campagnes de janvier, octobre, novembre et décembre 1971. La proportion des jeunes stades est élevée

et la similitude dans l'importance relative des différents stades s'étend à plusieurs stations voisines ce qui tendrait à prouver l'existence d'une reproduction à peu près synchrone au sein de populations bien individualisées et d'extension géographique notable.

Il semblerait, au vu de ces observations, que les populations de E. pileatus trouvent leur plein épanouissement sur cette partie du plateau continental ouest-africain, dans une aire géographique s'étendant approximativement entre les 3ème et 8ème parallèles. Plus au sud, les abondances décroissent rapidement sauf au plus fort de la G.S.C. (cf. figure 2.16) où de forts effectifs peuvent être observés, principalement à proximité des côtes. Au nord du 3ème parallèle sud, l'espèce persiste toute l'année mais généralement en quantité relativement modeste, à l'exception de la région du cap Lopez où les phénomènes liés au front thermohaline et les effluents fluviales semblent créer des conditions locales plus favorables.

Les quelques stations qui furent visitées en octobre et décembre 1971 dans la région des îles du golfe de Guinée et entre Libreville et Douala ont montré l'ubiquité de E. pileatus qui était partout présent mais en quantité relativement faible.

2.5.5.5. Relations avec le milieu physique

Bien que les observations hydrologiques des campagnes soient très sommaires et ne concernent que la surface, leur abondance autorise malgré tout une exploitation relativement fructueuse. On a calculé l'effectif moyen (exprimé en \log^2) pour des intervalles de température superficielle de un degré. Les résultats, résumés dans le tableau ci-dessous, montrent nettement que des abondances plus élevées ont été trouvées, en moyenne, aux stations où la température de surface était de l'ordre de 24° C, ce qui confirme la préférence marquée par E. pileatus pour des conditions hydrologiques moyennes caractérisant en particulier les petites saisons, intermédiaires entre les G.S.C. et G.S.F. (cf. troisième partie).

Nombre d'observations	10	39	25	61	61	68	142	171	86	96	9
T°C de surface	19,0 à 19,9	20,0 à 20,9	21,0 à 21,9	22,0 à 22,9	23,0 à 23,9	24,0 à 24,9	25,0 à 25,9	26,0 à 26,9	27,0 à 27,9	28,0 à 28,9	29,0 à 29,9
Effectif moyen (\log^2)	1,6	3,0	4,1	5,4	6,6	7,7	6,4	5,4	6,0	6,2	4,8

On retrouve la corrélation négative entre la température de surface et la longueur du céphalothorax. Pour 101 couples de variables $r = -0,84$; les températures de surface considérées ne variant que de 24 à 29° C, la pente de la droite de régression est plus forte que pour la station côtière. Les plus petits individus ont été capturés au cours de la campagne de mars 1971 où nous avions noté l'absence presque complète des plus jeunes stades.

2.5.6. Discussion et conclusions

A Pointe-Noire, E. pileatus apparaît comme une espèce relativement peu soumise à un rythme saisonnier et seules les eaux de la seconde partie de la G.S.F. (eaux benguélennes) en sont totalement privées. Plus au sud, à Baia Farta (NETO et PAIVA, 1966), les fluctuations saisonnières d'abondance deviennent très accusées et E. pileatus devient une espèce typique des deux saisons chaudes, avec des effectifs maximaux en G.S.C.. Il est totalement absent le reste de l'année ; les auteurs en concluent que c'est une espèce préférant les eaux chaudes et peu salées. Nous avons vu que si, effectivement, E. pileatus disparaissait pratiquement en dessous de 20-21° C en surface, son abondance dans les eaux les plus chaudes (de l'ordre de 30° C en G.S.C. ou dans les eaux guinéennes au nord du cap Lopez en G.S.F.) décroissait nettement. Il ressort d'une analyse mathématique des variations saisonnières des copépodes du plateau ivoirien (BINET et al., 1972), que E. pileatus appartient à l'ensemble des espèces correspondant aux P.S.C. et P.S.F., résultat en accord avec nos observations. Nous verrons dans la troisième partie qu'une analyse du même type isole E. pileatus dans le groupe des espèces caractérisant les petites saisons.

E. pileatus est une espèce phytopophage des eaux superficielles relativement chaudes. Cependant la satisfaction de ses besoins trophiques l'oblige à rechercher des eaux relativement riches. En P.S.C., la faible immersion de la thermocline (10-20 m) autorise un enrichissement de la base de la couche euphotique au-dessus du plateau et peut ainsi favoriser une production primaire notable, bénéfique aux grandes espèces herbivores.

Le nombre de générations que nous avons estimé pendant une période de 10 mois à la station côtière excède très largement ceux obtenus par an chez des espèces de régions tempérées qui seraient, selon GAUDY (1972), de l'ordre de 5-6 en pouvant parfois atteindre 8-9. Nous avons fait état de

l'absence presque complète d'études similaires en zone inter-tropicale. WOODMANSEE (1958), sur la côte de Floride, identifie 11 générations en une année chez Acartia tonsa, leur durée variant de 4 (été) à 7 semaines (hiver). Nous avons vu qu'il était difficile de comparer E. pileatus avec Calanoides carinatus étudié par BINET (1975). Cet auteur (BINET, 1977 b) reconnaît au large d'Abidjan entre 9 et 23 cohortes par an chez les principales espèces de copépodes. Ce nombre, variant légèrement selon la taille, serait de 13 à 17 chez E. pileatus en Côte d'Ivoire (contre 17 en 10 mois à Pointe-Noire). La situation plus côtière et à caractère néritique nettement plus accusé de notre station, pourrait expliquer cette différence mais nous avons vu qu'il ne fallait certainement pas sous-estimer la part d'interprétation de l'auteur ainsi que la fréquence des récoltes.

La méthode d'identification des cohortes et de dénombrement des générations fondée sur les variations relatives et absolues des effectifs des différents stades nous est apparue quelque peu critiquable. L'appréciation que l'on a de la valeur des résultats repose sur leur comparaison avec ceux obtenus en élevage ou par d'autres auteurs (par exemple les résultats obtenus par HEINLE, 1966, chez Acartia tonsa, 7 jours d'oeuf à oeuf, nous font croire que nos estimations sont biologiquement acceptables). La fréquence de nos observations, pour élevée qu'elle fut, ne nous a pas assuré le succès escompté ; elle a surtout permis de mettre en évidence les incertitudes de la méthode en montrant, par exemple, l'absence de corrélation à un jour d'intervalle entre les effectifs de deux stades consécutifs. On peut y voir la conséquence de l'hétérogénéité du milieu à proximité des côtes et celle des déplacements incessants des masses d'eau. Les campagnes de l'ANDRE NIZERY ont cependant montré que l'on pouvait trouver, à une certaine échelle géographique, des populations d'E. pileatus ayant une structure d'âge relativement homogène et donc une reproduction à peu près synchrone. Pareille constatation a été faite par BINET au large de la Côte d'Ivoire à propos de Calanoides carinatus. Ce ne serait donc qu'à proximité de la côte que des distorsions apparaîtraient dans le cycle par suite de l'existence de populations plus ou moins indépendantes et déphasées l'une par rapport à l'autre dans leur reproduction.

L'évolution quotidienne de l'importance relative des différents stades (figure 2.14) peut malgré tout s'interpréter d'une façon à peu près cohérente, particulièrement durant certaines périodes privilégiées (telle la

P.S.C. 1973 par exemple). Au contraire, la grande variabilité des valeurs absolues des effectifs par stade interdit d'attribuer une signification excessive à tel ou tel pic d'abondance dont la fréquence doit plus ou moins dépendre de celle de l'échantillonnage. A l'extrême, on peut craindre que le nombre de cohortes ou de générations reconnues par l'expérimentateur ne soit plus qu'un artéfact dépendant de la périodicité des récoltes.

Malgré l'abondance des méthodes proposées, les difficultés que présentent l'identification et le dénombrement des générations d'organismes zooplanctoniques dans le milieu marin, particulièrement en zone intertropicale, rendent presque impossible une estimation de la production d'une espèce telle E. pileatus. Elle pourrait être tentée chez d'autres espèces, dont les périodes de reproduction sont mieux circonscrites dans le temps, en région tempérée ou, au large du Congo, chez des espèces ayant une évolution saisonnière d'abondance très accusée.

2.6. PARACALANUS SCOTTI Frücht1, 1923 (1) et

OITHONA NANA Giesbrecht, 1892

2.6.1. Introduction

Le rapprochement de deux espèces aussi éloignées sur le plan systématique se justifie par la similitude de leur écologie dans la zone étudiée.

Leur très petite taille les a vraisemblablement fait échapper à la plupart des investigations menées dans le golfe de Guinée et aussi dans

(1) - La position systématique de Paracalanus scotti a été discutée par VERVOORT (1963). Initialement décrite par T. SCOTT (1894) sous le nom de Paracalanus pygmaeus (à partir d'exemplaires provenant précisément du Gabon et du Congo), cette espèce a par la suite été rapprochée de P. crassirostris des côtes brésiliennes. Pour tenir compte des différences existant entre les spécimens provenant des côtes américaines et africaines, FRUCHTL (1924) fut amené à distinguer P. crassirostris forma typica et P. c. forma scotti. Cette dernière variété fut finalement élevée au rang d'espèce par VERVOORT (1963) et c'est elle qui fut observée au Congo après l'avoir été en Angola (NETO et PAIVA, 1966) et sur les côtes sud-ouest africaines par UNTERUBER-BACHER (1964). Cependant, selon DE DECKER (1964) et TANAKA (1960), on retrouverait plus au sud P. crassirostris (forma typica de FRUCHTL).

d'autres régions océaniques (BJORNBERG, 1963). Nous mêmes, (BINET et DESSIER, 1971), signalons leur présence en nombre réduit sur la RPN 1967-1968, en attribuant leur rareté à l'inadaptation des filets utilisés. A la station côtière, P. scotti et O. nana arrivent en effet, avec des effectifs moyens par récolte (calculés sur les valeurs arithmétiques) de 12 000 et 13 200, respectivement en 2ème et 1ère position chez les copépodes. Il est cependant évident que par leur biomasse ils se situent à un autre rang. En dépit d'une grande amplitude dans leurs fluctuations d'abondance, attribuable à leurs exigences écologiques et à leur distribution spatiale très surdispersée (1), principalement chez O. nana, leur présence y est permanente (99 % des récoltes).

L'importance numérique des O. nana dans les zones néritiques africaines de l'Atlantique se retrouve en Angola, à Baia Farta (38,1 % du total des copépodes d'un cycle annuel) et au large de la Namibie (UNTERUBERBACHER, 1964).

2.6.2. Fluctuations saisonnières d'abondance

2.6.2.1. Station côtière de Pointe-Noire

L'évolution de l'abondance au cours de l'année moyenne est très semblable pour chacune des deux espèces (figure 2.17) : maximum principal en G.S.F., un autre moins marqué en P.S.F. et minimum absolu en janvier-février (début de la G.S.C. mais aussi période où ses caractéristiques sont les plus accusées, cf. première partie) suivi par une lente remontée des effectifs, précédant la hausse brutale du début de G.S.F.. Un fléchissement, plus bref et moins accusé que celui de G.S.C. signale la P.S.C.. Les différences entre les deux espèces se manifestent surtout en G.S.F. : sur les courbes de la figure 2.17, et malgré l'écrasement des valeurs élevées résultant de la transformation, on peut voir que les plus forts effectifs sont atteints chez

(1) - Constatation que nous avons pu faire à diverses occasions : pullulement observé à la station côtière et sur la radiale, (près de 100 000 O. nana par m³ à la station côtière fin août 1969), séries de récoltes à la bouteille de 15 litres et comparaison de l'efficacité de capture du filet et de la bouteille.

P. scotti plutôt en début de saison alors qu'ils le sont fin août chez O. nana. Cette dissemblance dans l'évolution hivernale de chacune des deux populations apparaît beaucoup mieux quand on considère leur importance relative respective dans l'ensemble des peuplements de copépodes : P. scotti dépasse 50 % du total des copépodes en juin et O. nana seulement fin août. Ces différences reflètent l'évolution du milieu en G.S.F., dont nous avons parlé en première partie.

Les fluctuations quotidiennes confirment dans leurs grandes lignes les constatations précédentes (figure 2.18). On remarque la grande instabilité des effectifs d'O. nana en G.S.F. ainsi que leur augmentation constante et très prononcée de juin à août (de 3 000 à 70 000 individus environ par prélevement). Pendant cette même saison, la population de P. scotti subit des fluctuations beaucoup moins accentuées en passant par un maximum en juillet, un peu plus tardivement donc que dans l'année moyenne. En P.S.C. on observe aussi, après un maximum de début de saison, une tendance à la réduction progressive des effectifs de P. scotti tandis que ceux de O. nana se maintiennent à un niveau à peu près constant. Les trois périodes les plus chaudes de la G.S.C. 1974 (présence à la côte des eaux guinéennes), voient une chute prononcée (allant parfois jusqu'à la disparition) de l'abondance des deux espèces ; la dernière période chaude de mai a des conséquences beaucoup plus néfastes chez O. nana.

En prenant la température à nouveau comme principal paramètre de l'hydroclimat, les affinités des deux espèces pour les eaux froides apparaissent nettement dans la corrélation négative existant entre la température à 17 m et l'abondance quotidienne : $r = -0,70$ pour P. scotti et $r = -0,62$ pour O. nana (pour 268 couples de variables). Selon les saisons, cette corrélation est variable ; elle est maximum, $r = -0,65$ (68 couples de variables) pour O. nana en G.S.F. et minimum, $r = -0,21$ (75 couples de variables), pour P. scotti, ce qui est une conséquence de ce que nous avons dit précédemment sur l'évolution contraire de leur abondance respective pendant cette saison. Cette liaison entre température et abondance prouve une fois de plus le rôle prépondérant joué par les transports et mélanges des masses et catégories d'eau dans la génèse des peuplements de la station côtière.

2.6.2.2. Radiale de Pointe-Noire (RPN)

En dépit du caractère relativement cosmopolite de la répartition de P. scotti (et P. crassirostris) et surtout de O. nana, dans l'océan mondial, ces deux espèces sont strictement néritiques. Ceci est bien illustré par la RPN où on observe généralement une chute rapide des abondances quand on s'éloigne de la côte (figure 2.19). A l'exception de la radiale de mai où les abondances sont partout très faibles (affaiblissement du gradient côte-océan par suite de l'arrivée jusqu'à la côte des eaux guinéennes), ce schéma général est à peu près respecté pendant toute la saison froide : la chute est assez régulière entre la côte et les fonds de 50-70 m et jusque vers le milieu de la G.S.F. P. scotti domine très largement O. nana sur toute la largeur du plateau. La situation s'inverse fin juillet et, fin août, les populations de O. nana, très denses, gagnent vers le large avec un maximum vers 40 m (plus de 300 000 individus dans un trait le 27 août 1974). Le réchauffement du début septembre vient bouleverser cette situation et on assiste à une chute brutale des effectifs, plus prononcée chez O. nana, aux stations les plus côtières, tandis que se renforcent les populations situées plus au large, tout d'abord sur la marge du plateau (radiale du 07/09) puis au-dessus des accores (radiale du 12/09).

Ainsi nous avons là une confirmation plausible de l'hypothèse formulée dans la première partie (et à laquelle nous aurons fréquemment recours plus loin) pour expliquer l'origine du réchauffement marquant la fin de la G.S.F. : une veine d'eaux plus chaudes résultant du mélange d'eaux guinéennes de P.S.C. et d'eaux benguéennes de la fin de la G.S.F., arrive du N-NW en longeant la côte et chasse vers le large et le sud les eaux benguéennes et les populations qu'elles abritaient. Les espèces, telle O. nana, ayant atteint leur maximum d'abondance en fin de G.S.F. (par suite du renforcement des populations locales par des apports venus du sud) sont évidemment moins bien représentées dans ces eaux de mélanges venues du nord, tandis que les restes de populations hivernales denses sont refoulées vers le large où elles ne tardent pas à disparaître.

Un retour des eaux froides fin septembre s'accompagne d'une réapparition provisoire des deux espèces sur la radiale ; le fait que l'augmentation, assez modérée, de l'abondance intéresse toutes les stations du plateau semble indiquer que ces eaux froides peuvent arriver aussi bien du large que du sud. Début octobre, le retour des eaux guinéennes de P.S.C. est

définitif et la disparition des P. scotti et des O. nana au-delà des fonds de 50 m est presque totale. Une population côtière relativement modeste va se maintenir toute l'année.

2.6.2.3. Répartition géographique saisonnière du Gabon à l'Angola

Le fait essentiel reste, là encore, le caractère côtier de la répartition des deux espèces, même si de faibles captures sont faites parfois aux accores. Pendant les saisons chaudes, P.S.C. et G.S.C., les abondances sont relativement faibles mais surtout très inégalement réparties : quelques populations, séparées par des hiatus, se maintiennent dans des zones apparemment privilégiées, en particulier la zone congolaise. Le succès de P. scotti est mieux assuré au nord de Pointe-Noire que sur les côtes angolaises (campagnes NIZ 04 et NIZ 05-70 de novembre 1970, figure 2.20). La campagne NIZ 13-71 (octobre 1971) a montré que l'on trouvait jusqu'au fond du golfe de Guinée P. scotti et O. nana, dans des régions où ne se produisaient pas d'upwellings saisonniers.

La P.S.F., même celle de 1971-72, pourtant exceptionnellement forte, ne permet pas l'extension générale des deux espèces dans le secteur congo-Gabon, malgré un renforcement sensible de leurs effectifs (campagne NIZ 15-71 de décembre 1971). En revanche, au sud de Pointe-Noire, elles sont présentes de manière continue jusqu'à Lobito (campagne NIZ 14-71 de novembre 1971, figure 2.20).

Les données de G.S.F. sont insuffisantes pour retrouver, et peut-être interpréter, l'évolution contraire des deux espèces constatée à la station côtière. Cependant la campagne NIZ 09-71, du début août 1971, entre Pointe-Noire et Luanda, met nettement en évidence la beaucoup plus grande abondance de O. nana au sud du Congo, à cette époque de l'année P. scotti n'apparaît qu'au niveau d'Ambriz et au nord de l'embouchure du Congo (figure 2.20). Ainsi nous trouvons là une situation préfigurant celle de fin août au large de Pointe-Noire : abondances les plus fortes de l'année pour O. nana à la station côtière et sur l'ensemble du plateau continental. Nous pouvons voir dans ce maximum annuel d'abondance le résultat du mélange des populations denses, entraînées par les eaux benguéléennes depuis la région angolaise, avec les populations locales mises en place dans la première partie de la G.S.F.. La campagne NIZ 08-72, de juillet 1972, montre une situation

inverse, comme on pouvait le prévoir : dominance des P. scotti sur les O. nana. Cette fois les deux espèces sont partout présentes, jusqu'au cap Lopez.

2

2.6.3. Discussion et conclusions

L'importance, tout au moins numérique, de Paracalanus scotti et de Oithona nana dans les écosystèmes pélagiques côtiers de l'Atlantique inter-tropical africain, particulièrement en période d'upwelling, ne semble guère avoir été reconnue dans le passé, si ce n'est par NETO et PAIVA (1966) pour O. nana au large de l'Angola et par BAINBRIDGE (1960 b) pour C. crassirostris en Sierra Leone. Il faut voir là certainement une conséquence de leur petite taille. Dans l'Atlantique sud, UNTERUBERBACHER (1964), retrouve P. crassirostris f. scotti en grande quantité dans les eaux néritiques froides ; il en va de même pour O. nana. A Baia Farta cette dernière espèce est présente toute l'année avec une légère préférence pour les saisons froides, alors que P. scotti, beaucoup moins abondant et fréquent, est capturé au plus fort de la G.S.F. (août-septembre) et en P.S.C. et G.S.C.. Ces deux espèces nous posent le problème, que nous évoquerons encore à propos de Pseudodiaptomus serricaudatus, de la définition écologique des zones néritiques. UNTERUBERBACHER (1964) remarque à propos de P. crassirostris f. scotti que la préférence marquée pour les eaux froides au large de la Namibie n'est en fait qu'un aspect des affinités néritiques de l'espèce, le caractère néritique des eaux étant maximum en saison froide, tout comme au Congo. Ces conditions favorables à P. scotti peuvent se retrouver aussi bien dans les eaux d'estuaire : description de l'espèce par T. SCOTT à partir de spécimens provenant des estuaires du Congo et du Gabon, populations de la baie de Biafra et de l'estuaire de la Sierra Leone.

On sait peu de choses du régime alimentaire de ces deux espèces. P. scotti, à l'exemple des autres espèces du genre (TIMONIN, 1971), est certainement un filtreur de fines particules, quant à O. nana ses appendices bucaux ne peuvent agir comme filtre fin. GAULD (1966), se fondant sur la structure de ces appendices, émet l'hypothèse que la nourriture des Oithona doit nécessairement se composer de particules de plus de 15 μ de diamètre, chaînes de diatomées ou cellules isolées de grande taille par exemple. Il exclut un régime carnivore, les animaux pélagiques ayant généralement une taille trop grande (en fait les jeunes stades nauplii peuvent

fort bien présenter les caractéristiques dimensionnelles requises).

La satisfaction des besoins alimentaires des deux espèces paraît donc a priori contradictoire : P. scotti aurait besoin de très fines particules alors qu'O. nana, au contraire, en exigerait de plus grande taille. Le décalage temporel des maximums annuels de G.S.F. en est peut-être une conséquence. P. scotti trouverait dans les eaux subtropicales de la première partie de la G.S.F. les ressources trophiques adaptées à ses besoins tandis que O. nana atteint son plein épanouissement dans les eaux benguéennes dont la flore doit être proche de celle des zones d'upwelling où dominent les grandes diatomées.

2.7. LE GENRE CENTROPAGES

2.7.1. Introduction et données de la bibliographie

Le genre Centropages est représenté par quatre espèces dans nos récoltes : C. bradyi Wheeler, 1899, C. violaceus (Claus, 1863), C. chierchiae (Giesb., 1889) et C. furcatus (Dana, 1849). Les deux premières sont connues pour être des espèces océaniques ; elles n'ont effectivement été observées que dans les récoltes hauturières des campagnes du N.O. ANDRE NIZERY, C. bradyi seulement à deux reprises et C. violaceus 131 fois (sur 805 récoltes). Nous ne parlerons ici que de C. chierchiae et C. furcatus, espèces plus côtières, que leur fréquence et leur abondance situent parmi les plus importantes des peuplements de copépodes du plateau continental du sud du golfe de Guinée.

C. furcatus est largement distribué dans l'océan mondial entre 35° N et 35° S. C'est une espèce caractéristique des eaux superficielles, tant néritiques qu'océaniques, et, selon VERVOORT (1965), ce serait l'un des copépodes les plus communs du golfe de Guinée. Nous l'avons observé dans 65,7 % des récoltes de l'ANDRE NIZERY et dans 66,7 % de celles de la station côtière. Cette similitude dans la fréquence de capture illustre sa tolérance à l'égard du milieu. Avec une moyenne de 205 individus par récolte à la station côtière, il n'arrive pourtant qu'en 17ème position pour l'abondance. D'une manière générale, il n'atteint jamais des effectifs importants dans toute l'aire étudiée.

C. chierchiaae a une répartition géographique nettement moins étendue et, semble-t-il, pratiquement circonscrite à l'Atlantique (bien que VERVOORT fasse état d'une pénétration dans l'Océan Indien, que confirmeraient, entre autres, les observations de DE DECKER (1964), à l'est du Cap). Les limites d'extension vers le nord et le sud seraient à peu près identiques à celles de C. furcatus, tout en pouvant occasionnellement les dépasser (vers le nord) et pénétrer en Méditerranée. Il ressort des diverses observations récapitulées par VERVOORT (1964) que cette espèce paraît surtout confinée à l'est de l'Océan Atlantique ; aucun des autres auteurs consultés, (BJORNBERG, 1963 ; GRICE et HART, 1962 ; BOWMAN, 1971, etc...) ne la mentionnent sur les côtes américaines. Encore abondant à Baia Farta (plus de 2 % du total des copépodes), il disparaît pratiquement au sud de l'Angola, sauf dans les eaux les plus chaudes de la partie nord de l'aire étudiée par UNTERUBERBACHER (1964), où il est apparemment remplacé par C. brachiatus, l'une des espèces les plus typiques (avec Calanoides carinatus), des eaux froides de l'upwelling sud-africain, et dont l'origine serait indo-pacifique. Au nord, par contre, il prolifère dans les eaux de l'upwelling mauritanien, tout au moins au sud du cap Blanc, où son abondance dépasse souvent celle de Temora turbinata (BINET comm. pers.). Dans certaines parties du golfe de Guinée, ses effectifs excèdent parfois ceux de C. furcatus (BAINBRIDGE, 1960 b). En fait, dans nos récoltes, cette dominance est presque la règle malgré une fréquence d'occurrence (63,0 %) légèrement plus faible dans les récoltes du N.O. ANDRE NIZERY mais nettement supérieure (77,4 %), à la station côtière, où son abondance moyenne est deux fois et demi plus élevée que celle de C. furcatus.

2.7.2. Fluctuations saisonnières d'abondance

2.7.2.1. Station côtière

L'essentiel des exigences écologiques de C. furcatus, principalement sa thermophilie, apparaît dans la courbe moyenne d'abondance (figure 2.21). Trois périodes sont à considérer au cours de l'année : maximum de G.S.C. (avec déclin en fin de saison), absence presque complète en G.S.F. et abondance moyenne durant les petites saisons, (environ 5 à 6 fois plus faible qu'en G.S.C.), sans influence marquée de la P.S.F..

L'interprétation écologique des fluctuations de C. chierchiaae est

moins évidente. Son abondance en G.S.C. est à peine plus faible que celle de C. furcatus et, comme pour ce dernier, la G.S.F. provoque une chute brutale des effectifs mais, dès la fin juin, il réapparaît, en quantité toutefois moins forte qu'en G.S.C.. Après un bref fléchissement fin août le maximum annuel d'abondance intervient début septembre, suivant de très près le réchauffement. En novembre-décembre, les deux espèces se retrouvent en effectifs assez voisins. Le pic de septembre et peut-être aussi celui de fin janvier ainsi que celui, plus étalé dans le temps, du milieu de la G.S.F., rappellent ceux observés chez d'autres espèces (par exemple Temora turbinata, Penilia avirostris,).

La relation positive existant entre la richesse en C. furcatus et la température (principalement à 17 m) transparaît beaucoup mieux dans la courbe quotidienne (comparaison des figures 1.10 et 2.22). La P.S.F. est cette fois nettement marquée ainsi que les refroidissements temporaires, surtout le second, de G.S.C.. Les trois maximums de G.S.C. coïncident très exactement avec les périodes les plus chaudes : les affinités écologiques avec Undinula vulgaris sont évidentes. Remarquons la persistance sporadique des C. furcatus dans la première moitié de la G.S.F., autre preuve de l'hétérogénéité temporelle des conditions régnant en cette saison.

Chez C. chierchiae le caractère saisonnier des fluctuations de l'abondance quotidienne est beaucoup moins net. En G.S.C., la courbe rappelle beaucoup celle de C. furcatus, tout au moins en ce qui concerne les conséquences défavorables des refroidissements ; en fait un examen plus attentif montre un appauvrissement marqué en C. chierchiae durant les quelques jours de présence des eaux guinéennes à la côte tandis que seul le début du refroidissement de février-mars 1974 (arrivée d'eaux du Congo) lui est néfaste. Le début et la fin de la G.S.F. voient, comme dans l'année moyenne, la quasi-disparition de C. chierchiae ; par contre en juillet, malgré une grande instabilité des populations, où il faut voir certainement les effets de la dynamique des masses d'eau en cette période de la G.S.F., on enregistre l'une des trois plus riches captures de l'année. Pendant les P.S.C. et P.S.F., la permanence à la côte des populations est loin d'être assurée.

Si on examine la composition de ces populations, en particulier la proportions des juvéniles, on observe des différences considérables entre les deux espèces (figure 2.23). C'est ainsi que l'on s'aperçoit que les populations de C. chierchiae sont presque exclusivement constituées de juvéniles.

niles (98,3 % du total sur les 13 mois, contre 67,7 % pour C. furcatus). Chez C. furcatus la proportion de juvéniles est la plus forte en G.S.C., traduisant ainsi le caractère optimal pour la reproduction de l'espèce des conditions de milieu en cette saison. En septembre, l'importance relative des juvéniles passe par un minimum que l'on peut attribuer au refroidissement intense de la seconde quinzaine (arrêt de la reproduction, arrivée à la côte des populations âgées,). Une autre différence a trait à la sex-ratio (proportion des femelles par rapport au total des adultes) : il est de 52,1 % pour C. furcatus contre 47,7 % pour C. chierchiae (tous prélevements regroupés). Cette différence peut provenir du fait que cette dernière espèce, étant plus spécifiquement néritique, trouve près des côtes une situation plus propice à son développement, provoquant un accroissement de l'importance relative des mâles (MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, 1972).

2.7.2.2. Radiale de Pointe-Noire 1974 (figure 2.25)

Nous retrouvons, à propos de C. furcatus, l'évolution le long de la RPN d'une population estivale, telle que nous avons pu l'évoquer à propos d'autres espèces (en particulier Undinula vulgaris) : abondance dans les eaux guinéennes chaudes rencontrées sur la radiale 1 de mai 1974, puis disparition progressive, à partir de la côte, en début de saison, absence complète fin août et réapparition modérée en septembre, en commençant par la côte.

En ce qui concerne C. chierchiae, l'évolution est en gros inverse. Dans les eaux chaudes l'abondance décroît très rapidement selon le gradient côte-océan et la disparition est complète au-delà des fonds de 50 m ; ceci montre que la persistance en G.S.C. à la station côtière des C. chierchiae est due à l'existence de populations estivales confinées dans une étroite bande côtière où doivent persister les caractéristiques écologiques du milieu néritique. Le refroidissement du début de G.S.F., résultant de la remontée près des côtes des eaux subtropicales du maximum de salinité (cf. première partie) chasse provisoirement vers le large les C. chierchiae. Par la suite (juillet) leur retour jusqu'à la côte n'est plus permanent, tant que se prolonge la situation d'upwelling. L'accroissement des effectifs vers le milieu de la G.S.F. doit vraisemblablement être attribué à l'affaiblissement de la composante zonale responsable de cette situation d'upwelling.

ling. L'irrégularité des captures hivernales à la station côtière s'explique donc par les variations d'intensité de la divergence côtière, repoussant la couche superficielle où se développent préférentiellement les populations de C. chierchiae. En septembre-octobre, l'extension vers le large de ces populations côtières dépasse le plateau continental (phénomène sur lequel on peut proposer la même interprétation que pour O. nanna). En octobre, avec la réapparition des eaux guinéennes de P.S.C., on retrouve le gradient côte-large décroissant. La structure d'âge de ces populations échantillonnées le long de la RPN est, avec 56,8 % de juvéniles, beaucoup mieux équilibrée qu'à la station côtière. La sex-ratio est du même ordre, traduisant ainsi les affinités hivernales de l'espèce. On peut remarquer que les pullulations de juvéniles observés à la station côtière et que nous avons vu être en fait responsables des forts effectifs qui y sont enregistrés, s'accompagnent souvent d'une dominance des adultes un peu plus au large (fonds de 40-50 m). Ceci est surtout net lorsqu'il existe un gradient côte-océan décroissant (radiales de mai et octobre). Il y aurait ainsi une migration horizontale vers le large des individus plus âgés selon des mécanismes restant à préciser : répartition verticale différentes des différents stades, dispersion sous l'effet des courants de marée... On peut envisager l'existence d'une double circulation stratifiée en sens contraire.

2.7.2.3. Répartition géographique saisonnière du Gabon à l'Angola (figure 2.26)

En G.S.C., C. furcatus est assez largement répandu sur tout le plateau, quoiqu'en effectif plus restreint au large (figure 2.26 ; campagne NIZ 03-71) à l'encontre de C. chierchiae qui ne subsiste qu'aux stations les plus côtières en Angola (campagne NIZ 03-71) et disparaît au nord du 3ème parallèle (NIZ 03-72).

En G.S.F. (NIZ 08-72 de juillet 1972), C. furcatus est partout absent au sud du front thermohalin du cap Lopez et ne se retrouve qu'au nord de celui-ci, rappelant ainsi la répartition de U. vulgaris. C. chierchiae atteint son développement maximum à cette époque et on peut constater que les concentrations sont les plus uniformément denses entre le front du cap Lopez et 3° S.

Pendant les petites saisons, la situation est variable et, très schématiquement, rappelle celle des grandes saisons correspondantes.

Nous trouvons cette fois pour les deux espèces et pour l'ensemble des 805 récoltes, une proportion de juvéniles et une sex-ratio très voisines, respectivement pour C. furcatus et C. chierchiae, 61,2 et 58,9 % de juvéniles, et 52,2 et 51,2 % de femelles.

2.7.3. Relations avec le milieu (figure 2.24)

Nous n'envisageons ici que la température. A la station côtière, l'abondance des C. furcatus est, comme nous l'avons déjà dit, très bien corrélée positivement avec la température à 17 m, ce qui n'est pas le cas pour C. chierchiae. A l'échelle géographique suffisamment vaste des campagnes de l'ANDRE NIZERY, l'abondance moyenne, par récolte et par intervalle de température superficielle de 1° C, met nettement en évidence l'opposition écologique entre les deux espèces. L'abondance de C. furcatus est à peu près uniforme et assez faible de 29 à 23° C et décroît ensuite très rapidement au-dessous de cette valeur (figure 2.24). Chez C. chierchiae, tout comme pour Calanoides carinatus, le maximum est atteint dans les eaux les plus froides et, à mesure que s'élève la température, l'abondance décroît régulièrement pour devenir nulle à 29° C.

2.7.4. Discussion et conclusions

L'importance des Centropages a maintes fois été reconnue dans les peuplements superficiels du golfe de Guinée. Si C. furcatus doit à sa vaste répartition géographique d'être assez bien connu d'un point de vue écologique, il en va différemment pour C. chierchiae qui, tout en étant signalé dans l'Océan Indien et l'Afrique de l'ouest, n'est vraiment abondant que dans le golfe de Guinée. Nous avions surtout retenu (BINET et DESSIER, 1972), de son cycle à Pointe-Noire en 1967-68 le maximum d'abondance de septembre et le minimum de saison chaude. A Baia Farta, l'absence de fluctuations saisonnières, si ce n'est un maximum en petites saisons, ne permet pas à NETO et PAIVA (1966) de mieux préciser ses exigences écologiques. Nous avons montré qu'effectivement les observations de la station côtière ne permettaient pas de conclure avec certitude, en faisant même apparaître de faibles valeurs en G.S.F., alors que la RPN et les campagnes de l'ANDRE NIZERY mettaient nettement en lumière ses tendances cryophiles que masquaient vraisemblablement l'hydrodynamisme particulier de la station côtière.

Certains auteurs ont rapproché les Centropages et les Temora (BJORN-BERG, 1963). Tous deux sont effectivement considérés comme des genres omnivores (GAULD, 1966) avec des tendances carnivores (possibilité de capture d'organismes animaux de grande taille) plus accentuées chez Centropages. Le cycle de C. furcatus présente en effet certaines analogies avec celui des deux espèces de Temora étudiées plus loin, principalement avec T. stylifera, mais la figure 2.24 fait malgré tout apparaître une plus grande sténothermie chez C. furcatus, C. chierchiae se rapproche davantage de T. turbinata mais les affinités hivernales sont nettement plus marquées que chez ce dernier. Nous avons vu qu'en G.S.F. on observait au voisinage du cap Lopez, côté froid, une certaine concentration de C. chierchiae, semblable à celle de T. turbinata, mais toutefois moins dense et moins bien localisée que chez ce dernier. Ces deux espèces occupent vraisemblablement une position voisine dans l'évolution des écosystèmes de G.S.F., que confirme le pic de septembre à Pointe-Noire (cf. troisième partie).

2.8. PSEUDODIAPTOMUS SERRICAUDATUS

2.8.1. Introduction

Le genre Pseudodiaptomus comprendrait (JACOBS, 1961) une trentaine d'espèces, largement répandues dans les eaux douces, saumâtres et salées des régions surtout tropicales. Plusieurs de ces espèces sont euryhalines et sont des formes typiques d'estuaires. Leur robustesse à l'égard d'un environnement instable et variable en fait de bons animaux d'élevage en laboratoire. L'espèce qui nous intéresse, P. serricaudatus, est connue de longue date dans les eaux néritiques du golfe de Guinée, (SCOTT, 1894).

Bien que confinée aux zones les plus côtières, cette espèce doit à son eurythermie et euryhalinité d'avoir une aire de répartition géographique très étendue puisqu'on la signale jusqu'en Asie (VERVOORT, 1965). L'espèce décrite sous le nom de P. nudus par TANAKA (1960), au Cap de Bonne Espérance, a été ensuite identifiée à P. serricaudatus par VERVOORT (1965), qui ne voit en P. nudus qu'une race géographique de ce dernier ; ceci confirme la continuité de sa présence des côtes africaines de l'Atlantique à celles de l'Océan Indien. GAUDY (1967) signale un Pseudodiaptomus à Tuléar sans préciser l'espèce. A la station côtière de Pointe-Noire, P. serricaudatus est une espèce très fréquente puisque présente dans 99,2 % des ré-

coltes et relativement abondante (effectif moyen de 925 individus par récolte).

2.8.2. Evolution saisonnière d'abondance

La courbe relative à l'année moyenne (figure 2.27), montre nettement la caractère hivernal de cette espèce à Pointe-Noire. Les effectifs entre la mi-juin et la fin août sont environ sept fois et demi plus élevés que ceux du reste de l'année. Par contre, la P.S.F. reste à peu près sans effets sur son abundance qui atteint ses plus faibles valeurs au début de la G.S.C..

Les fluctuations quotidiennes (figure 2.28) montrent que les plus faibles effectifs sont liés à la présence à la côte des eaux les plus chaudes et les plus homogènes sur toute l'épaisseur de la couche (eaux guinéennes à peu près pures). Cette situation s'observe fin janvier, en mars-avril et en mai 1974. Nous avons vu que ces eaux guinéennes traduisaient à Pointe-Noire une influence hauturière marquée ; il n'est donc pas surprenant que leur arrivée à la côte s'accompagne d'un appauvrissement des espèces les plus néritiques. La courbe de la figure 2.28 montre aussi que les upwellings de la P.S.F. 1973-1974, malgré l'enrichissement qu'ils provoquent, ne semblent pas pour autant favoriser le développement de P. serricaudatus. En fait pendant les deux petites saisons, on observe une relative stabilité de la population dont les effectifs oscillent autour d'une valeur moyenne voisine de 500 individus par récolte. Il nous semblerait assez hasardeux de vouloir identifier les pics de cette période à des générations où cohortes successives.

Un autre fait méritant d'être signalé est le décalage existant entre l'amorce du refroidissement de G.S.F. et l'accroissement hivernal de la population de P. serricaudatus. On peut invoquer l'évolution classique de l'écosystème à la suite d'un enrichissement du milieu mais aussi le fait que les eaux arrivant à la côte en début de G.S.F. proviennent du proche large (rappelons qu'elles se trouvaient au niveau des accores vers la fin de la G.S.C.) et n'abritent donc pas normalement de P. serricaudatus.

Compte tenu des tendances saisonnières de l'espèce, il n'est pas surprenant que son abundance soit liée négativement à la température ; la corrélation entre les effectifs totaux quotidiens et la température à 17 m,

atteint $r = -0,64$ (pour 322 couples de valeurs).

Les observations des campagnes de l'ANDRE NIZERY et celles de la RPN 1974 confirment la répartition très côtière des Pseudodiaptomus serri-caudatus ainsi que leur préférence marquée pour la G.S.F.. Il peut arriver cependant que des individus isolés soient rencontrés assez loin des côtes, surtout en G.S.F., après avoir été entraînés par la dérive superficielle issue de la divergence côtière. Le front du cap Lopez marque, comme pour les autres espèces de saison froide, la limite nord de son extension.

2.8.3. Données biologiques

Nous n'avons distingué que les sexes et les juvéniles et n'avons pu identifier, en suivre l'évolution et dénombrer les générations. Cependant, la proportion de juvéniles, calculée par semaine pour atténuer les conséquences de la faiblesse de notre échantillonnage (figure 2.29), peut nous renseigner sur l'état des populations. On remarque ainsi que durant la période de stabilité (octobre 1973 - janvier 1974), la proportion de juvéniles dépasse assez régulièrement 50 % du total sans pour autant excéder 70 % (si ce n'est en octobre 1973 où cette valeur est dépassée). Il semblerait donc que, quand les conditions sont favorables, la reproduction soit quasi-permanente (pendant les quatre mois considérés par exemple) et qu'il y ait imbrication des générations selon le schéma habituellement proposé pour les populations des régions tropicales.

Vers le milieu de la G.S.C., en mars-avril, la proportion des juvéniles subit un fléchissement prononcé que l'on peut attribuer au ralentissement de la reproduction sous l'influence des eaux guinéennes mais peut-être aussi au refoulement des juvéniles plus superficiels.

Au début de la G.S.F., en juin, la reproduction redémarre mais se ralentit dès juillet et ce jusqu'en septembre. Ce vieillissement de la population, en plein milieu de la G.S.F. alors que les abondances sont les plus élevées, est quelque peu inattendu. Tout se passe comme si les populations ayant atteint rapidement, dès l'apparition des conditions hivernales, un certain niveau d'équilibre, le taux de renouvellement décroît et se stabilise à une valeur assez faible. Il se pourrait aussi que la localisation de la station ne permette pas en G.S.F. un échantillonnage représentatif de la fraction juvéniles des populations qui se déplaceraient vers les estuaires,

les lagunes, etc... Cette relativement faible abondance des juvéniles en G.S.F. se retrouve lors de la campagne de juillet 1972 le long de toute la côte du Congo et du Gabon.

La répartition verticale varie selon le stade de développement. Ainsi, si on regroupe tous les prélèvements à la bouteille effectués à 0, 10 et 16 m pendant environ un an et demi, on constate que la proportion des adultes par niveau, relativement au total de la colonne d'eau, croît avec la profondeur tandis que décroît celle des juvéniles :

Niveau	% total	% adultes	% juvéniles
0	28,2	17,1	46,2
10	34,7	35,5	33,3
16	37,1	47,4	20,4

Pareille constatation concernant la répartition verticale des adultes et des juvéniles a d'ailleurs été faite par JACOBS (1961) chez P. coronatus. Cet auteur observe aussi que les plus fortes densités ont été trouvées sur des fonds de 4,50 m (sans préciser la proportion de juvéniles). Il serait donc possible qu'en G.S.F. la zone du maximum de reproduction de P. serricaudatus soit encore plus proche de la côte que la station. Nous sommes peut-être là en présence d'une migration ontogénique du type de celles décrites par BINET (1977) chez d'autres espèces de Côte d'Ivoire. On pourrait aussi envisager l'hypothèse d'une migration verticale différente pour les juvéniles et les adultes, ce que nos prélèvements à heure fixe ne pouvaient mettre en évidence.

La sex-ratio (proportion des femelles par rapports au total des adultes calculé par semaine) varie peu et reste généralement supérieur à 50 % (figure 2.29) ; la faible amplitude de ses fluctuations ne permet pas de les interpréter.

2.8.4. Discussion et conclusions

P. serricaudatus, comme les autres espèces du genre, est une espèce

typiquement néritique. Si on donne à ce qualificatif le sens de côtier, les prélèvements des campagnes du N.O. ANDRE NIZERY justifient pleinement cet aspect de sa répartition. Cependant, parler de milieu néritique implique un certain nombre de caractéristiques écologiques spécifiques, dont l'examen détaillé ne semble pas avoir été déjà effectué. Pour définir succinctement le domaine néritique, nous pouvons simplement considérer ce qui marque l'originalité de notre station ; proximité de la côte, influences continentales marquées (dessalures superficielles par exemple), forte turbidité, grande amplitude des fluctuations saisonnières des paramètres hydroclimatologiques (en premier lieu la température), instabilité du milieu, hétérogénéité thermique et haline de la couche (gradients fond-surface élevés), forte production biologique, importance de l'*holoplancton*, absence ou faible stratification verticale des peuplements (brassage permanent de toute ou une partie de la couche), etc... Nous avons vu que les manifestations les plus évidentes de l'influence continentale, les effluents fluviatiles et lagunaires responsables des dessalures dans le milieu marin, étaient les plus fortes pendant les saisons chaudes (P.S.C. et G.S.C.). Or c'est au contraire en G.S.F., lorsque les salinités sont les plus élevées et les plus stables, que P. serricaudatus atteint ses plus forts effectifs ; BAINBRIDGE (1960 b) fait état du même phénomène dans le cycle annuel de P. serricaudatus à Freetown.

On s'aperçoit que pareille constatation peut être faite pour la plupart des autres espèces considérées comme néritiques. Il se pourrait que l'on doive rechercher la spécificité du milieu néritique dans la nature des ressources trophiques (nature résultant de l'action de l'environnement selon des modalités que nous ne pouvons envisager ici) qui sont offertes aux espèces zooplanctoniques. C'est vers la fin de la G.S.F. que le domaine néritique parvient à son maximum d'extension vers le large.

Une autre explication peut être proposée pour interpréter le confinement de P. serricaudatus aux zones les plus côtières. Il se pourrait que, comme cela a été observé chez P. coronatus par JACOBS (1961), P. serricaudatus montre certaines tendances benthiques, tendances qui sont le mieux satisfaites sur de petits fonds en même temps que l'accès à des peuplements phytobenthiques.

Peu d'exemples de cycles annuels de P. serricaudatus ont été publiés.

Il ressort des observations de BAINBRIDGE (1960 b) en Sierra Leone, ou de celles de NETO et PAIVA (1966) à Baia Farta que le facteur thermique est loin d'avoir l'importance que nos observations à Pointe Noire auraient pu le laisser supposer. Ainsi, à Baia Farta, la courbe d'abondance accuse des maximums, en avril (G.S.C.) et décembre (P.S.F.) alors que l'espèce disparaît totalement en G.S.F.. Au Congo, la température n'est en fait que la manifestation locale la plus visible d'un ensemble de conditions favorables.

2.9. LE GENRE TEMORA

2.9.1. Introduction et données de la bibliographie

Le genre Temora est représenté dans l'Atlantique intertropical par deux espèces : Temora stylifera (Dana, 1849) et Temora turbinata (Dana, 1849).

Temora turbinata est largement distribué également dans les régions tropicales, sub-tropicales et tempérées de l'Océan Indien (jusque vers 35° S) ainsi que dans la partie ouest du Pacifique où il remonte jusqu'à 40° N. Il serait par contre, selon VERVOORT (1965), absent du Pacifique est. Dans l'Atlantique ouest il atteint, vers le nord, le golfe du Maine tandis que BJORNBERG (1963) le signale comme l'une des espèces principales des eaux côtières brésiliennes. Sur les côtes ouest-africaines on le rencontre de l'Angola au Sénégal. Les upwellings mauritanien et namibien paraissent marquer ses limites de pénétration nord et sud. Il réapparaît au-delà du Cap, sur les côtes sud-africaines de l'Océan Indien où DE DECKER (1964) le retrouve partout. Il semblerait qu'il soit dans l'Atlantique nord remplacé par Temora longicornis dont la niche écologique paraît assez voisine. Ses très nettes affinités néritiques et son importance dans les peuplements de copépodes les plus côtiers sont évidentes. C'est, par exemple, l'un des deux plus abondants copépodes trouvés dans une baie eutrophique du nord-ouest de Madagascar (BINET et DESSIER, 1968), alors qu'à Tuléar, station où les influences continentales sont faibles, il est rare selon GAUDY (1967). Avec des effectifs dépassant fréquemment 1 000 individus par m³ il devient le copépode le plus abondant des récoltes de

l'estuaire de la Sierra Leone examinées par BAINBRIDGE (1960 b) tandis qu'à Baia Farta (Angola), avec 25 % du total des copépodes capturés au cours d'un cycle annuel, il se trouve en seconde position, juste derrière Oithona nana (NETO et PAIVA, 1966). Son importance quantitative à la station côtière, quoiqu'en moyenne nettement moindre, est très variable d'une année sur l'autre et reste considérable. Il y est présent dans 84,2 % des prélevements et sa fréquence pour l'ensemble du plateau continental, du Gabon à l'Angola, est avec 79,5 %, légèrement moindre, cette différence marquant ses préférences côtières. En fait ces moyennes traduisent mal l'importance, tant absolue que relative, prise certaines saisons et certaines années par les T. turbinata (jusqu'à plus de 10 000 individus par m^3 à la station côtière en janvier 1972, où il représentait alors 50 % du total des copépodes).

Temora stylifera apparaît moins largement répandu dans l'océan mondial que T. turbinata. Si dans l'Atlantique son aire de répartition est un peu plus étendue, sa présence dans l'Océan Indien, bien qu'établie selon VERVOORT (1965), n'est pas confirmée dans les régions étudiées par DE DECKER (1967), GAUDY (1967) et BINET et DESSIER (1968). Tout en étant considéré comme côtier, il est sensiblement moins néritique que l'autre espèce, ce qui explique peut-être qu'il ait pu franchir l'upwelling mauritanien et pénétrer en Méditerranée où il a fait l'objet d'études détaillées de la part de BERNARD (1970), RAZOULS (1973) et GAUDY (1972). A Pointe-Noire, son effectif moyen par récolte à la station côtière est environ quatre fois plus faible que celui de T. turbinata, tandis que sa fréquence d'apparition n'est que 63,7 %. Par contre on le trouve dans 92,3 % des prélevements de l'ANDRE NIZERY sans, pour autant, atteindre sur le plateau continental les pullulations observés parfois chez T. turbinata. A Baia Farta les différences entre les deux espèces sont encore plus accusées et T. stylifera n'entre plus que pour 1 % du total des copépodes du cycle annuel.

L'importance des Temora dans l'alimentation des sardinelles est notée par DIA (1972) en Côte d'Ivoire tandis que KOMAROVSKY (1958) constate que T. stylifera est le plus fréquent des copépodes observés dans les contenus stomacaux des Sardinella aurita des côtes israéliennes.

2.9.2. Cycle annuel à la station côtière

2.9.2.1. Année moyenne

Nous avons représenté sur le même graphique les courbes d'évolution de l'abondance saisonnière de T. stylifera et de T. turbinata (figure 2.30). T. stylifera y apparaît presque toujours moins abondant que T. turbinata mais la similitude des fluctuations est évidente. Deux pics marquent, chez les deux espèces, la fin des saisons froides (P.S.F. et G.S.F.). La G.S.C. apparaît comme la saison la plus constamment favorable alors qu'en G.S.F. les effectifs se réduisent considérablement. T. stylifera est plus sensible aux effets du refroidissement hivernal. Un second minimum, plus limité dans le temps, se situe en octobre-novembre, au coeur de la P.S.C..

2.9.2.2. Récoltes quotidiennes (10/73 - 10/74)

Les grands traits des fluctuations d'abondance révélés par le cycle moyen se retrouvent, plus accusés (figure 2.34). Chez T. turbinata, les mois de septembre et janvier sont les plus riches ; le phénomène est moins net pour T. stylifera en septembre. Les faibles abondances de fin octobre et novembre, bien visibles chez les deux espèces, sont toutefois plus accentuées chez T. stylifera. La plus grande sensibilité de ce dernier au facteur thermique se manifeste lors des refroidissements de la G.S.C. 1974 par une chute des effectifs allant jusqu'à la disparition complète dans quelques prélèvements. Il faut cependant nuancer quelque peu les conséquences de ces deux remontées de la thermocline chez T. stylifera. Ainsi le minimum de février, s'il correspond effectivement à un refroidissement de plusieurs degrés à 17 m, intervient en même temps qu'une intense dessalure de la couche superficielle (arrivée probable d'eaux du Congo). Dès que celle-ci cesse de se manifester, fin février, nous retrouvons des effectifs relativement élevés. Une légère rechute a lieu vers la mi-mars quand le refroidissement gagne la surface. Fin avril-début mai, le second upwelling, quoique nettement moins intense que celui de février, a des conséquences beaucoup plus visibles, peut-être par suite d'une faible extension vers le large des populations en cette fin de G.S.C.. Dès le début

de la G.S.F., fin mai, et jusqu'à la fin du mois d'août, la présence de T. stylifera devient très aléatoire. Il réapparaît début septembre mais disparaît à nouveau durant la 2ème quinzaine du mois avec le retour provisoire des eaux de G.S.F..

Nous retrouvons chez T. turbinata un cycle assez semblable dans ses grandes lignes. Les différences tiennent surtout à la plus grande robustesse des populations de T. turbinata vis-à-vis des modifications des conditions physiques du milieu. Ainsi l'abondance en P.S.F. reste du même ordre que celle de G.S.C., où les deux refroidissements ont peu de conséquences. En G.S.F., si l'espèce demeure rare et très peu abondante en juin, on la retrouve en quantité notable au milieu de la saison (juillet) avant sa disparition presque totale dans les eaux de fin de saison (eaux benguéléennes).

Remarquons que chez les deux espèces, les fluctuations du total des juvéniles suivent de très près celui de l'effectif total de la population.

2.9.3. Cycle biologique

Chez les deux espèces les juvéniles ont été dénombrés globalement sans distinction des stades. Nous ne pouvons donc prétendre isoler et suivre les générations ou cohortes dans le temps comme cela avait été tenté chez Eucalanus pileatus. Rappelons que chez ce dernier la régularité des fluctuations d'abondance entre octobre et décembre 1973 nous avait permis de les faire correspondre à une succession de générations. Pendant cette même période, l'abondance des T. stylifera est demeurée faible (figure 2.34) particulièrement en novembre. Les T. turbinata furent, par contre, assez nombreux pour que nous ayions tenté d'analyser les oscillations de l'effectif des juvéniles à l'aide d'auto-corrélations. On observe ainsi sur le corrélogramme de la figure 2.32 une légère remontée du coefficient d'auto-corrélation pour un décalage de 11 à 13 jours, durée que l'on peut raisonnablement attribuer à celle d'une génération pendant la période de l'année considérée. Notons sur la figure 2.32 une décroissance relativement lente du coefficient d'auto-corrélation, prouvant une certaine stabilité de la population à l'échelle de quelques jours.

La sex-ratio a parfois été utilisée pour identifier les générations (WOODMANSEE, 1958). En dépit de l'abondance de nos données, les tentatives faites dans cette voie n'ont pas donné de résultats probants. Le seul fait à signaler est l'augmentation de la proportion de femelles (calculée pour chaque semaine, figure 2.31) pendant les P.S.F. et G.S.F. chez T. turbinata (dont la sex-ratio fut de 55,7 % pour l'ensemble des récoltes quotidiennes). Chez T. stylifera, les femelles représentent au total 87,5 % des adultes capturés pendant cette période, valeur dépassant très nettement celles observées par les divers auteurs consultés. Selon MORAITOU APOSTOLOPOULOU (1972) les mâles de T. stylifera seraient plus sensibles aux conditions de milieu et c'est pendant la saison du maximum d'abondance de l'espèce qu'ils sont les plus nombreux. Leur faible proportion à la station côtière tendrait à confirmer que T. stylifera ne rencontre pas les conditions optimales à son développement dans un biotope très néritique, au contraire de T. turbinata chez qui la G.S.C. semble offrir au cours de l'année, tout au moins à la côte, l'environnement permanent le plus favorable.

2.9.4. Evolution le long de la RPN 1974 (figure 2.35)

L'abondance des Temora sur toute la largeur du plateau congolais, telle qu'elle est reflétée par la série des 11 radiales de 1974 diffère relativement des observations à la station côtière.

En fin de G.S.C. (radiale du 13/05/74), la richesse en T. stylifera et T. turbinata des stations les plus côtières est à peine supérieure à celles situées plus au large. Par contre, chez les deux espèces, la proportion des juvéniles s'accroît nettement au-delà des fonds de 80-100 m. Le début de la G.S.F. qui voit la disparition presque complète des Temora à la côte, ne semble pas affecter les populations situées plus au large, en particulier celles de T. turbinata qui résistent très bien jusqu'à la fin juin. En juillet-août, les deux espèces se raréfient à peu près uniformément sans cependant totalement disparaître, même au plus fort du refroidissement, dans les eaux benguéléennes du mois d'août, comme cela est le cas pour Eucalanus pileatus. Les deux radiales de juillet montrent que la remontée des T. turbinata à la côte à cette époque ne concerne qu'une étroite bande (tout comme la disparition du mois d'août). Début septembre

l'augmentation se fait d'abord à la côte avant de gagner toute la radiale au milieu du mois, comme cela peut être constaté chez beaucoup d'espèces. Le retour provisoire des eaux hivernales fin septembre n'a qu'un effet très limité dans l'espace. La dernière radiale, en octobre, fait apparaître un net gradient, côte-océan, d'abondance décroissante annonçant peut-être les faibles valeurs régulièrement trouvées en novembre.

Les séries de prélèvements verticaux à l'aide d'un filet muni d'un dispositif de fermeture, qui furent effectuées lors de certaines radiales au niveau des accores, ont montré que la quasi-totalité des deux populations se maintenait dans la couche des 50 premiers mètres. Le cycle nycthéméral du 14/05/74 fait toutefois apparaître une migration le jour en dessous de 50 m, principalement chez T. turbinata, où elle intéresse plus de 50 % de la population. Cette migration en profondeur vers le milieu du jour apparaît parfaitement dans le tableau ci-dessous :

		20 h 45 à 22 h 30	00 h 20 à 01 h 40	04 h 10 à 05 h 55	08 h 10 à 09 h 50	12 h 45 à 14 h 25	15 h 50 à 18 h 15	20 h 25 à 21 h 50
<u>Temora</u> <u>stylifera</u>	0- 50	100 %	98 %	99 %	79 %	88 %	100 %	97 %
	50-100	0	2	1	21	12	0	3
<u>Temora</u> <u>turbinata</u>	0- 50	97	98	94	49	29	97	99
	50-100	3	2	6	50	70	3	1
	100-300	0	0	0	1	1	0	0

On ne retrouve que très atténuée cette migration dans les séries qui furent effectuées ultérieurement, au milieu du jour ou de la nuit, durant la G.S.F.. Nous avons là vraisemblablement une illustration de l'hypothèse émise par Mc LAREN (1963), cité par BOUGIS (1975), selon laquelle les migrations verticales seraient bénéfiques pour l'espèce lorsque les eaux superficielles sont nettement plus chaudes que les eaux profondes, ce qui est précisément le cas en mai 1974 où l'isotherme 20° C se situait vers 80 m alors qu'il était remonté à 13 m fin juin. Quelques individus

des deux espèces, ne représentant jamais plus de 2 ou 3 % du total de la population, furent aussi parfois capturés dans les couches 100-200 et 200-300 m.

2.9.5. Campagnes du N.O. ANDRE NIZERY

Ces campagnes ont montré la grande amplitude des variations inter-annuelles de la richesse en T. turbinata dans toute l'aire étudiée (particulièrement entre 1970-1971 et 1971-1972). Cette variabilité est beaucoup moins accusée chez T. stylifera (figures 2.36 et 2.37).

2.9.5.1. Petites saisons

Nous avons vu qu'à la station côtière les populations de Temora subissaient généralement en octobre-novembre une très nette récession après le pic de septembre. Les deux campagnes de novembre 1971 confirment effectivement la pauvreté en Temora du plateau congolais, si ce n'est une population clairsemée qui semble se maintenir au niveau du talus. En remontant vers le nord l'abondance de T. stylifera s'accroît peu à peu, d'abord à proximité des côtes puis l'enrichissement gagne tout le plateau continental qu'il déborde même très largement au nord du cap Lopez. Le même phénomène s'observe chez T. turbinata en très atténué et n'intéresse guère que les zones côtières, en deçà de l'isobathe 100 m. Cette prééminence de T. stylifera subsiste un peu moins accentuée, au large de l'Angola, où la richesse des eaux côtières ne gagne toute la largeur du plateau qu'en deux régions, au niveau de Luanda (9° S) et de Novo Rodondo (11° S). Ce schéma de répartition est très voisin chez les deux espèces et sera aussi observé à propos de Lucifer faxonii. Il pourrait correspondre à des structures hydrologiques d'enrichissement de ces deux zones.

En novembre 1971 ce même secteur du plateau continental africain, entre Lobito et Pointe-Noire, diffère considérablement de ce qui avait été décrit à propos de l'année précédente. Une P.S.F. à la fois précoce et intense, conduit à l'établissement d'une situation comparable à celle de la G.S.F.. L'appauvrissement de novembre n'est décelable qu'aux deux stations les plus proches de Pointe-Noire alors que tout le reste de la

région montre une exceptionnelle richesse en individus des deux espèces, avec toutefois un certain avantage pour T. turbinata. Mais alors que ce dernier manifeste ses affinités nérítiques par une abondance maximum aux stations les plus côtières, T. stylifera ne devient important qu'à une certaine distance de la côte.

Au nord de Pointe-Noire, en décembre, pendant cette même P.S.F. 1971, le schéma est à peu près identique chez T. turbinata : abondance décroissante en direction du large, tandis que T. stylifera montre beaucoup plus d'uniformité dans sa répartition, sans affinités océaniques évidentes. Les différences n'apparaissent qu'entre les secteurs géographiques, surtout au nord du 3ème parallèle. Les stations visitées au cours de cette campagne entre les îles du golfe de Guinée attestent la présence constante, quoiqu'en faible quantité, des T. stylifera dans les régions hauturières où les T. turbinata font totalement défaut.

2.9.5.2. Grande saison chaude

C'est peut-être durant cette saison que se manifestent le mieux les différences entre 1971 et 1972. En mars 1971, T. turbinata est presque totalement disparu de la région angolaise, à l'exception des stations côtières et de la zone soumise à l'influence des eaux du Congo. T. stylifera est à peine plus abondant. En mars 1972, au large du Congo-Gabon, le succès des deux espèces est évident. Les stations du large restent les plus pauvres mais les populations ont gagné toute la largeur du plateau et T. turbinata est cette fois largement dominant avec des effectifs en moyenne 4 fois plus élevés que ceux de T. stylifera.

2.9.5.3. Grande saison froide

Au large de Pointe-Noire on retrouve à peu près la situation décrite sur la radiale : effectifs assez faibles, absence complète de T. stylifera à la côte (jusque vers 2° S tout au moins) au contraire de T. turbinata dont la densité en remontant vers le nord s'accroît jusqu'à atteindre, entre le front du cap Lopez et environ 2°30' S, les plus fortes valeurs enregistrées au cours de ces campagnes. En ce qui concerne T. sty-

lifera cet enrichissement n'est que peu perceptible et le gradient côte-large reste prépondérant.

2.9.6. Relations avec le milieu

Nous avons déjà abordé, à propos du cycle annuel, le caractère saisonnier marqué des fluctuations d'abondance chez Temora. Nous avons vu à ce sujet qu'il convenait d'assortir de certaines nuances l'impact des refroidissements à caractère saisonnier (P.S.F. et G.S.F.) ou sporadiques, sur l'abondance des Temora, particulièrement de T. turbinata. Ainsi la corrélation entre la température à 17 m et l'abondance qui est de 0,52 pour T. stylifera tombe à 0,43 pour T. turbinata et encore traduit-elle surtout la raréfaction de G.S.F. dont l'explication devait être plutôt recherchée dans l'arrivée à la côte des eaux subsuperficielles privées de ces espèces que dans l'action néfaste du facteur thermique sur une population locale pérenne.

Avec les campagnes de l'ANDRE NIZERY nous pouvons mieux préciser l'optimum thermique de chacune des espèces. L'effectif moyen calculé par intervalle de 1° C de la température de surface, met très nettement en évidence un maximum d'abondance de T. turbinata à 22-23° C et, en moins prononcé, de T. stylifera pour 23-24° C (figure 2.33).

L'intensité des saisons n'est que très faiblement reliable à l'abondance moyenne saisonnière ; les G.S.C. 1972 et 1973, sensiblement moins chaudes que la moyenne, montrent un certain déficit en T. stylifera par rapport aux autres années. Ce fait ne s'observe pas chez T. turbinata. Par contre il semblerait que l'abondance de la G.S.C. en T. turbinata dépende de celle des petites saisons (surtout P.S.F.) précédentes, indépendamment des caractéristiques de la G.S.C.. Une relation apparaît nettement entre la température moyenne des petites saisons et l'abondance moyenne des T. turbinata durant la G.S.C. qui leur fait suite ($r = -0,97$ pour 6 couples de valeurs). Il se pourrait donc que les populations de T. turbinata se mettent en place durant la P.S.F., dont les enrichissements en sels nutritifs sont directement liés à l'intensité du refroidissement, et qu'elles se perpétuent ensuite durant la G.S.C.

2.9.7. Discussion et conclusions

On trouve dans la littérature beaucoup d'exemples de cycles annuels de T. stylifera, établis pour la plupart dans les mers tempérées (Méditerranée) d'où il ressort que les populations atteignent généralement leur plein développement à la fin de l'été et en automne. En ce qui concerne T. turbinata, les données sont plus rares. REEVE (1970), sur la côte de Floride, trouve un maximum entre août et octobre et DEEVEZ (1971) en septembre dans la Mer des Sargasses. Ainsi se confirme une certaine similitude entre les cycles annuels des deux espèces, pressentie à la station côtière où la corrélation entre les abondances quotidiennes de T. stylifera et T. turbinata atteint 0,73 (pour 318 couples de valeurs). Un autre trait commun entre les deux espèces est leur sex-ratio à l'échelle du plateau continental : 54,2 % chez T. stylifera et 55,2 % chez T. turbinata. Les niches écologiques occupées par chacun d'eux diffèrent malgré tout suffisamment pour atténuer une éventuelle compétition à une certaine échelle spatiale. Si T. turbinata domine très largement à la station côtière, la relation s'inverse quand on considère l'ensemble des récoltes de l'ANDRE NIZERY où les proliférations parfois rencontrées restent assez localisées dans le temps et l'espace et sont la cause d'une plus grande dispersion des valeurs (cf. tableau ci-dessous).

	Station côtière		Récoltes de l'ANDRE NIZERY	
	m	s	m	s
<u>T. stylifera</u>	67	67	232	55
<u>T. turbinata</u>	252	114	164	137

Effectif moyen et écart-type calculés sur les \log^2 et reconvertis ensuite en valeur arithmétique.

Le caractère plus nérétique de la répartition de T. turbinata paraît lié à son aptitude à supporter un environnement plus rigoureux et

instable. A Baia Farta (NETO et PAIVA, 1966), les T. stylifera n'apparaissent que durant les saisons chaudes au contraire des T. turbinata qui se maintiennent toute l'année. Cette persistance tendrait à apporter une nouvelle preuve que la disparition des T. turbinata (et d'autres espèces) à Pointe-Noire en début de saison froide est avant tout la conséquence de phénomènes hydrodynamiques marquant la transition G.S.C.-G.S.F..

Nous avons vu qu'il était à peu près impossible de déterminer le nombre de générations se succédant au cours d'un cycle annuel, tout au plus pouvait-on en estimer la durée moyenne (11 à 13 jours) chez T. turbinata. En Côte d'Ivoire, BINET (1977) avance le chiffre de 5 - 8 cohortes, d'une durée moyenne de 17,5 jours, par an. Il nous paraît très probable que ce nombre soit dépassé au large du Congo.

En opposition, dans une certaine mesure, avec les observations faites à la station côtière, les campagnes de l'ANDRE NIZERY ont montré que T. turbinata était une espèce dont l'abondance maximum était rencontrée dans des eaux relativement froides. Il apparaît donc comme une espèce bénéficiant des périodes d'enrichissement mais dont le développement n'est cependant pas strictement contemporain des mécanismes à l'origine de ces enrichissements, essentiellement dans notre région des upwellings côtiers. Ainsi les pics de janvier et septembre chez T. turbinata (et, en moins prononcé, chez T. stylifera) interviennent-ils en fin de P.S.F. et de G.S.F.. Cette constatation se vérifie même à l'occasion des upwellings sporadiques de G.S.C. à la fin desquels l'importance relative prise par les T. turbinata dans les peuplements de copépodes s'accroît-elle très sensiblement. La poussée modérée de T. turbinata en milieu de G.S.F. est à relier à l'affaiblissement de l'upwelling (cf. 1ère partie).

Les populations très denses de T. turbinata rencontrées à proximité du front du cap Lopez en G.S.F. (campagne de juillet 1972) reflètent le même phénomène. Le front thermohalalin marque approximativement la limite nord, sur cette partie de la côte africaine, des zones de déclenchement des upwellings hivernaux. Il s'y ajoute un transport général des eaux "upwellées" vers le N-NWW et les peuplements de la zone frontale peuvent s'interpréter comme appartenant à un stade avancé de l'évolution des écosystèmes de saison froide que nous étudierons plus loin globalement.

2.10. CLADOCERES

2.10.1. Introduction

Les cladocères ont souvent été considérés dans la littérature comme des organismes essentiellement nérithiques. Sur le littoral atlantique inter-tropical africain ils sont susceptibles de pulluler à certaines époques de l'année en constituant alors des essaims très denses. Ils peuvent même supplanter les copépodes ainsi qu'ont pu le constater par exemple BAINBRIDGE (1972) en septembre 1961 au large de la Nigeria ou NETO et PAIVA (1966) à Baia Farta (Angola) en février 1960.

Trois espèces sont le plus fréquemment mentionnées dans les régions tropicales, ainsi d'ailleurs qu'en Méditerranée. Ce sont : Penilia avirostris Dana, Evadne tergestina Claus et E. spinifera P.E. Müller. La première domine très largement aux stations les plus côtières ; à Baia Farta, elle représente 95 % du total des cladocères du cycle annuel, contre respectivement 4,1 et 0,9 % pour les deux Evadne. A la station côtière de Pointe-Noire, les Penilia constituent aussi l'essentiel des cladocères. Les Evadne, que l'on y trouve parfois, en effectif très réduit, n'ont pas été identifiées mais il est probable qu'elles appartiennent pour la plupart à l'espèce Evadne tergestina (la plus abondante à Baia Farta), la seule mentionnée par BINET (1975) à Abidjan et considérée comme plus nérithique (LONGHURST et SIEBERT, 1972) que E. spinifera.

2.10.2. Cycle annuel à la station côtière

2.10.2.1. Penilia avirostris

Que nous considérons le cycle d'abondance hebdomadaire moyenne pour la période 1969-1974 (figure 2.38) ou les fluctuations quotidiennes en 1973-1974 (figure 2.39), la caractéristique la plus évidente du cycle annuel est sans conteste l'existence de deux maximums, à la fois intenses et relativement limités dans le temps, fin janvier et début septembre. Le fait qu'ils subsistent ainsi aussi nettement dans l'année moyenne prouve la permanence du phénomène au cours de nos six années d'observations. La similitude entre les deux courbes (figures 2.38 et 2.39) se manifeste à

d'autres égards : pendant la P.S.C., de la fin septembre au début décembre, on assiste à la disparition à peu près complète des Penilia. Deux autres minimums, moins constants mais néanmoins bien nets en 1974, sont visibles au début (juin) et à la fin de la G.S.F. (août). Ils encadrent un mois de juillet relativement riche. Remarquons que si le minimum d'août est quelque peu estompé dans l'année moyenne, c'est vraisemblablement à cause de la précocité du pic de la fin de la G.S.F. 1970, qui intervient en août, tout comme le réchauffement de transition vers la P.S.C.. Durant la G.S.C. 1974, plusieurs périodes, plus ou moins prolongées, d'abondance moyenne sont aussi observées ; elles se situent à la fin des refroidissements de février-mars et avril-mai 1974 (figure 1.10).

Les pics de janvier et septembre peuvent être aisément reliés au cycle hydroclimatologique. Ils interviennent en effet à la fin des saisons froides (P.S.F. et G.S.F.), et coïncident très exactement avec le réchauffement marquant la transition vers les saisons chaudes. Ils ne sont donc pas contemporains avec le maximum de biomasse phytoplanctonique enregistré au plus fort des enrichissements résultants des upwellings ainsi, les deux pics de janvier et septembre 1974, sont-ils précédés de quelques jours par ceux de la teneur en chlorophylle. Nous verrons cependant plus loin que l'interprétation à donner au pic de septembre est certainement plus complexe. Il semblerait même que ce faible décalage entre les maximums de biomasse phytoplanctonique et d'abondance des Penilia puisse se retrouver au niveau des courbes relatives à l'année moyenne.

La liaison entre l'environnement et les abondances relativement élevées, quoique sporadiques, du milieu de G.S.F., (juillet 1974 par exemple), est moins évidente. Tout comme pour Temora turbinata, il s'agit certainement d'une conséquence de l'affaiblissement de l'upwelling vers le milieu de la G.S.F. en même temps que le flux dominant parallèle à la côte s'inverse. Nous retrouvons donc, à une échelle temporelle quelque peu différente la non simultanéité entre abondance en Penilia et ressources trophiques du milieu. L'instabilité des abondances de juillet 1974 prouve la complexité des phénomènes hydrodynamiques marquant la transition entre les deux parties de la G.S.F. mises en évidence dans la première partie.

2.10.2.2. Evadne spp.

Leur abondance reste faible tout au long de l'année. La courbe de l'année moyenne fait apparaître une légère préférence pour la G.S.C. ainsi que pour septembre (figure 2.38). Elles sont le plus souvent absentes le reste de l'année.

2.10.3. Répartition géographique saisonnière sur le plateau continental

2.10.3.1. Penilia avirostris (figure 2.40)

En G.S.C., à la station côtière, les abondances demeurent moyennes par suite des enrichissements trophiques ayant pour origine les refroidissements sporadiques. En fait la RPN de mai 1974, ainsi que la campagne de mars 1971 au large de l'Angola et, dans une moindre mesure, celle de mars 1972 au large du Congo-Gabon, montrent que les Penilia ne subsistent qu'aux stations les plus côtières alors qu'ils ont totalement disparu au large. Les conditions hydrologiques rencontrées entre Pointe-Noire et Lobito en mars 1971 sont tout à fait caractéristiques de la saison : les eaux guinéennes sont partout présentes et les seuls enrichissements possibles ne peuvent être que d'origine continentale (effluents fluviatiles ou lagunaires, la G.S.C. étant aussi celle de maximum de pluviosité). En mars 1972 la situation est légèrement différente et les Penilia s'étendent sensiblement plus au large. Les apports terrigènes sont vraisemblablement plus importants dans la région congo-gabonaise que sur les côtes angolaises mais surtout la G.S.C. 1972 fut anormalement fraîche (presque sans eaux guinéennes) et la persistance d'un upwelling côtier de Pointe-Noire jusque vers 3° S fut certainement très bénéfique au maintien de ces populations (remarquons, figure 2.40, que les plus fortes abondances semblent se trouver vers la limite nord de la région intéressée par les refroidissements côtiers).

Le début de la G.S.F. est marqué au large de Pointe-Noire par la disparition presque totale de Penilia sur toute la largeur du plateau. On le retrouve au large vers la mi-juin avant une nouvelle disparition vers la fin du mois. Les abondances sporadiques à la station côtière de juillet 1974 correspondent à une richesse générale du plateau, atteignant même sa plus forte intensité au niveau des accores. La campagne de juillet 1972

montre le caractère très discontinu des populations de Penilia au large du Congo et ce jusque vers 3° S. En remontant vers le nord les abondances deviennent plus régulières jusqu'à atteindre des valeurs très élevées au sud du front du cap Lopez, particulièrement en deçà de l'isobathe des 100 m.

Petites saisons - Le pic de septembre, très intense et limité dans le temps correspond en fait à une population très côtière ; au-delà des fonds de 60 m les stations de la RPN demeurent pauvres, bien qu'une population assez dense se maintienne aux accores, sur des fonds supérieurs à 1 500 m. Mi-septembre, le peuplement côtier est chassé par un retour provisoire des eaux froides. Fin septembre et début octobre, l'absence presque complète de Penilia sur la RPN annonce la période pauvre d'octobre-novembre. Cette rareté des Penilia en P.S.C. semble être un phénomène général intéressant tout le plateau congo-gabonais ; en novembre 1970, seule une très faible population persiste sur le talus au large de Pointe-Noire ainsi que dans la baie du cap Lopez. A cette époque il faut descendre jusque vers 7 ou 8° S pour retrouver des effectifs assez importants. En 1971, nous observons encore vers la mi-octobre des populations assez abondantes près des côtes congo-gaboniennes, de la pointe Kounda au cap Lopez ; on peut supposer qu'elles n'auraient pas tardé à disparaître si la P.S.F. 1971 n'avait débuté dès les premiers jours de novembre. La campagne de décembre 1971, environ un mois après le début de cette P.S.F. exceptionnellement longue et intense, montre une richesse générale de toute la bande côtière, de Pointe-Noire au cap Lopez, rappelant la poussée de fin de P.S.F. au Congo.

2.10.3.2. Evdadne spp. (figure 2.41)

Tout en étant globalement moins abondantes que les Penilia, elles représentent une fraction des cladocères nettement plus importante qu'à la station côtière. Elles sont susceptibles de survivre dans les eaux les plus pauvres d'où les Penilia sont totalement absentes (campagne de mars 1971 au large de l'Angola ou de mars 1972 au large du Congo-Gabon). En décembre 1971, on les trouve à presque toutes les stations hauturières visitées dans le golfe de Guinée, entre Ano-Bon, le sud-ouest de Fernando Po et la côte africaine, dans une zone où les Penilia font totalement défaut.

La G.S.F. leur est par contre absolument défavorable et, à de rares exceptions près, on ne les a pas retrouvées dans les prélevements de juillet 1972. Elles paraissent subsister très au large, en dehors du plateau continental, où elles peuvent parfois atteindre des effectifs importants (3 600 individus par exemple dans un trait 200 m-surface en juillet 1974 à 60 milles au large de Mayumba).

En petites saisons l'abondance est très variable. Elle peut atteindre un niveau assez élevé, même à la côte (décembre 1971, entre Mayumba et le cap Lopez) tout en restant pourtant localisée à un secteur géographique limité. Schématiquement, les zones de concentration maximum d'Evadne se trouvent décalées, soit vers le large (octobre et novembre 1971) soit vers le nord (décembre 1971) par rapport à celles de Penilia.

2.10.4. Relations avec les conditions hydrologiques de surface

Nous avons porté sur un diagramme T-S (les couples T-S moyens étant calculés pour chaque campagne de l'ANDRE NIZERY dans sept secteurs géographiques, d'une extension d'environ 1° de latitude, entre Pointe-Noire et Libreville) l'effectif moyen par prélevement des Penilia et des Evadne spp. dans chaque secteur.

La figure 2.42 montre que les Penilia atteignent leur abondance maximum au large du Congo-Gabon dans des eaux dont la température superficielle est inférieure à 25° C pour une salinité comprise entre 34 et 35 %., au contraire des Evadne qui diminuent nettement en dessous de 24° C mais supportent des eaux plus chaudes (et plus dessalées mais ils s'agit de mesures superficielles) que Penilia.

2.10.5. Discussion et conclusions

Comme c'est généralement le cas dans les zones côtières, Penilia avirostris constitue avec 98,6 % du total des cladocères la presque totalité du groupe à la station côtière, le reste étant composé d'Evadne spp. (avec vraisemblablement une très large majorité de E. tergestina). Cette dominance est un peu atténuée quand on considère l'ensemble des récoltes du plateau continental de Libreville à Lobito, où les Evadne spp. entrent

pour 8,8 % du total. Cette augmentation de leur importance relative va de pair avec un accroissement de leur effectif moyen et une diminution de celui des Penilia dont les affinités nérithiques sont donc confirmées. Il a été longtemps admis dans la littérature (RAMMER 1934, par exemple) que P. avirostris était typiquement une espèce d'eaux saumâtres. En Méditerranée on en fait un indicateur des eaux diluées. Effectivement, les effluents fluviaires (le Rhône dans le golfe du Lion ou l'Ogoué dans la baie du cap Lopez, par exemple) peuvent constituer des facteurs d'enrichissement. La salinité des "eaux diluées" de Méditerranée serait encore parmi les plus élevées de celles mesurées dans l'Atlantique tropical africain. Nos observations montrent que les Penilia se rencontrent de préférence dans des eaux ayant une salinité comprise entre 34 et 36 ‰, donc où les apports continentaux ne peuvent être que minimes. Aucun effet bénéfique des eaux du Congo n'a en tout cas pu être mis en évidence. BAINBRIDGE (1960 b) constate, dans l'estuaire de la Sierra Leone, que les cladocères sont absents de la station la plus interne, tout comme FRONTIER (1973 b) remarque qu'ils évitent les zones les plus dessalées de la baie d'Ambaro au nord-ouest de Madagascar. La tolérance de Penilia à l'égard de la température serait très large puisque DELLA CROCE et VENUGOPAL (1972) donnent comme limites extrêmes 8,7 et 31,2° C, bien qu'au large du Congo l'optimum thermique se situe entre 20 et 25° C.

Les Evadne spp. semblent par contre préférer des eaux à la fois plus chaudes et moins salées (malgré les réserves faites sur une simple mesure superficielle de la salinité).

L'existence de deux maximums bien marqués dans le cycle annuel a été souvent notée dans les régions tropicales mais les interprétations qui en ont été proposées ne paraissent pas devoir s'appliquer à nos observations. La température ne joue apparemment pas un rôle essentiel dans le déterminisme des poussées de janvier et septembre comme cela serait le cas dans les régions soumises à la mousson où, aux deux pics de température, correspondent deux pics de Penilia (DELLA CROCE et VENUGOPAL, 1973). Remarquons cependant qu'au Congo les poussées de Penilia se produisent lors d'une remontée de la température après une période froide, c'est-à-dire à la fin d'une période d'enrichissement. DELLA CROCE et VENUGOPAL constatent que sur les côtes indiennes et pakistanaises de la mer d'Arabie,

les Penilia étaient surtout abondants durant les périodes de transition des saisons de mousson (mars-mai et novembre-décembre). BINET (1975) observe sur la côte ivoirienne une multiplication des Penilia et des Evdane principalement en fin d'upwelling. Sur la côte congolaise le déterminisme semble être essentiellement d'ordre trophique, la brutalité de la poussée étant favorisée par la reproduction parthénogénétique quand les conditions sont favorables. En fait, comme le notent DELLA CROCE et VENUGOPAL (1973), au moment de l'apparition du pic les facteurs défavorables sont déjà apparus. Cette explication est la plus vraisemblable pour la poussée de janvier (ou celles, plus modestes, suivant les refroidissements de G.S.C., en 1974 par exemple). En ce qui concerne septembre on doit faire intervenir aussi des déplacements de masses d'eau véhiculant les populations abondantes de Penilia.

Nous avons vu qu'en G.S.F. on trouvait immédiatement au sud du front thermohalin du cap Lopez des concentrations parmi les plus élevées que nous ayions observées en Penilia. Lors de la transition G.S.F. - P.S.C., on assiste à la disparition du front tandis que se renverse le flux général sur le plateau continental qui porte maintenant au S-SE. Il est donc vraisemblable que l'on observe à Pointe-Noire, lors du "reflux" des eaux benguélénnes sous l'effet des eaux guinéennes (plus ou moins mélangées) de P.S.C., le passage de ces riches populations de Penilia qui s'étaient formées pendant la G.S.F. (certainement davantage durant la seconde partie de la saison) dans la partie terminale de la zone d'extension maximale des eaux benguélénnes (mais aussi dans la région du contact entre ces eaux et les eaux guinéennes du nord du front). Durant la P.S.C., les Penilia ont presque complètement disparu dans la zone congo-gabonaise tandis que subsistent au large de l'Angola des populations relativement denses dont l'origine devrait être beaucoup plus nord et qui pourraient être responsables du pic de septembre lors de leur passage devant Pointe-Noire. NETO et PAIVA (1966) retrouvent à Baia Farta un cycle annuel des Penilia assez proche de celui que nous avons décrit. Trois maximums principaux peuvent être reconnus, en février, juin et début octobre. Les décalages des pics de février et d'octobre par rapport à ceux de janvier et septembre à Pointe-Noire peuvent s'expliquer par la latitude plus élevée (décalage de la fin de la P.S.F. et de celle de la G.S.F., cf. BERRIT et DIAS, 1977), tandis que la relative précocité de la poussée de G.S.F., en juin,

peut être issue des refroidissements marquant le début de la saison (dont l'interprétation pourrait différer de celle que nous avons proposée pour le Congo ; maximum de salinité nettement moins élevé en Angola).

Certaines particularités du régime alimentaire de Penilia, mentionnées par DELLA CROCE et VENUGOPAL (1973), pourraient peut-être expliquer la préférence marquée par cette espèce pour les périodes et les zones de transition. Ces auteurs constatent que, outre des bactéries et du phytoplancton, la nourriture de Penilia peut aussi comprendre des détritus, qui, dans certaines régions, représenteraient jusqu'à 95 % de celle-ci. La fin des périodes d'upwelling s'accompagne d'un bouleversement des écosystèmes et de la destruction d'une grande partie des organismes qui avaient pu se développer grâce aux apports nutritifs. Cette situation pourrait être favorable aux Penilia. Il est aussi possible que le rôle bénéfique joué par les effluents fluviatiles et lagunaires dans les zones côtières en G.S.C. soit surtout dû aux particules organiques transportées dans le milieu marin, ainsi qu'aux conséquences néfastes pour certains organismes des des-salures locales.

Penilia est généralement considéré comme une espèce très superficielle. Les prélèvements à l'aide d'une bouteille de 15 litres effectués irrégulièrement à la station côtière à 2, 10 et 16 m ont en effet montré que 57,4 % des individus avaient été capturés à 2 m contre 35,4 à 10 m et seulement 7,2 % à 16 m. Cette répartition verticale rend donc les Penilia très sensibles à tous les mouvements animant la couche superficielle. Les déplacements zonaux issus des upwellings peuvent ainsi rendre compte du recul vers le large des densités maximums sur la RPN en début de G.S.F... De même l'abondance des Penilia observée en 1974 au niveau des accores peut résulter d'accumulations, conséquence des effet conjugués des divergences et convergences.

Par son abundance Penilia joue très certainement au Congo le même rôle essentiel que leur attribuent FRONTIER (1973 b) ou DELLA CROCE et VENUGOPAL (1972) dans l'alimentation des poissons pélagiques planctonophages, non seulement dans les eaux côtières, mais plus au large, au-delà du plateau, où ils pourraient constituer parfois un des maillons fondamentaux menant aux grands pélagiques hauturiers. Les concentrations de Penilia ont à plusieurs reprises excédé 10 000 individus par m^3 et par jour, ce qui

représenterait une capacité de filtration de 100 l d'eau par m^3 et par jour. Ces valeurs dépassent la plupart de celles dont font état les auteurs consultés (à l'exception de BINET, 1975, qui a trouvé 11 000 individus par m^3 au large de la Côte d'Ivoire).

Nous avons noté la très faible importance numérique des Evadne spp. à la station côtière, qui nous a empêché de préciser son cycle annuel. Les différences écologiques avec Penilia sont assez accentuées. Les Evadne sont capables de subsister dans des eaux dont la pauvreté avait chassé les Penilia (au large de l'Angola, en mars 1971 ou au milieu du golfe de Guinée). Moins eurythermes que Penilia, elles disparaissent en G.S.F. quand la température est inférieure à 24° C. Il semblerait, quand on compare leur distribution géographique à celle des Penilia que leur régime alimentaire plus éclectique les situerait encore davantage en aval dans les successions issues des enrichissements, upwellings ou apports terrigènes.

2.11. LUCIFER FAXONII

2.11.1. Introduction

Parmi les six espèces de Penaeidae appartenant au genre Lucifer, deux seulement sont signalées dans l'Atlantique inter-tropical : Lucifer typus Milne Edwards et Lucifer faxonii Boradaille. La première, connue aussi dans l'Indo-Pacifique, présente des exigences écologiques plus strictes que la seconde (ainsi que cela apparaît par exemple sur un diagramme T-S-P, BOWMAN et Mc CAIN, 1967) et n'est généralement capturée qu'au delà du plateau continental. Sa rareté dans nos prélèvements ne nous permet pas d'en parler ici en dépit de son intérêt comme indicateur d'eaux océaniques (BOWMAN et Mc CAIN, 1967 ; PETIT, 1973).

Lucifer faxonii est signalée de longue date sur les côtes atlantiques des Amériques où son importance dans le zooplancton néritique a été maintes fois notée (WILLIAMS, 1969 ; BOWMAN et Mc CAIN, 1967 ; WOODMANSEE, 1958, etc.). La première mention de sa présence sur la côte ouest-africaine (en Sierra Leone) semble avoir été faite par BAINBRIDGE, 1960 b. Elle est signalée ensuite en Angola à Baia Farta (NETO et PAIVA, 1966), dans le golfe de Guinée (BINET et DESSIER, 1968), en Côte d'Ivoire (BINET, 1976 b)

et au Sénégal (TOURE, 1972). Les upwellings mauritanien et sud-africain paraissent, comme c'est le cas pour beaucoup d'espèces côtières de l'Atlantique inter-tropical, devoir constituer les limites de son expansion vers le nord et le sud.

2.11.2. Variations saisonnières d'abondance à la station côtière

Nous avons distingué dans nos dénombremens les protozoés-zoés, les mysis, les mastigopus et les adultes, constituant respectivement 76,88, 13,24, 2,18 et 7,69 % du total des Lucifer faxonii capturées entre octobre 1973 et octobre 1974, période pendant laquelle les prélèvements furent quasi-quotidiens. La faible proportion représentée par les mastigopus fait suggérer que cette catégorie est quelque peu artificielle et mériterait d'être regroupée avec les adultes, ainsi que nous le ferons dans la suite de cet exposé.

Le caractère très saisonnier des fluctuations du total des L. faxonii apparaît nettement sur la figure 2.43. Durant la P.S.C. les abondances restent relativement faibles avec des effectifs généralement inférieurs à 1 000 individus par récolte. Pendant le refroidissement de P.S.F., bien marqué en 1973-74, les L. faxonii disparaissent d'une très grande partie des prélèvements. Dès l'installation de la G.S.C., elles deviennent très abondantes avec des effectifs excédant la plupart du temps 1 000 individus par trait (maximum 12 400 en mars soit plus de 3 000 par m^3). Aux deux périodes d'upwelling de la G.S.C. 1974 semblent correspondre deux nettes diminutions pouvant même aller jusqu'à la disparition dans certains prélèvements.

Peu de temps après le refroidissement marquant, fin mai, le début de la G.S.F., les effectifs diminuent rapidement. L'absence de l'espèce, d'abord épisodique, devient peu à peu la règle de la mi-juillet à la fin août. Sa réapparition fin août-début septembre coïncide très exactement avec le réchauffement des eaux et la fin de la G.S.F.. Nous verrons plus loin comment cette liaison entre l'abondance de L. faxonii et la température doit être nuancée.

Il existe une grande similitude entre les courbes d'abondance relatives au total de l'espèce et aux protozoés-zoés. L'évolution du total des

adultes ne présente aucune caractéristique particulière : on peut toutefois noter une tendance à voir leur nombre augmenter d'octobre 1973 à mai 1974, seul mois où leur présence est permanente dans les récoltes et où ils dépassent à plusieurs reprises 500 individus par trait.

L'évolution de l'importance relative des divers stades ne permet pas la mise en évidence d'une succession quelconque de cohortes ou de générations, comme cela avait pu être tenté pour certains copépodes. La reproduction semble à peu près continue sans qu'il soit possible d'isoler et de suivre une cohorte dans le temps. On remarque seulement que la proportion des plus jeunes stades reste généralement supérieure à 50 % sauf à certaines périodes (janvier, avril et mai) où il lui arrive de descendre fréquemment en dessous de cette valeur sans que ce phénomène obéisse à une action évidente du milieu.

2.11.3. Relations avec les paramètres du milieu

Nous avons vu que la présence de L. faxonii en effectif important était liée aux deux saisons chaudes, ce qui bien entendu suggère de rechercher une liaison entre leur abondance et la température de l'eau. Nous trouvons ainsi un coefficient de corrélation de 0,68 entre le total de L. faxonii et la température à 17 m (pour 318 couples). Cette valeur tombe à 0,46 (238 couples) si nous éliminons les prélèvements d'où les L. faxonii sont absentes. Cette différence peut déjà laisser supposer que la corrélation marque principalement l'opposition entre les saisons chaudes où l'espèce est présente et abondante et les saisons froides où elle est le plus souvent absente. La corrélation avec la température de surface, moins sensible aux effets des refroidissements, est légèrement plus faible : 0,43 au lieu de 0,46 et 0,74 au lieu de 0,77, mais cette différence n'est pas significative.

Si on cherche à exprimer par une régression multiple cet effectif en fonction de divers paramètres, on constate que la corrélation partielle avec la température à 17 m reste toujours de loin la plus élevée ; ces régressions rendent généralement compte d'environ 50 % de la variance du total de L. faxonii.

Au large de la Côte d'Ivoire (BINET, 1976 b), l'abondance des

L. faxonii dépendrait à certaines époques de l'année des apports terrigènes. Au large du Congo, nous avons vu (cf. première partie) que les dessalures, parfois intenses, intéressant des couches d'épaisseur variable, qui sont observées à la station côtière, généralement en dehors de la G.S.F., peuvent avoir diverses origines. Très souvent elles correspondent aux périodes les plus chaudes et les plus pluvieuses des saisons chaudes et à l'augmentation concomitante du volume des effluents lagunaires et fluviatiles (Loémé au sud de Pointe-Noire et, surtout, Kouilou au nord). Cette explication peut être retenue pour interpréter les dessalures superficielles d'octobre-novembre 1973 et d'avril 1974. Par contre, l'intense dessalure de février 1974 semble devoir être attribuée au refoulement sur la côte congolaise d'eaux du fleuve Congo (hypothèse confirmée d'ailleurs par la couleur caractéristique de ces eaux dans l'échelle Forel-Ulh). A ces périodes ne correspondent apparemment pas d'augmentation de l'abondance des L. faxonii. On peut même observer le phénomène inverse : ainsi l'arrivée à la côte des eaux du Congo coïncide avec le début du refroidissement de février mais aussi avec une forte diminution du nombre des L. faxonii (allant parfois jusqu'à la disparition). On les retrouve en quantité habituelle en cette saison dès la fin février alors que l'effet de l'upwelling persiste jusque vers la mi-mars. Compte tenu de la liaison négative existant entre salinité et température moyennes sur toute la couche ($r = -0,77$ pour 56 couples de valeurs hebdomadaires moyennes) on peut trouver une relation dans le même sens entre salinité et total L. faxonii ($r = -0,54$ pour 56 couples de moyennes hebdomadaires).

Remarquons pour finir qu'aux périodes les plus chaudes de la G.S.C. 1974 (présence à la côte d'eaux guinéennes à peu près isothermes du fond à la surface) correspondent des effectifs relativement faibles.

Si maintenant nous envisageons les fluctuations annuelles de l'abondance de L. faxonii, nous trouvons une relation entre l'intensité des différentes saisons marines de chacune des années d'observation (exprimée, par exemple, par la température moyenne au fond) et le nombre moyen d'individus par pêche (cf. tableau ci-dessous).

		1969	1970	1971	1972	1973	1974
G.S.C.	T°C à 17 m	23,3	25,4	24,3	22,5	23,7	25,0
	Total <u>L. faxonii</u> (1)	-	750	690	175	400	860
P.S.C.	T°C à 17 m	23,3	23,2	20,9	22,4	22,9	21,3
	Total <u>L. faxonii</u> (1)	190	130	20	40	70	-

(1) - Le calcul des moyennes a porté sur les effectifs ayant subi la transformation $y = \log^2(x + 1)$; nous sommes ensuite revenus à une valeur arithmétique par la formule $\sqrt{10^y - 1}$.

2.11.4. Répartition géographique saisonnière au-dessus du plateau continental

2.11.4.1. RPN

Nous partons avec la radiale du 13 mai 1974 (figure 2.44) d'une situation typique de G.S.C. : très abondantes à la côte, les L. faxonii se raréfient peu à peu vers le large jusqu'aux fonds de 50-60 m à partir desquels leurs effectifs se maintiennent à des valeurs relativement faibles. On constate d'abord un vieillissement progressif de la population de la station 1 à la station 3, puis, aux stations 4 et surtout 5, les jeunes stades redeviennent dominants, pour décroître à nouveau au large et disparaître aux trois dernières stations où ne sont capturés que des adultes. Il semblerait que nous ayons rencontré deux populations relativement bien individualisées, dont la persistance dans le temps dépend vraisemblablement de la circulation sur le plateau.

Dès le début de la G.S.F., le nombre des L. faxonii chute le long de toute la radiale. D'abord absentes des stations les plus côtières au

cours de la seconde quinzaine de juin, elles disparaissent jusqu'aux fonds de 100 m fin août en persistant cependant plus au large mais en effectifs restreints.

A partir de septembre elles se rapprochent peu à peu de la côte. Il est à nouveau possible de reconnaître une succession de plusieurs populations identifiables par l'importance relative des différents stades.

La visite épisodique de quelques stations situées très au-delà du plateau, dans l'axe de la RPN sur des fonds de plus de 1 500 m, a permis de constater l'existence très au large de populations, parfois abondantes (plus de 1 000 individus par trait) et renfermant tous les stades de développement.

2.11.4.2. Campagnes de l'ANDRE NIZERY (figure 2.45)

G.S.C. - Nous retrouvons, tant au large du Congo-Gabon (campagne de mars 1972) que de l'Angola (campagne de mars 1971) la situation décrite devant Pointe-Noire le long de la radiale du 13/05/74 : abondance maximum près de la côte et persistance sur toute la largeur du plateau. Les eaux guinéennes chaudes et pauvres du large n'abritent généralement que des populations assez clairsemées (moins de 300 individus par prélevement) ; la structure d'âge de ces populations montre schématiquement (en particulier au large du Congo-Gabon) une alternance, parallèlement à la côte, de zones où prédominent soit des stades jeunes, soit des stades âgés, pouvant s'interpréter comme correspondant à une partition de populations dans l'espace. Nous avons là une confirmation des observations faites sur la RPN mais la densité nettement moindre des stations ne nous permet pas de séparer ces populations.

G.S.F. - Au sud du 3ème parallèle, les L. faxonii ont, à quelques exceptions près, disparu du plateau continental. Il en subsiste parfois quelques unes au niveau des accores (au large des côtes angolaises en août 1971 par exemple) ainsi que nous l'avions déjà noté sur la radiale. En se rapprochant de cap Lopez, dans la région du front thermohalalin, on les retrouve en quantité assez faible à quelques distances des côtes. Au voisinage immédiat du front, côté sud, elles deviennent partout assez abondantes et puis dès qu'on atteint les eaux à 24-25° C, au nord du cap Lopez,

elles disparaissent de nouveau. Remarquons que cette liaison des Lucifer avec le complexe frontal du cap Lopez avait déjà pu être noté (BINET et DESSIER, 1968 ; DUFOUR et STRETTA, 1973 ; BINET, 1976 b).

Petites saisons - Nous avons vu qu'à la station côtière l'abondance moyenne de L. faxonii pendant les P.S.C. et P.S.F. était approximativement intermédiaire entre celle des G.S.C. et G.S.F.. Les données recueillies sur le plateau reflètent assez mal cette situation.

Tout d'abord le gradient côte-océan d'abondance décroissante de la G.S.C. ne se retrouve pas en P.S.C. 1970. En novembre 1970, alors que la P.S.C. est bien établie à Pointe-Noire, on peut ainsi observer, du sud au nord, une succession de zones plus ou moins riches, la plus importante se situant entre les pointes Pedras et Banda. La région du cap Lopez, où persiste un faible gradient thermique en surface, reste assez riche. La répartition des divers stades entre les pointes Pedras et Banda, zoés au sud entre la côte et l'isobathe 1 000 m, mysis un peu plus au nord en deçà de l'isobathe 100 m et adultes au niveau de la flexure continentale, pourrait faire suggérer que nous assistons à l'évolution d'une population à l'intérieur d'une circulation de type anticyclonique induite par un flux S-SE habituel en cette saison. La richesse de ce même secteur persiste au cours de la campagne de janvier 1971, pendant la P.S.F., brève mais intense à Pointe-Noire. Cette fois encore la circulation peut fournir une interprétation plausible de la distribution spatiale des stades de développement. Au sud de Pointe-Noire, la campagne de novembre 1970 nous donne une image assez voisine de ce que nous avions constaté au nord : mosaïque de zones plus ou moins riches.

La situation pendant les petites saisons de 1971 est assez différente. Nous avons d'abord en octobre au large des côtes congo-gabonaises une situation typique de saison chaude (parfaitement reflétée par l'hydrologie) : abondance décroissante de la côte vers le large. En décembre, devant Pointe-Noire mais surtout en novembre au large de l'Angola, jusqu'à Lobito, L. faxonii disparaît totalement des stations les plus côtières, tout comme en G.S.F. (RPN). En 1971, la P.S.F. fut en effet à Pointe-Noire, et a fortiori au sud, intense et prolongée avec sur les populations zooplanctoniques de la station côtière des conséquences voisines de celles

G.S.F. (cf. troisième partie). Un front thermique assez net apparaît même au niveau du cap Lopez, auquel est associée une densité plus forte de L. faxonii.

Les stations qui furent effectuées sur le plateau continental jusqu'à Douala ainsi qu'au large, entre les îles Ano Bon et Fernando-Po, en octobre et décembre 1971, attestent la présence de l'espèce dans tout le golfe de Guinée. Les zones océaniques sont toutefois assez pauvres, excepté le fond de la baie de Biafra, au voisinage de Fernando-Po. Les populations les plus hauturières (région d'Ano Bon) sont, pour l'essentiel, composées de stades âgés : mysis et surtout adultes. Il s'agit probablement d'individus entraînés au large par la circulation générale et ayant cessé toute activité reproductrice.

La bonne relation observée à la station côtière entre température et abondance de L. faxonii ne se retrouve que très atténuee à l'échelle du plateau continental. On peut seulement noter que les plus forts effectifs ont été trouvés à des stations où la température de surface était voisine de 25° C. Pour une température donnée la gamme de variabilité de ces effectifs reste très étendue (de 0 à 1 000-1 500 individus par trait). Ce n'est qu'au-dessous de 22° C et au-dessus de 27° C que l'on constate une diminution sensible des effectifs maximums observés. L'évolution saisonnière à la station côtière n'est donc que peu représentative des phénomènes intéressant le plateau. En G.S.C., alors que leur abondance est maximum à la côte, la richesse d'ensemble du plateau demeure faible ; la situation s'inverse parfois pendant la P.S.C. (novembre 1970) ainsi qu'à la faveur d'un refroidissement suffisamment marqué (effet dynamique de la convergence côtière). A la station côtière, la variabilité temporelle liée à l'évolution des populations se combine à une variabilité spatiale élevée, conséquence du fractionnement du peuplement en nombreuses populations bien individualisées, défilant devant la station.

2.11.5. Discussion et conclusions

Nous avons montré le caractère très saisonnier des fluctuations d'abondance de L. faxonii à la station côtière de Pointe-Noire. La relation avec la température, paramètre de l'hydroclimat le plus synthétique et le plus accessible, est évidente, tant au niveau saisonnier qu'au niveau

annuel (liaison entre les abondances et les températures moyennes saisonnières de 1969 à 1974). A Baia Farta, où l'amplitude des variations des paramètres du milieu s'accentue avec l'augmentation de latitude, la présence de L. faxonii se limite exclusivement aux saisons chaudes (NETO et PAIVA, 1966). Cette préférence estivale se retrouve sur la côte ouest de l'Atlantique où la période d'abondance est aussi celle de la reproduction (WILLIAMS, 1969).

Ces observations semblent s'opposer à celles de BAINBRIDGE (1972) au Nigeria où le maximum des L. faxonii à Lagos se produit à l'époque des upwellings. En fait cette apparente contradiction n'est que la conséquence de la tentative de satisfaire deux impératifs écologiques contradictoires : recherche d'un optimum thermique relativement élevé chez les Lucifer et nécessité de disposer d'un environnement offrant des ressources trophiques suffisantes, environnement que fournissent généralement les upwellings de saison froide. A Lagos, les plus basses températures enregistrées au moment de l'upwelling restent très supérieures à celles de la G.S.F. et même de certaines P.S.F. à Pointe-Noire et sont donc très éloignées du minimum au-dessous duquel les Lucifer disparaissent de nos stations les plus côtières.

Nous avons constaté que lors du refroidissement de février 1974 l'abondance tombait brutalement puis, alors que, début mars, les effets de ce petit upwelling gagnaient les couches superficielles, nous atteignons des effectifs parmi les plus élevés de l'année (de l'ordre de 3 000 individus par prélèvement). En fait cette pauvreté de février devrait être attribuée à l'arrivée sur la côte congolaise d'eaux fortement dessalées (27 % en surface) provenant du fleuve Congo. De même un examen plus attentif des possibles conséquences du second refroidissement fin avril 1974 montre que, si effectivement le nombre des L. faxonii commence par diminuer, il atteint 1 500 individus alors que la température au fond reste proche de 25° C. Par contre lorsque vers la mi-mai la couche est uniformément chaude les effectifs sont de l'ordre de 2 à 300. Enfin, le dernier pic d'abondance coïncide avec le début du refroidissement marquant l'installation de la G.S.F..

Ces exemples montrent le caractère bénéfique d'un refroidissement modéré, suffisant pour enrichir le milieu, alors qu'au contraire un upwel-

ling amenant la température de l'eau en dessous de 22° C devient très défavorable, comme cela se produit en G.S.F. et parfois en P.S.F., en Côte d'Ivoire (BINET, 1976) et au Sénégal (TOURE, 1972).

On a pu dans certains cas invoquer les apports terrigènes pour expliquer un enrichissement des zones côtières, favorables au développement de L. faxonii (BINET, 1976 b ; PETIT, 1973). Il ne semble pas que ceux-ci jouent un rôle déterminant sur la côte congolaise. Les effluents fluviales, par les fortes dessalures superficielles qu'ils provoquent, peuvent même constituer un facteur défavorable (situation de février 1974 à Pointe-Noire, évoquée plus haut, conditions régnant à Chicken Bay selon WOODMANSEE, 1958).

La compréhension des phénomènes se déroulant à la côte passe par la connaissance de ce qui se passe sur l'ensemble du plateau. La RPN nous fournit à ce sujet certains éléments que viennent confirmer les résultats des campagnes. La radiale montre que plusieurs populations simultanées, discernables par leur structure d'âge, pouvaient être reconnues au-dessus et même au-delà du plateau. Il n'est pas surprenant que le renouvellement permanent des masses d'eau à la station côtière et la faible extension géographique des populations, nous aient empêchés d'interpréter, par une succession de générations ou de cohortes, l'évolution temporelle des effectifs des divers stades.

Les prélèvements du large, au cours de la G.S.F., ont montré la persistance à une certaine distance de la côte de populations assez clairsemées. La réapparition des L. faxonii tout près des côtes dès la fin de la G.S.F. peut être favorisée par l'existence d'une composante zonale dominante dirigée vers l'est, des courants mesurés sur la RPN à cette époque (URO, 1975), mais aussi par un transport côtier NNW-SSE (rappelons les concentrations au sud du front en saison froide). Le déplacement vers le large des populations en période hivernale est aussi constatée sur les côtes d'Amérique du nord par BOWMAN et Mc CAIN (1967).

Pendant les saisons chaudes, G.S.C. et parfois P.S.C., apparaît un très net gradient côte-large d'abondance décroissante. Outre la composante zonale est des courants en cette saison, la marée peut jouer un rôle dans les mécanismes de transport vers la côte (WILLIAMS, 1969). Les eaux guinéennes pauvres qui envahissent le plateau n'offrent pas les

ressources trophiques nécessaires au développement de populations abondantes. Par contre, au voisinage immédiat de la côte, les petits upwellings temporaires et d'éventuels apports terrigènes, constituent autant de sources d'enrichissement.

Nous ne disposons pas d'observations concernant la répartition verticale de L. faxonii mais certains auteurs (WOODMANSEE, 1966) font état de concentrations à proximité du fond. Il serait dans ces conditions possible que les L. faxonii puissent, dans certains cas, recourir à du matériel benthique pour leur alimentation, phytobenthos par exemple (peut-être favorisée en G.S.C. par la relative transparence des eaux guinéennes). Cette hypothèse a été avancée par SHEARD (1953) à propos de l'euphausiacé Nyctiphanes australis (homologue de N. capensis dans la région congolaise) qui participerait à l'introduction de matériel benthique dans le milieu pélagique. Ainsi pourrait s'expliquer l'excès apparent de production d'organismes carnivores par rapport à la production de phytoplancton dans les mers tropicales ou subtropicales.

2.12. CONCLUSIONS DE LA DEUXIEME PARTIE :

ESSAI DE CLASSIFICATION DES TAXONS DE LA STATION COTIERE DE POINTE-NOIRE

Nous avons vu, à propos de quelques taxons, que l'évolution spatio-temporelle des abondances pouvait être assez facilement reliée à certains paramètres du milieu dont la température apparaît comme le plus synthétique et le plus facilement accessible. En fait, il ne faut pas voir dans cette liaison entre abondance et température, surtout illustrée par les observations de la station côtière, une sensibilité particulièrement aiguë des taxons envisagés au facteur thermique. Le cycle saisonnier du zooplancton à la station côtière résulte essentiellement du mélange et de la succession de masses et catégories d'eaux aux caractéristiques halines et surtout thermiques (les deux étant plus ou moins liées) bien tranchées. C'est certainement en G.S.C. que la zone côtière est la plus ouverte à ces influences diverses : réchauffement général de la couche correspondant à une arrivée jusqu'à la côte des eaux guinéennes suprathermoclinales, refroidissement résultant d'une remontée de la thermocline.

La disparition ou la raréfaction en début de G.S.F. d'une grande partie des populations estivales côtières est due principalement à leur refoulement vers le large par l'action hydrodynamique de l'affleurement à la côte des eaux subtropicales dont on avait pu suivre, vers la fin de la fin de G.S.C., le noyau du maximum de salinité dans sa remontée vers la surface et son rapprochement de la côte. La relative homogénéité des conditions thermohalines de G.S.F. rend plus difficile l'interprétation du cycle en cette saison ; il faut faire appel à la circulation générale zonale et parallèle à la côte. Nous identifierons plus précisément ces peuplements hivernaux dans la troisième partie et nous en tenterons une analyse structurelle dans la 4ème.

Le réchauffement modéré de la transition G.S.F.- P.S.C. ne peut

non plus expliquer les maximums annuels d'abondance constatés chez certains taxons et c'est grâce aux analyses d'inertie que nous pourrons pleinement reconnaître l'originalité de ces peuplements de septembre (cf. troisième partie).

Nous n'avons pu envisager tous les taxons dénombrés à la station côtière (cf. tableau 3.1), mais en nous limitant, pour l'instant au seul examen des cycles annuels d'abondance, on peut tenter, pour conclure, de rapprocher les taxons présentant des exigences écologiques voisines, telles qu'elles peuvent être reflétées par l'allure de leur cycle ; nous ne considérerons que la période de prélèvements quotidiens pendant laquelle les effets des fluctuations aléatoires risquent moins de masquer les tendances générales de l'évolution des abondances.

On peut ainsi distinguer une dizaine de groupes (1) :

Groupe 1 : taxons apparaissant durant les saisons chaudes (principalement G.S.C.), toujours en faible quantité, et surtout lors des réchauffements maximums avec homogénéisation de toute la couche. La présence de ces taxons traduirait plutôt des influences hauturières superficielles ; elles correspondent à l'arrivée jusqu'à la côte des eaux guinéennes chaudes et peu salées. Nous avons vu que la présence de ces eaux à la station côtière, quoique très caractéristique de la période estivale, conservait un caractère sporadique que l'on retrouve dans la capture des taxons de ce groupe : Undinula vulgaris, Farranula gracilis, Acartia danae et Nannocalanus minor.

Groupe 2 : taxons abondants à la côte et montrant une nette préférence pour la G.S.C.. La station côtière reflète assez mal la situation sur l'ensemble du plateau (si ce n'est peut-être les relativement faibles abondances de P.S.C. qui semblent se retrouver au large du Congo). Entre la G.S.C. et la G.S.F. on assiste (tout au moins en ce qui concerne

(1) - On s'est efforcé, dans l'ordre d'énumération des taxons, de tenir compte de leur plus ou moins grande adéquation à la définition de la catégorie à laquelle ils ont été rattachés.

Temora stylifera) simplement à une inversion du gradient côte-large d'abondance décroissante : Temora stylifera, Oncaea venusta et Paracalanus aculeatus (cette dernière espèce étant certainement la plus thermophile, cf. tableau 3.5).

Groupe 3 : taxons abondants à la côte pendant les deux saisons chaudes (P.S.C. et G.S.C.) : Lucifer faxonii, Centropages furcatus et Onychocorycaeus giesbrechti. Là encore la station côtière nous donne une image quelque peu déformée de la réalité à une échelle géographique plus vaste. Ainsi C. furcatus, par son absence presque totale au sud du front en G.S.F., se rapproche-t-il du groupe 1 tandis que les populations de L. faxonii, tout comme celles des taxons du groupe 2, se retrouvent plus au large en période hivernale (tout au moins en juin-juillet).

Groupe 4 : taxons dont les tendances estivales se traduisent surtout par une abondance minimum en G.S.F. (allant parfois jusqu'à la disparition complète en fin de saison) mais sans effet marqué de la P.S.F. : Eucalanus pileatus, ostracodes, zoés de brachyures et larves de décapodes. Nous avons vu, à propos de E. pileatus, que la raréfaction brutale constatée dans les récoltes du début de la G.S.F., n'était en fait que la conséquence de la dynamique des masses d'eau à cette époque : divergence côtière avec affleurement des eaux subtropicales. Par contre, vers la fin de la G.S.F., les eaux benguéennes paraissent effectivement privées, à quelques exceptions près, de ces taxons.

Groupe 5 : taxons plus ou moins hauturiers, apparaissant épisodiquement, surtout en G.S.F. : Calanoides carinatus, Eucalanus monachus et Diaixis hibernica. Nous avons vu que les deux premiers taxons cités passaient les saisons défavorables (saisons chaudes et, dans une moindre mesure, P.S.F.) en profondeur, à un stade préadulte. Ces individus hibernant donnent naissance en G.S.F. favorable, au niveau des accores, à des populations superficielles très abondantes. L'arrivée jusqu'à la côte de ces peuplements ne peut être que plus ou moins sporadique et en conséquence leurs abondances restent faibles. Les conditions régnant en fin de G.S.F. paraissent plus favorables à ces transgressions ; cela pourrait expliquer les plus grandes abondances observées à la station côtière chez C. carinatus dont les populations se développent plus tardivement dans la saison que celles de E. monachus.

Groupe 6 : taxons très néritiques, présents toute l'année, mais avec un maximum marqué en G.S.F. : Paracalanus scotti, Oithona nana, Pseudodiaptomus serricaudatus et Acartia plumosa. Cette préférence hivernale va de pair avec l'extension prise par le domaine néritique en G.S.F.. Quelques nuances doivent être rappelées concernant les deux premières espèces citées. P. scotti apparaît moins cryophile que O. nana et présente son maximum d'abondance au cours de la première moitié de la G.S.F. alors que O. nana, dont les abondances tendent à augmenter vers le sud, domine très largement les peuplements côtiers des eaux benguélennes de fin de saison. Remarquons que l'arrivée à la côte des eaux subtropicales en début de G.S.F. ne provoquent pas ce refoulement vers le large des populations côtières de ces deux espèces, comme cela s'observe pour beaucoup de taxons. Une étude de la répartition verticale devrait pouvoir expliquer ce phénomène.

Groupe 7 : taxons présentant des pics d'abondance à la fin des saisons froides (P.S.F. et G.S.F.), ainsi qu'au milieu de la G.S.F. (juillet), et, parfois à la fin des refroidissements temporaires de G.S.C. ; l'apparition ou le développement de ces taxons semblent intervenir vers la fin de l'évolution des peuplements pélagiques issus des périodes d'enrichissement : Penilia avirostris, dolioles, cténophores et, moins nettement, (certains des pics caractéristiques de la catégorie pouvant ne pas apparaître ou rester masqués par le bruit de fond) Oncaeae curta, siphonophores, méduses, Euterpina acutifrons, annélides et chaetognathes. Remarquons que plusieurs des taxons mentionnés sont considérés comme carnivores. Nous avons vu que, pour l'interprétation du pic de septembre de P. avirostris, nous faisions appel aux populations très denses que l'on rencontre au sud du front du cap Lopez en G.S.F.. Nous n'avons pas vérifié ce fait chez les autres taxons, non dénombrés dans les récoltes de l'ANDRE NIZERY.

Groupe 8 : taxons présentant à la station côtière un fléchissement d'abondance à certains moments de la G.S.F. mais dont les affinités hivernales sont nettement mises en évidence à l'échelle du plateau continental : Centropages chierchiai, Temora turbinata et Ditrichocorycaeus africanus. Les trois espèces de copépodes formant ce groupe sont aussi très néritiques mais, à l'inverse de celles du groupe 6, l'arrivée des eaux subtropicales en début de G.S.F. provoque une chute de leur abondance à

la station côtière. En fait, ce groupe est très proche du précédent ; les courbes d'abondance présentent des pics relativement marqués en janvier et septembre tandis qu'en G.S.F. les populations les plus denses s'observent au sud du cap Lopez.

Groupe 9 : taxons traduisant des influences hauturières subsuperficielles se manifestant à diverses occasions (essentiellement lors des phénomènes hydrodynamiques liés au remontées d'eau) : Labidocera scotti, Oncaeia mediterranea, Oithona sp., Mecynocera clausi. On pourrait ajouter à cette liste d'autres espèces de copépodes dont les rares apparitions à la station côtière sont très significatives de ces influences hauturières ; nous serons amenés à les évoquer dans la troisième partie.

Groupe 10 : taxons dont le cycle annuel ne peut être aisément interprété d'un point de vue écologique, à ce stade de l'analyse : Paracalanus parvus, Oithona plumifera, Oithona simplex, mysidacés, Clausocalanus spp., Saphirella sp., Microsetella spp., larves actinotroques, Sagitta enflata.

T R O I S I E M E P A R T I E

DESCRIPTION DE L'EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DES PEUPLEMENTS
DE ZOOPLANCTON

3.1. INTRODUCTION

Le chapitre précédent a été consacré à la description et à l'interprétation écologique du cycle saisonnier de quelques-uns des principaux taxons.

Nous avons tenté de dégager les principaux facteurs régissant ce cycle à la station côtière de Pointe-Noire ainsi que la distribution spatiale le long de la Radiale de Pointe-Noire, durant la G.S.F. 1974, et sur l'ensemble du plateau continental de Lobito (Angola) à Libreville (Gabon), (campagnes du N.O. ANDRE NIZERY).

Aussi caractéristiques et représentatifs des divers peuplements qu'aient pu être les taxons retenus, notre analyse a dû négliger une fraction notable de l'information contenue dans les récoltes en éliminant un grand nombre des éléments constitutifs de ces peuplements que nous souhaitions maintenant appréhender globalement. Nous nous efforcerons de relier le cycle du zooplancton à celui des conditions de milieu décrit dans la première partie.

La masse des données à analyser est telle que le recours à des outils mathématiques s'imposait. L'étude portant sur un ensemble de taxons, c'est évidemment à l'analyse multivariable qu'il convenait de faire appel. Les méthodes mathématiques utilisées sont essentiellement des analyses factorielles (analyse générale, analyse en composantes principales et analyse des correspondances), ou selon une expression que nous préférions, des analyses d'inertie. Ces méthodes sont désormais d'un usage courant en écologie marine et, en ce qui concerne la variante la plus récente, l'analyse des correspondances, on trouvera des exemples en zooplanciologie dans BINET

et al. (1972), IBANEZ et SEGUIN (1972), BINET (1977). Une présentation mathématique de ces méthodes pourra être trouvée dans les ouvrages relativement simples de LEBART et FENELON (1971) et DAGNELIE (1975) ou ceux plus complexes mathématiquement de BENZECRI et al. (1973), CAILLIEZ et PAGES (1976) et LEBART et al. (1977). Ces méthodes ont pour but commun la mise en évidence des structures essentielles d'un tableau de chiffres bidimensionnel. On omet souvent que la réflexion conjuguée, mathématique et écologique, doit commencer dès la constitution de ce tableau, à partir de l'ensemble des prélèvements effectués et des caractères étudiés (effectif d'un certain nombre de taxons zooplanctoniques). Elle doit se poursuivre au niveau de la définition d'une distance, étape commune aux techniques d'analyse des données, qu'il s'agisse de techniques de classification ou d'ordination. L'originalité de l'analyse de nos données réside d'ailleurs essentiellement en cette réflexion conjuguée, écologique et mathématique, plus qu'en l'utilisation de techniques d'ordination désormais classiques.

L'application des méthodes factorielles à l'écologie a pu parfois être critiquée. FRONTIER (1974), considérant les conclusions écologiques auxquelles elles aboutissent généralement, déplore leur caractère trivial et leur manque d'"heuristicité" par suite de leur incapacité à mettre en évidence des faits nouveaux. Dans notre cas, au vu des résultats autécologiques de la seconde partie, on peut raisonnablement s'attendre à ce que le facteur thermique soit fondamental dans l'analyse du cycle saisonnier à la station côtière. De même le gradient côte-océan devrait-il ressortir parmi les tous premiers facteurs d'une analyse de la radiale ; mais, dans la mesure où ce gradient côte-large représente un facteur complexe difficilement saisissable, la "néríticité" (PETIT, 1973), il peut être intéressant de suivre son évolution en ordonnant les récoltes de chaque radiale par rapport à lui.

Si l'écologiste soupçonne effectivement l'action probable de certains facteurs de l'environnement, les méthodes factorielles permettent de confirmer (ou d'infirmer) ses intuitions et d'établir une hiérarchie objective entre ces facteurs (BLANC et LAUREC, 1976). D'autres facteurs, difficilement discernables par les méthodes classiques, pourront ressortir de l'analyse sans que leurs interprétations soient pour autant évidentes. Nous avons fait logiquement se succéder dans l'exposé les points de vue analytique (autécologique) et synthétique (synécologique) mais en fait notre démarche

aura été simultanée. Les interprétations seront facilitées par les analyses autécologiques (cycle, répartition géographique, ...) qui ont elles-mêmes bénéficié des analyses mathématiques. La signification des axes factoriels, bien que ne constituant pas la préoccupation essentielle de ce chapitre, qui se veut avant tout descriptif, sera, à l'occasion, envisagée.

Après avoir examiné les méthodes d'analyse multivariable (nous reproduisons ici l'essentiel d'un article publié en collaboration avec LAUREC, 1978), en insistant sur le choix des variantes les mieux adaptées, nous suivrons dans notre exposé un déroulement à peu près analogue à celui adopté dans les études autécologiques. Nous commencerons par définir un cycle moyen à la station côtière pour la période 1969-1974, par rapport auquel nous tenterons ensuite de situer l'évolution saisonnière de chacune des années individuelles. Puis nous examinerons ce même cycle en considérant la totalité des récoltes et en nous attardant plus spécialement sur la période de récoltes quotidiennes. Enfin les prélèvements de la Radiale de Pointe-Noire (RPN) et ceux du N.O. ANDRE NIZERY, nous permettront de suivre l'évolution spatio-temporelle des peuplements et de définir les grandes régions écologiques du milieu pélagique côtier.

La nature de l'information qui sera prise en compte à chacune des étapes énoncées plus haut variera beaucoup. Elle pourra être simplement qualitative (présence ou absence d'un taxon, fréquence d'apparition dans un intervalle de temps donné), semi-quantitative (après codage) ou quantitative (effectifs, généralement transformés, des taxons).

3.2. METHODE D'ANALYSE MULTIVARIABLE, APPLICATION A L'ANALYSE DU CYCLE ANNUEL A LA STATION COTIERE

3.2.1. But écologique de l'étude

Ainsi que nous l'avons dit dans l'introduction, l'essentiel de la troisième partie sera consacré à une description du cycle annuel du zooplâncton à Pointe-Noire. Dans un premier temps, l'étude sera effectuée sur une base hebdomadaire. Décrire le cycle saisonnier c'est alors rendre compte des ressemblances entre semaines (ou jours, dans le cas de la série temporelle quotidienne envisagée dans le paragraphe 3.3.4) en précisant les liens du cycle avec la présence ou l'absence des différents taxons ou leurs

variations d'abondance. Les taxons sont envisagés en tant que révélateurs des conditions de l'environnement (nous préférons parler de révélateur plutôt que d'indicateur, ce dernier terme ayant souvent été employé avec le sens restreint d'identificateur d'une masse d'eau).

3.2.2. Constitution du tableau bidimensionnel

Les analyses factorielles seront envisagées comme des techniques de description d'un tableau X (I, J) où les I lignes sont associées à des observations et les J colonnes à autant de variables.

3.2.2.1. Définition des colonnes : codage de l'information

L'information apportée par les différents taxons doit être codée numériquement c'est-à-dire que, selon une expression empruntée à REYS (1976), on doit associer aux taxons des descripteurs numériques qui constitueront les colonnes du tableau. Ces variables seront logiques ou binaires lorsqu'on se ramènera à des études en présence ou absence, ou, de façon plus générale, à des conditions satisfaites ou non. Lorsqu'on utilisera les effectifs, après une éventuelle transformation, on définira des variables quantitatives.

L'information apportée par un taxon peut être d'une double nature : soit une présence ou absence, soit une variation d'abondance. A l'absence est associée une variable logique. Par souci d'homogénéité on peut également refléter les variations d'abondance par des variables logiques. Un seuil sera alors fixé, correspondant à la valeur médiane de l'histogramme des abondances d'un taxon, les absences étant exclues. Ceci a pour but de créer des classes sensiblement équiprobaables, selon la technique de CROS et DURBEC (in BENSECRÉ et al., 1973). Ce schéma idéal n'a pas toujours pu être respecté, ainsi que le révèle le tableau 3.1, où les seuils choisis ont été reportés (1). Certains taxons sont trop rarement présents (cf. taxon 41) où présentent des variations d'abondance trop peu soumises au cycle saisonnier (taxon 68) pour que les fluctuations d'abondance soient prises en compte. Deux variables logiques sont alors créées, correspondant à la présence ou l'absence. D'autres taxons sont trop rarement absents pour qu'une variable logique particulière soit associée à cet événement. Trois classes

(1) - Nous avons éliminé les espèces de copépodes suivantes : Candacia spp. présente une seule fois, Oncaeia minuta dont l'identification était incertaine ainsi qu'une espèce non identifiée, Oithona sp., qui est vraisemblablement une espèce nouvelle et sera décrite ultérieurement. Les Sagitta spp. juvéniles non identifiables sont vraisemblablement pour la plupart des Sagitta friderici-tenuis, espèce de chaetognathe largement dominante dans les eaux côtières.

d'abondance, sensiblement équiprobables, sont créées dans ce cas. Si les fluctuations d'abondance ne paraissent pas nettement liées au cycle annuel, deux classes d'abondance apparaîtront (taxon 65 par exemple). Le choix du codage passe par l'examen de l'histogramme de chaque taxon, et de sa courbe d'évolution d'abondance annuelle. Tout codage logique ne traduit qu'imparfaitement les fluctuations d'abondance : d'une part une discontinuité est artificiellement créée par l'introduction de seuils, d'autre part les fluctuations entre deux seuils ne sont pas prises en compte. Finalement nous aboutissons à la création de 194 variables (cf. tableau 3.1).

On peut souhaiter revenir à des méthodes quantitatives et associer à chaque taxon une variable qui sera son effectif, éventuellement transformé, dans un prélevement. Une transformation répond à un double objectif : définition d'une échelle de variation qui soit écologiquement plus significative et satisfaction d'impératifs statistiques (1). En ce qui concerne le

(1) - L'utilisation des analyses factorielles comme des techniques de description d'un tableau bidimensionnel, repousse au second plan les problèmes d'inférence statistique. Il est évident cependant que l'analyse présentée ne vise pas seulement à décrire les structures de l'ensemble des prélevements étudiés, mais aussi à étudier le cycle saisonnier du zooplancton, tel qu'il se déroule à la station côtière de Pointe-Noire. Il existe donc une inférence, mais le problème se pose dans des termes différents des analyses factorielles classiques. Celles-ci mettent l'accent sur les relations entre variables à l'intérieur d'un bloc spatio-temporel, constituant la population, les prélevements correspondant à autant de réalisations indépendantes de la loi multivariable sous-jacente. Ce point de vue est inadapté dans la plupart des problèmes d'écologie marine. Loin d'être indépendants les prélevements correspondent à une structure qui fait l'objet de l'étude. Dans le cas d'un cycle annuel moyen, on doit considérer que, les variables ayant été déterminées, on souhaiterait connaître, pour toute semaine du cycle la valeur moyenne pour cette semaine de chaque variable. Ceci constituerait le tableau que l'on souhaiterait en fait pouvoir analyser. On ne dispose que d'estimations des lignes du tableau. Ces estimations sont d'abord entachées par la variabilité des résultats d'un prélevement à l'intérieur d'une semaine, correspondant aux variations à très court terme, et surtout aux problèmes de microdistribution. Disposer de plusieurs prélevements, ultérieurement moyennés, réduit le problème, mais ne le supprime pas. Sur les estimations jouent encore les variations d'année à année. Dans cet esprit parler d'année moyenne, sans la référer à une période précise, suppose implicitement que les phénomènes sont stationnaires, sans tendance au fil des années. En utilisant pour estimer les distances entre semaines la distance entre les estimations des lignes, on sera nécessairement conduit à des estimations biaisées comme on le vérifie aisément. Si le biais est sensiblement le même pour tous les couples, ceci amènera un gonflement global des distances mutuelles, sans modifier l'écart entre elles. L'inégalité des biais est beaucoup plus gênante. Les études quantitatives sont extrêmement sensibles à cet aspect. Ceci conduit à utiliser des transformations préalables, qui auront pour but d'éviter que les distances entre semaines riches soient considérablement plus surestimées que celles entre semaines pauvres.

second point les lignes du tableau analysé correspondent à des périodes précises. L'abondance moyenne durant ces périodes est estimée à l'aide des échantillons collectés. Une erreur d'échantillonnage existe qui comporte une variance allant croissant selon l'importance des abondances réelles. Lorsqu'on estime les distances entre semaines, cette variance introduit un biais (cf. note infra) qui sera plus grand pour les périodes de forte abondance. Pour éviter, ou plus modestement, limiter ce phénomène, on peut faire appel à une transformation visant à stabiliser les variances d'échantillonnage, c'est-à-dire les rendre indépendantes des niveaux d'abondance. On remarque que le but n'est pas d'homogénéiser la variance des différentes colonnes, mais d'éviter une distorsion dans l'estimation des distances entre semaines. Suivant en cela FRONTIER (1973), nous avons utilisé une transformation $\log^\alpha(x + 1)$, avec $\alpha = 2$. Le biais dans l'estimation des distances entre semaines ne dépend plus, en théorie, de la richesse des périodes intéressées.

Une transformation peut encore viser, si l'on tente d'utiliser les taxons comme révélateurs de l'environnement, à déterminer une échelle de variation qui soit la plus significative possible. Dans cet esprit on sera tenté d'accorder plus de signification à un même écart absolu dans les niveaux d'abondance les plus faibles. On aura donc recours à des transformations écrasant les variations dans les forts effectifs, telle $\log^\alpha(x + 1)$ d'autant plus écrasante que α est faible. Quel que soit le critère retenu, il n'existe pas d'argument définitif et universel pour déterminer la valeur de α et nous avons choisi $\alpha = 2$, transformation relativement peu écrasante.

Si l'approche semi-quantitative ne traduit qu'imparfairement les variations d'abondance, l'approche quantitative respectera mal l'importance du saut de l'absence à la présence. Même en utilisant des transformations écrasantes, on ne gardera pas à ce type d'évènement l'importance qu'il mérite.

3.2.2.2. Définition des lignes du tableau

Raisonnant pour commencer sur une base hebdomadaire, nous avons donc cherché à définir un tableau regroupant 52 lignes associées aux semaines d'une année moyenne. Pour définir cette année moyenne, nous avons utilisé tous les prélèvements, chacun étant rapporté à la semaine adéquate. Selon

l'année, le nombre de prélèvements dans chaque semaine varie. Pour éviter que les années où la maille temporelle de l'étude fut très serrée ne revêtent une importance prépondérante, nous avons utilisé des moyennes pondérées. Si pour l'année k , $N_{i,k}$ prélèvements furent effectués dans la semaine i , ceux-ci recevront un poids $1/N_{i,k}$.

Si l'on utilise le codage logique on aboutit ainsi à un tableau de 52 lignes et 194 colonnes. A ce tableau de base furent adjointes des lignes supplémentaires, correspondant aux années individuelles. Pour chaque année individuelle, toute semaine, où au moins un prélèvement fut effectué, engendre une ligne supplémentaire, définie par une moyenne simple des prélèvements correspondants.

Dans l'approche quantitative, avec simple transformation des effectifs, les 52 lignes correspondant à l'année moyenne furent définies de même par des moyennes pondérées. Ce tableau de base fut également complété par des lignes supplémentaires.

Si la définition d'une année moyenne correspond au désir de centrer l'étude sur un cycle moyen, ceci comporte un risque. On peut créer par une moyenne un peuplement théorique, intermédiaire entre des peuplements réels, mais sans existence concrète. Pour se prémunir contre le risque de mésinterprétation on peut se ramener constamment aux données de base au niveau des interprétations. C'est ce que nous faisons. On peut aussi envisager l'étude du tableau complet de l'ensemble des prélèvements individuels, et la comparer à celle portant sur l'année moyenne. C'est ce que nous avons également fait et nous verrons (§ 3.3.4) que les résultats concordent.

3.2.3. Les analyses factorielles ou analyses d'inertie

3.2.3.1. Généralités et position du problème

Soit donc un tableau $X (I, J)$, où les lignes sont associées à des observations, les J colonnes à autant de variables. Les analyses factorielles seront envisagées comme des techniques de description d'un tel tableau, selon le point de vue exposé, entre autres, par BENZECRI et al. (1973), CAILLIEZ et PAGES (1976), LEBART et al. (1977). En tant que telles elles ne requièrent (PRENTICE, 1977) aucune hypothèse de multilinéarité. Il n'est pas non plus nécessaire d'admettre un modèle stochastique où les observa-

tions constituent autant de réalisations indépendantes d'une même loi.

Si l'on met l'accent sur la structure de l'ensemble des observations, on définira d'abord une mesure mathématique de dissemblance entre observations, qui sera ici une distance. Des masses seront données aux différentes observations. Les observations de masse nulle, qui ne joueront pas sur les résultats des analyses, constituent des observations témoins (qui seront pour nous les années individuelles). On cherchera des configurations de dimension réduite rendant compte au mieux du réseau de dissemblance entre observations (les observations témoins étant exclues à ce niveau) tel qu'il est défini par la matrice des distances. C'est le propos des techniques d'ordination métrique. Les configurations recherchées seront fournies par des analyses d'inertie, pratiquées à partir du barycentre des observations, en utilisant la propriété de représentation optimale (LEBART et al., 1977). On dégage par ces analyses des axes dits factoriels. L'importance d'un axe est mesurée par le pourcentage d'inertie qu'il est dit expliquer. Deux par deux, les axes définissent des plans sur lesquels on projette les observations. On obtient ainsi les configurations observations. Sur ces plans, on pourra projeter les observations témoins, même si elles n'ont pas influé sur la détermination des axes factoriels.

On pourra ne pas se contenter de caractériser de façon simple la structure de l'ensemble des observations, pour tenter de préciser les liens des variables avec cette structure. Ce sera spécialement facile lorsqu'on utilisera les structures mathématiques simples (structures euclidiennes) qui permettent de jouer sur la notion de dualité. Ceci est particulièrement fructueux lorsque la distance entre deux observations i_1 et i_2 est de la forme :

$$d_{i_1, i_2}^2 = \sum_j pc_j (x_{i_1, j} - x_{i_2, j})^2$$

pc_j étant la masse attribuée à la variable j . Ceci correspond à une structure euclidienne simple où le produit scalaire des lignes i_1 et i_2 est égal à $\sum_j pc_j x_{i_1, j} x_{i_2, j}$. Les analyses factorielles les plus classiques peuvent être ramenées à ces structures simples en jouant sur la pondération et éventuellement sur les transformations préliminaires du tableau (CHARDY et al., 1976).

Dans ces structures une analyse est effectuée à partir du barycentre des observations si les colonnes sont centrées, ayant une moyenne nulle. Dans les structures simples évoquées, en généralisant des notions d'un usage courant dans le cas particulier de l'analyse des correspondances, on définira d'abord la contribution relative des variables aux axes. Cette contributions quantifie la "responsabilité" d'une variable vis-à-vis d'un axe factoriel. Sans aborder les notions de contribution des axes aux variables, qui ne seront pas utilisées ici, on peut encore définir des facteurs associés aux axes factoriels. Ce sont des variables "abstraites", définies sur l'ensemble des observations, par rapport auxquelles on pourra décomposer les variables originelles. Cette décomposition permet de définir des coordonnées des variables par rapport aux facteurs. Ces coordonnées seront utilisées pour bâtir des configurations variables, dites duales des configurations observations. Il existe une ambiguïté quant à l'utilisation de ces configurations. On peut tendre à les utiliser comme rendant compte des proximités entre variables. Ce peut être justifié mais ce ne l'est pas nécessairement comme nous le verrons plus loin. Les configurations entre variables traduisent dans l'ensemble des liens entre les variables et les facteurs, plus que des liens directs entre variables. On peut vouloir encore rechercher des associations particulières entre observations et variables en examinant simultanément les configurations duales. Cet examen peut être plus ou moins fructueux selon les variantes des analyses factorielles. Enfin les configurations variables peuvent dans certains cas offrir une représentation graphique des contributions. Ces points doivent être examinés pour chaque variante d'analyse.

L'approche dite descriptive des analyses factorielles apporte un outil précieux, si l'on se reporte aux préoccupations annoncées. On se ramènera à un tableau bidimensionnel où les $I = 52$ lignes correspondront aux semaines d'un cycle complet et où les colonnes (variables) seront associées aux différents taxons. Une distance sera définie pour quantifier les dissemblances entre semaines. Ce sera une simple distance euclidienne avec pondération, et éventuellement transformation préliminaire simple du tableau (cf. § 3.2.2). On recherchera ensuite les configurations de dimension réduite respectant au mieux le réseau de dissemblances entre semaines défini par la matrice des distances. On fera ainsi appel à une analyse d'inertie à partir du barycentre des semaines, en jouant sur la notion de représentation

optimale. En se limitant aux premiers axes de l'analyse, pour s'en tenir aux phénomènes essentiels, on pourra étudier les particularités des années individuelles. Pour ce faire on adjoindra aux 52 lignes définissant dans le tableau l'année moyenne, des lignes supplémentaires correspondant aux semaines des années individuelles. Ce seront des éléments témoins. Le lien des structures ainsi dégagées avec les taxons étudiés sera précisé par l'examen des contributions et des structures duales.

S'en tenir aux structures simples évoquées interdit le recours à des mesures de la ressemblance ou de la dissemblance qui pourraient être utilisées dans le cadre de l'analyse en coordonnées principales (GOWER, 1966). On ne fera pas non plus appel aux techniques d'ordination non métriques qui présentent pourtant un intérêt certain (PRENTICE, 1977 ; FASHAM, 1977). Ces techniques rendent plus difficiles l'étude du lien des variables avec les structures de l'ensemble des observations. Le souci d'une étude fine de ce lien conduit à limiter les procédés de mesure de dissemblances entre semaines aux distances euclidiennes compliquées d'une simple pondération.

3.2.3.2. Critères de choix d'une analyse

Comme nous venons de le voir, le souci d'analyse fine des liens entre la structure de l'ensemble des semaines et les taxons conduit à se limiter aux structures euclidiennes simples, où l'on ne joue que sur des transformations préliminaires éventuelles du tableau analysé, et sur une pondération des lignes et des colonnes.

A l'intérieur même de cette catégorie d'analyse des choix doivent être effectués qui pourront notamment conduire aux variantes les plus classiques (analyse des correspondances, analyse en composantes principales).

Plusieurs études ont été consacrées à la comparaison de l'utilisation en écologie de ces techniques particulières (CHARDY et al., 1976 ; GAUCH et al., 1977). Le point essentiel n'est pas alors de rechercher une méthode qui serait universellement optimale, mais de comprendre ce qu'apporte chaque variante, pour choisir la technique la mieux adaptée à un problème. Dans cet esprit, l'accent étant mis sur la structure de l'ensemble des semaines, le point le plus important correspond au choix de la distance entre semaines. Cette distance est définie pour un tableau donné par des trans-

formations préliminaires et une pondération des variables, mais le choix du procédé de codage intervient également : c'est toute une filière incluant le codage qui doit être analysée. Ceci doit être fait sur chaque cas particulier, car les mêmes formules mathématiques peuvent selon les cas avoir une signification concrète différente.

Une distance ayant été choisie pour pratiquer une analyse d'inertie, les différentes observations doivent recevoir des masses. Ceci constitue le second point à analyser. Un troisième aspect est dans l'absolu envisageable (CHARDY et al., 1976), celui du point à partir duquel est pratiqué l'analyse d'inertie. Dans les études présentées, pour bénéficier de la propriété de représentation optimale, ce sera toujours le barycentre du nuage des observations.

Lorsqu'on en viendra au second propos des analyses d'inertie, l'étude du lien des variables avec les structures de l'ensemble des semaines, il n'y aura pas d'ambiguïté au niveau de l'interprétation des contributions. Il pourra y en avoir lorsqu'on tentera de percevoir les configurations variables comme des représentations de ces contributions. Au niveau des contributions des variables aux axes, cette utilisation ne sera pas possible lorsque les variables auront des masses inégales. On pourra encore réfléchir dans chaque cas particulier sur l'interprétation des configurations variables comme traduisant des liens préférentiels entre certaines variables et certains groupes d'observations. Enfin on devra s'interroger sur la possibilité d'utiliser les mêmes configurations variables comme rendant compte des proximités entre variables. Cette réflexion portera sur deux points : d'une part on examinera la distance entre variables impliquées par l'analyse (c'est-à-dire par la transformation préalable du tableau et les masses attribuées aux observations), d'autre part on examinera si les configurations variables constituent ou non des représentations optimales.

3.2.3.3. Etude semi-quantitative et analyse des correspondances

Le tableau constitué après codage est directement apparenté à une table de contingence pour laquelle l'analyse des correspondances, HIRSCHFELD (1935), FISHER (1940), CORDIER (1965) et BENZECRI (BENZECRI et al., 1973), est un outil spécialement adapté. Soit le tableau principal excluant les éléments supplémentaires, x_i et x_j correspondent respectivement à la somme

de la ligne i et de la colonne j et définiront la masse attribuée à ces éléments. Une transformation préliminaire du tableau sera effectuée : $x_{i,j}$ étant dans un premier temps divisé par le produit $x_{i..} \cdot x_{..j}$. Le centrage des lignes qui amène l'origine au barycentre des semaines, vient ultérieurement compléter cette première transformation, sans affecter les distances entre semaines. La distance entre les semaines i_1 et i_2 est donnée par la distance du χ^2 :

$$\begin{aligned} d^2_{i_1, i_2} &= \sum_j \frac{1}{x_{..j}} \left(\frac{x_{i_1, j} - x_{i_2, j}}{\sqrt{x_{i_1 ..} \cdot x_{..j}}} \right)^2 \\ &= \sum_j x_{..j} \left(\frac{x_{i_1, j} - x_{i_2, j}}{\sqrt{x_{i_1 ..} \cdot x_{..j}}} \right)^2 \end{aligned}$$

Elle correspond à la combinaison des transformations préalables évoquées avec l'attribution du poids $x_{..j}$ à la variable j (CHARDY et al., 1976).

Le codage pratiqué étant disjonctif complet, au sens que, pour tout prélèvement, parmi les conditions attachées à un taxon, une et une seule est toujours satisfaite, $x_{i..}$ ne dépend pas de la semaine i . La division par $x_{i..}$ est donc sans impact. Au niveau de la distance entre semaines, le coefficient $1/x_{..j}$ accroît l'influence des événements rares, comme l'apparition d'un taxon peu fréquent.

Par ailleurs la distance du χ^2 possède la propriété dite d'équivalence distributionnelle (BENZEGRI et al., 1973). Deux conditions sont équivalentes si elles engendrent des colonnes proportionnelles. On peut alors les réunir pour définir une condition globale remplie dès que l'une des deux est satisfaite. Ceci amène à sommer les deux colonnes. La propriété d'équivalence assure que les distances entre semaines ne seront pas affectées. Si pour un taxon le découpage de la plage de variation fut inutilement fin, parce que créant deux colonnes proportionnelles, ceci n'affectera donc pas les distances entre semaines.

L'analyse des correspondances suppose l'attribution à la ligne i de la masse $x_{i..}$. Les $x_{i..}$ étant toutes égales, ceci est sans impact particulier. L'éloignement d'une variable sur un axe n'implique pas une contribution importante, car sa masse $x_{..j}$ peut être faible. On devra donc consulter le

tableau des contributions des variables aux axes.

L'interprétation simultanée des configurations des semaines et des variables dans des plans analogues sera rendue spécialement fructueuse par la propriété dite barycentrique : moyennant un choix approprié d'échelles, dans une projection simultanée des observations et des variables, la variable j apparaitra au barycentre des diverses semaines, avec un poids $x_{ij}/x_{i\cdot}$ pour la semaine i . Seules notamment les semaines où x_{ij} est non nulle interviendront. Les variables reliées à une période précise seront ainsi clairement marquées.

La distance entre variables est également donnée par la distance du χ^2 :

$$d_{j_1, j_2}^2 = \sum_i \frac{1}{x_{i\cdot}} \left(\frac{x_{i, j_1}}{x_{\cdot j_1}} - \frac{x_{i, j_2}}{x_{\cdot j_2}} \right)^2$$

La division de chaque semaine $x_{i,j}$ par $x_{\cdot j}$ correspond à un passage des fréquences absolues à des fréquences relatives. Le coefficient $1/x_{i\cdot}$ est par ailleurs sans impact. Le centrage des colonnes équivaut en analyse des correspondances à celui des lignes. Les configurations des points variables constitueront donc des représentations optimales.

En marge de l'analyse du tableau de base, les années individuelles ont été reportées comme éléments supplémentaires. Les distances entre semaines, moyennes ou individuelles, sont données par la distance du χ^2 , mais les lignes supplémentaires n'interviennent pas dans la définition de $x_{\cdot j}$, somme de la colonne j du tableau de base.

L'analyse des correspondances a été utilisée en écologie marine par de nombreux auteurs, REYSSAC et ROUX, BINET et al. (1972), IBANEZ et SEGUIN (1972), CHARDY et al. (1976). La présente étude se singularise par la combinaison avec un codage logique, ce qui constitue un domaine privilégié d'application de l'analyse des correspondances.

3.2.3.4. Etudes quantitatives et analyses en composantes principales

On fait traditionnellement remonter ces techniques à HOTELLING (1933). Nous avons cependant suivi une approche descriptive qui n'est pas celle des premiers travaux, même si l'on pratique les mêmes calculs mathématiques.

3.2.3.4.1. Analyse de la matrice des corrélations entre taxons

Dans ce cas les variables sont préalablement centrées et réduites. Il n'y a pas de pondération ultérieure, lignes et colonnes ont toutes des masses égales. La distance entre deux semaines est donnée par :

$$d_{i_1, i_2}^2 = \sum_j \left(\frac{x_{i_1, j}}{sc_j} - \frac{x_{i_2, j}}{sc_j} \right)^2$$

sc_j étant l'écart-type de la colonne j .

Comme les variables ont des masses égales, les configurations variables indiquent directement les contributions aux axes. Pour interpréter simultanément les configurations duals on ne disposera pas d'un résultat aussi simple que la propriété barycentrique. En revanche on pourra interpréter les configurations variables en utilisant le fait que la coordonnée d'une variable par rapport à un facteur n'est autre que sa corrélation avec ce facteur. On peut ainsi marquer qu'un axe qui isole un groupe de semaines, est ou non corrélé avec l'abondance d'un taxon.

La distance entre deux variables j_1 et j_2 est donnée par :

$$d_{j_1, j_2}^2 = 2(1 - co_{j_1, j_2})$$

co_{j_1, j_2} désignant leur coefficient de corrélation.

Cette distance peut être considérée comme une mesure intéressante du lien entre variables. En revanche les configurations variables ne constituent pas des représentations optimales.

C'est à ce type d'analyse que nous soumettrons la série complète des 601 récoltes (cf. 3.3.4).

3.2.3.4.2. Analyse de la matrice de variance-covariance des taxons

La seule différence avec l'analyse précédente concerne le fait que les variables sont centrées mais non réduites. Sur le plan écologique ce point est important : ceci aboutira à accorder aux taxons abondants une influence majeure (PIELOU, 1969). Ceci peut être justifié si l'on tend vers une étude plus fonctionnelle des peuplements : il n'est pas déraisonnable

de considérer que les taxons numériquement abondants puissent jouer un rôle prépondérant dans l'économie de l'écosystème. Dans une telle approche on ne dispose cependant que d'une information très insuffisante, puisque limitée à une estimation de l'effectif des taxons. Dans l'idéal, il faudrait connaître leur production ou à la rigueur leur biomasse, et utiliser une pondération adaptée. Il faudrait encore disposer des abondances réelles, qui seraient utilisées sans transformation ; le problème statistique ne se poserait plus et la transformation de l'échelle est sans justification dans une approche fonctionnelle. En ce qui concerne ce second point, la transformation $\log^2(x + 1)$ présente le mérite d'être relativement peu écrasante.

Ce n'est donc qu'un tout premier pas qui peut être effectué vers une approche fonctionnelle. Il est pourtant intéressant de vérifier si l'évolution du point de vue entraîne ou non une distorsion considérable des résultats.

Au niveau des particularités de l'interprétation, ce qui fut dit de l'analyse de la matrice des corrélations reste vrai, à ceci près que les coordonnées des variables ne seront plus des coefficients de corrélation mais de simples covariances..

Les analyses en composantes principales sont d'un usage relativement ancien en écologie marine (CASSIE, 1963), sans que l'accent ait toujours été mis sur l'aspect descriptif. Si au lieu de suivre l'approche descriptive adoptée ici, on tente d'expliquer une matrice de corrélation ou de covariance selon l'approche historiquement antérieure, des difficultés apparaissent très vite en écologie marine (FRONTIER, 1973). Il paraît donc préférable de suivre l'approche descriptive (BLANC et LAUREC, 1976).

3.2.3.5. Analyse générale (LEBART et FENELON, 1971)

Dans les récoltes du N.O. ANDRE NIZERY, outre le dénombrement d'une vingtaine de taxons, (dont la plupart ont fait l'objet dans la seconde partie d'une analyse autécologique) nous avons identifié les espèces de copépodes présentes. Une telle information, purement qualitative, est évidemment très dégradée et le choix d'une distance appropriée prend ici toute son importance. Ce problème a été examiné par BLANC et al. (1976) pour ce qui concerne les indices qualitatifs dont l'abondance dans la littérature déroute l'utilisateur potentiel. Le choix d'un indice de similarité dans le

traitement des données qualitatives dépend du degré d'homogénéité faunistique de l'ensemble des prélevements analysés.

L'aire géographique étudiée étant relativement vaste, il a semblé préférable de recourir à un indice ne tenant pas compte des doubles absences dont la signification écologique pouvait être contestable.. Nous avons retenu l'indice d'Ochiai permettant aussi de se ramener à l'analyse générale duale :

$$\frac{s}{\sqrt{(s+u)(s+v)}}$$

avec : s = nombre d'observations où les deux variables considérées, j_1 et j_2 , ne sont pas nulles
 u = nombre d'observations où $j_1 \neq 0$ et $j_2 = 0$
 v = nombre d'observations où $j_1 = 0$ et $j_2 \neq 0$

3.3. ANALYSE DE LA STATION COTIERE DE POINTE-NOIRE

3.3.1. Année moyenne en semi-quantitatif

3.3.1.1. Cycle saisonnier

Rappelons brièvement le découpage saisonnier ressortant de l'analyse de l'année moyenne 1969-1974 des conditions de milieu (cf. première partie) auquel nous nous référerons constamment dans cette étude :

- Grande Saison Chaude (G.S.C.) : de la mi-janvier (semaine 3) à la fin mai (semaine 22),
- Grande Saison Froide (G.S.F.) : du début juin (semaine 23) à la fin août (semaine 35),
- Petite Saison Chaude (P.S.C.) : du début septembre (semaine 36) à la mi-novembre (semaine 45),
- Petite Saison Froide (P.S.F.) : de la mi-novembre (semaine 46) à la mi-janvier (semaine 2).

Nous avons eu maintes fois l'occasion d'insister sur la variabilité

inter-annuelle concernant la durée et l'intensité des saisons marines et il est évident que ce découpage est simplement donné comme cadre général.

Dans l'analyse des correspondances, le pourcentage d'inertie des cinq premiers axes, respectivement (31,0, 9,4, 7,6, 5,4 et 3,5) montre que les trois premiers (48 %) rendent compte de l'essentiel des structures. Le plan des deux premiers axes correspond à lui seul à 40,4% de l'inertie. On rappelle que le but de l'analyse des correspondances n'est pas dans notre cas de dégager des facteurs indépendants mais de définir un espace de dimension réduite respectant au mieux les relations de proximité entre les 52 semaines, telles qu'elles ont été définies par la distance du χ^2 . On voit ainsi que le plan des axes I et II traduira une part importante de ces structures. Sans vouloir à toute force identifier chaque axe à un phénomène particulier lorsqu'une explication apparaît, elle est évidemment bienvenue dans ce type d'analyse.

Lorsqu'on se réfère au premier axe, on constate qu'il marque l'opposition entre les grandes saisons, chaude et froide : son lien avec la température est évident, comme le confirmera l'étude des années individuelles (figure 3.10). Il est vraisemblable cependant que c'est un complexe de facteurs qui opère, la température n'en étant que le révélateur le plus visible (cf. première partie). Si l'on examine non plus l'axe I isolément mais l'ensemble des premiers axes, et notamment les plans I-II (figure 3.1) et I-III (figure 3.2), on constate essentiellement, en dehors de l'opposition des périodes chaudes et froides, l'individualisation marquée des transitions (en septembre, janvier et, à un moindre degré, début juin). La "personnalité" des P.S.C. et P.S.F. est beaucoup moins tranchée. Ces petites saisons (à l'exclusion des périodes transitoires), et ceci sera confirmé par les études quantitatives, ne correspondent pas à des peuplements originaux, mais, pour l'essentiel, à un simple moyen terme entre ceux des grandes saisons (cf. tableau 3.1). Ces grands traits ayant été brossés, nous allons maintenant suivre de façon plus détaillée le déroulement du cycle.

La G.S.C. culmine en février-mars, la tendance au refroidissement manifestée durant les mois d'avril et mai relève beaucoup plus, comme le montrera l'étude des années individuelles, de refroidissements sporadiques brutaux, que d'une dérive lente des températures. L'installation de la G.S.F. se fait très rapidement. L'isolement sur la figure 3.1 du début juin

est lié à la persistance, en nombre progressivement décroissant, de quelques espèces de G.S.C., comme à l'apparition en nombre réduit de quelques espèces subsuperficielles du large immédiat. Le refroidissement se poursuit désormais progressivement, jusqu'à la fin du mois d'août. Il est à noter que si l'on examine la matrice des distances entre semaines, distances calculées non à partir des premiers axes mais à partir du tableau de contingence, on voit apparaître une certaine individualisation du mois d'août, individualisation cependant trop peu marquée pour ne pas être masquée par les traits généraux du cycle. Il convient d'ailleurs, pour étudier un phénomène partiel, jouant sur quelques points, d'isoler ces points pour pratiquer une analyse d'inertie séparée. Le réchauffement, qui s'amorce en septembre, amène une faune très caractéristique, dont l'originalité est due à l'abondance de quelques espèces ou taxons. D'un point de vue hydrologique, cette faune particulière, dont la singularité culmine à la 37ème semaine, semble associée à l'homogénéité verticale de la couche d'eau (cf. première partie), comme le montre l'absence de gradient vertical de densité à cette époque. L'hypothèse la plus vraisemblable est celle du passage au wharf d'une eau originale que nous avions interprétée à partir des diagrammes T-S (figures 1.11 et 1.21) comme pouvant résulter d'un mélange d'eaux guinéennes de P.S.C. et des eaux froides benguéennes de fin de G.S.F. (cf. première partie).

Les petites saisons qui apparaissent, ainsi que nous l'avons signalé, comme intermédiaires entre les grandes saisons, sont relativement difficiles à scinder en P.S.C. et P.S.F.. Dans le plan des axes II et III on voit cependant s'isoler la P.S.C. à l'intérieur du quatrième quadrant. La mauvaise individualisation de la P.S.F. sur l'année moyenne provient essentiellement, comme le montreront les années individuelles, d'une grande variabilité, d'une année sur l'autre, des situations de décembre et janvier.

Le réchauffement qui conduira à l'installation de la G.S.C. s'opère au cours du mois de janvier, période transitoire qui présente une certaine ressemblance avec les semaines de transition menant de la G.S.F. aux petites saisons.

3.3.1.2. Relations entre les différents taxons et le cycle saisonnier

Nous avons utilisé pour étudier cette relation les contributions relatives des différentes variables aux divers axes factoriels, et les

représentations duales de celles des semaines où apparaissent les variables. Seules ces dernières seront présentées explicitement. On remarquera que l'existence de trois variables (c'est-à-dire trois modalités obtenues après codage des abondances) par taxon apporte une certaine finesse au niveau de l'interprétation espèce par espèce, finesse que ne procure pas une approche quantitative. Notre commentaire se fera selon un point de vue synécolistique (cf. figure 3.3 où n'ont pas été représentées les variables trop proches de l'origine). Il est prévisible que les rapprochements de taxons auxquels nous aboutirons à partir de ce type de données ne coïncideront pas exactement avec les catégories définies à la fin de la seconde partie, au seul examen des courbes de fluctuations quotidiennes. En particulier un certain nombre de taxons quantitativement négligeables vont prendre ici une certaine importance.

La G.S.C. est surtout caractérisée par l'abondance de quelques taxons (catégorie trois du codage logique dans le tableau 3.1), (Paracalanus aculeatus, Lucifer faxonii, Centropages furcatus), trouvant en cette saison des conditions optimales, et des présences (catégorie deux en général dans le tableau 3.1) traduisant l'influence de la faune des eaux chaudes superficielles du large (eaux guinéennes), (Acartia danae, Undinula vulgaris, Pontella gabonensis, Corycaeus speciosus, Sagitta hispida, ...). D'autres espèces sont moins caractéristiques de la G.S.C. et se retrouvent également au cours des petites saisons (Oncaeа venusta, Eucalanus pileatus, ...). Les absences ou les faibles abondances apparaissant comme caractéristiques de la G.S.C. sont en fait rares et donc de contribution modeste (Paracalanus scotti, Pseudodiaptomus serricaudatus, ...). De façon générale, il existe un certain nombre d'événements ne se produisant qu'à certaines époques et donc parfaitement caractéristiques de celles-ci, mais ne survenant pas systématiquement tous les ans. Si ces événements sont rares, leur contribution aux structures des semaines sera faible, bien que dans la configuration des variables les points correspondants puissent apparaître comme extrêmement excentrés. On retrouve ainsi la distinction entre espèces structurantes et caractéristiques discutée par BLANC et al. (1976) à la suite de VERNEAUX (1973).

Certaines espèces marquent à la fois la fin de la G.S.C. et le début de la G.S.F. par leur maximum d'abondance (Oithona simplex et Oithona sp. par exemple) et leur présence (Mecynocera clausi, Acrocalanus andersoni, Macrosetella sp., ...).

Le début de la G.S.F. voit l'apparition d'un certain nombre d'espèces de copépodes habituellement absentes du wharf et dont nous avons déjà souligné l'origine subsuperficielle. L'upwelling permanent qui s'installe à cette époque (juin) est vraisemblablement responsable de l'arrivée à la côte de ces espèces du proche large (Eucalanus monachus, Lucicutia flavi-cornis, Farranula rostrata, etc...). On peut voir en certaines d'entre elles (nous exclurons Eucalanus monachus) des espèces inféodées aux eaux à salinité élevée arrivant à la côte en début de G.S.F. et que nous avons vu (cf. première partie) se trouver vers 50 m de profondeur, au niveau des accores, en fin de G.S.C. (eaux du sous-courant de Lomonosov ?). La remarque précédente sur la distinction entre espèces caractéristiques et structurantes vaut d'ailleurs pour ces espèces qui se rattachent essentiellement à la première catégorie. On notera également en début de G.S.F. la persistance, en effectifs réduits et décroissant dans le temps, d'espèces de G.S.C. (Eucalanus pileatus par exemple). L'ensemble de la G.S.F. est surtout marqué par l'abondance de quelques espèces de copépodes (Paracalanus scotti, Oithona nana, Acartia plumosa, Pseudodiaptomus serricaudatus) et la disparition, surtout en fin de saison (août) de taxons présentant leur maximum d'abondance en saison chaude (Eucalanus pileatus, Centropages furcatus, Lucifer faxonii, etc...).

On s'attardera peu sur la grande abondance des mysidacés en septembre-octobre, conséquence vraisemblable d'un brassage des eaux par la houle avec mise en suspension des sédiments. La faune particulière de la mi-septembre (semaine 37) se signale par l'abondance de quelques taxons (dolioles, méduses, larves actinotroques, cladocères, etc...) et la disparition de quelques espèces de copépodes (Oithona simplex, Oithona sp., Macrosetella sp.).

Les petites saisons sont pour l'essentiel intermédiaires entre les grandes saisons, comme nous l'avons annoncé. Plusieurs taxons méroplanctoniques montrent cependant une préférence pour ces petites saisons (larves de décapodes, larves actinotroques, larves de poissons) et, pour certains, plus spécifiquement la P.S.F..

Le mois de janvier, qui voit la transition vers la G.S.C., présente, quand la P.S.F. est nette, certaines analogies avec le mois de septembre (abondance des cladocères et des dolioles).

3.3.2. Etude des années individuelles en semi-quantitatif

Les semaines 1 à 52 des années individuelles ont été reportées sur le plan des axes I et II extraits par l'analyse des correspondances du cycle moyen (figures 3.4 à 3.9). Les écarts à l'année moyenne peuvent prendre trois formes (cf. première partie) :

- la date d'installation ou de disparition de certaines conditions saisonnières peut être décalée,
- l'amplitude de certains phénomènes est plus ou moins grande,
- à la limite, certains peuvent ne pas apparaître certaines années.

Les coordonnées des points témoins sur l'axe I, axe que nous avons rapproché de la température, forment une série de valeurs hebdomadaires que l'on peut comparer à celle des températures moyennes sur la tranche d'eau (estimées en effectuant une moyenne pondérée des températures aux divers niveaux de mesure, chacun recevant un poids proportionnel à l'épaisseur de la couche qu'il est censé représenter). Ces deux séries sont tracées sur la figure 3.10. On ne peut s'attendre à ce qu'une relation parfaitement linéaire existe ; il n'y a a priori aucune raison pour cela. En revanche, on remarquera que les saturations sur l'axe I suivent fidèlement les variations de température, paramètre de l'hydroclimat le plus facilement accessible. Cette fidélité va au-delà d'un respect du cycle saisonnier moyen, et se manifeste même lorsqu'apparaissent les anomalies. Le fait le plus spectaculaire à cet égard a trait à l'intensité de la G.S.C. anormalement courte en 1970, phénomène que les coordonnées sur le premier axe permettent de bien reconnaître. La P.S.F. apparaît de façon très irrégulière, mais parallèle, sur les deux séries. Pratiquement inexistante en décembre-janvier 1969-1970, elle est presque aussi forte en 1971-1972 qu'une G.S.F.. Nous verrons plus loin quelle interprétation proposer pour expliquer cette étroite liaison.

Si on étudie les anomalies non seulement sur le premier axe, mais aussi sur le second (figures 3.4 à 3.9), on constate que les semaines de transition ou d'installation, en juin (G.S.C.-G.S.F.), septembre (G.S.F.-P.S.C.) et janvier (P.S.F.-G.S.C.) peuvent ou non s'individualiser selon les années. En ce qui concerne le début du mois de juin (semaines voisines de la 23ème), il faut, pour expliquer son peuplement, évoquer l'intensité

et la brutalité du refroidissement en fin de G.S.C.. Ainsi pour l'année 1974, ce refroidissement est particulièrement violent et on voit pour cette même année, le début du mois de juin (semaines 23-24) s'isoler dans la partie inférieure du quatrième quadrant (figure 3.9). En mars 1972, au contraire, le refroidissement s'amorce au fond dès le mois de mars et s'étale sur près de trois mois, et le début de la G.S.F. n'est pas individualisé (figure 3.7). On peut supposer que seul un upwelling susceptible d'entrainer à la côte des espèces de sub-surface du proche large, puisse provoquer un refroidissement brutal. On voit même qu'en janvier 1971, après que la P.S.F. ait été limitée à un refroidissement marqué mais très rapide, les deux premières semaines (1 et 2 sur la figure 3.6) présentent une parenté évidente avec la situation caractéristique de l'établissement de la G.S.F. (semaine 23).

En ce qui concerne la faune particulière de la mi-septembre, nous l'avons rapprochée de l'homogénéisation verticale de la couche d'eau ; ce-ci peut se vérifier par l'examen des densités en surface et au fond. L'isolement, essentiellement sur l'axe II, des semaines 36 et surtout 37 et 38 est spécialement net pour les années 1969, 1971 et 1973 (figures 3.4, 3.6 et 3.8). On peut vérifier (MERLE et GUILLERM, 1975) que ce sont précisément celles où l'homogénéisation verticale est la plus spectaculaire. On remarquera même l'exacte simultanéité des deux phénomènes. Nous avons vu (cf. deuxième partie) que plusieurs des taxons apparaissant en abondance en fin de G.S.F. (et aussi parfois en fin de P.S.F.) pouvaient appartenir aux stades ultimes de l'évolution des peuplements générés par les upwellings.

3.3.3. Etude de l'année moyenne en quantitatif

3.3.3.1. Corrélation entre taxons

Comme annoncé précédemment une analyse en composantes principales a été pratiquée sur la matrice des corrélations entre taxons, issue du tableau représentant l'année moyenne.

3.3.3.1.1. Cycle saisonnier

Les traits généraux du cycle, tels qu'ils ont été mis en évidence dans l'étude semi-quantitative, sont conservés. On retrouve les mêmes phéno-

mènes et les premiers axes des deux études sont associés aux mêmes structures. Les pourcentages d'inertie sont quelque peu différents, étant cette fois respectivement pour les quatre premiers axes : 29, 12, 9 et 5 %. Nous observons donc une opposition entre les grandes saisons, chaude et froide, tandis que les petites saisons sont relativement peu individualisées à l'encontre des époques de transition (associées au début ou à la fin des grandes saisons) (1). La figure 3.11 montre bien la concordance des résultats

(1) - Cette convergence est d'autant plus significative qu'elle reste vraie si on se limite à une étude proprement qualitative en présence-absence (cf. analyse de la Radiale de Pointe-Noire, § 3.4).

Toutefois, le début juin (la semaine 23 notamment), correspondant à l'installation de la G.S.F., est beaucoup moins individualisé. L'étude semi-quantitative avait montré que cette individualisation était liée principalement à des présences, plutôt qu'à des modifications d'abondance. Il est donc normal qu'une telle structure soit estompée dans une étude quantitative où le passage de l'absence à la présence ne se distingue pas d'une quelconque variation d'abondance. En revanche, l'isolement sur le deuxième axe des semaines voisines de la 37ème, relié à la transition de la G.S.F. vers la P.S.C., est nettement plus marqué (figure 3.11). Les petites saisons apparaissent également plus individualisées dans le plan des axes III et IV qui permet de mieux les étudier (figure 3.12).

3.3.3.1.2. Etude de l'espace dual des taxons

Là encore il n'apparaît pas grande nouveauté. L'interprétation est dans l'ensemble moins riche, comme on l'a annoncé, puisqu'il n'existe plus qu'une variable par taxon (même si nous avons un plus grand nombre de modalités par variable). Cependant, les taxons ayant été réduits, les masses étant désormais égales pour toutes les variables, celles-ci ont toutes la même contribution totale. Il n'y a plus d'ambiguïté au niveau de l'interprétation de l'éloignement d'une variable par rapport à un axe comme significatif de son rôle prééminent dans la détermination de cet axe.

On peut comparer les figures 3.3 et 3.13, d'abord au niveau des ta-

xons dont l'étude semi-quantitative avait pris en compte les fluctuations d'abondance (essentiellement ceux ayant donné naissance à trois états et représentés par des cercles sur la figure 3.3). La concordance est alors excellente, tant au niveau de ceux dont l'abondance culmine en G.S.C. (Paracalanus aculeatus, Lucifer faxonii, Centropages furcatus) qu'en G.S.F. (Paracalanus scotti, Oithona nana) ou en septembre (méduses, dolioles). On voit que les espèces qui avaient été étudiées en présence-absence confirment pour l'essentiel les résultats quantitatifs, la variable présence étant l'homologue sur la figure 3.3 de la variable unique associée au même taxon sur la figure 3.13.

Toutefois, là encore, quelques nuances essentielles apparaissent, notamment au niveau des taxons liés à la transition G.S.F.-P.S.C.. On voit en effet s'accroître la liste des taxons signalés comme associés à ce phénomène et on doit y inclure le total des chaetognathes, Sagitta sp. juvéniles, les siphonophores. Les études en semi-quantitatif de ces taxons masquaient évidemment le lien entre leur abondance maximale et la transition G.S.F.-P.S.C.. On voit alors apparaître un caractère intéressant du zooplancton lié à cette transition qui est l'abondance des carnivores (chaetognathes, siphonophores, méduses, etc...). Ceci pourrait confirmer l'hypothèse selon laquelle nous serions alors en présence des stades ultimes de l'évolution des écosystèmes issus de la G.S.F..

On notera également l'existence de taxons montrant à la fois une préférence pour les transitions G.S.F.-P.S.C. et P.S.F.-G.S.C.. Aux cladocères déjà cités dans l'étude semi-quantitative, viennent s'ajouter les copépodes Clytemnestra sp., Ditrichocorycaeus africanus, Farranula gracilis et le chaetognathe Sagitta enflata, dont le développement plus rapide que celui des carnivores de fin de G.S.F. peut se faire au cours d'une P.S.F. relativement brève. La parenté entre les deux transitions se trouve d'ailleurs accentuée. Tout en restant peu individualisées, les petites saisons ont une personnalité plus nette que dans l'analyse semi-quantitative. Elles se détachent sur la figure 3.12 assez nettement dans le quatrième quadrant. Une certaine cassure apparaît entre la 46ème et la 47ème semaine qui correspond (figure 3.11) à un rebroussement sur l'axe II. La figure 3.14 montre que celle-ci est essentiellement liée à l'arrivée de taxons meroplanctoniques ou, de façon plus générale, à des oeufs et larves (nauplii de copépodes, appartenant dans une très grande majorité à l'espèce Eucalanus pileatus,

larves de décapodes, zoés de brachyures, oeufs et larves de poissons et, plus spécialement pour la P.S.F., les larves actinotroques et celles de stomatopodes). Quelques autres taxons font preuve d'une certaine préférence pour les petites saisons (tel Eucalanus pileatus pour la P.S.F.). Là encore l'étude semi-quantitative manquait un peu de nuance car presque tous les taxons qui viennent d'être évoqués n'avaient été étudiés qu'en présence-absence (ou plus généralement sur deux états). En réalité, un examen plus approfondi montre que les taxons qui apparaissent liés aux petites saisons sur la figure 3.14 n'ont pas nécessairement leur abondance maximale à cette époque. Ce sont en général des taxons tout aussi abondants en G.S.C., mais ne reflétant pas la situation intermédiaire des petites saisons, ainsi que cela peut s'observer sur la figure 3.11 (ce qui, nous l'avons vu, était tout-à-fait le cas pour Eucalanus pileatus, insensible aux effet de la P.S.F.).

3.3.3.2 Covariance entre taxons

L'analyse en composantes principales pratiquée sur la matrice des covariances et non des corrélations entre espèces, nous amène à restituer une influence prépondérante aux taxons numériquement prédominants. On effectue alors, comme nous l'avons signalé, un premier pas vers une approche plus fonctionnelle. L'inconvénient majeur reste peut-être à cet égard l'influence excessive accordée aux taxons de la base de la pyramide alimentaire, qu'il conviendrait de pondérer. Ceci, sans même envisager les difficultés qu'il y a à situer un taxon dans les chaînes alimentaires, nous paraît difficilement envisageable ici. De plus et compte-tenu des conditions très particulières de notre station, l'importance numérique d'un taxon ne présume pas forcément une situation en début de chaîne alimentaire. Le fait intéressant réside en ce que la modification de point de vue (attachée à l'utilisation de la distance euclidienne avec des variables non réduites) n'entraîne pas de modification sensible dans les grandes lignes de la structure du cycle saisonnier. Ceci suggère que les facteurs essentiels au terme des études précédentes (telle que la température), sont aussi ceux qui gouvernent la variation des structures trophiques des peuplements.

En ce qui concerne la structure duale des taxons, seuls ceux numériquement abondants présentent une contribution significative. Cette struc-

ture duale montre que la G.S.F. est alors caractérisée par un nombre très réduit de taxons qui atteignent des abondances considérables, Paracalanus scotti et Oithona nana, et, à un degré moindre, Pseudodiaptomus serricaudatus et Acartia plumosa. En revanche beaucoup plus nombreux sont les taxons caractérisant la G.S.C.. L'isolement des semaines 36, 37, 38 et 2, 3, 4 est principalement dû à Penilia avirostris qui présente pour la 37ème semaine un effectif moyen de 4 100 individus par prélèvement, alors qu'il n'atteint pas le dixième de cette valeur en G.S.F. ou en P.S.C.. Un accroissement similaire mais moins prononcé peut être observé en janvier. Temora turbinata apparaît aussi, à un degré moindre, comme prépondérant dans la transition P.S.F.- G.S.C..

Compte-tenu de la simplicité des structures obtenues, où prédomine l'opposition entre les deux grandes saisons (ce qui est triviale), nous avons calculé les effectifs moyens de tous les taxons étudiés, en G.S.C., G.S.F. et P.S.C.. Les calculs ont porté sur les données transformées par $y = \log_{10}^2 (x + 1)$, la transformation inverse ($10^{\sqrt{y}} - 1$) étant effectuée après le calcul des moyennes (tableau 3.1). Nous n'avons d'autre part retenu pour ces moyennes que le cœur des grandes saisons (semaines 4 à 13 pour la G.S.C., 27 à 34 pour la G.S.F. et 42 à 47 pour la P.S.C.). On obtient ainsi une image des peuplements typiques de G.S.C., G.S.F. et P.S.C..

3.3.4. Analyse globale de la série complète des 601 récoltes

3.3.4.1. Introduction

Le recours à une année moyenne en vue de la description du cycle du zooplancton à la station côtière de Pointe-Noire pouvait se justifier pour des raisons méthodologiques : traitement de données plus ou moins élaborées par des analyses d'inertie, application de la technique des points témoins, limitation de la mémoire de l'ordinateur, ... Malgré les risques d'estompage de phénomènes limités dans le temps, nous avons pu obtenir des résultats aussi originaux que la singularité des transitions saison froide-saison chaude (particulièrement G.S.F.- P.S.C.) attestant ainsi leur permanence et leur régularité dans le temps, tandis que la "robustesse" de la structure du cycle moyen était prouvée par l'identité des résultats obtenus à partir des diverses analyses et natures de données. La technique des

points témoins nous a permis de retrouver au niveau de chaque année des structures reflétant parfaitement la variabilité annuelle de l'environnement.

On peut se demander si, repartant des données originales, on aboutirait à des résultats identiques, c'est-à-dire si la définition d'une année moyenne n'a pas eu pour conséquence l'introduction d'artéfacts. De même il pouvait être intéressant de reprendre le traitement de la période de récoltes quotidiennes (oct. 1973 - oct. 1974), sans passer par l'étape des moyennes hebdomadaires et en restituant ainsi tous les effets des diverses causes de fluctuation des peuplements. Nous avons, pour ce faire, pratiqué une analyse en composantes principales sur la matrice de corrélations entre espèces du tableau représentant la série des 601 prélevements.

Les traits généraux des cycles de 1969-1974, tels que les points témoins hebdomadaires reportés sur le plan des axes I et II extraits par l'analyse des correspondances du cycle moyen (figure 3.1), les avaient mis en évidence, sont, dans l'ensemble, bien conservés. Nous examinerons ici plus spécialement les résultats concernant la série des 334 récoltes quotidiennes extraite de la série complète des 601 récoltes.

3.3.4.2. Etude de l'espace des récoltes

3.3.4.2.1. Plan des axes I et II

Quand on considère la répartition des points figurant la projection des vecteurs observations dans le plan des deux premiers axes (figure 3.15) le fait incontestablement le plus frappant est l'existence d'un véritable continuum dans l'évolution des peuplements zooplanctoniques, particulièrement selon le premier axe. Ainsi, entre les peuplements de G.S.C. (à droite sur la figure) et ceux de G.S.F. (à gauche) existe toute une série continue de peuplements intermédiaires ; on ne retrouve plus le hiatus au niveau de la 22ème semaine visible sur la figure 3.1, lors des transitions G.S.C.- G.S.F. 1974. Le second facteur reste dans cette analyse (à l'encontre de l'analyse des correspondances portant sur des données semi-quantitatives) pratiquement sans effet sur l'isolement des périodes de refroidissement que nous avons vu être surtout caractérisées par l'apparition, en très faible quantité, de certaines espèces de copépodes subsuperficielles du proche large.

Toute combinaison des paramètres du milieu semble susceptible de "générer" un peuplement zooplanctonique particulier. En fait, nous avons vu (cf. 1ère partie) que les modifications du milieu devaient plutôt être interprétées comme la conséquence du mélange ou du renouvellement de catégories d'eau variées, et donc des peuplements qu'elles abritaient. La rapidité de l'évolution des effectifs de certaines populations (celles de Oithona nana lors d'un refroidissement par exemple, cf. 2ème partie) ne peut en effet s'expliquer sans apports exogènes. Mis à part ces remarques, la structure du cycle diffère relativement peu de celle représentée figure 3.1 et la discrimination entre les grandes saisons par le 1er axe est parfaitement conservée, tandis que le second extrait un certain nombre de récoltes de janvier et septembre, correspondant aux transitions saisons froides-saisons chaudes. A ces traits généraux déjà connus s'ajoute la mise en évidence d'autres phénomènes plus spécifiques de la période considérée : alors que les récoltes de juin sont relativement bien regroupées dans le plan, celles de juillet sont dispersées par le second facteur ainsi que, dans une mesure moindre, celles du début août. On remarquera que quatre récoltes du mois d'août viennent se placer parmi celles de janvier et septembre, montrant que les peuplements de transition, si typiques, étaient apparus dès le 28 août 1974. La répartition des points récoltes le long de l'axe I n'est pas régulière : alors qu'en G.S.F. on constate une relative stabilité des peuplements (tout au moins vis-à-vis du premier facteur), se traduisant par la faible dispersion des points, il en va différemment pour la G.S.C.. On se souvient que le déroulement de celle-ci fut, en 1974, perturbé par deux refroidissements assez intenses (bien discriminés dans la configuration du plan I-II). Nous avons eu l'occasion de montrer, en examinant l'évolution des effectifs de certains taxons le long de la radiale (RPN), que les caractéristiques néritiques de la station côtière se renforçaient considérablement au cours de la G.S.F. tandis que leur atténuation en G.S.C. l'ouvrait, au contraire, aux influences océaniques (transgressions d'eaux guinéennes venues du large par exemple) ; la plus grande stabilité écologique de la G.S.F. vis-à-vis de la G.S.C. apparaît donc nettement dans cette analyse. En fait le pouvoir discriminant des deux premiers axes est minimum pour la P.S.C. (octobre-novembre) qui apparaît bien comme la saison la plus stable écologiquement (on se souvient que c'est durant la P.S.C. 1973 que nous étions le mieux parvenus à identifier les générations successives de Eucalanus pileatus, cf. 2ème partie).

3.3.4.2.2. Essai d'interprétation des axes

La signification de l'axe I est bien entendu évidente et ne diffère pas de celle proposée dans l'analyse de l'année moyenne. La série chronologique des coordonnées des prélèvements quotidiens (figure 3.16) rappelle fidèlement celle des températures à 17 m (figure 1.10). On y retrouve les manifestations des refroidissements de P.S.F. ainsi que ceux de la G.S.C. 1974 et de fin septembre et, à l'échelle annuelle, l'allure du nuage de points température à 17 m - coordonnées sur l'axe I (figure 3.19) suggère une relation à peu près linéaire ; la corrélation est élevée : $r = 0,87$ (pour 304 couples de valeurs) et pratiquement non modifiée si on considère la moyenne pondérée sur toute la couche comme sur la figure 3.10. Il est évident que cette corrélation élevée avec la température résulte surtout de la très bonne représentativité de l'environnement possédée par ce paramètre ; on trouve aussi une bonne relation avec la teneur en phosphate minéral dissous, la salinité et la concentration en chlorophylle a (cf. tableau 4.1). Si on examine plus en détail la figure 3.19 on constate que la relation varie considérablement selon la période de l'année : elle est excellente pour les refroidissements de P.S.F. (décembre-janvier), de G.S.C. (février et avril) et du début de la G.S.F. (mai) alors qu'au plus fort de la G.S.C. un réchauffement relativement modéré provoque une profonde modification des peuplements. Dans ce deuxième cas, on assiste en effet au renouvellement complet des masses d'eau côtières et non plus à un mélange ; la faune que l'on observe est alors principalement celle des eaux guinéennes chaudes et peu salées. Il en va de même pour le mois de septembre où, selon l'hypothèse émise dans la première partie, on verrait arriver à la station côtière des eaux de mélange (restes d'eaux benguéennes de fin de G.S.F. et eaux guinéennes de P.S.C.), provenant du nord et abritant des peuplements dont nous avons retrouvé certains éléments pendant la G.S.F., au sud du front thermohalin du cap Lopez (cf. seconde partie, études autécologiques de Penilia avirostris, Temora turbinata par exemple). Nous verrons dans la quatrième partie la structure des peuplements de copépodes de septembre et janvier et l'interprétation écologique que nous pouvons en proposer (vieillissement de l'écosystème hivernal, zone de contact entre masses d'eau différentes ?). Ainsi les perturbations introduites dans les peuplements planctoniques (en ne considérant que le seul facteur thermique) lors d'un refroidissement, ne sont-elles pas symétriques de celles d'un réchauffement dont les conséquences apparaissent plus marquées.

La série d'évolution des saturations sur l'axe II ne rappelle aucune des courbes d'évolution des paramètres du milieu envisagés dans la première partie (figure 3.17). Par contre, si on compare, par exemple, avec la courbe des abondances quotidiennes de Penilia avirostris (figure 2.39) l'analogie est alors frappante : dans les deux cas on retrouve deux pics principaux, en janvier et septembre, ainsi que plusieurs périodes de valeurs élevées dont la principale se situe en juillet. En fait, les courbes des taxons, rassemblées à la fin de la seconde partie dans le groupe VII (et, dans une moindre mesure, dans le groupe VIII), possèdent les caractéristiques essentielles de la courbe relative aux coordonnées sur l'axe II. Tandis que le premier facteur reflétait principalement l'action quasi-instantanée du milieu, ou plus précisément la succession des diverses catégories d'eau et des peuplements inféodés, le second traduit les conséquences, à plus ou moins long terme, sur les écosystèmes des diverses perturbations se produisant au cours de l'année. Il peut s'agir de phénomènes relativement locaux, peu influencés par la circulation générale ; le principal exemple est fourni par la P.S.F. pendant laquelle on assiste à une succession de divers peuplements au fur et à mesure du vieillissement de l'écosystème généré par une période trophiquement favorable. Les upwellings temporaires (oscillations verticales de la thermocline, cf. première partie) de G.S.C. ont des conséquences à peu près analogues quoique beaucoup moins prononcées. Le pic de septembre, beaucoup mieux circonscrit dans le temps, serait au contraire le résultat du passage devant Pointe-Noire de peuplements semblables par leur origine et leur nature à ceux de janvier, mais apparus plus au nord (entre 3° S et le cap Lopez) au voisinage de l'extrême septentrionale de la zone géographique intéressée par les mécanismes à l'origine des conditions hivernales. Il en va de même pour l'individualisation par le second axe des récoltes du milieu de la G.S.F. (principalement juillet), moins nettement marquée que pour celles de janvier et septembre car ayant pour origine des phénomènes hydrodynamiques complexes dont les manifestations les plus visibles consistent en un renversement du transport parallèle à la côte ; la dominance N-NW du début de G.S.F. devient, vers la fin de la saison, S-SE (remplacement des eaux subtropicales par des eaux benguéléennes) ainsi qu'en un affaiblissement en milieu de saison, de la composante zonale favorable aux upwellings (cf. première partie).

Bien que ce second facteur ne soit pas, comme le premier, directement

lié à l'environnement, il est cependant faiblement corrélé négativement avec la température. S'il représente les conséquences différées sur l'écosystème d'un enrichissement, on devrait améliorer cette corrélation en opérant un décalage temporel entre les deux séries de valeurs (températures et coordonnées sur l'axe II). C'est effectivement ce que nous observons si nous déplaçons la série des saturations par rapport à celle des températures (valeurs moyennes sur la couche). Dans ces calculs nous n'avons conservé que les petites saisons et la G.S.C. pendant lesquelles les phénomènes conservent un caractère plus local qu'en G.S.F. et septembre. Le coefficient de corrélation croisé, qui est -0,39 sans décalage, atteint environ -0,70 pour un décalage de l'ordre d'une quinzaine de jours, durée que l'on peut rapprocher de celle (en moyenne) d'une génération de copépodes ; le coefficient décroît ensuite régulièrement.

Le troisième facteur est assez mal défini (figure 3.18). Il isole (faiblement relativement aux deux premiers) plusieurs périodes : la P.S.F., les refroidissements de G.S.C. et celui marquant l'installation de la G.S.F. ainsi que juillet d'une part, et le début de la P.S.C. d'autre part. On peut dire schématiquement qu'il représente les influences hauturières sub-superficielles (taxons du groupe IX) en les opposant à la présence de peuplements superficiels, que ceux-ci proviennent du large (eaux guinéennes de G.S.C.) ou bien qu'ils soient la conséquence d'un renforcement des caractères néritiques de la station.

3.3.4.3. Espace dual des taxons

La figure 3.20, relative à la projection des points variables sur le plan des axes I et II ne diffère pas sensiblement de la figure 3.13. Nous y avons fait figurer les groupes de taxons définis à la fin de la seconde partie ; l'ordination selon l'axe I des six premiers fait ressortir la forte contribution des taxons des groupes 2, 3 et 6, alors que les taxons des groupes 1 et 5, surtout les plus caractéristiques (avec Undinula vulgaris et Calanoides carinatus) sont nettement moins bien individualisés que sur la figure 3.3. L'analyse permet de compléter la classification proposée et de préciser la hiérarchie dans l'adéquation des taxons à la définition des groupes, en considérant les contributions sur axes (à l'axe II, par exemple pour le groupe 7).

Le deuxième axe est déterminé par les groupes 7 et 8, quant au groupe 9 c'est à l'axe III qu'il faut le rattacher ; les quatre espèces de copépodes que nous avons mentionnées dans ce groupe contribuent pour 22 % à la définition de cet axe. On pourrait y ajouter certains des taxons que nous avons vu caractériser le début de la G.S.F. dans l'analyse semi-quantitative mais que leur faible abondance nous avait fait négliger.

L'analyse n'apporte pas de profonds bouleversements quant aux conclusions auxquelles nous étions parvenus à la fin de la seconde partie au seul examen des courbes d'abondance. Elle confirme et précise la classification que nous avions proposée. Ainsi quelques modifications pourraient être faites dans la composition des groupes 7 et 8 ; on constate que les espèces de copépodes du 8ème groupe présentent des affinités hivernales que nous avons eu l'occasion de montrer dans les études autécologiques. Remarquons que l'axe I, reflétant le caractère saisonnier des peuplements, est principalement déterminé par les groupes estivaux ; seules les quatre espèces du groupe 6 caractérisent vraiment la situation de G.S.F., où le renforcement du caractère néritique de la station va de pair avec un apauvrissement de la richesse spécifique (cf. quatrième partie) et la dominance très forte de quelques espèces.

3.3.4.4. Essai de classification des récoltes

3.3.4.4.1. Position du problème

L'analyse de l'année moyenne avait permis d'établir certaines coupures dans la série des observations moyennes hebdomadaires, correspondant à celles du cycle hydroclimatologique. En revanche, les regroupements de récoltes quotidiennes n'apparaissent pas a priori évidents dans les plan des axes I et II de la figure 3.15 ; ceux que nous pourrions tenter risquerait de manquer d'objectivité. BLANC et LAUREC (1976) suggèrent la combinaison de divers outils mathématiques et, dans notre cas, on peut envisager de recourir à une technique de partition automatique dans l'espace des premiers axes (I à VIII par exemple). Nous pouvons ainsi espérer obtenir les regroupements désirés, sans qu'intervienne cette fois, dans une certaine mesure, l'arbitraire de l'expérimentateur. Le problème que se pose alors est d'obtenir une partition d'une population de n individus, caractérisés chacun par p variables (qui seront dans notre cas les coordonnées sur les p

premiers axes issus de l'analyse) de telle sorte que (selon BERTIER et BOUROCHE, 1975) :

- "les classes soient les plus différentes possibles les unes des autres vis-à-vis de ces p caractéristiques,
- chaque classe soit la plus homogène possible vis-à-vis de ces caractéristiques".

L'idéal serait que l'algorithme recherché, permettant de satisfaire au mieux les deux exigences énoncées plus haut, puisse, pour un nombre m de classes fixé, essayer tous les découpages possibles de notre population et n'en retenir que le meilleur. Cela serait évidemment trop long et on doit se contenter de solutions approchées.

Nous disposons de deux types de méthodes de classifications : hiérarchique et non hiérarchique. Les méthodes de classification hiérarchique présentent deux inconvénients : elles nécessitent le calcul des distances inter-points (au nombre de $n(n - 1)/2$) à toutes les étapes et elles procèdent nécessairement en $n - 1$ itérations ; lorsque n est grand (ce qui est notre cas) l'emploi de telles méthodes devient très lourd (BERTIER et BOUROCHE, 1976). Divers auteurs ont cherché directement une partition de la population en m classes, m pouvant être déterminé par la méthode ou varier entre un minimum et un maximum. Actuellement il n'existe aucune méthode aboutissant à un optimum global pour m fixé, aussi se contente-t-on d'algorithmes rapides donnant une ou plusieurs solutions considérées comme des optimums locaux.

La méthode des nuées dynamiques, due à DIDAY (1971), appartient à ce type ; on trouvera dans BERTIER et BOUROCHE (1976) l'algorithme utilisé et ses avantages.

3.3.4.4.2. Réalisation pratique

Afin de ne pas allonger exagérément le temps de calcul, nous nous sommes limités, pour la station côtière, à la série des 334 récoltes quotidiennes ; nous avons choisi d'effectuer des partitions en six classes dans l'espace de huit premiers facteurs (représentant 40,7 % de la variance totale).

Schématiquement, les calculs se déroulent de la façon suivante : chaque classe est définie par un ensemble de points les plus représentatifs, les étalons (dont nous avons fixé le nombre à 15 ; ce nombre doit en fait dépendre de l'importance de la population et du nombre de classes fixé par l'expérimentateur ; nous avons dû le réduire afin de ne pas allonger exagérément les temps de calcul). Au début des calculs le choix de ces étalons est réalisé de façon aléatoire. On cherche ensuite à rattacher chaque point récolté à l'une des classes, en calculant dans l'espace des p (= 8 facteurs, par exemple) la distance euclidienne de chaque point au centre des nuages sphériques représentant les classes. Quand tous les groupes sont ainsi définis, on prend dans chacun d'entre eux les points les plus proches du centre des nuages (15 points dans notre cas) qui serviront d'étalons pour constituer de nouveaux groupes. Au bout d'un certain nombre d'itérations nous aboutissons à une structure stable ; l'inertie intra-classes est alors minimale et l'inertie inter-classes maximale. Nous avions limité à 10 le nombre des itérations mais la convergence fut atteinte parfois dès la 4ème itération et toujours avant la 8ème. Nous avons répété ces opérations à six reprises. On obtient ainsi un certain nombre d'ensembles de points jamais cassés au cours des partitions ; ce sont les "formes fortes" de DIDAY. Certains de ces ensembles resteront totalement séparés des autres à chacun des tirages ; d'autres, au contraire, auront pu être confondus dans une même classe à l'occasion d'un ou plusieurs tirages et on peut ainsi établir plusieurs niveaux de similitudes, fonction du nombre de tirages, entre les ensembles obtenus. Certains ensembles ne comporteront que quelques points et pourront être négligés ou aisément rattachés aux ensembles principaux.

3.3.4.4.3. Résultats concernant la station côtière

A l'issue des six tirages nous avons retenu 9 formes fortes totalisant 286 récoltes (numérotées de 1 à 9). Les regroupements auxquels elles aboutissent concernent généralement des points voisins dans le plan des deux premiers axes. Ainsi considérer l'espace des huit premiers facteurs n'apporte guère de bouleversements par rapport à ce qu'on pouvait obtenir par une partition du plan I-II fondée principalement sur le découpage saisonnier classique. Cependant, à côté des ensembles saisonniers connus, nous obtenons d'autres ensembles ayant une signification plus complexe. Nous

avons sur la figure 3.21 réparti dans les 9 classes retenues la série chronologique des récoltes.

La première classe correspond aux récoltes de saison froide, essentiellement de la G.S.F., dont on retrouve une nouvelle fois l'homogénéité (en particulier de juin). Cette classe reste totalement indépendante des autres dans chacun des six tirages.

La seconde classe, elle aussi toujours complètement définie, regroupe certaines récoltes de juillet dont nous avions eu l'occasion de noter l'individualisation sur la figure 3.15. Mais, fait nouveau intéressant, certaines récoltes de P.S.F. (début janvier 1974, donc juste lors du réchauffement marquant la fin de la saison, cf. figure 3.15) viennent se rattacher à cette classe. Ainsi nous voyons apparaître une similitude entre, d'une part les peuplements du milieu de la G.S.F., quand l'upwelling s'affaiblit et juste avant que les eaux benguéléennes riches venues du sud n'envahissent le plateau, et, d'autre part, les peuplements qui résultent de l'évolution, du vieillissement, de l'écosystème issu de la P.S.F., quand les eaux commencent à se réchauffer et que cesse l'upwelling. Nous examinerons dans la quatrième partie les caractéristiques structurelles des peuplements de copépodes de cette période.

La classe 9, permanente dans les six tirages dont elle constitue à une exception près (et encore ne portant que sur une seule récolte) la même classe, est définie par les récoltes de janvier et septembre, des transitions saison froide-saison chaude, que nous avons vu être fortement isolées par le second facteur. Il paraît s'agir d'un stade plus avancé dans la succession écologique des peuplements que celui représenté par la classe 2. Nous avons vu l'importance que prenaient dans ces communautés les taxons autres que les copépodes (Penilia avirostris, dolioles, chaetognathes).

Classes 3 et 4 : elles sont composées des récoltes de P.S.C., essentiellement octobre-novembre, mais aussi de quelques unes de février (refroidissement temporaire au cours de la G.S.C. 1974). La séparation entre les deux classes ne porte que sur un seul tirage et dans le plan I-II la discrimination est faite par le second axe, la classe 4 se rapprochant dans ce plan de la 9.

Classes 5, 6, 7 et 8 : elles représentent la G.S.C. et se succèdent approximativement le long de l'axe I (facteur thermique). La liaison est maximum entre les classes 6 et 7, tandis qu'elle est nulle entre les classes 5 et 8 situées aux extrémités opposées du nuage représentant les récoltes de ces quatre ensembles dans le plan I-II. Ainsi que nous pouvions nous y attendre, nous ne pouvons aboutir à une partition nette et constante d'une série d'observations constituant un continuum. Seules les deux extrémités de celui-ci (classes 5 et 8) sont toujours individualisées dans chacun des six tirages. L'hétérogénéité des peuplements de G.S.C., par rapport à ceux de G.S.F. trouve ici une confirmation évidente.

Un certain nombre de récoltes, ne trouvant pas place dans ces neuf formes fortes, sont de décembre ; en fait elles ne diffèrent que par un tirage, soit de la classe 4, soit de la classe 2. Il en va de même pour les autres récoltes non classées qui sont très proches de l'une ou l'autre des 9 classes.

3.4. RADIALE DE POINTE-NOIRE 1974 (RPN)

3.4.1. Introduction

Les récoltes de la RPN ont déjà été utilisées dans la seconde partie. Nous nous proposons maintenant de décrire l'évolution spatio-temporelle des peuplements zooplanctoniques à l'aide des analyses d'inertie. Nous avons pratiqué une analyse générale de la matrice de similitude entre récoltes (indice d'Ochiai) et une analyse en composantes principales de la matrice des corrélations entre espèces ; nous pouvons en attendre des informations en trois domaines :

- représentativité de la station côtière. Nous avons eu l'occasion de noter à plusieurs reprises, dans les études autécologiques, ainsi que dans la première partie, les particularités écologiques de la station. Nous nous proposons maintenant d'examiner les relations existant entre ces peuplements nérithiques et ceux du proche large congolais (plateau continental et accorres) à travers la série des 11 radiales, afin d'apprécier leur représentativité vis-à-vis du zooplancton, à une plus vaste échelle géographique,

- étude de la dynamique du gradient côte-océan et zonation écologique. On doit s'attendre à ce que le gradient côte-océan soit l'un des premiers facteurs extraits par l'analyse. Il serait certainement possible de trouver des artifices permettant de l'éliminer si on le désirait. La dynamique saisonnière de ce gradient écologique entre pour une part essentielle dans l'interprétation de l'évolution des peuplements zooplanctoniques du plateau congolais. Le problème de l'ordination d'une série de récoltes ou de variables selon un gradient écologique (ici la "nériticité") est du type même de ceux que les analyses multivariées peuvent contribuer à résoudre efficacement.

- évolution saisonnière des peuplements du plateau continental. Les radiales ne s'étendent que sur une période de six mois, de la fin de la G.S.C. (mai) au début de la P.S.C. 1974 (octobre) et nous ne pouvons donc prétendre décrire le cycle annuel. Cette période est cependant intéressante car elle correspond aux transitions G.S.C.- G.S.F. et surtout G.S.F.- P.S.C. dont nous avons mis en évidence l'originalité dans la structure du cycle annuel à la station côtière.

3.4.2. Espace des observations

Les configurations obtenues dans l'espace plan des axes I et II, à partir de la matrice des similitudes entre prélevements (indice d'Ochiai) ou celle des corrélations entre taxons, sont très voisines (figures 3.22a et b, où, afin de ne pas surcharger le graphique, nous n'avons fait figurer que les radiales les plus représentatives). Ce plan représente, respectivement dans les deux analyses, 28 et 27,7 % de la variance totale.

Les radiales 1 (mai) et 7 (fin août) sont les plus fortement discriminées par le second axe. La situation hydrologique superficielle rencontrée au cours de la première radiale (cf. 1ère partie) est typiquement celle de G.S.C.. Cette prolongation un peu inhabituelle de la G.S.C. en 1974 n'intéresse en fait qu'une couche peu épaisse d'eaux guinéennes, tandis qu'en subsurface le noyau des eaux à salinité proche de 36 ‰ se rapproche de la surface et de la côte, annonçant l'arrivée de la G.S.F.. Les pêches verticales jusqu'à 200 m ont donc échantilloné dans ces eaux subtropicales ; cependant, c'est en grande partie à sa faune guinéenne que cette radiale doit son individualisation (particulièrement dans le cas de la matrice des corrélations entre variables).

Avec la radiale 2 (début juin), nous rencontrons déjà une situation de G.S.F.. Tandis que les stations les plus côtières et celles du large sont très proches dans le plan I-II, nous voyons sur la figure 3.22 que c'est vers le milieu du plateau que l'opposition saisonnière G.S.C.- G.S.F. semble le mieux se manifester. Cette évolution se poursuit à peu près dans le même sens tout au long de la G.S.F., jusqu'à la radiale 7 qui marque, fin août, le point culminant des conditions hivernales. L'image de cette dernière radiale de la G.S.F. dans le plan I-II présente plusieurs singularités : les trois premières stations (station côtière, fonds de 30 et 40 m) sont nettement regroupées à une extrémité du 1er axe, ce qui les isole fortement des suivantes, elles mêmes très peu individualisées par le second facteur. La radiale 6 (fin juillet) nous fournissait une image très différente : plus grande régularité du gradient côte-océan et surtout mise en évidence par le second facteur de la persistance au large de conditions estivales (regroupements des stations les plus océaniques dans le 4ème quadrant). Ainsi, à la lumière de cette analyse, les peuplements de fin de G.S.F. apparaissent-ils tout-à-fait caractéristiques sur toute la largeur du plateau, les plus côtiers, en deçà de l'isobathe 50 m, se rapprochant de ceux habituellement rencontrés à la station côtière.

Nous ne retrouvons pas dans la radiale 9 du 12 septembre la singularité observée dans cette partie du cycle à la station côtière. En fait, la figure 3.22 montre que la configuration de la radiale 9 se rapproche beaucoup, pour les stations côtières, de celle des radiales 2 et 11 (début juin et début octobre), alors qu'au large on retrouve la situation hivernale des radiales de G.S.F.. Ainsi le réchauffement de P.S.C. et les peuplements de transition qui y sont associés, sont-ils d'abord observés à proximité des côtes avant de gagner (radiale 11) toute la largeur du plateau. Nous avons là une confirmation du caractère très côtier des phénomènes marquant, en septembre, la transition vers la P.S.C. à la station côtière (cf. première partie et figure 1.19).

En résumé, l'évolution des peuplements sur la radiale durant cette partie de l'année 1974, se fait-elle selon deux composantes : une, que l'on pourrait repérer par la température, et dont les effets se font sentir au niveau de chaque radiale considérée globalement mais sont surtout sensibles au niveau du plateau (second facteur) et une autre, lié au caractère écologique du gradient côte-océan (premier facteur). On constate

que l'évolution des peuplements se fait essentiellement selon le 1er facteur (plus nettement dans le cas des corrélations entre taxons). Comme nous l'avons dit le cycle saisonnier à la côte résulte avant tout de la succession de diverses catégories d'eaux : en saison chaude les influences hauturières prédominent (en fait, selon l'hypothèse généralement admise, les eaux guinéennes chaudes et dessalées se forment au fond du golfe de Guinée et ont donc une origine continentale) tandis qu'en G.S.F. (et vraisemblablement aussi en P.S.F.) les peuplements néritiques gagnent le proche large, l'extension des influences néritiques étant maximale en fin de G.S.F. (radiale 7). Pour expliquer la persistance à la côte de ces peuplements hivernaux, on peut faire intervenir l'hypothèse d'une circulation à deux couches, hypothèse que nous avons suggérée dans la seconde partie à propos de l'étude de Centropages chierchiai. Au fur et à mesure que l'on gagne vers le large l'intensité du gradient côte-océan s'affaiblit tandis que le cycle saisonnier résulte de plus en plus de l'action du second facteur dont l'influence est maximale vers le milieu de la radiale alors que, plus au large, l'amplitude des variations s'atténue et devient quasiment nulle au niveau des accores (rappelons cependant que l'échantillonnage portant alors sur une tranche d'eau de 200 m, les peuplements de la couche superficielle, où l'amplitude des variations saisonnières est la plus intense, se trouvent mélangés aux peuplements sous-jacents plus permanents).

Les contributions moyennes des récoltes aux axes I et II, calculées par station pour chacune des radiales et pour les différentes distances à la côte, rassemblées dans le tableau 3.2, résument les interprétations dont nous venons de faire état.

Les autres facteurs participent plus ou moins des deux premiers. Le troisième facteur isole la radiale 7 qu'il oppose au début de la G.S.F. (stations moyennes de la radiale 2). Il faut aller jusqu'au quatrième facteur pour que soit mis en évidence le début de la P.S.C. (quatre premières stations de la radiale 9) qui, nous le rappelons, apparaissait dès le deuxième axe dans l'analyse de la station côtière.

3.4.3. Espace dual des variables (= taxons)

Au total 77 taxons (cf. tableau 3.3) ont été pris en compte. L'ordination des taxons se faisant selon des gradients, axe I = côte-océan et

axe II = saison chaude-saison froide, les regroupements que nous pourrions tenter ne manqueraient donc pas d'être plus ou moins subjectifs. On voit sur la figure 3.23 que le pôle néritique du premier axe est déterminé par un nombre assez restreint de taxons d'où émergent principalement Pseudodiaptomus serricaudatus et Saphirella sp.; vient ensuite un mélange d'espèces de copépodes appartenant aux groupes 6 et 8 de la station côtière et caractérisant aussi les stations moyennes de la radiale en fin de période hivernale. Dans les espèces du large, il y a lieu de distinguer les espèces subsuperficielles, peu sensibles aux effets saisonniers, et dont le type pourrait être Oncaea conifera, des espèces plus superficielles (tout au moins en période favorable à leur reproduction) qu'elles soient typiquement hivernales, telles Calanoides carinatus ou Eucalanus monachus ou bien qu'elles fréquentent les eaux chaudes superficielles (eaux guinéennes), Undinula vulgaris, Farranula gracilis, Euchaeta marina, etc..., et sont dans ce cas moins sensibles aux effets du gradient côte-océan.

A défaut de procéder à une partition plus ou moins artificielle de la configuration des vecteurs variables dans le plan I-II (figure 3.23), nous avons séparé les taxons pour lesquels la contribution de l'un ou l'autre facteur excédait 20 % (en ce qui concerne l'axe I, nous n'avons envisagé que le pôle hauturier). Nous aboutissons ainsi grossièrement aux subdivisions envisagées plus haut en utilisant la dualité des configurations variables-observations.

3.4.4. Essai de classification des observations

Tout comme pour les récoltes quotidiennes de la station côtière, nous avons recherché, par la méthode des nuées dynamiques, une partition des observations dans le sous-espace des huit premiers facteurs. Le nombre des classes avait été fixé à huit et nous avons procédé à six tirages (avec tirage au hasard des étalons à la première itération). A l'issue de la série de tirages, nous aboutissons à un grand nombre de formes fortes, chacune de peu d'éléments et pour la plupart liées entre elles, soit selon le gradient côte-océan soit selon une évolution temporelle. Remarquons que ces formes fortes regroupent la plupart du temps des observations proches dans le temps et l'espace. Malgré la relative confusion des résultats, conséquence de la multiplicité des facteurs agissant sur la composition des peuplements, on peut reconnaître plusieurs ensembles assez bien individualisés.

Un premier ensemble est constitué par les récoltes de la radiale de mai et celles des stations les plus hauturières (au-delà des fonds de 155 m) des autres radiales. Seule la station côtière échappe à ce regroupement. Deux faibles coupures, (à l'occasion d'un seul tirage sur les six), apparaissent au niveau des fonds de 50 m et des accores. La spécificité des communautés estivales et leur persistance au large pendant une partie de la G.S.F. sont donc vérifiées.

Un second ensemble, complexe et hétérogène, à l'intérieur duquel on peut reconnaître tout un réseau de similitudes à travers les formes fortes qui le constituent et que nous ne détaillerons pas ici, est composé des récoltes comprises entre les fonds de 40-80 m et le talus continental. En début de G.S.F. (radiales de juin), cet ensemble s'étend vers la côte jusqu'aux fonds de 40 m, tandis qu'en fin de saison et en septembre, il exclut les stations situées en deçà des fonds de 100 m. Cette évolution temporelle résulte à la fois de l'extension vers le large, en fin de G.S.F. (jusqu'aux fonds de 100 m) des peuplements les plus côtiers, et de l'apparition, en septembre-octobre (P.S.C.) de nouveaux peuplements incorporant ceux très spécifiques de la transition G.S.F.- P.S.C. et ceux qui lui font suite (mélange de populations hivernales et d'eaux guinéennes), peuplements qui viennent s'intercaler entre la côte et l'ensemble envisagé, en constituant un troisième ensemble. Nous avions déjà mentionné, en septembre-octobre, la persistance à quelque distance de la côte de communautés possédant des affinités néritiques acquises en G.S.F., avant d'être refoulées au large par le retour des eaux chaudes venues du N-NW.

Un quatrième ensemble représente les peuplements néritiques de G.S.F.. Il comprend les récoltes de la station côtière (à l'exception de celle de la radiale 9), du début juin à la fin septembre, ainsi que quelques récoltes des fonds de 30 m et même de 40 m (fin août).

Enfin les 18 stations d'un quadrillage effectué au niveau des accores, le 19 juillet, forment un dernier ensemble, très homogène, attestant la stabilité des peuplements à une certaine échelle géographique, relativement au continuum spatio-temporel envisagé, mais aussi la représentativité d'un prélèvement isolé rendant compte de manière satisfaisante de la réalité faunistique d'une certaine étendue géographique.

3.5. CAMPAGNES DU N.O. ANDRE NIZERY

3.5.1. Introduction : matériel et méthodes

Avec ce troisième ensemble de données, nous abordons le problème de la caractérisation écologique saisonnière des régions océaniques prospectées par le ANDRE NIZERY entre 1970 et 1972, dans le cadre des campagnes d'écho-prospection du projet FAO, UNDP/SF/217/CON (B).

Dans la seconde partie nous avions déjà, en considérant la répartition géographique de certaines espèces, constaté l'existence d'écotones plus ou moins liés aux structures hydrologiques reconnues ; le front thermohalin, qui apparaît à la latitude du cap Lopez en saison froide, en est peut-être le meilleur exemple. Le dépouillement des récoltes du ANDRE NIZERY a été effectué à deux niveaux, qualitatif, où nous nous sommes limités à établir la liste des espèces de copépodes présentes dans chaque prélevement, et quantitatif, où un nombre limité de taxons (espèces ou groupes zoologiques) a été dénombré. Le choix de ces taxons avait été effectué en fonction des connaissances antérieures que nous avions relativement à leur abondance, leurs exigences écologiques, La comparaison de ces deux approches nous ramène aux problèmes déjà évoqués à propos de la station côtière : optimaliser le dépouillement de récoltes zooplanctoniques et définir leur traitement en fonction de l'information recherchée, qui, dans notre cas, est surtout d'ordre écologique. Nous avons montré à propos de la station côtière et de la radiale que des données semi-quantitatives, ou même simplement qualitatives, pouvaient permettre de reconnaître les structures essentielles de peuplements zooplanctoniques, dans le temps (cycle annuel, évolution saisonnière) ou l'espace (gradient côte-océan, nord-sud).

- Approche qualitative

Au total 150 espèces ont été identifiées (la liste en est donnée dans le tableau 3.3) dans les récoltes du ANDRE NIZERY. Après élimination de celles présentes dans moins de 5 % des récoltes, 87 ont été conservées (cf. tableau 3.3) en vue des traitements. Comme annoncé dans le paragraphe 3.2.3, nous avons eu recours à un indice de similitude entre récoltes (Ochiai) permettant de pratiquer une analyse générale (BLANC et al., 1976).

- Approche quantitative

La liste des variables analysées quantitativement comprend 21 espèces de copépodes et six taxons divers (groupes zoologiques ou espèces) ; si on considère les sexes, les stades juvéniles ou les deux familles d'appendiculaires, on parvient à 45 entités différentes. En fait les résultats des analyses (composantes principales) diffèrent très peu que l'on envisage les 45 variables ou les 27, tout au moins dans le plan des deux premiers axes (tableau 3.4).

L'interprétation des résultats de l'analyse multivariable d'un ensemble de plus de 800 observations n'est pas, a priori, aisée, d'autant que ces observations ne constituent pas une série chronologique. Après avoir reconnu la signification des deux premiers axes (gradient côte-océan et gradient saisonnier chaud-froid) on peut envisager de découper, plus ou moins arbitrairement, les espaces plans formés par les axes factoriels pris deux à deux en secteurs regroupant des récoltes représentant des zones océaniques aux caractéristiques écologiques voisines. En fait une telle méthode tient à la fois compte de l'information apportée par les histogrammes à deux dimensions représentant la distribution des points récoltes dans les plans factoriels, et de la connaissance, plus ou moins sommaire, que l'on a des conditions hydrologiques saisonnières régnant dans les zones océaniques d'où proviennent les observations (cf. annexe 1.1).

On peut souhaiter une classification plus objective et surtout envisageant davantage d'information que celle apportée par les deux facteurs définissant un espace plan donné (généralement celui des axes I et II). Une nouvelle fois nous avons eu recours à une classification des récoltes par la méthodes des nuées dynamiques, pour les deux types de données. Malheureusement, les temps de calcul deviennent rapidement prohibitifs quand augmente le nombre des observations soumises au classement. De plus, l'exploitation et l'interprétation des résultats sont alors assez fastidieuses. Nous avons donc décidé de limiter nos investigations aux seules données qualitatives, en procédant malgré tout à une tentative de partition des observations quantitatives.

Les deux premiers facteurs extraits par une analyse d'inertie pratiquée sur la matrice de similitude entre observations (indice d'Ochiai) sont aisément interprétables et opèrent une bien meilleure discrimination entre

les récoltes qu'une analyse en composantes principales pratiquée sur les données quantitatives. En particulier le gradient côte-océan, avec toutes ses implications écologiques, est nettement mis en évidence.

Nous avons recherché une partition en 7 classes dans l'espace des 8 premiers facteurs extrayant respectivement 41,3 et 55,1 % de la variance totale dans le cas des données qualitatives et des données quantitatives. Tout comme pour la station côtière, les observations s'ordonnent selon des gradients, et la partition revient à rechercher des cassures le long de ceux-ci, cassures dont la réalité peut apparaître douteuse. Le nombre de classes étant imposé par l'expérimentateur, nous obtenons presque toujours la partition demandée (il nous est cependant parfois arrivé que certaines classes ne comportent aucun élément). Les résultats varient sensiblement à chaque calcul et le rattachement à l'une ou l'autre classe, de certaines observations, moralement satisfaisant pour l'écologiste, apparaît assez artificiel ; c'est là une limite de la méthode qu'il ne faut pas perdre de vue. Dans le cas de l'étude de la station côtière, nous avons vu que seule la partition des récoltes quotidiennes de la G.S.C. 1974 pouvait, dans cette optique, apparaître critiquables.

Cinq calculs ont été pratiqués sur les données qualitatives, ayant permis de dégager 7 formes fortes principales totalisant 500 observations, ce qui apparaît finalement satisfaisant. Il fut ensuite relativement aisément de rattacher à l'une ou l'autre de ces formes fortes les 72 restantes (dont 49 comprenaient 3 éléments ou moins). Remarquons que les résultats de l'unique partition qui fut tentée sur les observations quantitatives se sont révélés beaucoup moins satisfaisants : classes très inhomogènes quant à leur nombre d'éléments (puisque 5 d'entre elles ne rassemblaient que 25 % des récoltes) et interprétation malaisée : on ne retrouve pas en effet l'importance prépondérante des facteurs I et II de l'autre analyse. Apparemment donc, et sous réserve que le choix des taxons dénombrés ait été aussi judicieux que possible, la caractérisation écologique de milieux pélagiques par un nombre restreint de taxons zooplanctoniques ne semble guère efficace.

Afin de ne pas perdre l'information de nature quantitative, il eut été intéressant de rassembler dans un même traitement les deux types de données après codage des abondances selon les modalités identiques à celles de la station côtière. On aurait pu ainsi bénéficier de l'information apportée à la fois par les espèces "caractéristiques" des données qualitatives et

par les espèces "structurantes", ou supposées telles, retenues lors du dépouillement quantitatif.

3.5.2. Résultats de l'analyse des données qualitatives

3.5.2.1. Espace des variables

Dans le plan des axes I et II, le seul que nous considérons, l'ordination des espèces de copépodes se fait selon les gradients côte-large et saison chaude-saison froide, l'action combinée de ces deux facteurs déterminant l'évolution saisonnière. En s'aidant de la discrimination opérée par ces deux premiers facteurs, où transparaissent les affinités saisonnières et écologiques, on peut proposer certains regroupements d'espèces proches dans le plan I-II. On procède généralement ainsi quand on désire obtenir une classification écologique des éléments d'une communauté et cette étape précéda la définition de la dizaine de groupes d'espèces de la RPN 1967 (BINET et DESSIER, 1972). En fait, ce découpage du plan factoriel procède d'un certain arbitraire ou plus exactement fait intervenir chez son auteur tout un faisceau de connaissances plus ou moins diffuses, fruit d'une expérience prolongée, plutôt qu'il ne découle naturellement de l'analyse.

Cette fois encore, la combinaison d'une méthode factorielle et d'une technique de classification automatique, peut nous permettre de parvenir à plus d'objectivité. Nous sommes donc partis des 87 espèces de copépodes (cf. tableau 3.3), dans l'espace des 8 premiers facteurs, et nous avons procédé à 5 tirages successifs (avec 5 étalons au hasard). On obtient ainsi 2 formes fortes de plus de 10 individus et 26 autres de 1 à 7 individus. Il faut donc procéder au regroupement de certaines d'entre elles en fonction des coupures apparaissant au cours des tirages ; on peut ainsi se ramener à 6 ensembles principaux (figure 3.24) d'inégale importance :

- premier groupe : il comprend des espèces superficielles des eaux chaudes et se subdivise, selon l'axe II, en deux sous-groupes,

- deuxième groupe : nettement plus important que le précédent, il se compose des espèces des eaux chaudes, plus hauturières que celles du 1er groupe, le caractère estival étant indissociable du caractère océanique.

- troisième et quatrième groupes : le caractère hauturier persiste tandis que se renforce, du 3ème au 4ème groupe, le caractère profond ou, plus précisément, subsuperficiel des espèces.

- cinquième groupe : très réduit, mais fortement caractérisé écologiquement. Il comprend, entre autre, les deux espèces Eucalanus monachus et Calanoides carinatus, les plus typiques du plateau continental en période hivernale.

- sixième groupe : les trois ensembles qui le composent se répartissent selon le gradient côte-océan combiné au gradient saisonnier, inseparables quand on considère les zones néritiques. Les espèces les plus côtières sont aussi celles dont l'abondance est maximum en saison froide tandis qu'on trouve à l'opposé des espèces d'affinité incontestablement néritique mais que nous avons vues, à la station côtière, atteindre leur maximum de développement durant les saisons chaudes tandis qu'en G.S.F. elles montraient une tendance plus océanique.

3.5.2.2. Espace des observations (figure 3.25)

Le premier facteur représente le gradient côte-océan, comme on pouvait s'y attendre. Le second opère une discrimination à caractère saisonnier dans l'ordination des récoltes selon le gradient côte-océan. Tout comme pour la RPN l'influence de ce facteur s'atténue à la fois à proximité des côtes (où les caractères néritique et hivernal se confondent) et surtout au large. La classification des récoltes par la méthode des nuées dynamiques respecte parfaitement les deux aspects, estival et hivernal, des manifestations du gradient côte-large (figure 3.25). Chacune des classes peut être plus ou moins fortement caractérisée par un certain nombre d'espèces dont nous donnons les listes dans le tableau 3.5 ; pour les établir, nous avons calculé la fréquence d'occurrence de chaque espèce dans les récoltes de chaque classe et nous l'avons comparée à la fréquence pour l'ensemble des 805 récoltes. Nous avons retenu comme caractéristiques d'une classe donnée les espèces dont la fréquence excédait d'au moins 10 % la fréquence pour l'ensemble.

Nous allons examiner maintenant chacune des classes :

Classe 1 - Elle correspond approximativement aux peuplements hau-
turiers situés au-delà de l'isobathe 100 m et donc soumis à des variations
saisonnières passablement amorties. Ces communautés présentent de nettes
affinités estivales et sont observées en permanence dans les zones océani-
ques du golfe de Guinée situées au nord du front thermohalin du cap Lopez
(figures 3.26D et E). Parmi les espèces caractéristiques, très nombreuses,
on trouve tout aussi bien des espèces superficielles des eaux guinéennes
telles Undinula vulgaris et Farranula gracilis, que des espèces subsuperfi-
cielles, voire profondes (et capturées de nuit dans la couche des 200 pre-
miers mètres). Au sud du cap Lopez, ces peuplements ont été rencontrés abon-
damment en P.S.C. 1970 (campagne de novembre 1970 ; figure 3.26F) et G.S.C.
(campagnes de mars 1971 et mars 1972 ; figures 3.26A et G). Selon l'inten-
sité des refroidissements côtiers, ils sont plus au moins refoulés vers le
nord (et vraisemblablement aussi vers le large) ; totalement disparus en
G.S.F. (campagne de juillet 1972 ; figure 3.26C), il en subsiste quelques
traces durant les petites saisons (P.S.F. : campagne de janvier 1971 ; fi-
gure 3.26B ; de novembre et décembre 1971, figure 3.26H et E ; et P.S.C. :
campagne d'octobre 1971, figure 3.26D).

Classes 2, 3 et 4 - Elles représentent, de la classe 2 à la classe 4,
la zonation, selon le gradient côte-océan, du plateau continental en pério-
de de saison chaude. Dans le plan des deux premiers axes (figure 3.25), les
classes 2 et 3 apparaissent assez confondues ; au nord du cap Lopez, la
classe 3 est presque complètement remplacée par la classe 2 (qui ne comprend
que 61 récoltes), (figures 3.26D et E) ; ainsi, au gradient côte-océan se
superpose une zonation latitudinale, les peuplements de copépodes du proche
large(ou de ce qu'on pourrait appeler la zone néritique externe) diffèrent
quelque peu au nord et au sud de la région où s'établit le front thermoha-
lin hivernal). Remarquons que les peuplements de la classe 2 n'apparaissent
que très rarement entre le cap Lopez et l'embouchure du Congo (figure 3.26A,
B et D) et sont totalement absents plus au sud (figures 3.26F à I). La qua-
trième classe comprend les communautés côtières estivales dont l'importance
varie évidemment selon les saisons. C'est en P.S.C. qu'elle semble la mieux
représentée (campagne d'octobre 1971, figure 3.26D), l'importance prise par
les eaux guinéennes en G.S.C. conférant aux peuplements côtiers un caractère
moins néritique.

Classes 5, 6 et 7 - Avec les classes 5 et 7 nous retrouvons pour les périodes hivernales, une zonation à peu près symétrique de celle décrite à propos des classes 2, 3 et 4, pour les saisons chaudes. La classe 6 regroupe les récoltes de P.S.F. qui dans le plan I-II se situent approximativement au centre du nuage des points observations (figure 3.25). Les peuplements de P.S.F. du plateau continental apparaissent donc intermédiaires entre les gradients côte-océan de saison chaude et de saison froide, entre lesquels ils viennent s'intercaler au niveau de la classe 5 et des classes 2, 3 et 4 (figures 3.26B et E). On peut interpréter les classes 5 et 7 comme marquant l'opposition, en période hivernale, entre les peuplements néritiques externes (où dominent Calanoides carinatus) et les peuplements néritiques côtiers avec Pseudodiaptomus serricaudatus, Paracalanus scotti, etc.. Ces deux classes sont les plus fortement caractérisées au cours des tirages successifs.

3.6. CYCLE SAISONNIER DES POPULATIONS ZOOPLANCTONIQUES AU LARGE DE POINTE-NOIRE ET DANS LA PARTIE S-E DU GOLFE DE GUINEE ; ESSAI DE SYNTHESE

A partir des trois ensembles de données que nous venons d'analyser (station côtière, radiale de Pointe-Noire (RPN) et campagnes du N.O. ANDRE NIZERY), nous pouvons tenter, pour conclure cette troisième partie, de brosser un tableau synthétique des saisons écologiques telles qu'elles sont révélées par les variations du zooplancton, et plus précisément des copépodes, au large de la côte congolaise, et dans la mesure du possible, dans la partie sud-orientale du golfe de Guinée.

Partant du découpage hydroclimatologique saisonnier exposé dans la première partie, nous examinerons les caractéristiques des peuplements, en liaison avec l'environnement.

Auparavant rappelons ici brièvement les résultats les plus élaborés auxquels nous sommes parvenus, concernant la partition en 9 classes des peuplements zooplanctoniques de la station côtière et celle en 7 classes des peuplements de copépodes des 15 campagnes de l'ANDRE NIZERY :

Peuplements zooplanctoniques de la station côtière (données quantitatives sur les copépodes et divers taxons à la station côtière)

- classe 1 : peuplements hivernaux, essentiellement de G.S.F.
- classe 2 : peuplements de fin de P.S.F. et du milieu (juillet) de G.S.F. ; ils semblent correspondre au vieillissement des écosystèmes hivernaux, de P.S.F. et du début de G.S.F.
- classes 3 et 4 : peuplements de P.S.C., correspondant, de la classe 3 à la classe 4, au renforcement des conditions saisonnières de P.S.C.
- classes 5 à 8 : peuplements de G.S.C., correspondant, de la classe 5 à la classe 8, au renforcement des conditions estivales (importance croissante des eaux guinéennes).
- classe 9 : peuplements de transition saison froide-saison chaude (P.S.F.- G.S.C. et G.S.F.- P.S.C.).

Peuplements de copépodes des campagnes de l'ANDRE NIZERY (données qualitatives concernant seulement les copépodes)

- classe 1 : peuplements océaniques pérennes.
- classe 2 : peuplements estivaux de la zone néritique externe au sud du cap Lopez.
- classe 3 : peuplements estivaux de la zone néritique externe au nord du cap Lopez.
- classe 4 : peuplements estivaux de la zone néritique interne.
- classe 5 : peuplements hivernaux de la zone néritique externe.
- classe 6 : peuplements de P.S.F. ("eaux de la thermocline").
- classe 7 : peuplements hivernaux de la zone néritique interne.

3.6.1. Grande Saison Chaude (G.S.C.)

Station côtière : il ressort de l'analyse de l'année moyenne que les peuplements de G.S.C. culminent entre la mi-janvier et la fin mars

(figure 3.1). L'examen des années individuelles fait toutefois apparaître une grande variabilité inter-annuelle (cf. première partie et figure 3.10).

D'autre part, la dispersion des points récoltes de la G.S.C. 1974 dans l'analyse de la série quotidienne, est à relier à l'instabilité des conditions de milieu au cours d'une même G.S.C.. En effet, les oscillations thermiques de plus ou moins grande amplitude qui s'observent presque chaque année correspondent à des variations au niveau du mélange entre les catégories d'eau, auxquelles sont inféodés des peuplements différents. C'est ainsi que nous avons interprété (cf. première partie) un refroidissement comme la conséquence d'une remontée de la thermocline : au contraire, un réchauffement correspondrait à l'arrivée d'eaux guinéennes, sur une épaisseur plus ou moins grande selon que ce réchauffement gagne ou non les couches sous-jacentes. Les "accidents", principalement des refroidissements, qui viennent perturber le déroulement de la G.S.C., retentissent presque instantanément sur les populations zooplanctoniques. La relation entre la température à 17 m et les coordonnées des points "récoltes quotidiennes" sur l'axe I (figure 3.19) apparaît presque linéaire lors des oscillations thermiques se produisant entre février et avril-mai 1974. Cette linéarité, qui évoque un mélange continu entre les différents catégories d'eau, tend à disparaître quand les eaux guinéennes chaudes envahissent toute la couche, provoquant un renouvellement prononcé des peuplements et non seulement un apport, d'importance variable, de peuplements exogènes.

Les apports terrigènes, bien que maximaux en saison chaude, ne paraissent pas contribuer autant que sur la côte ivoirienne (BINET, 1977) à l'enrichissement trophique des eaux côtières congolaises ; aucun peuplement zooplanctonique, reflétant leur action éventuelle, n'a en tout cas pu être discerné.

L'analyse des peuplements a montré qu'il y avait lieu de considérer deux ensembles de populations. Tout d'abord celles des espèces néritiques intertropicales, présentant à la station côtière un net maximum estival, mais que leur sensibilité probable au facteur trophique fait presque totalement disparaître des eaux les plus chaudes, et les plus pauvres, constituées par la couche isotherme suprathermoclinale des eaux guinéennes (cf. première partie). L'analyse quantitative (année moyenne et série complète, figures 3.13 et 3.20) fait ressortir un groupement de ces espèces au pôle estival de l'axe I (facteur thermique) : Centropages furcatus, Onychororycaeus

giesbrechti, Temora stulifera, Paracalanus aculeatus, Oncaeа venusta, Lucifer faxonii, etc...

Un second ensemble comprend les espèces caractéristiques des eaux guinéennes dont la présence, bien que très typique des saisons chaudes, est loin d'être permanente en G.S.C. à la station côtière. Ce sont ces espèces, dont l'abondance reste toujours modeste (et pour lesquelles n'ont été définis que deux états, présence ou absence, dans le tableau 3.1), qui apparaissent au pôle estival de l'axe I dans l'analyse semi-quantitative : principalement Undinula vulgaris, Corycaeus speciosus et Sagitta hispida. Bien entendu, nous retrouvons très proches, dans le plan factoriel 1-2, les espèces du premier ensemble (abondances cotées en trois états).

Radiale de Pointe-Noire (RPN) : dans la mesure où la présence à la côte des eaux guinéennes traduit une influence hauturière, on peut s'attendre à ce qu'elle aille de pair avec un affaiblissement du gradient côte-océan, maximum en G.S.C.. C'est effectivement ce qui ressort de l'analyse de la RPN quant à la radiale 1 de mai 1974, (année pour laquelle nous avons signalé la persistance de conditions estivales tardives), où toutes les stations situées en deçà de la flexure continentale apparaissent groupées (figure 3.22).

A l'échelle du golfe de Guinée, les populations estivales de copépodes présentent une zonation côte-large marquée. A la côte, aux populations néritiques pérennes (sans présumer de leur abondance, car nous rappelons que dans ce cas les données utilisées étaient uniquement qualitatives), s'ajoutent quelques espèces néritiques estivales telles Centropages furcatus, Farranula gracilis et Paracalanus aculeatus (classe 4 du tableau 3.5). Notons que l'absence de Undinula vulgaris ou Corycaeus speciosus tend à confirmer le caractère fugitif des transgressions d'eaux guinéennes pures jusqu'à la côte (tableau 3.4) ; rappelons à ce propos que, durant la G.S.C. 1974, nous n'avons observé à la station côtière la présence des peuplements typiques des eaux guinéennes (classe 8) que dans une trentaine de récoltes (réparties en trois périodes) sur les 110 que comportaient la saison. En fait, les populations de saison chaude les mieux caractérisées (classe 3) se rencontrent plutôt entre 50 et 100 m (cf. par exemple la figure 3.26A relative à la campagne NIZ 03-72 de mars 1972) zone que nous pouvons qualifier de "néritique externe" par opposition à une zone "néritique interne"

où nous trouvons les peuplements de la classe 4. Plus au large, la contamination des récoltes par les espèces profondes, conséquence du mode de pêche adopté, confère aux peuplements de la classe 1 un caractère plus hauturier et surtout plus permanent, mais nous y retrouvons presque toutes les espèces néritiques externes. Vers le sud (côte angolaise), les populations néritiques estivales, externes et internes, tendent à disparaître, en commençant par la côte où la G.S.C., plus fugace, est davantage perturbée par des refroidissements qu'elle ne l'est au nord de l'embouchure du Congo (figure 3.26F).

La région du cap Lopez, où le front thermohalin qui s'établit en G.S.F. (cf. première partie) constitue un écotone, conserve en G.S.C. ce caractère de zone frontière entre les populations néritiques externes du sud et celles du nord. Au nord du cap Lopez, les peuplements de la classe 2 remplacent généralement ceux de la classe 3 ; notons que les points récoltes appartenant à ces classes ne sont pas discriminés dans le plan factuel 1-2 de la figure 3.25 et c'est à la méthode des nuées dynamiques que nous devons d'avoir pu les distinguer. L'examen de la composition spécifique de chacune de ces deux classes montre que sur les 30 espèces de la classe 2, 10 sont connues pour avoir un régime carnivore (elles appartiennent aux genres Euchaeta, Candacia, Oncaea et Corycaeus) contre 4 sur les 19 espèces de la classe 3. Ainsi la plus grande richesse spécifique et la proportion plus élevée des espèces carnivores dans les récoltes de la classe 3, tendraient à montrer que nous sommes en présence, au nord du cap Lopez, d'un écosystème plus mature, plus proche du stade climacique ; rappelons que dans cette région du golfe de Guinée, où persiste toute l'année une couche isotherme chaude ($T^{\circ} > 25^{\circ}$ C) de 30 à 40 m d'épaisseur, l'amplitude des variations saisonnières est très amortie et les conditions hydrologiques sont très stables.

3.6.2. Transition G.S.C.- G.S.F.

Station côtière : bien que la répercussion sur le zooplancton de l'affaiblissement progressif des conditions estivales soit, dans le cycle moyen en semi-quantitatif, déjà sensible dès avril (figure 3.1), la transition G.S.C.- G.S.F. intervient généralement très brutalement entre la 21ème et la 23ème semaine (fin mai). En quantitatif (figure 3.11), la

transition apparaît légèrement moins brutale (semaine 20 à 23) et d'autre part se confond dans le plan I-II avec le maximum d'intensité de la P.S.F. (semaines 45-46). Du point de vue hydrologique, l'analyse du cycle moyen (annexe 1.2) révèle une transition plus progressive et légèrement plus tardive (semaines 23-24). L'étude hydrologique a montré qu'au fur et à mesure de l'approche de la G.S.F., le noyau de salinité voisine de 36 ‰ (eaux subtropicales du tableau 1.2) se rapproche à la fois de la côte et de la surface. Ces eaux, vraisemblablement venues du nord et issues du sous-courant de Lomonosov (catégorie 7 du tableau 1.3) apportent à la côte des espèces subsuperficielles du proche large (figure 3.3) telles Mecynocera clausi (19), Lucicutia flavigornis (45), Lucicutia clausi (46), Macrocalanus gracilis (63), Lubbockia squillimana (4) et Farranula rostrata (87). Leur abondance reste faible mais leur présence est très caractéristique de l'établissement de la G.S.F.. Ce sont elles qui confèrent son originalité à la transition dans l'analyse semi-quantitative, alors qu'en quantitatif cette transition se confond pendant un temps avec le refroidissement de P.S.F.. Ceci illustre la complémentarité des deux approches. Remarquons enfin que la partition par la méthode des nuées dynamiques répartit les récoltes de la transition dans les mêmes classes que celles des refroidissements de G.S.C. 1974 (classes 5 à 8).

RPN - La transition G.S.C.- G.S.F. étant, à la station côtière un phénomène très fugtif, nous n'avons pu la saisir à l'échelle du plateau continental, compte tenu de la fréquence de sortie. Seule la radiale 2, du 4/06/74, se situe approximativement à l'époque de la transition. Celle-ci apparaît alors intéresser toute la largeur du plateau, avec une intensité maximum au niveau des stations moyennes (fonds de 50-100 m, figure 3.22).

3.6.3. Grande Saison Froide (G.S.F.)

Station côtière - Dans l'année moyenne, la G.S.F. débute la 23ème semaine, (1ère de juin, figures 3.1 et 3.2), et se prolonge jusqu'à la 34ème (fin août). La tentative de partition des récoltes quotidiennes de 1974 se heurte à une grande homogénéité, comparée à la G.S.C., de ces peuplements hivernaux (figure 3.21). Cependant, les analyses de l'année moyenne, tant des conditions de milieu (annexe 1.2) que des peuplements zooplanctoniques, ont nettement mis en évidence l'existence d'une évolution au cours du dé-

roulement de la saison. La discrimination entre le début et la fin de la saison (mois de juin et d'août) est faite cette fois principalement par le second facteur, le facteur thermique n'entrant plus que pour une faible part dans la caractérisation des masses d'eau qui se succèdent au cours de la G.S.F.. Après la chute brutale de la température, indice le plus évident du début de la saison, le refroidissement se poursuit, beaucoup plus lentement, jusque fin août. C'est l'analyse semi-quantitative qui fait une nouvelle fois le mieux ressortir dans l'année moyenne, les différences faunistiques entre juin et août (figures 3.1 et 3.11). Dans les peuplements les plus néritiques de toute la G.S.F., dominant très largement Paracalanus scotti (plutôt en début de saison, cf. deuxième partie), Pseudodiaptomus serricaudatus, Oithona nana et Acartia plumosa (davantage en fin de saison). Le mois d'août se caractérise par la présence, assez sporadique et en effectif généralement réduit, de Calanoides carinatus mais surtout par la disparition, ou une abondance minimale, des principales espèces de saison chaude : Eucalanus pileatus, Centropages furcatus, Onychocorycaeus giesbrechti et Lucifer faxonii (figure 3.3). L'homogénéité, tant des conditions de milieu que des peuplements de ce mois, transparaît dans la faible dispersion des points observations (semaines 30 à 35) dans le plan factoriel I-II des figures 1.34 et 3.1 et des points T-S de la figure 1.11. Juillet, plus précisément les semaines 27 à 30 (figures 1.34 et 3.1) apparaît dans ce schéma comme une période de transition entre juin, où un flux sud dominant apporte les eaux subtropicales et la faune subsuperficiale mentionnée plus haut, et août où le flux général, qui s'est inversé, est à l'origine de la transgression vers le nord des eaux benguéléennes typiques. Rappelons (cf. § 1.4) que le changement de direction du flux dominant vers le milieu de la saison s'accompagne d'un affaiblissement de l'upwelling (ou plus exactement de la composante zonale du courant qui le génère). Si les analyses de l'année moyenne montrent qu'effectivement une évolution des peuplements se produit en juillet, elles ne parviennent pas pour autant à caractériser faunistiquement cette période, et ce sont les observations quotidiennes de 1974 qui vont nous permettre de les interpréter. Les peuplements mis en place durant la première partie de la G.S.F. (juin) tendent à "vieillir" (au sens écologique) en même temps que les sources d'enrichissement trophique. Il en va de même pour les peuplements de P.S.F. vers la fin de la saison. Les affinités entre ces deux ensembles de peuplements apparaissent dans le plan factoriel I-II de la figure 3.15 où le second facteur rappro-

che les récoltes où ils ont été observés mais c'est à la méthode des nuées dynamiques que nous devons d'avoir pu les isoler en une classe (la classe 2) indépendante.

RPN - Au large des côtes congolaises, la G.S.F. se manifeste en début de saison plus fortement au-dessus du plateau, en même temps que se renforce à proximité de la côte le gradient côte-large. Les stations de la RPN (radiale 6 du 26/07/74), par exemple) situées au niveau du talus, et au-delà, restent proches dans le plan factoriel I-II des stations de G.S.C. (radiale 1 du 13/05/74). En fin de saison, (radiale 7 du 27/08/74), les conditions hivernales intéressent toute la radiale. Le premier facteur (gradient côte-océan), opère une coupure très nette entre les peuplements les plus côtiers (en deçà de l'isobathe 50 m pour la radiale 7) et ceux situés plus au large (figures 3.22a et 3.22b).

Cette zonation, parallèlement à la côte, des peuplements néritiques hivernaux, se retrouve partout en G.S.F. au sud du cap Lopez. Dans les communautés de copépodes de la zone interne (approximativement entre la côte et les fonds de 50 m), nous retrouvons, entre autres, les quatre espèces déjà citées à propos de la station côtière : Paracalanus scotti, Pseudodiaptomus serricaudatus, Acartia plumosa et Oithona nana. Dans la zone externe, Calanoides carinatus est le plus caractéristique (cf. tableau 3.4). Au nord du cap Lopez subsistent les peuplements estivaux et leur zonation côte-large selon les trois classes signalées à propos de la G.S.C..

3.6.4. Transition G.S.F.- P.S.C.

A la station côtière, des quatre transitions intersaisonnieres, celle marquant la fin de la G.S.F. apparaît, dans toutes les analyses factorielles, à la fois comme la mieux individualisée et la plus constante dans le temps au cours de six années d'observations à la station côtière. Elle culmine généralement aux alentours de la 37ème semaine (1ère quinzaine de septembre) et c'est seulement grâce à l'analyse factorielle des données (première partie, annexe 2), qu'il nous aura été possible de retrouver dans le cycle moyen des conditions de milieu, la singularité de cette 37ème semaine. D'un point de vue hydrologique, nous avons interprété cette transition comme le résultat de l'arrivée à la station côtière d'un mélange, venu du nord,

d'eaux guinéennes et d'eaux hivernales (restes d'eaux benguéléennes entre autres). L'analyse de la radiale atteste le caractère relativement côtier de ce phénomène (radiale 9 du 12/09/74, figure 3.22) ; en effet les populations hivernales subsistent aux stations du large. Le fait qu'il s'agisse d'un renouvellement des eaux relativement localisé dans l'espace est confirmé par la possibilité d'un retour provisoire des eaux et de la faune hivernales avant que ne s'établisse définitivement la P.S.C. (par exemple durant la seconde quinzaine de septembre 1974 : figure 3.21).

La connaissance que nous avons de l'histoire de ces eaux de la transition est malheureusement insuffisante pour nous permettre d'interpréter avec certitude les peuplements très caractéristiques qu'elles abritent. Nous disposons cependant de quelques informations pour tenter de les situer dans l'histoire générale des écosystèmes pélagiques de cette région de l'Atlantique. Tout d'abord remarquons que la partition par la méthode des nuées dynamiques aboutit à classer ces peuplements dans la même classe (n° 9 de la figure 3.21) que ceux de la transition P.S.F.- G.S.C. (cf. plus loin paragraphe 3.6.6) sans qu'ils soient précédés, comme pour cette dernière, par les récoltes de la classe 2. Nous avons d'autre part noté la similitude existant entre la série chronologique des saturations sur le second axe (série quotidienne figure 3.17) et les courbes d'abondance de certains taxons rassemblés dans les groupes 7 et 8 à la fin de la seconde partie consacrée à l'autécologie. Parmi ces taxons nous trouvons le copépode Temora turbinata, le cladocère Penilia avirostris, les chaetognathes et les dolioles. Les plus fortes concentrations de ces taxons se rencontrent en G.S.F. dans une région située au sud du cap Lopez et donc à proximité d'une zone de contact entre les eaux guinéennes oligotrophes au nord du cap et les eaux subtropicales au sud (eaux du sous-courant de Lomonosov auxquelles se substituent plus ou moins en fin de saison les eaux benguéléennes venues du sud, selon le schéma classique). Ce sont ces peuplements, extraits par le second facteur, qui apparaissent à la station côtière lors des changements de masses d'eaux, mais alors qu'en janvier ils provenaient vraisemblablement de l'évolution plus ou moins locale de l'écosystème générée par la P.S.F., ils sont, en septembre, véhiculés par les eaux de mélange, après s'être formés au cours de la G.S.F. dans la zone frontale du cap Lopez. Malheureusement, seule une analyse dynamique durant la G.S.F. de l'écosystème pélagique dans cette dernière région, pourrait peut-être nous permettre de comprendre les mécanismes de formation de ces peuplements.

Tout au plus pouvons-nous supposer qu'ils constituent un stade plus âgé de l'écosystème que ceux représentés par les récoltes de la classe 2 de la figure 3.21.

3.6.5. Petite Saison Chaude (P.S.C.)

Hydrologiquement bien individualisée par les analyses factorielles (cf. annexe 1.2), la P.S.C. apparaît cependant, dans l'année moyenne, moins homogène que la G.S.C. ; elle culmine vers la 43-44ème semaine (fin octobre-début novembre). Sa caractérisation par les peuplements zooplanctoniques, moins nette, n'est opérée dans les analyses que par le 3ème facteur (figure 3.2 et 3.12). La classification des récoltes quotidiennes aboutit à deux ensembles très proches (figure 3.21) au lieu de quatre pour la G.S.C. dont nous avons eu l'occasion de signaler plus haut l'instabilité des peuplements.

Cette faible originalité faunistique de la P.S.C. se retrouve à l'échelle de toute l'aire prospectée par le ANDRE NIZERY. Par exemple, la zonation côte-large et la nature des peuplements rencontrés au cours de la campagne d'octobre 1971 au large des côtes congo-gabonaises (figure 3.26D) diffèrent assez peu de celles d'une campagne de G.S.C. (mars 1972 ; figure 3.26A). On y observe cependant une plus grande extension vers le large des peuplements de la classe 4 (nérétique interne), certainement en relation avec la plus grande stabilité des conditions de P.S.C. constatée à la station côtière.

3.6.6. Petite Saison Froide (P.S.F.) et transition P.S.F.- G.S.C.

Nous avons vu, dans la première partie, que l'intensité et la durée de la P.S.F. avaient considérablement fluctué au cours de nos années d'observations à la station côtière. Hydrologiquement, elle correspondrait à une oscillation verticale de la thermocline qui, en se rapprochant de la surface, chasserait les eaux guinéennes chaudes et à faible salinité.

Nous n'avons pas réussi à bien caractériser les peuplements de la première moitié de la saison ; c'est ainsi que la plupart des récoltes quotidiennes de décembre 1973 n'ont pu trouver place dans les 9 classes définies dans le paragraphe 3.3.4.4. Certaines de ces récoltes se rapprochent

de celles de la P.S.C., d'autres de la classe 2 (milieu de la G.S.F.). Par contre, les peuplements observés vers la fin de la saison et lors de la transition P.S.F.- G.S.C. apparaissent très typiques (tout au moins en 1974). Ils appartiennent aux mêmes classes que ceux du milieu de la G.S.F. (juillet) et de la transition G.S.F.- P.S.C. (septembre ; cf. figure 3.21). Il nous semble pourtant un peu prématuré de dire que de la classe 2 à la classe 9 nous assistons au vieillissement de l'écosystème généré par les enrichissements de la P.S.F.. Si les peuplements de la classe 2 apparaissent lors d'un affaiblissement de l'upwelling prévalant durant les saisons froides, nous rappelons que tout changement saisonnier de peuplement est à la fois le résultat de processus hydrodynamiques (renouvellement de masses d'eau) et biologiques (évolution de l'écosystème), les deux phénomènes étant à peu près impossible à discerner. Nous examinerons dans la 4ème partie la structure des divers peuplements de copépodes.

Les campagnes du ANDRE NIZERY confirment l'irrégularité de la P.S.F. et en montrent le caractère souvent local. En janvier 1971 (figure 3.26B), les conditions de P.S.F. reflétées par les peuplements de copépodes de la classe 6 (figure 3.25 et tableau 3.4) ne s'étendent, vers le nord, guère au-delà du 3ème parallèle sud. En décembre de la même année (P.S.F. 1971-1972), nous trouvons les récoltes de la classe 6 presque jusqu'au cap Lopez, tandis que dans la région congolaise (approximativement au sud de Mayumba) apparaissent les peuplements néritiques hivernaux des récoltes de la classe 7 (figure 3.26E). Encore plus au sud, sur la côte congolaise (figure 3.26H), l'intensité de cette P.S.F. devient suffisamment forte pour que nous ne trouvions plus que les classes 5 et 7. Remarquons une nouvelle fois qu'il faut voir là une conséquence de l'utilisation de données qualitatives : si effectivement nous rencontrons bien en P.S.F. des espèces hivernales typiques (telle Calanoides carinatus) leurs études autécologiques montrent que leur abondance est beaucoup plus faible qu'en G.S.F.. Nous ne pouvions attendre de données qualitatives une classification des récoltes aussi fine que pour la station côtière. Il nous aura cependant été possible d'isoler un ensemble de récoltes (classe 6 de la figure 3.25) correspondant à la P.S.F.. Parmi les espèces de copépodes caractéristiques de cette classe, nous en retrouvons plusieurs signalées à la station côtière lors de la transition G.S.C.- G.S.F. (Acrocalanus andersoni, Lucicutia clausi, Lucicutia flavigornis, Mecynocera clausi et Oithona sp.). Dans les deux cas,

nous assistons en effet à la remontée d'espèces subsuperficielles (en même temps que la thermocline ou les eaux subtropicales se rapprochent de la surface) et avant que ne se mettent en place les populations hivernales (de P.S.D. ou G.S.F.). Notons que les espèces néritiques, telle Pseudodiop-tomus serricaudatus ou Paracalanus scotti sont absentes de la classe 6 parce que vraisemblablement chassées dans un premier temps sous l'effet de l'upwelling. Les figures 3.26E et 3.26H illustrent avec la zonation N-S (classe 6 puis au sud classes 7 et 5) le caractère spatiotemporel des phénomènes liés à la P.S.F..

3.6.7. Conclusions

On peut, à ce stade de l'étude, évoquer les points essentiels de la méthodologie de l'analyse mathématique des données, ensuite reprendre brièvement les principaux faits écologiques originaux auxquels nous sommes parvenus et enfin poser le problème de la stratégie de l'échantillonnage sur le terrain à suivre dans d'éventuelles études similaires.

3.6.7.1. Méthodologie du traitement

La complexité de l'hydroclimatologie dans la région congolaise est telle qu'il eut été impossible, sans le recours aux méthodes mathématiques d'analyse factorielle complétée par l'étude autécologique des principaux taxons, d'identifier et d'interpréter les principaux facteurs régissant le cycle saisonnier des peuplements zooplanctoniques à la station côtière. Il nous aura de plus été possible d'établir une hiérarchie entre ces facteurs.

Dans l'analyse du cycle moyen à la station côtière deux voies principales furent explorées : codage logique et comptages transformés en \log^2 .

Le codage logique nous est apparu d'une intéressante souplesse en permettant une grande finesse au niveau de l'interprétation (1). C'est

(1) - Si on s'intéresse aux relations entre espèces ou autres taxons, le codage est une excellente solution au problème des relations non linéaires largement discuté par Van GROENEWOUD (1976).

grâce à lui qu'il nous a, par exemple, été possible de caractériser faunis-

tiquement les eaux subtropicales de la transition G.S.C.- G.S.F. ou d'opposer le début (juin) et la fin (août) de la G.S.F.. En revanche, il a pour conséquence une certaine perte d'information. Ainsi un phénomène accusé mais affectant trop peu d'observations pour donner naissance à une classe donc à une variable logique particulière, sera, sinon masqué, du moins atténué. Une autre possibilité du codage logique que nous avons signalée sans y recourir (cf. paragraphe 3.5) est de permettre de confondre dans un même traitement des données purement qualitatives et des données semi-quantitatives. Enfin, nous avons montré, à propos des campagnes du ANDRE NIZERY et surtout de la RPN 1974, comment des données qualitatives (présence ou absence d'une espèce), traitées par des méthodes mathématiques appropriées, pouvaient fournir une information parfaitement suffisante pour permettre la mise en évidence de structures spatiotemporelles aussi nettement qu'à partir de données plus élaborées.

La définition d'une année moyenne peut être une nécessité d'ordre pratique, imposée par la limitation de la mémoire de l'ordinateur utilisé. Ce peut être aussi une technique, notamment dans la constitution d'un tableau de contingence, pour accroître la signification d'une observation. Le recours à la technique des points témoins permet de plus, par l'examen des années individuelles, de vérifier le groupement de ces points autour du point moyen et également de dégager des anomalies.

Grâce à la combinaison d'analyses d'inertie et de méthodes de classification (nuées dynamiques), il nous aura été possible d'analyser globalement de vastes ensembles d'observations totalement inextricables en l'absence d'une méthode d'analyse globale : série chronologique de 601 prélevements à la station côtière, 805 récoltes des campagnes du ANDRE NIZERY.

La méthode des nuées dynamiques, en plus de l'aide apportée dans l'interprétation des résultats, permet d'utiliser l'information apportée par des facteurs de rangs élevés, généralement négligés dans les méthodes habituelles.

Nous avons remarqué que, très souvent, les observations d'une même classe issue de la méthode des nuées dynamiques, avaient des projections très voisines dans le plan factoriel I-II ; il n'en est pas toujours ainsi et nous avons signalé, par exemple, l'étroite imbrication des classes 2 et 3 dans la figure 3.25.

Nous avons arbitrairement fixé à 8 le nombre des facteurs (= varia-

bles) pris en considération dans le classement des observations (= individus). Il serait intéressant de comparer les résultats obtenus en faisant varier ce nombre afin d'optimaliser les calculs, toujours très longs.

L'utilisateur d'une méthode de classification automatique encourre le risque d'obtenir des cassures totalement artificielles dans un ensemble d'observations se répartissant le long d'un gradient écologique. La permanence des classes obtenues à l'issue de chaque tirage et le nombre des éléments constituant les "formes fortes" auxquelles on aboutit à la fin des calculs, donne un critère d'appréciation des résultats. C'est ainsi que nous avons pu opposer la stabilité des peuplements hivernaux de la station côtière, à la relative variabilité de ceux de G.S.C., résultat essentiellement dû au mélange variable des masses d'eau (d'où les quatre classes estivales se répartissant le long du facteur thermique de la figure 3.15).

3.6.7.2 Résultats écologiques

Le premier résultat de notre analyse des populations zooplanctoniques est un dépassement de la description hydrologique saisonnière. L'abondance, voire simplement la présence, d'une espèce intègre les effets d'un ensemble très important de paramètres de son environnement (non seulement présent mais aussi passé) - ensemble dépassant largement le cadre de l'évolution hydrologique - pour marquer l'évolution de l'écosystème. Le problème posé par l'utilisation des abondances d'espèces zooplanctoniques se situe toujours au niveau de leur estimation *in situ*.

Outre l'intérêt présenté par le zooplancton en tant que révélateur de phénomènes hydrologiques (établissement des conditions saisonnières, intensité des saisons marines, phénomènes transitoires entre saisons, origine des catégories d'eau ...), que nous avons abondamment illustré, cette étude a montré la grande simplicité de structure, non seulement du cycle moyen, mais aussi des cycles des années individuelles, même dans le cas d'une observation quasi-quotidienne. Les premiers axes intègrent l'essentiel de l'information et nous avons vu aussi l'excellente liaison ($r = 0,87$) de l'axe I avec la température, paramètre du milieu le plus accessible et reflétant le mieux les phénomènes hydrologiques, et ce, quelle que soit la finesse de l'analyse des populations zooplanctoniques. A la station côtière, des "accidents" sur l'axe I peuvent être immédiatement rapprochés de varia-

tions thermiques. Cette étroite liaison prouve le rôle essentiel joué par les processus de mélange entre les différentes catégories d'eau dans la genèse des peuplements zooplanctoniques que nous observons. Toute perturbation du milieu se traduit ainsi par l'arrivée de populations exogènes venant se substituer, ou plus généralement s'ajouter, aux populations pré-existantes. La quasi-simultanéité de ces perturbations de l'environnement physico-chimique et de leur manifestation sur le zooplancton ne peut évidemment s'expliquer par une adaptation instantanée des populations à de nouvelles conditions, surtout en G.S.C.. Un refroidissement modéré, fréquent en cours de G.S.C., sera accompagné par l'augmentation des effectifs de certains taxons (tels Paracalanus scotti ou Oithona nana) manifestement transportés par les eaux remontées de la thermocline (corrélation élevée trouvée entre leurs effectifs et la température ; cf. deuxième partie). Un réchauffement généralisé de toute la couche pourra par contre être attribué à l'arrivée jusqu'à la côte de l'eau guinéenne et de la faune associée. Le retour à une situation moyenne, après qu'aient cessé de se manifester les effets d'une perturbation du milieu, traduit certainement davantage le retour des populations chassées ou modifiées par des apports exogènes, que la robustesse d'un peuplement permanent à l'égard des modifications de son environnement.

Alors que ce dernier facteur traduisait une action physique, quasi-instantanée du milieu sur la composition des peuplements grâce aux mélanges d'eau, le second est le résultat d'une action de l'hydroclimat sur l'écosystème à une échelle spatio-temporelle beaucoup plus vaste. Une bonne compréhension de ce facteur nécessiterait de pouvoir suivre une masse d'eau dans le temps et l'espace. Ce que nous pouvons observer depuis la station côtière n'est généralement qu'un passage de peuplements : il n'est donc pas étonnant que ce soit à l'occasion des transitions inter-saisonnieres (P.S.F.- G.S.C. et, surtout, G.S.F.- P.S.C.) ou de l'arrivée des eaux benguéléennes vers le milieu de la G.S.F. que l'action sur l'écosystème des modifications du milieu soit la plus intense ; c'est ce dont rend compte le second facteur. Mais alors que le passage relativement progressif (tout au moins en 1974) de la P.S.F. à la G.S.C., et l'existence de plusieurs classes de peuplements, individualisées par la méthode des nuées dynamiques, se succèdent dans le temps, semblent indiquer un phénomène relativement local sans importants déplacements d'eau, la transition G.S.F.- P.S.C., au contraire, est très brutale et marquée par le passage de peuplements typiques. Les analyses facto-

rielles ont, non seulement, établi l'originalité de ces peuplements, mais aussi mis en évidence indirectement des phénomènes hydrologiques jusqu'ici passés inaperçus, non seulement au niveau de l'année moyenne (on aurait alors pu craindre un artéfact avec vicariance des espèces, donc non reproductibilité) mais au niveau des années individuelles, avec une régularité remarquable. On ignore à peu près tout de l'histoire des masses d'eau passant devant Pointe-Noire et des peuplements qu'elles abritent, lors de la transition G.S.F.- P.S.C.. On peut vraisemblablement supposer que cette histoire diffère d'une année sur l'autre. Un écart, même très faible, pourrait entraîner une divergence dans l'évolution ultérieure des peuplements. Mais une telle divergence, si elle existe, est probablement d'amplitude et de durée limitée puisque l'examen ponctuel, que permet le passage à la station côtière de ces eaux, montre une reproductibilité remarquable. La grande régularité des phénomènes liés à cette transition G.S.F.- P.S.C. ne peut s'expliquer que comme une conséquence, peut-être très marginale, de phénomènes hydrologiques à très vaste échelle (disparition du front thermohalin du cap Lopez par exemple) intéressant des zones océaniques étendues, que des travaux en cours s'efforcent de reconnaître (MERLE, 1977). Il n'est pas possible de préciser l'importance et le mécanisme des phénomènes de régulation qui permettent d'absorber au niveau du zooplancton de très probables irrégularités.

Outre leurs effets immédiats sur les effectifs des principaux taxons côtiers, les changements de masses d'eau ont pour conséquence une contamination des peuplements néritiques par des taxons plus ou moins hauturiers ou subsuperficiels. Ces taxons sont généralement peu abondants et leur contribution à la biomasse planctonique des eaux côtières reste très modeste ; ils constituent cependant d'excellents révélateurs de la composante perpendiculaire à la côte des mouvements d'eau (oscillations verticales de la thermocline, transgressions d'eaux guinéennes, ...). C'est de ces peuplements que rend compte le 3ème facteur.

Si on considère l'ensemble du plateau continental, les variations saisonnières des peuplements zooplanctoniques s'accompagnent de modifications dans leur zonation côte-large. C'est en G.S.F. que la séparation entre les peuplements les plus côtiers (approximativement : entre la côte et les fonds de 50 m) et ceux du proche large (niveau du talus continental) apparaît la plus nette. Faute d'une connaissance suffisante de leur environnement, particulièrement de la production primaire, la signification écolo-

gique de la discrimination opérée par les analyses entre ces deux communautés hivernales n'apparaît pas encore clairement. Tandis qu'à proximité des côtes dominent très largement de petites espèces telles Paracalanus scotti et surtout Oithona nana nous trouvons plus au large, avec Calanoides carinatus et Eucalanus monachus, des espèces herbivores de grande taille classiquement signalées dans les upwellings tropicaux. L'individualisation de ces deux communautés pourrait remonter à la genèse des populations de Calanoides carinatus en début de G.S.F. et être liée à d'éventuels mécanismes d'enrichissement intervenant au niveau du talus (divergences, ...) et à celui de la côte (upwelling côtier).

Enfin un autre résultat des analyses et d'avoir montré que la région du cap Lopez constituait, même en dehors de la G.S.F. où s'installe le front thermohalin, une frontière entre les peuplements pérennes du nord, et ceux du sud soumis à une alternance saisonnière marquée.

3.6.7.3. Stratégie d'échantillonnage

Trois problèmes essentiels sont posés par l'organisation d'études analogues à celles que nous avons présentées, dont le but est la caractérisation d'un cycle annuel du zooplancton (l'accent étant mis plus sur la recherche des facteurs essentiels de l'environnement que sur l'étude de l'évolution de la structure des peuplements) et la caractérisation écologique de zones océaniques étendues. Nous reviendrons dans la conclusion générale sur les problèmes posés par une analyse à grande échelle d'un écosystème pélagique, mais quelques points peuvent néanmoins être d'ores et déjà soulignés.

Un premier problème a trait au nombre des taxons qui doivent être pris en compte dans l'analyse multivariable. Il est difficile d'apprécier l'information que peuvent apporter les taxons les plus rares ; cette information dépend pour une bonne part des particularités du cycle étudié. La station côtière de Pointe-Noire, en raison de la configuration de la côte et vue la largeur relativement modeste du plateau continental, est ouverte aux influences hauturières (avec les restrictions saisonnières mentionnées plus haut), qui peuvent se concrétiser par l'arrivée à la côte d'espèces subsuperficielles lors de l'établissement des upwellings (transition G.S.C.- G.S.F.), ou par l'arrivée d'espèces superficielles des eaux

chaudes du large en période estivale. Dans le cas des données quantitatives, il faut aller jusqu'au 3ème facteur pour qu'il en soit rendu compte. En éliminant des récoltes de l'ANDRE NIZERY les espèces de copépodes ayant une fréquence d'occurrence inférieure à 5 %, nous n'avons certainement fait que réduire la caractérisation de la faune hauturière profonde.

Il demeure que la prise en compte d'un nombre élevé de taxons reste un élément de succès, et l'échec de l'analyse portant sur un nombre réduit (20) de taxons pour les données de l'ANDRE NIZERY, dont le choix, il est vrai, pouvait être amélioré, ne fait qu'appuyer cette assertion. Rappelons que ces données auraient pu, après codage, être confondues dans un même traitement avec les données qualitatives.

Ce sont généralement des complexes de facteurs liés qui sont déterminants et l'étude simultanée d'un ensemble d'espèces pouvant chacune être sensible à l'un ou l'autre des facteurs élémentaires, permettra de mieux dégager ces facteurs complexes. Cela nous incite à croire que l'interprétation des résultats d'une analyse factorielle passe obligatoirement par une bonne connaissance de l'autécologie des taxons envisagés. Il existe d'autre part une certaine indépendance dans les fluctuations d'échantillonnage correspondant aux divers taxons, ce qui aura sur le plan statistique un effet stabilisateur.

Le second problème est celui relatif à la précision requise dans l'estimation de l'abondance d'un taxon, les études en présence-absence constituant un cas extrême, et les comptages "exacts" l'extrême opposé. Nous avons vu que les structures auxquelles l'information qualitative nous avait permis d'aboutir étaient, pour l'essentiel, les mêmes que celles obtenues par une analyse quantitative, que ce soit à la station côtière ou sur la radiale. Cette constatation appelle deux remarques : tout d'abord, une étude n'est jamais totalement qualitative, surtout lorsque sont établis des tableaux de contingence, si une espèce est présente dans le milieu mais rare, elle pourra apparaître ou non dans l'échantillon, puis dans le sous-échantillon, sa fréquence d'apparition étant gouvernée par sa densité moyenne dans le milieu et par son type de répartition spatiale. L'information quantitative requise pour déceler certaines finesse de structures, qu'une étude en présence-absence pourrait ne pas mettre en évidence, est malheureusement très coûteuse. Un moyen terme pourra être alors le recours à une cotation rapide d'abondance (FRONTIER, 1969 ; FRONTIER et IBANEZ, 1974 ; DEVAUX et MILLERIOUX, 1977).

Le troisième problème concerne le plan d'échantillonnage (répartition spatio-temporelle des échantillons). Nous n'envisagerons pas ici l'aspect spatial par trop complexe (cf. IBANEZ, 1976). Deux aspects de la planification sont à considérer dans le cas d'une étude dans le temps : la maille temporelle et la durée de l'étude. Les populations de zooplancton évoluent de façon relativement lente (malgré les différences sensibles entre les régions tempérées et les régions intertropicales). Il est peu probable que des changements écologiquement significatifs apparaissent d'un jour à l'autre. A une station fixe, on observe essentiellement le défilé et le mélange de masses d'eau. A ce niveau des changements rapides peuvent intervenir mais d'une année sur l'autre ces changements ne se reproduisent pas à date fixe. En cherchant à dégager une année moyenne on opère un lissage qui rend vain l'étude de structures temporelles très fines, mais par contre atténue les fluctuations aléatoires. Un échantillonnage hebdomadaire nous semble raisonnable dans une étude de cycle annuel. Utiliser une maille temporelle plus fine peut se justifier, d'un point de vue statistique afin de réduire les fluctuations d'échantillonnage, mais aussi d'un point de vue biologique, si on envisage des analyses autécologiques ou dynamiques (cycle biologique, production, ...). C'est par la multiplication des échelles d'observation que l'on parviendra à faire ressortir des faits significatifs variés. Nous avons d'autre part vu ce qu'apporte la série de récoltes quotidiennes à l'identification et à l'interprétation des divers peuplements et des facteurs régissant leurs fluctuations saisonnières à la station côtière.

En ce qui concerne la durée de l'étude, même si la reproductibilité d'une année sur l'autre est dans notre exemple relativement frappante, des anomalies ont pu être signalées. Il serait donc imprudent qu'une étude de cette sorte soit brève, par exemple limitée à une seule année. Si un choix devait être fait, nous suggérions plutôt d'accroître la maille temporelle ou de diminuer la précision de l'analyse des récoltes (jusqu'à la présence-absence) et d'étendre l'étude à plusieurs années.

TABLEAU 3.1

Liste des taxons pris en compte dans l'analyse de la station côtière

CODE	NOMBRE DE PRÉSENCES	EFFECTIF MOYEN G.S.C.	EFFECTIF MOYEN G.S.F.	EFFECTIF MOYEN P.S.C.	CODAGE LOGIQUE		
					1	2	3
Nannocalanus minor	1	97	3,6	0,4	3,3	0	>0
Calanoides carinatus	2	78	0,2	27	0,3	0	>0
Neocalanus gracilis	3	9	0	0,3	0,4	0	>0
Undinula vulgaris	4	43	3,5	0	0,2	0	>0
Eucalanus pileatus	9	525	430	30	250	<100	100 - 400
Eucalanus monachus	10	99	2,1	5,3	1,1	0	>0
Acrocalanus andersoni	13	49	1,3	0,5	0,8	0	>0
Paracalanus scotti	16	595	2200	21000	7100	<700	700 - 12000
Paracalanus parvus	15	580	2400	900	2100	<450	450 - 4000
Paracalanus aculeatus	14	304	55	1,7	18	0	>0 - 100
Calocalanus pavo	17	44	1,2	1,1	1,8	0	>0
Mecynocera clausi	19	121	4,6	1,3	2,8	0	>0
Clausocalanus spp.	88	284	12	7,8	17	0	>0
Euchaeta marina	25	8	0,3	0	0,3	0	>0
Euchaeta paraconcinna	24	20	0,6	0	0,5	0	>0
Euchaeta spp. juvéniles	99	220	11	2,3	9,9	0	>0
Diaixis hibernica	34	102	0,3	20	3,1	0	>0 - 30
Centropages furcatus	35	401	250	2,4	40	0	>0 - 170
Centropages chierchiae	36	465	190	45	82	0	>0 - 300
Pseudodiaptomus serricaudatus	38	596	230	1500	440	<350	350 - 1000
Temora stylifera	40	383	170	7,3	15	0	>0 - 100
Temora turbinata	39	506	490	29	86	<25	25 - 700
Temoropia mayumbaensis	41	9	0	0,4	0	0	>0
Lucicutia flavigornis	45	51	0	2,8	0,4	0	>0
Lucicutia clausi	46	27	0,5	1,9	0,7	0	>0
Pontella gabonensis	100	18	1,9	0,7	1,0	0	>0
Labidocera scotti	52	153	13	0,9	0,7	0	>0 - 25
Acartia plumosa	56	587	200	1700	800	<450	450 - 1750
Acartia danae	55	103	8,3	0	3,7	0	>0
Oithona nana	57	596	1700	25000	4900	<1000	1000 - 11500
Oithona plumifera	58	539	230	63	210	0	>0
Oithona simplex	101	228	23	28	2,7	0	>0 - 25
Oithona sp.	61	308	45	67	7,7	0	>0 - 50
Microsetella spp.	62	274	35	7,6	2,8	0	>0
Macrosetella gracilis	63	9	0,4	0,6	0,9	0	>0
Euterpinia acutifrons	65	599	1800	3100	2300	<3000	>3000
Clytemnestra sp.	66	74	3,9	1,1	0,6	0	>0
Oncaea curta	67	386	35	75	29	0	>0 - 65
Oncaea venusta	70	355	73	6,9	2,7	0	>0

Tableau 3.1 (suite)

Liste des taxons pris en compte dans l'analyse de la station côtière	CODE	NOMBRE DE PRÉSENCES	EFFECTIF MOYEN G.S.C.	EFFECTIF MOYEN G.S.F.	EFFECTIF MOYEN P.S.C.	CODAGE LOGIQUE		
						1	2	3
<i>Oncae mediterranea</i>	68	335	14	19	7,4	0	>0	
<i>Oncae media</i>	73	73	4,5	0	1,5	0	>0	
<i>Lubbockia squillimana</i>	74	63	0,6	3,0	0,9	0	>0	
<i>Corycaeus speciosus</i>	78	32	1,2	0	1,0	0	>0	
<i>Onychocorycaeus giesbrechti</i>	83	428	610	6,8	170	0	>0 - 170	>170
<i>Ditrichocorycaeus africanus</i>	85	595	2000	1200	1700	<1500	>1500	
<i>Farranula gracilis</i>	86	97	7,7	0,9	4,3	0	>0	
<i>Farranula rostrata</i>	87	16	0,3	1,1	0	0	>0	
<i>Saphirella sp.</i>	91	553	330	390	370	< 50	50 - 600	>600
DIVERS								
Méduses	102	531	89	160	78	< 50	50 - 600	>600
Siphonophores	103	322	20	20	23	< 25	25 - 100	>100
Cténophores	104	283	4,7	45	12	< 25	25 - 100	>100
Annélides	105	486	24	96	30	< 25	25 - 200	>200
Total chaetognathes	96	592	1100	1400	750	<1200	>1200	
Larves actinotroques	106	68	0,5	2,3	2,9	0	>0	
<i>Penilia</i> sp.	95	335	150	71	2,2	< 25	25 - 1000	>1000
<i>Evadne</i> sp.	98	55	4,4	0,4	0,5	0	>0	
Ostracodes	94	540	470	150	93	0	>0	
Mysidacés	107	224	3,5	15	9,2	0	0 - 100	>100
<i>Lucifer faxonii</i> (zoés)	108	419	410	3,8	58	0	>0 - 300	>300
<i>Lucifer faxonii</i> (mysis)	109	261	83	1,6	6,3	0	>0 - 300	>300
<i>Lucifer faxonii</i> (mastigopus)	110	133	16	1,0	0,6	0	>0	
<i>Lucifer faxonii</i> (adultes)	111	239	27	0,9	2,9	0	>0 - 25	>25
<i>Lucifer faxonii</i> (total)	93	424	570	4,1	60	0	>0 - 200	>200
Nauplii (copépodes)	92	526	380	260	700	0	>0	
Larves de décapodes	112	532	170	58	220	<100	>100	
Zoés de brachyures	113	442	47	4,3	75	< 50	>50	
Mégalopes de brachyures	114	87	2,7	0,6	1,2	0	>0	
Larves de stomatopodes	115	14	0,8	0	0,5	0	>0	
Appendiculaires	97	586	2900	620	2200	<700	700 - 3400	>3400
Dolioles	116	248	12	31	1,0	25	25 - 300	>300
Oeufs de poisson	117	88	2,5	0,4	1,9	0	>0	
Larves de poisson	118	270	7,5	2,0	9,2	0	>0	
<i>Sagitta enflata</i>	119	259	32	2,5	8,0	0	>0	
<i>Sagitta tenuis-friderici</i>	120	582	110	270	170	<100	100 - 400	>400
<i>Sagitta hispida</i>	121	27	1,5	0,3	0	0	>0	
<i>Sagitta</i> sp. juvéniles	122	590	830	940	540	<300	>300	
<i>Krohnitta pacifica</i>	123	74	3,2	0,5	2,5	0	>0	

Radiales n°	1 (11)	2 (8)	3 (10)	4 (10)	5 (10)	6 (11)	7 (10)	8 (11)	9 (11)	10 (11)	11 (11)
Axe I	0,83	0,67	0,63	0,71	0,83	0,96	1,67	0,52	0,85	0,87	0,74
Axe II	3,53	0,32	0,30	0,29	0,34	0,59	1,02	0,58	0,28	0,39	0,40
Fond (m)	W (11)	30 (11)	40 (9)	50 (10)	60 - 70 (11)	80 (9)	90 - 105 (11)	106 - 110 (9)	111 - 120 (11)	121 - 300 (10)	300 (7)
Axe I	3,43	1,51	1,13	0,36	0,24	0,16	0,21	0,36	0,50	0,37	0,92
Axe II	0,31	0,51	0,83	1,02	0,92	0,86	0,67	1,00	0,69	0,70	1,87

TABLEAU 3.2 - Contribution moyenne en % des récoltes aux axes (nombre de récoltes entre parenthèses).

La contribution à l'axe I est maximum pour la radiale 7, en fin de G.S.F. où le contraste entre les peuplements néritiques côtiers et ceux du large est le plus accentué. Ce sont les radiales 1 et 7 qui contribuent le plus à la définition de l'axe II et marque ainsi le maximum de l'opposition saisonnière saison chaude-saison froide. Les contributions moyennes des récoltes selon les distances à la côte (= profondeur) montrent que le gradient côte-large est surtout intense en-deçà des fonds de 50 m tandis que l'amplitude des variations saisonnières est la plus forte entre 40 et 80 m ainsi qu'au-delà des accores (enrichissements probables au niveau des accores conduisant en saison froide à l'apparition de peuplements possédant des affinités néritiques).

TABLEAU 3.3

Liste des taxons examinés dans les récoltes de la RPN 1974 et des campagnes du ANDRE NIZERY

COPEPODES

	CODE D'IDENTIFICATION	RPN 1974			ANDRE NIZERY	
		EFFECTIF MOYEN PAR RECOLTE	FREQUENCE (%) DANS LES 118 RECOLTES	UTILISATION ANALYSES	FREQUENCE (%) DANS LES 805 RECOLTES	UTILISATION ANALYSES
<i>Nannocalanus minor</i>	1	84,2	52,5	+	78,9	+
<i>Calanoides carinatus</i>	2	1287,6	83,9	+	36,4	+
<i>Neocalanus gracilis</i>	3	16,7	35,6	+	37,6	+
<i>Undinula vulgaris</i>	4	16,0	16,1	+	54,4	+
<i>Eucalanus elongatus</i>	5	1,9	8,5	+	8,7	+
<i>Eucalanus attenuatus</i>	6	9,7	21,2	+	33,0	+
<i>Eucalanus crassus</i>	7	3,6	13,6	+	11,4	+
<i>Eucalanus subtenuis</i>	8	18,1	33,1	+	56,8	+
<i>Eucalanus pileatus</i>	9	576,4	86,4	+	94,3	+
<i>Eucalanus monachus</i>	10	776,3	79,7	+	72,9	+
<i>Rhincalanus cornutus</i>	11	9,4	18,6	+	38,4	+
<i>Acrocalanus longicornis</i>	12	1,7	5,9	+	30,3	+
<i>Acrocalanus andersoni</i>	13	13,6	34,7	+	48,6	+
<i>Paracalanus aculeatus</i>	14	633,8	78,8	+	85,0	+
<i>Paracalanus parvus</i>	15	276,9	95,8	+	96,5	+
<i>Paracalanus scotti</i>	16	3811,3	85,6	+	24,7	+
<i>Calocalanus contractus</i>					3,0	
<i>Calocalanus pavo</i>	17	11,0	31,4	+	43,4	+
<i>Ischnocalanus plumulosus</i>	18				7,2	+
<i>Mecynocera clausi</i>	19	43,7	48,3	+	49,2	+
<i>Clausocalanus spp.</i>	88	1235,1	89,8	+	-	
<i>Aetideus armatus</i>	20				5,7	+
<i>Euaetideus giesbrechti</i>	21	20,6	50,0	+	39,4	+
<i>Aetideopsis sp.</i>		0,5	0,8		3,0	
<i>Chiridius armatus</i>					0,4	
<i>Chiridius poppei</i>		0,1	0,8		1,2	
<i>Gaetanus latifrons</i>					0,1	
<i>Gaetanus minor</i>	22	0,8	3,4		6,2	+
<i>Gaidius tenuis</i>					0,1	
<i>Euchirella pulchra</i>		0,2	0,8		1,9	
<i>Euchirella rostrata</i>		0,3	1,7		0,2	
<i>Euchirella curticauda</i>					0,1	

TABLEAU 3.3 (suite)

COPEPODES	CODE D'IDENTIFICATION	RPN 1974			ANDRE NIZERY	
		EFFECTIF MOYEN PAR RECOLTE	FREQUENCE (%) DANS LES 118 RECOLTES	UTILISATION ANALYSES	FREQUENCE (%) DANS LES 805 RECOLTES	UTILISATION ANALYSES
<i>Paivella inaciae</i>	23	16,0	33,9	+	14,3	+
<i>Undeuchaeta plumosa</i>					0,4	
<i>Undeuchaeta major</i>					0,1	
<i>Euchaeta paraconcinna</i>	24	140,5	84,7	+	66,6	+
<i>Euchaeta marina</i>	25	18,5	10,2	+	30,4	+
<i>Euchaeta acuta</i>	26				2,7	+
<i>Euchaeta hebes</i>	89	30,2	40,7	+	33,3	
<i>Euchaeta pubera</i>					0,6	
<i>Euchaeta media</i>					0,6	
<i>Euchaeta gracilis</i>					1,2	
<i>Phaenna spinifera</i>					2,6	
<i>Xanthocalanus minor</i>		0,8	4,2		0,5	
<i>Xanthocalanus agilis</i>		0,3	1,7		1,1	
<i>Undinella sp.</i>					0,1	
<i>Scottocalanus securifrons</i>					1,1	
<i>Scottocalanus persecans</i>					0,9	
<i>Scottocalanus helaenae</i>					0,7	
<i>Lophothrix latipes</i>					0,1	
<i>Scaphocalanus curtus</i>	27	28,6	50,8	+	40,2	+
<i>Scaphocalanus echinatus</i>		1,0	2,5		2,7	
<i>Scolecithricella tenuipes</i>	28	11,4	23,7	+	18,8	+
<i>Scolecithricella ctenopus</i>	29	14,7	46,6	+	39,1	+
<i>Scolecithricella tenuisserrata</i>	30	11,2	31,4	+	24,1	+
<i>Scolecithricella abyssalis</i>	31	0,4	2,5		7,3	
<i>Scolecithricella dentata</i>					3,2	
<i>Scolecithricella profonda</i>		0,1	0,8		1,4	
<i>Scolecithrix bradyi</i>	32	7,6	29,7	+	21,7	+
<i>Scolecithrix danae</i>	33	3,7	11,0	+	39,9	+
<i>Diaixis hibernica</i>	34	279,6	56,8	+	36,0	+
<i>Centropages furcatus</i>	35	66,0	51,7	+	65,7	+
<i>Centropages chierchiaae</i>	36	778,2	85,6	+	63,0	+
<i>Centropages violaceus</i>	37				16,3	+

TABLEAU 3.3 (suite)

COPEPODES	CODE D'IDENTIFICATION	RPN 1974			ANDRE NIZERY	
		EFFECTIF MOYEN PAR RECOLTE	FREQUENCE (%) DANS LES 118 RECOLTES	UTILISATION ANALYSES	FREQUENCE (%) DANS LES 805 RECOLTES	UTILISATION ANALYSES
<i>Centropages bradyi</i>					0,2	
<i>Pseudodiaptomus serricaudatus</i>	38	243,4	54,2	+	19,3	+
<i>Temora turbinata</i>	39	798,9	94,9	+	79,5	+
<i>Temora stylifera</i>	40	606,8	91,5	+	92,3	+
<i>Temoropia mayumbaensis</i>	41	23,1	39,0	+	40,9	+
<i>Pleuromamma xiphias</i>	42				6,2	+
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	43	8,2	19,5	+	20,1	+
<i>Pleuromamma abdominalis f. eden.</i>					4,5	
<i>Pleuromamma gracilis</i>	44	147,1	57,6	+	41,1	+
<i>Metridia brevicauda</i>		1,5	1,7			
<i>Lucicutia flavigornis</i>	45	101,1	75,4	+	64,2	+
<i>Lucicutia gemina</i>		0,5	2,5		2,7	
<i>Lucicutia clausi</i>	46	81,6	54,2	+	48,3	+
<i>Lucicutia gaussae</i>	47	1,3	5,9		11,1	+
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	48	14,4	35,6	+	26,1	+
<i>Heterorhabdus spinifrons</i>		0,3	1,7		1,1	
<i>Heterostylites longicornis</i>					0,2	
<i>Haloptilus oxycephalus</i>	90	1,8	11,0	+	3,0	
<i>Haloptilus spinifrons</i>					1,0	
<i>Haloptilus longicornis</i>	49	12,1	34,7	+	37,0	+
<i>Haloptilus mucronatus</i>		0,2	0,8		3,0	
<i>Centraugaptilus rattrayi</i>					0,1	
<i>Arietellus aculeatus</i>					0,4	
<i>Arietellus plumifera</i>					0,1	
<i>Paracandacia simplex</i>		1,0	6,8		4,2	
<i>Candacia curta</i>	50	5,7	22,0	+	36,5	+
<i>Candacia pachydactyla</i>	51	0,3	1,7		9,6	
<i>Candacia varicans</i>		0,2	0,8		1,6	
<i>Candacia bipinnata</i>		0,5	1,7		3,1	
<i>Candacia tenuimana</i>					0,1	
<i>Pontella gabonensis</i>	100	0,2	0,8		1,6	
<i>Pontella securifrons</i>					0,1	

TABLEAU 3.3 (suite)

COPEPODES	CODE D'IDENTIFICATION	RPN 1974		ANDRE NIZERY	
		EFFECTIF MOYEN PAR RECOLTE	FREQUENCE (%) DANS LES 118 RECOLTES	UTILISATION ANALYSES	FREQUENCE (%) DANS LES 805 RECOLTES
<i>Labidocera nerii</i>					0,5
<i>Labidocera acutifrons</i>		0,3	0,8		1,6
<i>Labidocera scotti</i>	52	1,9	4,2		5,1
<i>Pontellina plumata</i>	53				10,3
<i>Pontellopsis brevis</i>	54	0,3	1,7		5,1
<i>Acartia danae</i>	55	20,6	37,3	+	69,1
<i>Acartia plumosa</i>	56	819,4	89,8	+	46,0
<i>Oithona nana</i>	57	3129,2	83,9	+	43,7
<i>Oithona simplex</i>	101	1,0	3,4		1,9
<i>Oithona plumifera</i>	58	1753,8	97,5	+	95,3
<i>Oithona setigera</i>	59				32,0
<i>Oithona robusta</i>	60				17,0
<i>Oithona sp.</i>	61	36,3	23,7	+	8,6
<i>Microsetella sp.</i>	62	27,1	57,6	+	64,1
<i>Macrosetella gracilis</i>	63	6,4	22,0	+	51,1
<i>Miracia efferata</i>	64	1,7	1,7		7,5
<i>Euterpina acutifrons</i>	65	4900,4	99,2	+	69,3
<i>Clytemnestra sp.</i>	66	8,5	25,4	+	61,4
<i>Oncaea curta</i>	67	378,6	94,1	+	78,5
<i>Oncaea minuta</i>		29,0	38,1		1,7
<i>Oncaea dentipes</i>					0,2
<i>Oncaea subtilis</i>					0,5
<i>Oncaea mediterranea minor</i>	68	267,3	90,7	+	79,3
<i>Oncaea mediterranea major</i>	69				70,4
<i>Oncaea venusta minor</i>	70	692,4	83,9	+	95,4
<i>Oncaea venusta major</i>	71				28,4
<i>Oncaea conifera</i>	72	77,0	61,9	+	70,3
<i>Oncaea media</i>	73	16,2	16,1	+	36,3
<i>Lubbockia squillimana</i>	74	39,9	67,8	+	62,7
<i>Lubbockia aculeata</i>					0,9
<i>Pachos punctatum</i>					1,0
<i>Sapphirina metallina</i>	75				5,8

TABLEAU 3.3 (suite)

COPEPODES	CODE D'IDENTIFICATION	RPN 1974			ANDRE NIZERY	
		EFFECTIF MOYEN PAR RECOLTE	FREQUENCE (%) DANS LES 118 RECOLTES	UTILISATION ANALYSES	FREQUENCE (%) DANS LES 805 RECOLTES	UTILISATION ANALYSES
<i>Sapphirina nigromaculata</i>	76				6,2	+
<i>Sapphirina intestinata</i>					0,4	
<i>Sapphirina sali</i>					0,1	
<i>Sapphirina scarlata</i>					1,5	
<i>Sapphirina ovatolenceolata</i>					1,0	
<i>Sapphirina gemma</i>					0,7	
<i>Sapphirina angusta</i>		0,1	0,8		2,5	
<i>Sapphirina darwinii</i>					0,9	
<i>Sapphirina auronitens</i>					1,7	
<i>Copilia mirabilis</i>	77	0,5	4,2		26,1	+
<i>Copilia quadrata</i>					2,0	
<i>Corycaeus C. speciosus</i>	78	9,4	22,9	+	64,0	+
<i>Corycaeus C. clausi</i>	79				12,2	+
<i>Corycaeus A. limbatus</i>	80	5,8	25,4	+	21,2	+
<i>Corycaeus A. flaccus</i>	81	2,6	14,4	+	13,2	+
<i>Corycaeus U. furcifer</i>	82	26,5	52,5	+	36,1	+
<i>Corycaeus O. giesbrechti</i>	83	215,3	86,4	+	92,5	+
<i>Corycaeus O. latus</i>	84	0,1	0,8		13,2	
<i>Corycaeus D. africanus</i>	85	1785,4	94,1	+	76,1	+
<i>Farranula gracilis</i>	86	22,4	20,3	+	68,4	+
<i>Farranula rostrata</i>	87	18,1	41,5	+	36,5	+
<i>Saphirella sp.</i>	91	14,3	17,8	+	4,7	
Esp. B		4,5	6,8		1,9	
AUTRES TAXONS						
<i>Nauplii de copépodes</i>	92					
<i>Lucifer faxoni (total)</i>	93					
<i>Ostracodes</i>	94					
<i>Penilia avirostris</i>	95					
<i>Chaetognathes</i>	96					
<i>Appendiculaires</i>	97					
<i>Evadne spp.</i>	98					

<u>Calanoides carinatus</u>		<u>Temora stylifera</u> : femelles
<u>Undinula vulgaris</u> : femelles		mâles
	mâles	copépodites C1, C2 et C3
	juvéniles	copépodites C4 et C5
<u>Eucalanus pileatus</u>		<u>Pleuromamma abdominalis</u>
<u>Eucalanus monachus</u>		<u>Acartia plumosa</u> : adultes
<u>Paracalanus parvus</u>		juvéniles
<u>Paracalanus scotti</u>		mâles
<u>Clausocalanus spp</u>		<u>Oncaea media</u>
<u>Euchaeta paraconcinna</u> : adultes		<u>Oithona nana</u>
<u>Euchaeta spp</u> juvéniles		<u>Farranula gracilis</u>
<u>Centropages furcatus</u> : femelles		Total copépodes
	mâles	<u>Penilia avirostris</u>
	juvéniles	<u>Evadne sp.</u>
<u>Centropages chierchiae</u> : femelles		Total des ostracodes
	mâles	<u>Lucifer faxonii</u> : zoés
	juvéniles	mysis
<u>Pseudodiaptomus serricaudatus</u> : femelles		mastigopus et adultes
	mâles	Appendiculaires : Oikopleuridae
	juvéniles	Fritillariidae
<u>Temora turbinata</u> : femelles		
	mâles	
	juvéniles	

TABLEAU 3.4 - Liste des variables quantitatives utilisées dans l'analyse des récoltes de l'ANDRE NIZERY (45 variables ou 27, après regroupement des catégories à l'intérieur de chaque taxon).

TABLEAU 3.5

Espèces de copépodes dont la fréquence d'occurrence dans chaque classe de récoltes issue de la partition par la méthode des nuées dynamiques excède d'au moins 10 % la fréquence dans l'ensemble des 805 récoltes du ANDRE NIZERY (classements selon les valeurs décroissantes de cette différence).

Classe 1 : 206 prélevements ; 146 espèces

Scaphocalanus curtus	84,0 %
Scolecithrix danae	84,0
Rhincalanus cornutus	80,1
Pleuromamma gracilis	83,5
Temoropia mayumbaensis	81,6
Euaetideus giesbrechti	77,2
Heterorhabdus papilliger	64,1
Macrosetella gracilis	89,3
Neocalanus gracilis	74,3
Eucalanus attenuatus	70,9
Oncaeа media	70,9
C. Urocorycaeus furcifer	70,9
Oithona setigera	65,0
Euchaeta marina	62,6
Pleuromamma abdominalis	52,9
Haloptilus longicornis	68,0
Undinula vulgaris	84,5
Calocalanus pavo	73,8
Lucicutia flavidornis	94,7
C. Corycaeus speciosus	93,7
Oncaeа conifera	97,1
C. Agetus limbatus	48,5
Farranula gracilis	94,2
Eucalanus subtenuis	80,6
Acrocalanus longicornis	54,4
Lubbockia squillimana	86,9
Scolecithrix bradyi	43,7
Nannocalanus minor	99,5
Euchaeta hebes	54,4
Oncaeа curta	99,0

Classe 1 (suite)

Oncaeа mediterranea f. major	91,7 %
Scolecithricella ctenopus	59,7
Candacia curta	56,8
Microsetella sp.	83,0
Scolecithricella tenuipes	35,9
Acartia danae	86,4
Copilia mirabilis	43,2
Scolecithricella tenuiserrata	41,7
Lucicutia gaussae	27,7
Oithona robusta	33,5
Oncaeа venusta f. major	43,7
Euchaeta paraconcinna	80,6
Pontellina plumata	24,3
Aetideus armatus	18,9
Centropages violaceus	29,6
Eucalanus monachus	85,0
Paracalanus aculeatus	97,1
Acrocalanus andersoni	59,2
Mecynocera clausi	60,7
Gaetanus minor	17,5
Diaixis hibernica	57,8
Pleuromamma abdominalis f. edent.	15,5
Oncaeа mediterranea f. minor	90,8
Scolecithricella abyssalis	17,5
Pleuromamma xiphias	16,5
Candacia pachydactila	19,9
Miracia efferata	17,5

TABLEAU 3.5 (suite)

Classe 2 : 61 prélevements ; 99 espèces

<i>Acrocalanus longicornis</i>	82,0 %
<i>Undinula vulgaris</i>	91,8
<i>Calocalanus pavo</i>	80,3
<i>Macrocalanus gracilis</i>	86,9
<i>Centropages furcatus</i>	95,1
<i>Farranula gracilis</i>	98,4
<i>C. Corycaeus speciosus</i>	93,4
<i>Haloptilus longicornis</i>	65,6
<i>Candacia curta</i>	63,9
<i>Paivella inaciae</i>	39,3
<i>Euchaeta paraconcinna</i>	91,8
<i>Lucicutia clausi</i>	73,8
<i>Scolecithricella ctenopus</i>	60,7
<i>Candacia pachydactyla</i>	29,5
<i>Oithona robusta</i>	37,7
<i>Acrocalanus andersoni</i>	68,9
<i>Lucicutia flavigornis</i>	83,6
<i>Oithona setigera</i>	50,8
<i>Nannocalanus minor</i>	96,7
<i>Centropages violaceus</i>	32,8
<i>Pontellina plumata</i>	26,2
<i>Oncaea mediterranea f. major</i>	86,9
<i>Lubbockia squillimana</i>	78,7
<i>C. Agetus limbatus</i>	37,7
<i>Euaetideus giesbrechti</i>	52,5
<i>Temora turbinata</i>	91,8
<i>Scolecithrix danae</i>	49,2
<i>Copilia mirabilis</i>	36,1
<i>C. Onychocorycaeus latus</i>	23,0
<i>Paracalanus aculeatus</i>	95,1

Classe 3 : 119 prélevements,; 101 espèces

<i>Undinula vulgaris</i>	87,4 %
<i>Eucalanus subtenuis</i>	89,1
<i>C. Corycaeus speciosus</i>	93,3
<i>Acartia danae</i>	97,5
<i>Clytemnestra sp.</i>	89,9
<i>Euchaeta marina</i>	57,1
<i>Farranula gracilis</i>	92,4
<i>Euchaeta paraconcinna</i>	89,9
<i>Acrocalanus andersoni</i>	68,1
<i>Mecynocera clausi</i>	67,2
<i>Nannocalanus minor</i>	95,0
<i>Oncaea mediterranea f. minor</i>	95,0
<i>Macrosetella gracilis</i>	67,2
<i>Copilia mirabilis</i>	42,0
<i>Diaixis hibernica</i>	51,3
<i>Scolecithrix danae</i>	52,1
<i>Paracalanus aculeatus</i>	95,0
<i>Lucicutia clausi</i>	58,0
<i>Microsetella sp.</i>	74,8

Classe 4 : 114 prélevements ; 83 espèces

<i>Centropages furcatus</i>	94,7
<i>Centropages chierchiai</i>	88,6
<i>Pseudodiaptomus serricaudatus</i>	42,1
<i>Paracalanus scotti</i>	44,7
<i>Farranula gracilis</i>	88,6
<i>Euterpina acutifrons</i>	88,6
<i>C. Ditrichocorycaeus africanus</i>	94,7
<i>Acartia plumosa</i>	63,2
<i>Temora turbinata</i>	94,7
<i>Labidocera scotti</i>	18,4
<i>Paracalanus aculeatus</i>	97,4
<i>C. Onychocorycaeus latus</i>	25,4

TABLEAU 3.5 (suite)

Classe 5 : 127 prélevements ; 124 espèces

Calanoides carinatus	74,8 %
Temoropia myumbaensis	78,0
Neocalanus gracilis	70,1
Scaphocalanus curtus	73,2
Pleuromamma gracilis	74,0
Euchaeta hebes	64,6
Centropages chierchiaae	94,5
Scolecithricella tenuipes	49,6
Eucalanus monachus	98,4
C. Urocorycaeus furcifer	59,8
Oncaea conifera	92,9
Euaetideus giesbrechti	59,8
Euterpina acutifrons	88,2
Scolecithricella ctenopus	57,5
Oithona nana	60,6
Oncaea mediterranea f. major	87,4
C. Ditrichocorycaeus africanus	92,9
Pleuromamma abdominalis	34,6
Hererorhabdus papilliger	40,2
Oncaea venusta f. major	42,5
Eucalanus crassus	23,6
Scolecithrix bradyi	33,1
Lucicutia flavigornis	75,6
Oncaea curta	89,0

Classe 6 : 94 prélevements ; 101 espèces

Diaixis hibernica	67,0
Lucicutia clausi	79,8
Mecynocera clausi	77,7

Classe 6 (suite)

Eucalanus monachus	100,0 %
Centropages chierchiaae	89,4
Acartia plumosa	69,1
Centropages furcatus	87,2
Acrocalanus andersoni	70,2
Temora turbinata	97,9
Euterpina acutifrons	86,2
Acartia danae	84,0
C. Ditrichocorycaeus africanus	91,5
Eucalanus crassus	25,5
Lucicutia flavigornis	77,7
C. Corycaeus clausi	24,5
Oithona sp.	21,3
Eucalanus subtenuis	67,0
C. Agetus flaccus	23,4

Classe 7 : 84 prélevements ; 85 espèces

Pseudodiaptomus serricaudatus	75,0
Paracalanus scotti	77,4
Oithona nana	92,0
Acartia plumosa	90,5
Calanoides carinatus	76,2
Centropages chierchiaae	92,9
Euterpina acutifrons	96,4
Diaixis hibernica	43,1
C. Ditrichocorycaeus africanus	98,8
Sapphirella sp.	21,4
Temora turbinata	92,9
Oncaea curta	90,5

Q U A T R I E M E P A R T I E

ANALYSE STRUCTURELLE DES COMMUNAUTES
DE COPEPODES

4.1. INTRODUCTION

L'étude des communautés écologiques peut être envisagée à travers celle de leurs divers éléments (espèces par exemple ; cf. analyses autéco- logiques de la troisième partie). Le biologiste peut toutefois souhaiter considérer la communauté comme un tout. Le "comportement" de l'entité ainsi définie serait la résultante des comportements individuels de ses compo- sants, de leurs interactions réciproques et de l'action des divers facteurs du milieu. Une telle approche de la dynamique d'une communauté, fondée sur l'analyse exhaustive de ses constituants, apparaît dans la pratique comme dif- ficilement réalisable. On est alors conduit à rechercher certaines proprié- tés mesurables (aussi facilement que possible) susceptibles de caractériser globalement la complexité structurelle d'une communauté (maturité, stabilité, efficience, aspects trophodynamiques, ...) en permettant des comparaisons fructueuses avec d'autres communautés, dans le temps et l'espace. Il est en fait impossible d'appréhender totalement une communauté si on la définit comme l'ensemble des organismes vivants existant dans un milieu (pélagique marin par exemple) et en un lieu bien déterminé. On est donc conduit à ne considérer qu'un "segment" de l'écosystème, généralement une groupe taxono- mique ou taxicénose (ou taxocénose), pour nous les copépodes pélagiques dont les représentants occupent les principaux niveaux trophiques du sous-écosys- tème pélagique.

Il n'est nullement certain que la structure des populations de copé- podes soit un reflet fidèle de celle des communautés planctoniques dans leur ensemble. MARGALEF (1968) a cependant constaté que les indices de diversité calculés pour différents groupes planctoniques étaient assez bien corrélés

entre eux. Nous verrons dans quelle mesure la diversité d'une population de copépodes dont le nombre d'espèces est réduit artificiellement peut être représentative de la population intégrale. Les engins de pêche opèrent d'ailleurs cette sélection en ne retenant pas les plus petites formes, adultes ou jévéniiles, ou celles de grande taille, plus rapides (par exemple on ne peut s'attendre à un échantillonnage satisfaisant des populations bathy-pélagiques par un filet WP2).

4.2. DEFINITION DE LA DIVERSITE

Malgré tout l'intérêt porté depuis une vingtaine d'années par les écologistes à la notion de diversité, aucune définition précise n'a pu en être donnée. La diversité a essentiellement été définie par les indices qui servaient à la mesurer et dont le choix par les auteurs dépendait surtout de leur adéquation aux études entreprises (PEET, 1974). Considérant la multiplicité des interprétations et significations qui lui étaient données, HURLBERT (1971) en conclut que la diversité, en tant que telle, n'existe pas et n'était qu'un "non concept". Cet auteur a même suggéré d'abandonner ce terme. Il suffit d'ailleurs de considérer l'abondance et le raffinement mathématique sans cesse croissant des indices proposés pour mesurer la diversité, dont on trouvera des revues détaillées dans TRAVERS (1971), HEIP et ENGELS (1974), etc... pour être convaincu des difficultés que présente la quantification de ce concept. Pour HILL (1973), le désespoir affiché par HURLBERT est malgré tout prématuré et, quand la diversité est définie avec soin, selon une notation appropriée, elle peut être sans équivoque, comme n'importe quel autre paramètre écologique.

Généralement, en écologie, la diversité est exprimée relativement à l'espèce (diversité spécifique) mais tout autre niveau de la hiérarchie systématique (générique etc...) pourra être utilisé (PIELOU, 1969, 1974). Vouloir regrouper un certain nombre d'individus (et dans le cas d'une communauté végétale le comptage des individus peut devenir impossible) en une même espèce, revient à leur attribuer à tous un rôle équivalent au sein de la communauté. Ainsi quand on considère les représentants d'une espèce de copépodes, on envisage à la fois les femelles, les mâles et les stades juvéniles, ces derniers étant plus ou moins sélectionnés en fonction de leur taille par les engins de capture ; les plus jeunes stades copépodites seront ainsi très sous-échantillonés tandis que les stades nauplii seront pratiquement absents.

quement ignorés (sans même faire intervenir les difficultés d'identification).

Si l'on souhaite étendre la mesure de la diversité à l'ensemble d'une communauté pélagique, on est rapidement contraint de rechercher une représentation de l'espèce plus significative d'un point de vue structure de la communauté, que le nombre de ses représentants. Certains auteurs ont suggéré diverses modifications des indices existants pour tenir compte de la variabilité intraspécifique. WILM (1968) puis DICKMAN (1968) et TIMONIN (1971) ont proposé la biomasse relative mais, selon DICKMAN (1968), c'est seulement lorsque la diversité est définie en terme de productivité relative que le "succès" et l'importance d'une espèce au sein d'une communauté sont les mieux représentés. On a aussi cherché à donner à la diversité une base non taxonomique (AUCLAIR et GOFF, 1971). On peut ainsi considérer diverses adaptations écologiques, la physiologie, le régime alimentaire..., ces attributs pouvant être considérés globalement et servir à mesurer une diversité écologiques.

WHITTAKER, cité par PEET (1974), distingue trois niveaux dans la diversité :

- 1° - La diversité alpha qui est la diversité existant à l'intérieur d'une communauté ; c'est elle dont il sera surtout question ici.
- 2° - La diversité bêta qui se définit à partir des modifications dans la composition spécifique le long de gradients dans l'environnement (gradient côte-large par exemple dans le cas des radiales ou éventuellement gradient temporel lors d'une évolution des conditions de milieu).
- 3° - La diversité gamma qui est la diversité existant dans une aire géographique et peut donc être considérée comme composée des diversités alpha et bêta.

Ces trois formes ne sont pas toujours aisément distinguables dans la réalité.

Une des propriétés venant le plus immédiatement à l'esprit, quand on cherche à caractériser une communauté, est le nombre d'espèces qui peuvent y être dénombrées. La diversité spécifique sera ainsi d'autant plus importante que ce nombre S d'espèces (que nous appellerons "richesse spécifique")

sera élevé. Dans la réalité la valeur de S ne pourra jamais être connue avec exactitude et sera forcément sous-estimée ; une distinction devra être établie entre la richesse spécifique mesurée sur une collection, contenant un nombre limité d'individus, et celle relative à une aire géographique, d'extension variable. Dans l'étude d'une communauté pélagique, telle que celle des copépodes, viendront s'ajouter d'autres difficultés dues aux imperfections des techniques de prélèvement en mer et de sous-échantillonnage en laboratoire. En milieu pélagique fluctuant et instable, nous ne pourrons ainsi disposer que d'une estimation ponctuelle à la fois dans le temps et l'espace et relative à un volume estimé.

Des difficultés apparaissent rapidement si l'on s'en tient à cette définition sommaire de la diversité (dont nous verrons cependant plus loin l'intérêt). Elles deviennent évidentes quand nous cherchons à comparer entre elles deux communautés possédant une même richesse spécifique : un individu pris au hasard dans l'une d'elle pourra avoir une probabilité plus (ou moins) élevée d'appartenir à une espèce déterminée, que dans l'autre. On est ainsi conduit à considérer aussi les modalités de la répartition des individus entre les espèces et à rechercher un indice intégrant cette notion, l'"evenness" des anglo-saxons (PIELOU, 1966), et la richesse spécifique. SANDERS (1968) résume ainsi ce double aspect de la diversité "one of the major feature of animal communities is their diversity that is the number of species present and their numerical composition".

On peut aussi rechercher les lois mathématiques régissant la distribution des effectifs spécifiques à l'intérieur d'une même communauté. Nous verrons comment, au moyen des diagrammes rang-fréquence, nous pouvons ainsi tenter de caractériser structurellement des communautés.

De très nombreuses formules mathématiques, plus ou moins raffinées, ont été proposées pour calculer un indice de diversité tenant compte de la dualité exposée plus haut. Ils ont été appelés indices d'hétérogénéité. PIELOU (1974) se demande, sans trouver de réponse, si la perte d'information résultant de la combinaison de ces deux propriétés de la diversité est compensée par la simplification due à l'emploi d'un seul indice. Nous utiliserons l'un de ceux les plus communément mentionnés dans la littérature, calculé à l'aide de la formule SHANNON et WEAVER (1963), dérivée de la théorie de l'information. L'usage de cet indice a le mérite de ne faire aucune superposition concernant une distribution sous-jacente.

Après avoir considéré la richesse spécifique seule puis sa combinaison avec l'*"evenness"* en un concept d'hétérogénéité, on a cherché à quantifier l'*"evenness"*. Nous emploierons ce terme plutôt que celui d'*"équitabilité"* (LLOYD et GHELARDI, 1964) qui se réfère en fait à l'*"evenness"* d'une distribution standard théorique : celle de Mc ARTHUR (TRAVERS, 1971 ; PEET, 1974).

4.3. RICHESSE SPECIFIQUE

4.3.1. Définition et estimation

Nous avons vu que malgré la simplicité apparente de ce concept, il était très difficile d'en fournir une définition à cause de la dépendance qui existait entre le nombre d'espèces, S, et la taille, N, de l'échantillon.

Plusieurs tentatives ont été faites pour rechercher des indices de richesse spécifique indépendants de N. Toutes presupposent l'existence d'une relation fonctionnelle entre N et S, certains paramètres de cette relation étant utilisés comme indice. Il faut alors admettre que la relation entre N et S est effectivement connue et qu'elle reste constante pour toutes les populations étudiées (PEET, 1974). Nous citerons dans cette catégorie l'indice $d = S - I / \ln N$ de MARGALEF et le paramètre α de FISHER et al. (1943) qui ont suggéré que les effectifs des individus appartenant aux différentes espèces d'une communauté formaient une série logarithmique, dont la généralité reste évidemment à prouver. La sommation des termes de la série donne la relation $S = \alpha \ln (1 + N/\alpha)$ où α est une constante utilisée comme indice.

Les deux suppositions préalables que nous avons faites plus haut concernant l'usage de ce type d'indice n'étant généralement pas satisfaites, nous avons simplement utilisé une estimation de S faite à partir de nos échantillons, plus précisément du sous-échantillon utilisé pour le comptage. Cette approche est d'ailleurs considérée par certains auteurs, cités par PEET (1974), comme une des meilleures mesures de la richesse spécifique, malgré le manque d'élégance théorique de S.

En ce qui nous concerne, le principal intérêt de l'indice S provient de la rapidité de sa mesure, qu'autorise une bonne connaissance de la faune. Un des principaux handicaps des études écologiques du zooplancton marin reste la lenteur des dépouillements. De simples données qualitatives dont peut

résulter la mesure de S , sont susceptibles de fournir une information suffisante pour qu'elle puisse être exploitée fructueusement par l'analyse multivariable (cf. troisième partie).

Les utilisateurs de l'indice S ont essayé d'éliminer les difficultés dans la comparaison de communautés, résultant des variations dans la taille de N . SANDERS (1968), à l'aide de sa méthode de raréfaction, a ainsi cherché à calculer l'espérance mathématique du nombre d'espèces $E(S)$, pour chaque échantillon, supposé ramené à une taille standard. Cette méthode permet en outre de tracer des courbes de $E(S)$ en fonction de N (dont la valeur est modifiée artificiellement), qui sont caractéristiques d'un échantillon donné. HURLBERT (1971) propose une méthode mathématique pour calculer $E(S)$ dans un sous-échantillon de taille n tiré d'un échantillon de taille N où cohabitent S espèces :

$$E(S) = \sum_{i=1}^S \left[1 - \left(\frac{C_{N-N_i}^n}{C_N^n} \right) \right]$$

N_i = effectif de la i ème espèce dans l'échantillon

C_N^n (ou $\binom{N}{n}$ chez les anglo-saxons) = nombre de combinaisons de N termes, n à n .

Les valeurs trouvées pour $E(S)$ par la méthode de SANDERS excèderont toujours celles auxquelles on parvient par le calcul des probabilités (SIMBERLOFF, 1972).

PEET (1974) a montré les erreurs que l'on pouvait commettre quand on cherchait à comparer des échantillons où les proportions des espèces étaient très différentes.

Nous n'avons pas, quant à nous, fait usage de ces raffinements mathématiques dont l'intérêt n'apparaît pas évident. D'autre part, nécessitant des comptages spécifiques précis il nous font perdre le bénéfice de la rapidité d'acquisition de S .

Un certain nombre d'espèces n'ont été représentées dans les parties aliquotes examinées que par un seul individu, particulièrement en période estivale. Pour tenir compte du caractère fortuit de la présence de ces espèces dans nos sous-échantillons, nous avons distingué du nombre total, S , des espèces de copépodes présentes, un nombre S' des espèces possédant plus

d'un représentant. Remarquons que la différence $S - S'$ peut constituer une première appréciation très grossière de l' "evenness".

4.3.2. Richesse spécifique des communautés de la station côtière

La durée et l'intensité des saisons hydrologiques ayant considérablement varié au cours des six années d'observation (cf. première partie) on peut s'attendre à n'observer, au cours de l'année moyenne, que des variations saisonnières très amorties, particulièrement en période d'inter-saison. C'est à peu près ce que montre le graphique de l'évolution de S , figure 4.1. Un minimum fugace et brutal de la richesse spécifique est observée fin juillet, début août (G.S.F.) suivi d'une remontée progressive au cours des petites saisons (non distinguables entre elles), jusqu'aux valeurs les plus élevées de la G.S.C.. L'évolution de S' (figure 4.1), par contre, est nettement plus intéressante en individualisant les deux grandes saisons tout aussi nettement que le font les facteurs hydrologiques : cependant la séparation entre les petites saisons n'apparaît pas plus que pour S . La comparaison des deux courbes relatives à S et S' montre que la persistance d'une richesse spécifique élevée en début de G.S.F. est due aux espèces les plus faiblement représentées. Ceci peut s'expliquer par l'estompage des intersaisons, inhérent à la création d'une année moyenne, ou encore par l'inertie dont font preuve les espèces de saison chaude lors du refroidissement des eaux. En fait, la chute brutale de S' début juin laisse supposer une autre explication ; l'examen de la composition qualitative des peuplements en cette période de l'année montre la présence d'espèces océaniques inhabituelles en milieu aussi néritique (cf. § 3.3). Elles traduisent l'arrivée à la côte d'eaux subsuperficielles (les eaux subtropicales) du proche large à la faveur de l'upwelling de saison froide. A partir de la fin juillet ces influences océaniques s'affaiblissent malgré la persistance et même le renforcement du refroidissement : c'est l'époque de l'arrivée des eaux benguélennes où se rencontrent les plus fortes dominances spécifiques.

L'évolution des valeurs de S et S' (relatives à un prélèvement hebdomadaire moyen) au cours de la période de prélèvements quotidiens, suit à peu près le même schéma que pour l'année moyenne (figure 4.2). Là aussi les effets saisonniers sont beaucoup mieux mis en évidence par la courbe S' alors qu'ils sont très atténus sur la courbe S . Les différences les plus fortes entre S et S' correspondent au début des petite et grande saison.

froides ainsi qu'au refroidissement intervenu en février-mars au cours de la G.S.C. 1974.

L'interprétation que nous avons proposée pour le troisième facteur issu de l'analyse en composantes principales de la série des récoltes quotidiennes (cf. § 3.3.4.2.2) trouve une confirmation dans la corrélation existant entre S et les saturations sur l'axe III : $r = 0,36$ (pour 304 couples de valeurs) (cf. tableau 4.1). En effet, les influences hauturières subsuperficielles se traduisent généralement à la côte par une augmentation de la richesse spécifique.

Les différences constatées, au cours des six années, dans l'intensité et la durée du réchauffement (ou du refroidissement) durant les grandes saisons sont reflétées par des différences concomitantes de la richesse spécifique. Ainsi la comparaison des G.S.C. fait apparaître un déficit très significatif, de la richesse spécifique en 1972 et 1973, années où l'été austral fut nettement moins chaud et l'influence des eaux hauturières superficielles chaudes (= eaux guinéennes) réduite.

4.3.3. Evolution de la richesse spécifique le long de la RPN

Nos estimations de la richesse spécifique ont été faites à partir d'une fraction d'un échantillon ponctuel. Une augmentation de la taille de cet échantillon, en accroissant le volume filtré par répétition des traits aurait vraisemblablement peu d'influence sur les valeurs trouvées pour S. Par contre l'extension progressive vers le large, le long de la RPN, de l'aire étudiée, en cumulant les espèces nouvelles trouvées à chaque station de plus en plus éloignée de la côte, fait apparaître une évolution intéressante de S (figure 4.3). Nous obtenons ainsi des spectres de richesse spécifique comparables aux spectres de diversité de MARGALEF. En saison chaude, l'accroissement de S, que nous noterons S^* , rapide à proximité de la côte, ralentit progressivement vers le large (radiale du 13/05/74). Au début de la G.S.F., l'augmentation de S^* est d'abord plus rapide qu'en saison chaude, puis à partir des fonds de 50-60 m la richesse spécifique, tout en continuant à croître, reste inférieure à celle de mai. L'enrichissement en espèces, dû à l'arrivée à la côte des eaux à forte salinité (eaux subtropicales) que nous avions déjà constatée à la station côtière en début de G.S.F., intéresse donc en fait toute une bande côtière s'étendant jusqu'aux lignes de sonde des

50-60 m. Plus au large, le refoulement vers l'ouest des eaux guinéennes a pour conséquence un affaiblissement de la croissance de S*. En fin de G.S.F. (fin août), l'appauvrissement en espèces est général et intéresse tout le plateau continental alors envahi par les eaux benguéennes.

Remarquons que nous trouvons à propos de ces courbes les trois formes de diversité définies par WHITTAKER. La diversité α serait représentée par la richesse spécifique en un point (elle n'apparaît en fait figure 4.3 qu'à la station côtière, station n° 1 de la RPN) ; la diversité β devrait être liée à la pente des courbes entre deux stations consécutives et enfin la diversité γ correspondrait au nombre maximum d'espèces auquel on parvient après exploration complète d'une radiale (point extrême atteint par les courbes à la plus grande distance à la côte).

4.3.4. Richesse spécifique à l'échelle de toute l'aire étudiée

Nous rappellerons ici pour mémoire les richesses spécifiques (de type α) des classes de peuplements définies à l'issue de l'analyse des 804 récoltes du ANDRE NIZERY, après élimination des espèces ayant une fréquence d'occurrence inférieure à 5 %, (cf. tableau 3.4). Avec 146 espèces en saison chaude et 124 en saison froide, les communautés du large, soumises à des fluctuations saisonnières amorties et dont les strates sont mélangés dans les pêches verticales, sont, comme on pouvait s'y attendre, les plus diversifiées, tandis que la richesse spécifique des eaux côtières variant peu selon la saison (83 et 85 espèces) est plus faible.

4.4. DIVERSITE SPECIFIQUE

4.4.1. Définitions et calcul : choix d'un indice

Nous avons vu que pour exprimer la diversité spécifique, nous avions retenu l'indice de SHANNON, H' , dérivé de la théorie de l'information et le plus couramment utilisé dans la littérature :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

avec p_i = proportion de la ième espèce, d'effectif n_i , relativement à l'effectif total N , ($p_i = n_i/N$).

H' est ici exprimée en bits par individu (d'autres bases de logarithme sont parfois employées, ce qui correspond seulement à un changement d'unité) et mesure la "quantité d'incertitude" qui existe en ce qui concerne l'espèce quand on prend au hasard un individu dans une communauté. Il n'y a, à priori, aucune raison particulière d'exprimer la diversité en terme d'information ou d'incertitude et on a proposé de remplacer H' par $\text{antilog}_2 H'$ qui représenterait le nombre minimum d'espèces, dans ce cas équiréparties, susceptibles de fournir la diversité H' observée.

Avant d'appliquer cet indice à l'étude de nos communautés de copépodes, nous allons brièvement examiner ses propriétés et justifier notre choix.

Des expressions de la diversité autres que celle de SHANNON, reliées elles aussi à l'abondance relative des espèces, ont été proposées. On a pu penser à des mesures statistiques de la dispersion des effectifs spécifiques, telle que la déviation standard ; en fait celle-ci serait une très mauvaise mesure parce que donnant trop de poids aux effectifs les plus éloignés de la moyenne (et donc essentiellement aux espèces rares). L'indice de SIMPSON (1949),

$$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (\text{cas d'une population infinie})$$

est aussi assez couramment utilisé. Il exprime la probabilité que deux individus, sélectionnés au hasard, appartiennent à la même espèce après que le premier individu ait été replacé dans l'échantillon. S'il n'a pas été replacé l'expression devient :

$$\lambda = \frac{n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)}$$

Les deux expressions deviennent équivalentes pour des effectifs élevés. PIELOU (1974), comparant cet indice avec celui de SHANNON, conclut en faveur de H' . Ce dernier est en effet le seul à pouvoir permettre de décomposer la diversité en plusieurs composantes, même si celles-ci ne sont pas indépendantes. Supposons que les éléments d'une communauté soient classés selon deux niveaux, générique (G) et spécifique (S) de la hiérarchie taxonomique. La diversité totale H' (G.S.) sera égale à la somme des diversités générique $H'(G)$ et spécifiques à l'intérieur de chaque genre, $H'_G(S)$.

Une des principales difficultés dans le calcul de H' provient de l'usage des p_i , estimés par les rapports n_i/N dans l'échantillon. En toute rigueur la formule de SHANNON ne devrait être appliquée qu'à des populations infinies. Si nos prélevements étaient traités comme des collections particulières et non comme des échantillons d'un plus vaste ensemble, nous devrions utiliser l'indice H donné par la formule de BRILLOUIN :

$$H = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{n_1! n_2! \dots n_i!}$$

Pour des n_i suffisamment grands l'approximation de STIRLING, dans le calcul des factorielles, fait tendre H très vite vers H' . Par exemple, nous trouvons pour un peuplement de fin de P.S.C. 1 973, avec $N = 1\ 233$ et $S = 23$, $H = 3,256$ et $H' = 3,309$. Cette différence dépend évidemment de S mais aussi de l'"evenness"; c'est ainsi que dans le cas d'une distribution équiprobable (diversité maximale) nous aurions $H_{\max} = 4,408$ et $H'_{\max} = 4,524$, donc une différence relativement élevée.

PIELOU (1974) préconise l'usage de H de préférence à H' en reprochant à ce dernier d'être totalement indépendant de N . A partir de deux exemples théoriques, PEET (1974) illustre les résultats divergents auxquels on peut aboutir en utilisant les indices H et H' pour comparer des diversités de deux collections et conclut au contraire que H' constitue une meilleure mesure de l'hétérogénéité d'une communauté.

4.4.2. Variabilité et précision de l'estimation de H'

Les p_i étant l'objet de variations stochastiques, il est donc théoriquement possible d'en étudier les conséquences sur l'estimation des H' . Des formules ont été proposées par divers auteurs pour calculer son espérance mathématique $E(H')$ et sa variance, var H' , et pour comparer des diversités entre elles (HUTCHESON, 1970)

$$E(H') = - \sum p_i \ln p_i - \frac{S-1}{2N} + \frac{1 - \sum p_i^{-1}}{12N^2} + \dots$$

$$\text{var } H' = \frac{\sum p_i \ln^2 p_i - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} + \frac{S-1}{2N^2} + \dots$$

La correction du biais introduit par l'usage des rapports n_i/N est rendue possible à l'aide de la formule donnant $E(H')$; en fait ce biais demeure minime compte-tenu des valeurs que nous avons données à N , (généralement supérieures à 1 000). Ces formules font d'autre part intervenir le nombre d'espèces, S , qui ne peut jamais être connu avec précision, ce qui limite considérablement leurs applications dans le domaine écologique. Enfin, il a été montré empiriquement (FRONTIER, 1972) que la variabilité des résultats de comptages de zooplancton obéissait à des lois statistiques complexes différentes de celles sur laquelle reposent ces formules.

H' est relativement indépendant de la taille de l'échantillon (à condition que celui-ci ne soit pas trop petit, c'est-à-dire que les estimations des n_i soient acceptables (cf. FRONTIER, 1972)). Sa valeur est principalement affectée par les espèces d'importance relative moyenne, les espèces rares (responsables de la différence $S - S'$ commentée plus haut) sont à peu près sans effet. La fonction $p \log_2 p$ atteint sa valeur maximum pour $p = \frac{1}{e} = 0,368$ (e = base des logarithmes naturels), et sa réponse aux variations de p n'est sensible que pour des valeurs éloignées de ce maximum. Une conséquence pratique du manque de sensibilité de H' à l'égard de la composante S , est qu'il est possible d'atteindre une valeur de H' égale à 90 % de sa valeur réelle dans l'échantillon, en ne considérant que 50 % environ des espèces les plus abondantes. SAGER et HASLER (1969) ont constaté, pour des peuplements de phytoplancton lacustre, que, au-delà des 10 ou 15 espèces les plus fréquentes, l'introduction de nouvelles espèces dans les calculs, restait sans effet sur la valeur de H' .

Enfin, ajoutons qu'une grande précision sur les p_i n'est pas nécessaire. DEVAUX et MILLEROUX (1977) ont récemment montré que de simples estimations rapides des abondances spécifiques à l'aide d'une cotation d'abondance, donnaient des valeurs de H' très voisines de celles obtenues après un dénombrément précis.

4.4.3. Evolution saisonnière de H' à la station côtière

Nous allons, comme pour S, considérer tout d'abord l'année moyenne 1969-1974. Les valeurs hebdomadaires moyennes pouvaient être obtenues de deux façons : soit en faisant la moyenne pour chaque semaine des différentes valeurs trouvées pour H' , soit en calculant H' pour le prélèvement hebdomadaire moyen (figure 4.4).

La diversité, tout comme la richesse spécifique, est maximale durant la G.S.C. ; on observe toutefois une différence sensible entre le premier trimestre ($3,3 < H' < 3,6$ bits par individu) et les mois d'avril-mai ($2,9 < H' < 3,2$ bits) où des refroidissements plus ou moins réguliers annoncent la G.S.F., différences que nous avons eu l'occasion de signaler à plusieurs reprises (dans la première partie et dans la troisième partie, figure 3.1 par exemple). Début juin, H' chute brutalement jusque vers 2,0 bits puis remonte en juillet avant d'atteindre fin août, sa valeur minimale de 1,6 bit. Début septembre on revient rapidement à des valeurs voisines de celles d'avril-mai. Trois valeurs de l'ordre de 2,5 bits pourraient marquer, en novembre, la P.S.F., très variable dans sa durée et son intensité d'une année à l'autre.

La série des récoltes quotidiennes permet de retrouver les grandes lignes des variations saisonnières décrites précédemment et d'envisager une étude de la variabilité à plus court terme. Sur la figure 4.5, représentant les fluctuations quotidiennes de H' , il est difficile de distinguer d'un "bruit de fond", conséquence d'une variabilité plus ou moins aléatoire (certainement d'analyse très complexe), les oscillations correspondant à des modifications importantes de communautés, sous l'effet de changements du milieu. Nous avons donc opéré un lissage de cette courbe en calculant la diversité des prélèvements hebdomadaires moyens (figure 4.6). Durant la G.S.C. 1974 les diversités restent généralement élevées et comprises entre 3 et 4 bits, à l'exception de deux périodes (février et avril) où on observe des valeurs inférieures à 3 bits : elles correspondent aux deux refroidissements importants de cette G.S.C.. Nous pouvons interpréter la forte instabilité de H' , fin février-début mars, (figure 4.5), comme une conséquence des fortes dessalures ayant alors affecté les couches superficielles. Fin mai, avec un léger retard par rapport à la saison hydrologique, la diminution rapide de la diversité est à peu près concomitante du refroidissement des eaux. Un premier minimum, de l'ordre de 1 bit, est atteint vers la mi-

juin, puis, alors que les eaux continuent à se refroidir plus lentement, H' augmente sensiblement en juillet (valeurs comprises entre 2 et 3 bits), traduisant certainement ainsi un "vieillissement" des communautés en même temps que s'affaiblit l'upwelling (cf. première partie). Avec l'arrivée en août des eaux benguéennes on retrouve des valeurs proches de 1 bit. Vers la fin de ce mois, avec le réchauffement relatif des eaux, amorcé en surface dès la mi-août par une première arrivée fugace de ces eaux très caractéristiques de début septembre (dont l'effet sur la valeur de H' est bien visible, figure 4.5), les peuplements se diversifient à nouveau jusqu'à atteindre des valeurs proches de 3 bits pendant la P.S.C.. Les diversités observées durant la P.S.F. 1973-74 sont comparables à celles des refroidissements de G.S.C. et très supérieures aux minimums hivernaux bien que le refroidissement de cette P.S.F. ait été à peu près aussi intense (figure 1.10) que ceux de G.S.F..

4.4.4. Relations de H' avec d'autres paramètres étudiés à la station côtière

4.4.4.1. Température et salinité

L'évolution saisonnière de la diversité, telle qu'elle apparaît sur les figures 4.5 et 4.6, fait présumer l'existence d'une corrélation entre H' et la température (cf. tableau 4.1), principal critère de définition des saisons hydrologiques (cf. première partie). Effectivement à la P.S.F. de décembre 1973, ainsi qu'aux upwellings passagers de février-mars et de fin avril, au cours de la G.S.C. 1974, correspondent des baisses de la diversité, mais il ne semble pas que celles-ci soient exactement proportionnelles à l'intensité du refroidissement comme nous l'avons noté précédemment. Remarquons que la richesse spécifique opposait plus nettement l'ensemble des petites saisons 1973 à la G.S.C. 1974, que ne le fait H' (cf. figure 4.2). La diminution de la diversité accompagne sans retard celle de la température quand celle-ci n'intéresse encore que la couche de fond. Mais alors que le refroidissement gagne les couches superficielles, la diversité s'élève à nouveau tout en pouvant rester instable (février 1974 où les gradients de salinité et de température fond-surface sont intenses et traduisent vraisemblablement une forte instabilité écologique du milieu). La perturbation du milieu due à l'arrivée d'eaux plus froides, les "eaux de la thermocline", pourrait éliminer certaines espèces d'eaux chaudes par affaiblissement du développement vertical des eaux guinéennes refoulées au large, mais les

apports de sels nutritifs et l'augmentation très nette de la production primaire qu'ils provoquent, ne peuvent expliquer une action aussi instantanée sur la diversité des copépodes ; le nombre total de ces derniers ne subit d'ailleurs aucune modification que l'on puisse relier à une production secondaire accrue. Ainsi que nous l'illustrerons plus haut par les diagrammes rang-fréquences, les processus de mélange d'eaux de diverses origines et des populations qu'elles abritent nous semblent constituer vraisemblablement la principale source de variation des communautés estivales. Les corrélations entre H' et la température à 17 m et à 10 m en G.S.C. sont respectivement de 0,30 et 0,25 pour 103 couples de données ; la différence entre ces deux valeurs n'est pas significative. On peut retrouver une liaison à peu près analogue entre H' et la valeur intégrée de la teneur en phosphate dissous sur toute la couche d'eau. Ainsi durant la G.S.C., toute modification des paramètres (essentiellement la température mais aussi, liées à celle-ci par les phénomènes d'upwelling, les teneurs en phosphate minéral dissous) retentit-elle quasi instantanément sur la structure des communautés de copépodes ; ceci ne peut s'expliquer que par le renouvellement plus ou moins prononcé des peuplements observés à la station en même temps qu'apparaissent des catégories d'eau différentes.

Durant la G.S.F. et cela jusque vers la moitié du mois d'août, il n'existe plus, si ce n'est au tout début de la saison, de relation nette entre les paramètres hydrologiques classiques ($T^{\circ} C$ et $S \text{ } ^{\circ}/_{\text{o}}$) et H' . Alors que les eaux continuent à se refroidir, la diversité, après être passée par un premier minimum vers la mi-juin, augmente fin juin et en juillet où elle reste comprise entre 2 et 3 bits avant de redescendre en août jusqu'à atteindre les plus faibles valeurs de l'année. La hausse des valeurs en juillet est cette fois probablement la conséquence de processus biologiques, (vieillissement de populations) sans qu'il y ait d'apports exogènes de l'importance de ceux de la G.S.C.. Nous notons, courant août, un pic brutal de quelques jours, correspondant à un léger réchauffement superficiel des eaux et à une chute de la teneur en phosphates ; nous pouvons y voir une apparition temporaire des peuplements (et des eaux qui les abritent) qui deviendront à peu près permanents durant la première quinzaine de septembre. Durant septembre, les variations de diversité accompagnent à nouveau celles de la température, montrant par là la suprématie prise à nouveau par les processus hydrodynamiques dans la genèse des populations côtières.

La diversification des peuplements de copépodes vers le milieu de la G.S.F. a été observé à plusieurs reprises (G.S.F. 1971, 1972, 1973 et 1974) alors qu'elle n'apparaît pas nettement dans l'année moyenne. Ce phénomène est la conséquence probable d'un affaiblissement de la situation d'upwelling en milieu de G.S.F., et n'est régulier ni dans le temps, tout comme par exemple le début de la G.S.F., ni dans son intensité. Nous avions déjà pu mesurer en 1967, aux stations côtières de la radiale de Pointe-Noire (BINET et DESSIER, 1972), des diversités plus faibles en juin qu'en juillet. L'absence de données pour le mois d'août nous avait vraisemblablement empêché de retrouver le second minimum dont nous venons de faire état.

4.4.4.2. Abondance totale des copépodes

Les baisses de diversité correspondent généralement à la prolifération de quelques espèces, parfois une ou deux (comme en G.S.F.), dont l'accroissement des effectifs retentit sur celui, N, de toute la communauté des copépodes. Nous pouvons effectivement observer une corrélation négative entre $(\log N)^2$ et H' dont nous avons calculé la valeur mensuelle pour la période octobre 1973 - octobre 1974. Les résultats sont résumés dans le tableau ci-dessous :

Période	$r(H', (\log N)^2)$	Période	$r(H', (\log N)^2)$
octobre 1973	- 0,15	mai 1974	- 0,89**
novembre	- 0,49*	juin	- 0,31
décembre	- 0,65**	juillet	- 0,24
janvier 1974	- 0,64**	août	- 0,68**
février	- 0,44*	septembre	- 0,49**
mars	- 0,63**	octobre	- 0,33
avril	- 0,54**	10/73-10/74	- 0,73**

valeur significative au seuil de 5 % (*) et de 1 % (**).

Nous constatons que les plus faibles corrélations (non significatives) ont été trouvées en octobre (1973 et 1974) ainsi qu'en juin et juillet 1974, où on rencontre des populations abondantes relativement diversifiées.

Le diagramme des couples $(H^*, (\log N)^2)$, figure 4.7, montre une dispersion des effectifs $(\log N)^2$ pour une valeur donnée de H^* plus grande pour de faibles valeurs de H^* et de forts effectifs de copépodes, traduisant l'instabilité des peuplements peu diversifiés. Remarquons aussi que la forme du nuage de points laisse supposer une relation non linéaire entre $(\log N)^2$ et H^* .

Au cours des autres années nous avons trouvé un coefficient de corrélation entre $(\log N)^2$ et H^* voisin de 0,70.

4.4.5. Diversité des peuplements de la RPN

Les mesures de la diversité le long de la radiale de Pointe-Noire montrent l'existence d'une évolution spatio-temporelle (figure 4.8). Uniforme en mai 1974 sur toute la largeur du plateau continental, la diversité diminue vers la côte durant la G.S.F.. Mais alors que l'accroissement de H^* vers le large est à peu près régulier sur les radiales de fin juin et juillet, il présente d'importantes irrégularités sur celles du 15 juin et de fin août. La faible diversité observée à la côte mi-juin est due à la prolifération de Paracalanus scotti tandis que celle des fonds de 50-60 m est provoquée par Euterpina acutifrons. Fin août, Oithona nana représente entre 50 et 80 % du total des copépodes aux trois premières stations de la radiale ; plus au large, sa fréquence diminue brutalement et la seconde baisse de H^* , intervenant entre 90 et 110 m, a pour origine une forte concentration de Calanoides carinatus, vraisemblablement dans les couches superficielles. Nous retrouvons ici, reflétées par H^* , les deux communautés hivernales identifiées dans la troisième partie et dont nous reparlerons dans le paragraphe 4.6. A partir de septembre nous retrouvons une situation voisine de celles de juillet ou de mai. Il semblerait donc que les observations faites sur la RPN viennent confirmer celles de la station côtière en mettant en évidence les particularités du milieu de la G.S.F., venant s'opposer au début et à la fin de la saison. Il faut certainement voir dans la permanence de diversités élevées au large les conséquences d'un mélange par les pêches verticales de peuplements plus ou moins stratifiés.

Une autre méthode préconisée par MARCALEF pour apprécier l'évolution spatiale de la diversité et de la structure des peuplements, consiste à calculer et tracer des spectres de diversité. Nous avions dans le paragraphe

4.3 calculé les spectres relatifs à la richesse spécifique, analogues à ceux de la diversité, mais possédant les inconvénients liés à l'estimation de S. En fait ces spectres de diversité sont essentiellement destinés à la mise en évidence dans l'espace de brusques changements structurels affectant une communauté homogène donnée, au niveau d'une interface par exemple dans le milieu marin. Dans le cas de la RPN, l'utilisation des spectres est critiquable car le gradient côte-océan vient se superposer à d'éventuels phénomènes de ce type et il est probable que nous aurions obtenu des spectres différents si nous étions partis des stations du large. On peut cependant admettre que dans une communauté relativement homogène ou évoluant selon un gradient côte-océan régulier, le spectre de diversité apparaîtra comme une courbe de pente à peu près constante. C'est approximativement ce que nous observons pour les radiales 1, (G.S.C.), 7 (eaux benguéennes de fin de G.S.F., excepté aux deux stations côtières pour les raisons que nous avons signalées plus haut), 8 et 9 (début septembre). Par contre, lorsque sur la radiale le gradient écologique se trouve perturbé par des phénomènes, tel l'upwelling côtier en saison froide, des irrégularités apparaîtront dans l'évolution spatiale des communautés se traduisant par des variations de pente dans les spectres. Ceci est particulièrement net en début de G.S.F. (radiale 3), avec l'arrivée à la côte et en surface des eaux subtropicales, tandis que ces variations s'atténuent vers le milieu de la saison.

4.5. LES COMPOSANTES DE LA DIVERSITE : RICHESSE SPECIFIQUE ET "EVENNESS"

4.5.1. Mesure de l'evenness

Parmi toutes les approches proposées pour mesurer la composante "evenness" de la diversité, la plus fréquemment citée consiste à calculer le rapport diversité observée sur diversité maximum possible dans le peuplement étudié. Deux formulations, V et V', de l'"evenness", convergentes pour des valeurs élevées de N, sont proposées par HURLBERT (1971) :

$$V = (D - D_{\min}) / (D_{\max} - D_{\min}) \text{ et } V' = D / D_{\max}$$

D est la valeur observée du paramètre utilisé pour mesurer la diver-

sité, D_{\max} sa valeur maximale, atteinte quand les S espèces sont en nombre égal et D_{\min} sa valeur minimale quand $S = 1$ espèce est représentée par un individu et une espèce par $N - (S - 1)$, N étant l'effectif total du peuplement. Une variante de V , appelée redondance (R) parce que directement inspirée de la théorie de l'information, a aussi été proposée (PATTEN cité par TRAVERS, 1971). On démontre aisément que $R = 1 - V$ ce qui explique la très bonne corrélation trouvée par TRAVERS (1971) entre R et une formulation V' de l'evenness.

Si on exprime D à l'aide de l'indice de SHANNON nous aurons $H'_{\max} = \log_2 S$ tandis que nous pourrons négliger H'_{\min} , compte-tenu des valeurs dont nous disposons pour N : en adoptant la notation de PIELOU (1969, 1974) nous aurons donc $J' = H' / \log_2 S$. Les rapports $2^{H'} / S$ (BUZAS et GIBSON, 1969) et $(2^H - 1) / (S - 1)$, (HEIP et ENGELS, 1974) sont des mesures similaires de l' "evenness", dérivées de H' .

Nous retrouvons à propos du terme $\log_2 S$ dans le calcul de J' , les difficultés inhérentes à l'estimation de la richesse spécifique. SHELDON (1969), après avoir examiné la dépendance existant entre le nombre d'espèces et diverses expressions de l' "evenness", conclut que cette dépendance n'est vraiment élevée que pour de faibles valeurs de S . Les comparaisons entre "evenness" ne pourront se faire que si S est suffisamment grand ou bien lorsque les effectifs N des collections seront voisins. Nous nous sommes généralement placés dans une situation respectant à peu près ces conditions.

4.5.2. Relations de H' avec ses composantes J' et S et autres expressions de l' "evenness"

La courbe d'évolution de J' (figure 4.10) présente une très grande analogie avec celle de H' (figure 4.6) ce qui nous suggère de rechercher les relations de H' avec ses composantes S et J' . Il convient auparavant d'examiner brièvement les résultats auxquels nous pouvons espérer parvenir d'après les définitions mathématiques des indices utilisés, résultats qu'il ne faudrait pas confondre avec de possibles relations d'ordre biologique encore à définir. Ainsi par exemple nous pouvons soupçonner l'existence d'une corrélation positive entre H' et S ou entre H' et J' . L'intensité de ces corrélations dépend de la distribution des indices en présence calculés

pour des échantillons provenant de différentes populations (DE BENEDICTIS, 1973).

Nous avons rassemblé dans le tableau 4.2 les coefficients de corrélation entre plusieurs séries de paramètres, dont certains seront définis plus loin, calculés pour des prélèvements de zooplancton d'origine diverse : station côtière (par saison hydrologique et pour l'ensemble de l'année de prélèvements quotidiens), RPN et Baia Farta en Angola (d'après les données de NETO et PAIVA, 1966). Les corrélations trouvées sur la série annuelle sont meilleures que celles relatives aux différentes saisons marines parce que cumulant plus nettement les effets de la définition mathématique des paramètres, et ceux des facteurs biologiques dus aux oppositions saisonnières. Nous donnons aussi figure 4.11, les diagrammes de dispersion des couples de ces paramètres pour la série des 334 récoltes quotidiennes.

La relation entre H' et le nombre d'espèces S , ou son logarithme, n'apparaît pas très bonne et semble non linéaire dans le cas de S . Une régression curvilinéaire a été notée par MONK (1967) chez les peuplements végétaux tandis que RISSER et RICE (1971) trouvaient une relation linéaire et une corrélation de 0,87 entre S et H' . TRAMER (1969), étudiant des populations d'oiseaux en cours de nidification, trouve, entre H' et $\log_2 S$, une corrélation de 0,97 alors que nos valeurs n'excèdent généralement pas 0,70. La pente de cette régression est $H'/\log_2 S = H'/H'_{max} = J'$, ce qui signifie que dans le cas des données de TRAMER l' "evenness" garde une valeur à peu près constante et que la diversité H' ne dépend pratiquement que de la seule richesse spécifique. WEBB (1974) constate que les points du diagramme de dispersion de TRAMER restent, pour la plupart, dans les limites d'une distribution de probabilité de la diversité calculée pour différentes valeurs de S selon la méthode de Monte Carlo. Par contre, les points relatifs à d'autres collections biologiques s'en éloignent passablement (particulièrement ceux concernant des peuplements de copépodes pélagiques de diverses origines). Nous voyons figure 4.11 que nos données sont elles aussi très éloignées des résultats de TRAMER ; remarquons que ces derniers ont été très nuancés par KRICHNER (1972) qui constate que la liaison entre H' et $\log_2 S$ devient beaucoup moins nette quand on considère toutes les espèces d'oiseaux, en cours de nidification ou non. EDDEN (1971) retrouve avec les données sur le phytoplancton de THORRINGTON-SMITH (1971) des résultats concordant avec les nôtres.

Ce faible effet de la richesse spécifique sur la valeur de l'indice H' avait déjà été constaté et nous avions fait remarquer que l'incorporation de nouvelles espèces, d'effectifs décroissants, devenait rapidement sans effet sur la valeur finale de H' .

La relation entre H' et J' est par contre excellente (figure 4.11(D)). Il faut cependant tenir compte de la distribution de la valeur de ces deux paramètres à travers la série de nos prélèvements. Nous avons ainsi fait figurer sur le diagramme de dispersion des points (H' , J'), figure 4.11 deux droites représentant les valeurs maximales et minimales de H' , calculées à partir de différentes valeurs de J' et des minimums et maximums absolus de S : $H'_{\max} = J' \log_2 S_{\max}$ et $H'_{\min} = J' \log_2 S_{\min}$. La dispersion des valeurs de H' n'apparaît alors réellement inférieure à ce qu'autorisait la distribution de S que pour un "evenness" supérieur à 0,5. LIE et KISKER (1970) avaient trouvé pour des populations benthiques une corrélation de - 0,91 entre la redondance R et l'indice de diversité H donné par la formule de BRILLOUIN.

Une autre façon d'apprécier la diversité spécifique relative consiste à mesurer la dominance qui peut être, selon les auteurs, soit la proportion de l'espèce la plus abondante (BERGER et PARKER, 1970) soient celles, des deux principales cumulées (Mac NAUGHTON, 1967-1968 cité par WHITTAKER, 1972, AUCLAIR et LE GOFF, 1971). C'est ce dernier indice, $D2$, que nous avons retenu. La dominance, ainsi définie, est très simple à mesurer et sa liaison avec H' particulièrement forte (tableau 4.1 et 4.2) puisque nous trouvons une corrélation de l'ordre de - 0,94 pour les différentes séries examinées. La régression de H' en fonction de $D2$ est, semble-t-il, plutôt curvilinéaire ainsi qu'il apparaît figure 4.11(C) :

$$H' = 4,44 - 0,019 D2 - 0,00016 D2^2$$

Nous retrouvons à travers la littérature plusieurs illustrations de l'effet déterminant de l'"evenness", exprimé par la dominance, sur H' (BERGER et PARKER, 1970 ; AUCLAIR et LE GOFF, 1971 ; RISSEUR et RICE, 1971).

L'indice de dominance $D2$ a été utilisé par LONGHURST (1967) pour sa simplicité de calcul ; cet auteur avait alors noté l'existence d'une bonne corrélation négative avec l'indice alpha de FISHER. La même observation avait été faite par BAINBRIDGE (1972) avec l'indice d de MARGALEF.

La quantification de l'"evenness" à l'aide d'un indice n'apporte donc guère plus d'information sur la structure de nos communautés de copépodes que l'indice de diversité H' . Avec les diagrammes rang-fréquence, nous allons disposer d'une visualisation synthétique de cette structure.

4.6. DISTRIBUTIONS D'ABONDANCE ET DIAGRAMME RANG-FREQUENCE

L'étude de la répartition des individus entre les différentes espèces d'une communauté a donné lieu à des développements empiriques et théoriques qui ont conduit à l'énoncé de lois mathématiques régissant les distributions rencontrées. La recherche de ces lois semble cependant avoir eu pour origine le développement du concept de niche écologique et l'étude de l'utilisation et du partage entre les espèces de l'hyper-espace des ressources offertes par le milieu (HUTCHINSON, 1957). Dans une communauté donnée, les espèces diffèrent par l'étendue des ressources qu'elles sont capables d'exploiter, en compétition avec d'autres espèces. Cette importance des ressources exploitées par chacune peut s'exprimer en terme de productivité, cependant, la mesure de celle-ci étant généralement difficile, on recourra souvent à un autre mode d'estimation du succès d'une espèce au sein d'une communauté, son effectif absolu ou relatif par exemple.

Un moyen simple d'aborder l'analyse de l'information que peut nous apporter une distribution d'abondance sur la structure d'une communauté, consiste à ranger les espèces par abondance décroissante puis à porter sur un diagramme en ordonnées les logarithmes des fréquences et en abscisses les rangs croissants qu'elles occupent dans la séquence (échelle arithmétique ou log, cette dernière ayant peut-être l'avantage de mieux séparer dans le diagramme les fréquences les plus élevées de la séquence qui sont aussi celles dont l'estimation est la meilleure).

Parmi les modèles de distribution d'abondance les plus couramment employés, nous citerons : le modèle log-normal de PRESTON (1948), le modèle de McARTHUR ou du "bâton brisé", les séries géométriques (= modèle de MOTOMURA) et logarithmiques de FISHER, et le modèle de MANDELBROT (in FRONTIER, 1977). Nous les examinerons rapidement ainsi que les considérations théoriques ayant conduit à leur définition (d'après les travaux de WHITTAKER, 1972, MAY, 1975 et FRONTIER, 1977).

4.6.1. Séries géométriques

Considérons une communauté contenant relativement peu d'espèces et supposons que la première espèce de la séquence des abondances décroissantes utilise une fraction k de l'hyper-espace des ressources disponibles dans le milieu, la seconde approximativement une fraction k de ce qui n'a pas été utilisé par la première et ainsi de suite. Dans ces conditions, les proportions des espèces formeront une série géométrique. Selon INAGAKI (1971) cette loi ne peut être valable que si la forme de vie et la taille des espèces en concurrence sont approximativement identiques. Elle suppose de plus, selon MAY (1975), la dominance d'un seul facteur très prépondérant.

Les proportions des S espèces sont données par la formule :
 $p_n = A \cdot x^n$ où p_n est la proportion de la $n^{\text{ième}}$, ($n = 1, 2, \dots, S$), et
 $x = 1 - k$, la raison de la série. A est une constante valant :

$$p_1/x = 1/\sum_{n=1}^{n=S} x^n \quad \text{d'où une autre expression de } p_n : p_n = p_1 \cdot x^{n-1}.$$

On utilise souvent la forme logarithmique $\log p_n = \log p_1 + (n-1) \log x$. Les log des proportions s'alignent alors selon une droite de pente $\log x$, appelée aussi constante de MOTOMURA. Le modèle de MOTOMURA est entièrement déterminé par la valeur du paramètre x puisque la distribution des fréquences relatives ne change pas si on multiplie ou si on divise tous les effectifs par un nombre quelconque, en particulier p_1 . A partir de la formule $p_n = A \cdot x^n$ nous obtenons aisément une expression de la diversité de SHANNON :

$$H' = \log(1/A) + A \log(1/x) \sum n \cdot x^n$$

4.6.2. Distribution log-normale de PRESTON

Supposons qu'augmente le nombre des espèces dans la communauté ; généralement celui des facteurs gouvernant leurs importances relatives s'accroît lui aussi. Si ces facteurs agissent en partielle indépendance, on peut s'attendre à ce que les valeurs prises par les abondances relatives des espèces tendent à former une distribution de fréquence présumée normale, devenant log-normale si nous exprimons les importances spécifiques selon une échelle logarithmique. On parvient à cette normalité des logarithmes quand on a affaire à des processus en majorité multiplicatifs (réponses exponentielles du vivant).

Alors que dans le modèle log-linéaire de MOTOMURA les log des proportions étaient distribués à intervalles égaux et réguliers de part et d'autre de leur moyenne, dans le modèle de PRESTON cette distribution se fait au hasard (DAGET, 1976). Ceci fait dire à MAY (1975) que dans le cas d'une série géométrique les proportions sont significativement moins aléatoires ("less even") et plus dans le cas d'une distribution log-normale qui reflèterait le théorème de la limite centrale de la statistique.

Quand les espèces sont classées en octave (intervalle correspondant à une unité dans lequel le nombre des espèces double de valeur par rapport au précédent), l'octave modal contiendra le plus grand nombre d'espèces. Cette distribution en octaves peut s'exprimer par :

$$S_r = S_0 e^{-(a R)^2}$$

où S_r est le nombre d'espèces dans un octave quelconque, distant de R octaves de l'octave contenant S_0 espèces et a est une constante. Nous donnons figure 4.12A quelques exemples de diagrammes rang-fréquence relatifs à des communautés fictives suivant des lois log-normales.

4.6.3. Distribution du "bâton brisé" de McARTHUR

Si nous admettons que les limites entre les hyper-volumes spécifiques de l'hyper-espace des ressources sont aléatoires, les fréquences des espèces sont alors données par la formule :

$$p_n = N/S \sum_{i=1}^{i=S+1-n} \frac{1}{S-i+1}$$

où S est le nombre total des espèces de l'échantillon contenant N individus, n la position dans la séquence de l'espèce ayant une proportion p_n . Alors que les séries géométriques pouvaient s'interpréter comme un cas limite atteint par les communautés où se développaient de fortes dominances, la distribution de McARTHUR, à l'opposé, serait approchée par des groupes stables, ayant une densité de peuplement constante, sans dominance ni concurrence inter-spécifique nettes (figure 4.12B).

La distribution de McARTHUR pourrait s'interpréter comme le stade de

stabilité maximale atteint par une communauté. La disparité entre les différentes proportions spécifiques serait alors minimale, et la diversité maximale (inférieure dans ce cas à la diversité maximale théorique, $\log S$, d'une collection de S objets, considérée comme impossible pour une communauté biologique). Ces considérations ont conduit LLOYD et GHELARDI (1954) à calculer les diversités relatives à une série de lois de MCARTHUR et à les utiliser ensuite comme référence pour le calcul de l'équitabilité.

4.6.4. Modèle de MANDELBROT (FRONTIER, 1977)

Tout autre est l'origine du modèle de MANDELBROT, développé d'abord en linguistique pour tenter d'analyser mathématiquement les diagrammes rang-fréquence établis à partir des mots d'une langue vivante. Selon MANDELBROT, l'interprétation d'un diagramme, en particulier des alignements qui peuvent y apparaître (dans le cas de coordonnées log-log), est à rechercher dans l'adaptation d'un code, dont les symboles sont ici les mots, à un canal d'information (le langage). Les fréquences d'apparition des symboles dépendent de leur coût (lui-même fonction d'un certain nombre de facteurs, dont la longueur des mots). Les symboles les plus coûteux doivent être les plus rares et inversement. On démontre que l'efficience maximale du code est obtenue pour une relation simple entre la fréquence p_n et le coût du symbole. On en déduit (FRONTIER, 1977) la loi rang-fréquence des symboles : $p_n = p(n + B)^{-\gamma}$ où :

$\log p_n = \log p - \gamma \log (n + B)$ où p , B et γ sont des constantes.
La courbe en coordonnées log-log est asymptotique à la droite :

$$\log p'_n = \log p - \gamma \log n, \text{ (pour } B = 0 \text{)} \text{ (figure 4.12C).}$$

Des lois similaires ont été trouvées en divers domaines (FRONTIER, 1977) où peut exister une gestion de l'information en fonction de son coût. En écologie planctonique citons en particulier les travaux de TRAVERS (1971), DEVAUX (1976) et FRONTIER et BOUR (1976).

4.6.5. Applications

Les populations naturelles suivent plus ou moins bien l'une ou l'autre de ces distributions théoriques idéales. Certains auteurs ont cherché à établir les relations pouvant exister entre ces lois et la diversité H' .

EDDEN (1971), utilisant des données sur le phytoplancton de THORRINGTON-SMITH (1970) a ainsi pu exprimer H' et l' $"evenness"$ en fonction des paramètres de la distribution log-normale tronquée. LONGUET-HIGGINS (1971) examinant l'ajustement à diverses lois théoriques de peuplements naturels d'origine variée, conclut que c'est la distribution log-normale qui rend le mieux compte de la réalité. Cette constatation lui fait suggérer que la différence ($H' - \log_2 S$) pourrait constituer une mesure de l' $"evenness"$ d'un peuplement plus approprié que $H' / \log_2 S$.

L'aspect des courbes, forme générale, degré de concavité, inflexions, etc.... a pu être utilisé pour caractériser des communautés. Pour MURDOCK et al. (1972), J' ne serait qu'une mesure grossière de la forme générale des courbes d'abondance relative. Très schématiquement, les effectifs spécifiques d'une communauté peu diversifiée, où existent de fortes dominances, suivront une série géométrique, donnant sur le diagramme une droite à forte pente, tandis qu'une population plus diversifiée fournira une régression rang-log proportion non linéaire, proche d'une distribution log-normale. On observe souvent des stades intermédiaires résultant de la combinaison de plusieurs types de modèle.

Pour MURDOCK et al. (1972), il serait préférable de comparer les diagrammes obtenus à ceux de distributions théoriques plutôt que de chercher à les décrire en terme de pente, inflexion etc..., comme cela a parfois été tenté (PULLIAM et al., 1968 ; TRAVERS, 1971 ; BAZZAZ, 1975).

4.7. ETUDE DE L'EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE PAR LES DIAGRAMMES

RANG-FREQUENCE DE LA STRUCTURE DES PEUPLEMENTS DE COPEPODES

4.7.1. Le problème des successions écologiques (MARGALEF, 1968 ; ODUM, 1969)

Selon MARGALEF (1968), la succession occuperait en écologie une place analogue à celle de l'évolution en biologie générale. Les opinions diffèrent quand on cherche à la définir concrètement. Nous pouvons, d'après ODUM (1969), dire que la succession écologique est un processus ordonné de développement de communauté, directionnel et par suite prédictible. Ce processus est le résultat sur la communauté des modifications de l'environnement, physique et biologique, qui contrôle ainsi le rythme de changement et

fixe souvent les limites jusqu'où pourra aller le développement. La succession culmine en un écosystème stabilisé dans lequel le maximum de biomasse est maintenu par unité de flux d'énergie disponible ; en réalité, la succession ne fait que tendre asymptotiquement vers ce stade ultime : le climax. Autrement dit, la stratégie de la succession, en tant que processus de courte durée, est fondamentalement la même que la stratégie à long terme de l'évolution de la biosphère : accroissement du contrôle de (ou homéostasie par rapport à) l'environnement physique, afin d'aboutir à une protection maximale contre ses perturbations.

En général, et ce n'est malheureusement que trop exact en ce qui nous concerne, l'écologiste décrit et analyse différents états, dans le temps et l'espace, d'un écosystème et cherche ensuite à les relier pour tenter de reconstituer, à partir de ces "instantanés" une série supposée représenter une succession naturelle. Cette démarche est tout à fait comparable à celle du paléontologue, et peut être l'objet de critiques similaires. Dans les deux cas, l'ordonnancement proposé n'est qu'exceptionnellement basé sur des séquences observées mais surtout sur des critères plus ou moins abstraits, censés rendre compte de ce que devraient être les changements durant une évolution ou une succession. Assez classiquement on admet que durant une succession on assiste à :

- l'augmentation de la biomasse des producteurs primaires tandis que diminuent sa production par rapport à la biomasse totale,
- l'augmentation de la proportion de matière inerte et même morte,
- l'augmentation de la diversité, en même temps que s'atténue la dominance d'un nombre réduit d'espèces ; il peut quelquefois arriver que la diversité s'accroisse jusqu'à sa valeur maximale puis diminue ensuite quand on approche du climax,
- l'augmentation de la taille des individus (plus exactement de la diversité des tailles) et donc de la proportion de macrophages. En début de succession, les espèces sont généralement à vie courte avec un taux de reproduction élevé, tandis que vers la fin nous trouvons des espèces à vie plus longue et à fécondité moindre,
- l'augmentation de la stabilité de l'écosystème ; c'est-à-dire de sa capacité à rester semblable à lui-même par un mécanisme interne ("robustesse").

4.7.2. Structure des communautés à la station côtière

4.7.2.1. Introduction

Dans le milieu marin et a fortiori dans la région qui nous intéresse, l'observation et l'interprétation des "critères" d'identification des stades d'une succession, dont nous venons de donner une liste non exhaustive, sont compliquées par les phénomènes hydrodynamiques brassant les peuplements et pouvant, par exemple, provoquer des fluctuations de la diversité spécifique sans réalité écologique. Bien entendu, les techniques d'échantillonnage peuvent, elles aussi, conduire à des artefacts.

Quelle que soit la valeur des raisons que nous pouvons donner pour justifier le choix d'une taxocénose plutôt que d'une autre pour tenter de rendre compte de tout un écosystème, il n'en demeure pas moins vrai que le rôle joué parfois par d'autres taxons peut être considérable. Même en nous limitant au zooplancton, l'importance quantitative prise, par exemple, par les cladocères (Penilia avirostris) dans les communautés des périodes de transition, saison froide-saison chaude, nous interdit de les négliger totalement.

Nous n'avons pas tenté d'analyser la structure trophique des communautés de copépodes, la connaissance que nous avons, tant des ressources trophiques disponibles que des régimes alimentaires des espèces (non seulement des adultes mais aussi des juvéniles) nous paraissant par trop sommaire. L'analyse structurelle des communautés de copépodes que nous allons tenter ici, en nous aidant principalement des diagrammes rang-fréquence, sera faite selon un double aspect, statique et dynamique.

Nous commencerons par examiner les communautés saisonnières telles que nous avons pu les identifier dans la troisième partie grâce à l'utilisation conjuguée de méthodes d'analyse multivariable et de classification automatique. Afin d'accroître la signification des observations nous avons formé une communauté synthétique en cumulant une dizaine de récoltes quotidiennes pour chacune des neuf classes décrites dans le paragraphe 3.3.4.4. Dans certains cas, il nous est arrivé de considérer deux groupes de dix récoltes à l'intérieur d'une même classe (par exemple pour tenter d'analyser les communautés du début et de la fin de la G.S.F., dont les récoltes formaient la classe 1, cf. paragraphe 3.3.4.4). Ensuite, nous verrons comment

évolue la structure des peuplements à l'occasion d'un changement progressif du milieu, lors d'un réchauffement ou lors d'un refroidissement.

4.7.2.2. Structure des communautés saisonnières

- G.S.C. - Nous avions défini quatre classes de récoltes, numérotées de 5 à 8, dans la G.S.C. 1974 (cf. § 3.3.4.4) ; en fait dans le plan factoriel 1-2 issu de l'analyse en composantes principales, les observations estivales s'étaient le long de l'axe 1 (facteur thermique) et les "cassures" opérées dans le continuum par la méthode des nuées dynamiques peuvent apparaître assez artificielles. Nous avons dit que les peuplements de G.S.C. étaient essentiellement le résultat de processus de mélanges entre diverses catégories d'eau (eaux de la thermocline, eaux guinéennes, eaux subtropicales en fin de saison, etc...) ; de la classe 5 à la classe 8, nous assistons à ce que nous pourrions considérer comme le renforcement des caractéristiques estivales à la station côtière : augmentation de la température, homogénéisation thermique de toute la couche, baisse de la salinité au-dessous de 35 ‰ (cf. les encadrés de la figure 4.13 donnant les températures et salinités moyennes à différents niveaux pour chaque groupe de 10 récoltes retenues pour le tracer des diagrammes).

Les diagrammes relatifs aux classes 5 et 6 (figure 4.13A et B) apparaissent assez proches de ceux d'une communauté log-normale (1). Les fluc-

(1) - Les ajustements que nous proposons sont purement visuels et ont été obtenus en comparant les diagrammes expérimentaux à ceux de communautés fictives générées artificiellement. On trouvera dans DAGET (1976), les méthodes mathématiques permettant de vérifier plus rigoureusement ces ajustements.

tuations du milieu (refroidissements sporadiques) affectant la G.S.C. se manifestent par l'apparition d'un gradient vertical thermohalin ; il n'est donc pas surprenant que cette diversification, plus ou moins aléatoire, des valeurs prises par les paramètres de l'environnement (non seulement T° C et S ‰, mais aussi les autres paramètres corrélés) soit à l'origine de telles communautés. Il est aussi probable que les pêches verticales mélangeant des peuplements stratifiés ; nous verrons cependant plus loin que le mélange, tout au moins à une certaine échelle d'espace et de temps, de peuplements de

copépodes conduirait plutôt à des communautés synthétiques approchant des lois de MANDELBROT, et non de McARTHUR comme le suggérait FRONTIER (1976). Les espèces les plus nérithiques (et d'affinité hivernale) telle Pseudodiaptomus serricaudatus (16), Oithona nana (57), Ditrichocorycaeus africanus (85), etc... dominent très largement dans les peuplements des classes 5, 6 (et même encore 7) tandis que s'accroît peu à peu l'importance des espèces estivales (Temora stylifera (40), Centropages furcatus (35), Onychocorycaeus giesbrechti (83), etc...) en même temps que le développement vertical des eaux chaudes (T° 26° C). Avec l'homogénéisation du milieu (quand les eaux guinéennes atteignent le fond) les communautés ne subissant plus la pression d'un environnement instable peuvent évoluer vers un état climatique où les effectifs des populations approchent une distribution de McATHUR ; en fait cette évolution n'est pas locale et correspond à un remplacement de peuplements. Cette tendance est déjà sensible dans la classe 7 mais l'ajustement à une loi de McARTHUR ($S = 25$) devient particulièrement net pour la classe 8 ($S = 20$) où, en dépit de la persistance des espèces à tendance cryophile, les espèces d'eaux chaudes Undinula vulgaris (4) et Farranula gracilis (86) font leur apparition, ainsi que Corycaeus speciosus (mais avec une fréquence relative inférieure à 1%). La diversité est alors maximale. Notons aussi que l'équitabilité au sens de LLOYD et GHELARDI (1964) est très proche de 1.

- G.S.F. - La plupart des récoltes de G.S.F. 1974 (à l'exception de quelques unes du mois de juillet que nous examinerons plus loin) forment la classe 1. L'analyse, tant des conditions de milieu que des peuplements zooplanctoniques, a cependant montré certaines différences entre le début (juin) et la fin de la saison (août). Nous avons donc considéré deux ensembles de récoltes correspondant à ces deux périodes. Dans les deux cas, on constate (figure 4.14) que les log des proportions spécifiques s'alignent assez bien selon une droite dont la pente est plus forte pour les peuplements du mois d'août (ayant aussi la plus faible diversité). La G.S.F. est la saison la plus productive, avec des concentrations moyennes en PO_4^{--} maximales en août et légèrement plus faibles en juin (cf. tableau 1.2). L'écosystème, alors traversé par un flux plus élevé d'énergie, trouvant sa source dans les upwellings locaux ou plus au sud, conserve des caractéristiques juvéniles se traduisant chez les peuplements de copépodes par les plus faibles diversités de l'année et la très forte dominance de quelques espèces. Le phénomène s'intensifie de juin ($H' = 2,28$) à août ($H' = 1,38$) avec une pause en juillet

(H' = 2,40 ; figure 4.16A), tandis que l'espèce dominante, Paracalanus scot-ti, est remplacée par Oithona nana.

- P.S.C. - Bien que la caractérisation écologique de la P.S.C. ait été peu marquée dans les analyses, les récoltes de cette période se répartissent en deux classes (3 et 4), se succédant approximativement dans le temps (figure 4.15). Nous avons par ailleurs distingué deux groupes de récoltes dans la classe 4, pour tenter de tenir compte de la discrimination opérée par le second facteur dans le plan factoriel 1-2 de la figure 3.15. Les diagrammes des trois peuplements synthétiques ainsi obtenus semblent les situer dans une série tout à fait analogue à celle formée par les quatre peuplements de G.S.C. examinés plus haut. Comme ces derniers, ils résultent de processus physiques de mélanges entre une faune néritique d'eaux froides et une faune, légèrement plus océanique, d'eaux chaudes (que nous pouvons assimiler à des eaux guinéennes bien qu'elles se distinguent, par une température légèrement plus faible, des eaux guinéennes de la G.S.C. ; cf. diagramme T - S de la figure 1.21). Tout comme celles de la G.S.C., ces communautés suivent approximativement des lois de PRESTON mais nous n'aboutissons pas à une communauté homogène approchant le modèle de McARTHUR (figure 4.15). Remarquons que dans le diagramme correspondant aux peuplements des eaux les plus froides (figure 4.15A) les fréquences des espèces cryophiles s'alignent à peu près selon un modèle log-linéaire de G.S.F., montrant le caractère composite de ces diagrammes.

- P.S.F. et transitions - Les peuplements de la première moitié de la P.S.F. (décembre 1973) n'ont pu être clairement individualisés et les récoltes de cette période ne sont entrées dans aucune des neuf classes. Nous avions signalé qu'elles ne différaient que par un seul tirage, soit de la classe 4 (seconde partie de la P.S.F.) soit de la classe 2 que nous allons examiner maintenant.

Lors du réchauffement qui marque la transition P.S.F.- G.S.C. 1973-1974, deux classes de récoltes (2 et 9) se succèdent chronologiquement. Nous avons montré que certaines récoltes de juillet se rattachaient à la classe 2 tandis que celles de la transition G.S.F.- P.S.C. (septembre) appartenaient à la classe 9, prouvant ainsi la parenté écologique entre les transitions saison froide - saison chaude.

La structure des peuplements de copépodes de la classe 9 ne présente guère d'originalité (figure 4.16B). Ils participent des peuplements des saisons encadrant ces périodes transitoires et, d'un point de vue spatial, doivent se rencontrer dans les zones de contact et de mélange entre catégories (ou masses) d'eau différentes. L'importance des communautés néritiques de saison froide y reste encore prépondérante et la proportion d'espèces estivales typiques, telles Temora stylifera (40), Onychocorycaeus giesbrechti (83) ou Centropages furcatus (35), n'atteint pas 1 %. Il n'est donc pas surprenant que dans cet écosystème qui, bien que vieillissant, conserve des ressources trophiques encore élevées (cf. tableau 1.2), nous rencontrions des communautés obéissant à une loi log-linéaire de MOTOMURA dont la constante de milieu (pente de la droite) est plus élevée, tout comme la diversité, que celles des communautés de G.S.F. (juin et août). Ainsi ces périodes de transition dont les analyses multivariables ont fait ressortir la forte individualité, possèdent des peuplements de copépodes sans structure particulièrement originale. Ceci illustre le risque qu'il y a dans l'analyse d'un écosystème marin, à ne considérer qu'une taxocénose. C'est finalement grâce à d'autres taxons, tels les cladocères, qu'il nous aura été donné de pouvoir identifier écologiquement les peuplements de zooplancton de ces périodes (ou de ces zones océaniques, les aspects spatial et temporel étant étroitement liés) constituant une phase essentielle dans l'évolution des écosystèmes pélagiques de la région.

Examinons maintenant la classe 2. Les eaux correspondant aux périodes (début janvier et juillet) où furent effectuées les récoltes de cette classe possèdent des caractéristiques hydrologiques relativement homogènes (cf. encadré de la figure 4.16A), semblant indiquer une relative stabilité du milieu et donc une faible contamination des peuplements qu'elles abritent. Durant ces périodes les sources d'enrichissement trophique qui avaient valu à la P.S.F. ou au mois de juin sa productivité, tendent à s'affaiblir (provisoirement en ce qui concerne juillet) tandis que vieillit l'écosystème. Les communautés de copépodes rendent parfaitement compte de ce phénomène et leur ajustement à une loi de MANDELBROT apparaît nettement sur la figure 4.16A, témoignant d'une tendance vers une gestion optimale des ressources disponibles ; remarquons aussi que nous approchons d'une loi de MANDELBROT à l'échelle spatio-temporelle de la série complète des 601 récoltes de la station côtière. Ces communautés sont les seules où nous puissions voir

réellement un stade de succession écologique, résultant de l'évolution temporelle de l'écosystème côtier avant qu'il n'y ait eu mélange puis remplacement des masses d'eau et des peuplements (cas de la figure 9).

4.7.2.3. Evolution temporelle de la structure des communautés

Nous avons choisi d'examiner deux séries chronologiques de récoltes correspondant au réchauffement de la transition P.S.F.- G.S.C. et au refroidissement de celle de G.S.C.- G.S.F.. Comme on pouvait s'y attendre et vu l'importance des mouvements d'eau, nous n'avons pu y reconnaître les effets d'une succession écologique. Toute évolution de milieu résulte de mélanges, plus ou moins aléatoires, où on ne peut espérer suivre une communauté non contaminée par des apports extérieurs, masquant son évolution propre.

L'évolution suivie par la structure des communautés à l'occasion d'une de ces modifications rapides du milieu, reste schématiquement assez semblable. Partant d'une communauté saisonnière, du type de celle examinée plus haut, s'ajustant à un modèle log-linéaire dans le cas de la P.S.F. ou approchant une distribution de McARTHUR (1) en G.S.C., nous passons par une série de lois log-normales, plus ou moins nettes et tronquées (les premières espèces de la séquence des rangs décroissants pouvant former une loi de MOTOMURA) pour aboutir, quand les paramètres du milieu se stabilisent, à la nouvelle communauté saisonnière.

4.7.3. Structure des peuplements de copépodes le long de la RPN

Les observations de la RPN vont nous permettre d'examiner comment les communautés évoluent structurellement dans l'espace, selon le gradient côte-océan. Nous verrons aussi comment la structure observée à l'échelle locale d'une récolte unique, se modifie quand on étend progressivement l'aire étudiée par regroupement de proche en proche des observations des stations

(1) - Dans ce cas nous considérons des récoltes isolées aussi l'ajustement au modèle de McARTHUR est-il beaucoup moins bon que dans le cas de la classe 8 (figure 4.13D). Nous pourrions aussi peut-être y voir une loi de PRESTON dont le paramètre de dispersion (Court-type) serait peu élevé.

successives (en procédant comme pour la construction des spectres de diversité). Nous limiterons notre analyse aux radiales 1 (13/05/74) et 7 (27/08/74), illustrant, respectivement, deux situations saisonnières typiques : la G.S.C. et la fin de la G.S.F..

Radiale 1 (G.S.C.) - A la station côtière les eaux guinéennes sont présentes sur toute la couche et l'ajustement à la loi de McARTHUR est, comme pour la classe 8, assez net (figure 4.17). Dès que nous considérons les autres stations, nous approchons partout de lois log-normales (figure 4.17), témoignant de l'existence de peuplements composites, issus de mélanges. Nous avons vu, et le spectre de diversité relatif à cette radiale (figure 4.9) en est une illustration, qu'en G.S.C. le gradient côte-océan est très régulier. Nous avons signalé le caractère vraisemblablement artificiel des classes de récoltes définies à la station côtière pendant la G.S.C. 1974 (la classe 8 exceptée), les communautés qui leur correspondent résultant de mélanges. Une telle situation semble donc se retrouver jusqu'aux accores. Remarquons cependant que la thermocline, bien marquée en cette saison, pourrait isoler horizontalement des communautés différentes (c'est vrai au moins pour certaines populations, telle celle d'Undinula vulgaris, qui restent supra-thermoclinales) ; les mélanges seraient alors la conséquence du mode de récolte. A la côte, seules les populations suprathermoclinales seraient échantillonnées.

Si on augmente peu à peu l'échelle d'observation par regroupement de récoltes, la structure reste pratiquement inchangée et l'ajustement à des lois log-normales se vérifie jusqu'au regroupement de toutes les récoltes (figure 4.18). Nous n'aboutissons jamais à une distribution de MANDELBROT (1) vraiment caractéristique. On peut donc dire qu'en G.S.C. chacune des récoltes (station côtière, n° 1 exceptée) serait assez représentative de la structure des peuplements de copépodes à l'échelle de toute la radiale.

Radiale 7 (G.S.F.) - En fin de G.S.F., après l'apparition des eaux

(1) - Des distributions de MANDELBROT ont été observées à propos de récoltes effectuées plus au large (fonds de 1 500 m environ) selon un quadrillage de 18 stations.

bengéléennes à la côte, deux communautés, caractéristiques d'écosystèmes juvéniles, se succèdent le long de la radiale. Entre la côte et approximativement l'isobathe 50 m (station côtière et stations 2 et 3 de la RPN) les peuplements de copépodes sont très fortement dominés par deux espèces de petite taille, dans l'ordre Oithona nana et Paracalanus scotti, représentant plus de 90 % des organismes. Ces dominances se traduisent par des diagrammes log-linéaires (figure 4.19). Peu à peu, en s'éloignant de la côte, le nombre des espèces augmente et il est probable que si nous supprimions les deux espèces dominantes, nous obtiendrions des lois log-normales (d'ailleurs visibles dans les "queues" de diagramme de la figure 4.19 où le caractère composite de ces peuplements apparaît nettement). Plus au large, approximativement à partir de l'isobathe 85 m, une autre communauté, dominée par Calanoides carinatus, fait son apparition et son ajustement à une loi de PRESTON est assez net.

Les peuplements situés à peu près entre les isobathes 55 et 80 m participent de ces deux communautés dont le mélange provoque une augmentation très sensible de la diversité qui atteint des valeurs estivales (3,59 et 3,78 aux stations 5 et 6) inattendues en cette saison. L'ajustement à la loi de McARTHUR est tout à fait correct (figure 4.19). La maturité apparente de ces communautés ne résulte donc absolument pas d'une succession écologique classique.

Si maintenant nous procédons à des regroupements de récoltes, nous voyons peu à peu se former des diagrammes composites : lois de MOTOMURA pour les espèces très dominantes et certainement lois de PRESTON pour les autres (figure 4.20). En fait, nous avons là un exemple où les effectifs spécifiques donnent une très mauvaise image du rôle exact joué par chaque espèce au sein de la communauté : en effet, comment comparer par le nombre de leurs représentants les deux espèces dominantes, Calanoides carinatus et Oithona nana, dont la biomasse de l'une est sûrement plusieurs dizaines de fois supérieure à celle de l'autre ?

4.8. CONCLUSIONS

La mesure de la diversité de collections biologiques a donné lieu à un grand nombre de travaux théoriques. Les divers indices proposés pour quantifier ce paramètre n'ont bien souvent été utilisés que par leur inven-

teur qui insiste généralement surtout sur les avantages théoriques de leur usage sans guère s'attacher à leur signification écologique. L'indice le plus fréquemment mentionné dans la littérature est celui de SHANNON. Son calcul requiert une analyse poussée du peuplement avec identification et dénombrement des espèces, ce qui en rend l'acquisition longue et fastidieuse, et constitue pour les écologistes marins un handicap vis-à-vis des autres disciplines des sciences de la mer. Rappelons ici le travail de DEVAUX et MILLERIOUX (1977) sur l'utilisation possible d'une cotation d'abondance, dans l'estimation rapide des effectifs spécifiques, suffisante pour permettre une estimation satisfaisante de la valeur de H'.

Nous avons montré que la dominance pouvait constituer une mesure parfaitement acceptable de l'inverse de la diversité et que sa précision était bien suffisante dans les études écologiques classiques. La relation existant entre la diversité et l'"evenness" ôte pratiquement tout intérêt à cette dernière, comme l'avait d'ailleurs déjà noté ILTIS (1974).

Selon PIANKA (1966), la stabilité du milieu est susceptible d'augmenter la diversification des populations en favorisant la création de nombreuses niches écologiques. BAINBRIDGE (1972) reprend cette explication et donne la stabilité thermique comme un des facteurs déterminants de la diversification du zooplancton dans le golfe de Guinée. Au large du Congo, durant la G.S.C. (et au nord du front thermohaline du cap Lopez), la thermocline, bien marquée, isole en surface une couche isotherme oligotrophe relativement dessalée ("eaux guinéennes") de quelques dizaines de mètres d'épaisseur (30-40 m au maximum). Ce phénomène est très perturbé à proximité de la côte par les effluents lagunaires et fluviatiles et par les petits upwellings temporaires amenant en surface les eaux de la thermocline qui "éclatent" à la côte en provoquant des refroidissements plus ou moins prolongés. Les diversités élevées observées à la station côtière courant janvier, en mars-avril et mai 1974, correspondent à de faibles gradients thermohalins fond-surface, traduisant la présence à la côte de ces eaux suprathermoclinales du large, relativement transparentes et d'une salinité généralement inférieure à 35 ‰ sur toute la couche. Les peuplements de ces eaux (les récoltes où ils ont été rencontrés formant la classe 8 du paragraphe 3.3.4.4.) peuvent être considérés comme pratiquement exempts, à la côte, de contaminations importantes par d'autres peuplements ayant une origine différente. Ils représentent un stade avancé dans l'évolution des

écosystèmes superficiels du golfe de Guinée, ce qui leur vaut une diversité élevée (proche de 4 bits par individu) et une distribution des abondances spécifiques s'ajustant de manière satisfaisante au modèle du bâton brisé de McARTHUR. Les autres peuplements observés en période estivale (P.S.C. et G.S.C.) présentent des diversités très variables (mais généralement supérieures à 2 bits), dépendant de l'importance relative des différentes catégories d'eaux rencontrées lors de leur échantillonnage. Ce sont des lois de PRESTON qui semblent devoir rendre le mieux compte des distributions d'abondance observées dans ces peuplements de mélanges. Il en va de même pour les peuplements de la RPN, évoluant graduellement de la côte vers le large ; il est vraisemblable que sur la RPN, les mélanges de peuplements soient autant le fait des pêches verticales à travers des eaux fortement stratifiées que de phénomènes hydrodynamiques.

Avec le relatif enrichissement en espèces (sans effets sur la valeur de H' ou l'allure des diagrammes rang-fréquence, car il ne concerne que des populations à effectifs très réduits) marquant l'arrivée à la côte des eaux subtropicales et le début de la G.S.F., la production primaire augmente considérablement tandis que baisse la diversité des communautés de niveaux trophiques supérieurs (PIANKA, 1966). Les difficultés d'analyse de la structure trophique des communautés côtières où dominent, entre autres, les copépodes Paracalanus scotti, Oithona nana et Euterpina acutifrons nous empêchent de retrouver la liaison, signalée par de nombreux auteurs (LONGHURST, 1967 ; TIMONIN, 1971 ; BINET, 1973) entre cette structure et la diversité. L'écosystème alors traversé par un flux élevé d'énergie, possède les caractéristiques classiques d'un écosystème juvénile, ainsi qu'en témoignent la faible diversification des peuplements, la forte dominance d'un petit nombre d'espèces de petite taille (ces caractéristiques dimensionnelles ne se vérifient que chez les populations côtières) et des distributions d'abondance relatives suivant des modèles log-linéaires. Remarquons (figure 4.14, 4.16) la relation entre la pente des droites (ou constante de milieu de MOTOMURA) et H' : la pente la plus forte en valeur absolue, observée dans le diagramme relatif aux récoltes d'août 1974, correspond la plus faible diversité ($H'' = 1,38$) des 9 classes de peuplements. C'est au large que se développent avec Eucalanus monachus et surtout Calanoides carinatus, les populations de grands herbivores, habituellement signalées dans les écosystèmes juvéniles des zones d'upwelling à production primaire élevée. Malgré

la dominance numérique et pondérale de Calanoides carinatus, nous n'observons que des distributions log-normales, conséquence probable du mode de prélevement utilisé . Dans la zone de contact entre les communautés côtières dominées par Oithona nana et Paracalanus scotti, et celles du large avec Calanoides carinatus, nous observons des peuplements très diversifiés pour la saison et s'ajustant au modèle de McARTHUR ; cette structure, propre aux écosystèmes évolués, ne résulte évidemment que de mélanges et non d'un vieillissement, au sens écologique.

Les fluctuations rapides des conditions de milieu, qu'elles se produisent à l'intérieur d'une saison (surtout G.S.C.) ou lors d'une transition intersaisonnière, sont toujours la conséquence du mélange et du renouvellement de masses et catégories d'eau. En aucun cas, on ne peut alors reconnaître chez les peuplements côtiers les stades d'une succession écologique. Le seul exemple que nous ayions observé nous a été fourni par les peuplements de fin de P.S.F. et du milieu (juillet) de la G.S.F. 1974, réunis dans la classe 2 (§ 3.3.4.4). Nous pensons pouvoir les interpréter comme résultant du vieillissement, dans des conditions de milieu relativement stables, des peuplements cryophiles mis en place durant la P.S.F. ou la première partie de la G.S.F.. Ils présentent une tendance à la diversification, tandis que les proportions spécifiques se distribuent selon une loi de MANDELBROT.

L'identification des communautés dont la succession à la station côtière détermine le cycle annuel, n'aura été possible que par l'utilisation conjuguée de l'analyse multivariable et de la méthode de classification automatique des nuées dynamiques. On pouvait s'interroger sur la réalité de ces communautés et sur l'interprétation écologique que nous en avions proposée dans la troisième partie. L'analyse structurelle menée dans la quatrième partie, principalement à l'aide des diagrammes rang-fréquence, est venu apporter une confirmation à tout ce que nous avions dit précédemment.

TABLEAU 4.1

		S % ₀₀ 0 m	S % ₀₀ 10 m	S % ₀₀ 17 m	T° 0 m	T° 10 m	T° 17 m	T° moy.	O ₂ moy.	P moy.	Axe I	Axe II	Axe III	S	S'	H'	D ₂	
S % ₀₀ 0 m	1	0,49	0,42-0,56-0,45-0,43-0,50		0,82-0,44	0,36-0,39		0,06	0,13-0,20-0,36-0,41	0,40								
S % ₀₀ 10 m		1	0,85-0,57	0,72-0,71-0,69	0,85-0,55-0,50-0,58		0,20	0,28-0,28-0,40-0,45	0,44									
S % ₀₀ 17 m			1	-0,50-0,65-0,70-0,62	0,74-0,51	0,49-0,60	0,16	0,28-0,27-0,37-0,43	0,43									
T° 0 m				1	0,90	0,88	0,95-0,65	0,77-0,64	0,83-0,17	0,14	0,62	0,77	0,78-0,70					
T° 10 m					1	0,97	0,99-0,69	0,79-0,68	0,86-0,25-0,02	0,60	0,72	0,74-0,67						
T° 17 m						1	0,97-0,66	0,76-0,67	0,87-0,27-0,01	0,62	0,72	0,73-0,66						
T° moy.							1	-0,70	0,81-0,69	0,87-0,22	0,02	0,61	0,74	0,76-0,69				
S % ₀₀ moy.								1	-0,60	0,52-0,58	0,14	0,25-0,27-0,42-0,50	0,51					
O ₂ moy.									1	-0,75	0,75	0,10-0,08	0,40	0,56	0,68-0,65			
P moy.										1	-0,62	0,04	0,08-0,36-0,49-0,61	0,59				
Axe I											1	-0,06-0,05	0,62	0,75	0,78-0,71			
Axe II												1	0,13-0,31-0,26-0,05	-0,03				
Axe III													1	0,36	0,28	0,14-0,08		
S													1	0,87	0,66-0,54			
S'														1	0,80-0,70			
H'															1	-0,96		
D ₂																	1	

TABLEAU 4.1

Corrélations (pour 304 couples d'observations) entre divers paramètres du milieu (T et S %₀₀ à trois niveaux, valeurs moyennes pondérées sur toute la colonne de T, S %₀₀, oxygène et phosphate minéral dissous), Coordonnées des observations quotidiennes sur les trois premiers axes issus de l'analyse en composantes principales de la série quotidienne, la richesse spécifique (S et S'), la diversité spécifique (indice de SHANNON) et la dominance (D₂, cf. quatrième partie).

Origine des données	PARAMETRES CORRELÉS										Nbre de couples d'observations
	S' - H'	S - J'	S - D ₂	S' - H'	logS - H'	H' - J'	H' - D ₂	J'S - D ₂	D ₂ - logS		
Station côtière 1.10.73 - 31.10.74	0,66	0,45	- 0,54	0,80	0,67	0,97	- 0,96	- 0,96	- 0,56	334	
Station côtière 1.10.73 - 15.01.74 = PSG + PSF 1973	0,49	0,13	- 0,38	0,67	0,49	0,93	- 0,95	- 0,95	- 0,48	89	
Station côtière 16.01.74 - 25.05.74 = GSC 1974	0,40	0,10	- 0,25	0,51	0,41	0,94	- 0,94	- 0,93	- 0,26	109	
Station côtière 27.05.74 - 31.08.74 = GSF 1974	0,51	0,27	- 0,41	0,65	0,53	0,96	- 0,95	- 0,93	- 0,43	84	
Radiale de Pointe-Noire (1974)	0,64	0,32	- 0,45	0,64	0,67	0,93	- 0,95	- 0,95	- 0,48	107	
Baia Farta	0,75	0,60	- 0,70	0,74	0,73	0,98	- 0,97	- 0,94	- 0,68	47	

TABLEAU 4.2 - Corrélations entre H', l' "evenness" J', la richesse spécifique S et la dominance D₂, calculées pour divers ensembles de données.

C O N C L U S I O N

On peut envisager deux manières d'aborder l'étude des communautés planctoniques, soit en termes de biomasse et de production totale, soit en termes de structure.

Nous n'avons pas utilisé les mesures de biomasse (biovolumes et poids secs) dont nous disposions ; nos prélevements, souvent contaminés par des proliférations phytoplanctoniques, ne pouvaient fournir qu'une estimation grossière de la biomasse zooplanctonique. Dans les zones océaniques hydrologiquement moins perturbées que la nôtre, de telles données, plus fiables, peuvent cependant entrer dans l'élaboration de modèles (BINET, 1976, par exemple). A l'instar du phytoplancton, des méthodes d'estimation globale de la production zooplanctonique ont été proposées (LE BORGNE, 1978). Ces techniques, dont la mise au point est récente, sont complexes et exigent un équipement dont nous ne pouvions disposer. A notre connaissance, elles ne semblent guère avoir été mises en oeuvre dans l'Atlantique équatorial que par LE BORGNE (1977). Une autre approche, totalement différente, de l'estimation de la production zooplanctonique, passe par celle des différents constituants d'une communauté. Elle fait appel aux méthodes de dynamique des populations et les exemples d'application que l'on peut trouver concernant généralement des populations lacustres, bien circonscrites et faciles à appréhender. Ces méthodes exigent la connaissance de nombreux paramètres biologiques (croissance, assimilation, mortalité, durée de vie des différents stades, etc...) et nous avons illustré avec l'étude d'Eucalanus pileatus les difficultés auxquelles on se heurtait dans leur application à des espèces marines en milieu tropical, même chez celles apparaissant, a priori, les plus propices (Galanoïdes carinatus, PETIT, travaux en cours). Un milieu lagunaire pourrait être beaucoup plus favorable (peuplements de copépodes, pratiquement monospécifiques, d'Acartia clausi, des lagunes de Côte d'Ivoire). La construction de modèles mathématiques de production planctoniques est généralement la finalité d'une telle approche.

Ces résultats sont importants mais nous apprennent peu de choses sur la structure des communautés que l'on souhaiterait pouvoir aussi quantifier. Une analyse taxonomique, souvent limitée à une taxoxénose, est généralement la première étape de la description de cette structure et c'est précisément la démarche que nous avons suivie. En plus des délais d'acquisition des données taxonomiques, l'imperfection des techniques d'échantillonnage nous fait négliger une fraction importante des peuplements constituée par les plus jeunes stades, par ailleurs très difficiles à identifier. Nous avons montré l'aide précieuse apportée par les méthodes d'analyse factorielle dans l'exploitation de ce type de données dont l'abondance peut pallier la pauvreté de l'information qu'elles contiennent. La difficulté, voire l'impossibilité, de quantifier les relations dynamiques entre les différents composants du plancton (incluant les producteurs primaires et secondaires) apparaît comme une limite de l'approche taxonomique. Nous n'avons pas aborder le problème de la structure trophique des communautés. Si des hypothèses concernant le régime alimentaire ont été avancées pour les adultes de certaines espèces de copépodes (structure des pièces buccales, observations *in vitro*, examen des pelotes foecaless), celui des juvéniles, copépodites et nauplii, est pratiquement inconnu. Il est fort probable que l'interprétation qui pourrait être faite des deux communautés hivernales où dominent très largement Paracalanus scotti et Oithona nana près des côtes et Calanoides carinatus et Eucalanus monachus plus au large, passe par la connaissance de leurs exigences à l'égard de la nature et de la dimension des particules alimentaires disponibles. Selon PARSONS (1969), les spectres de taille des éléments d'une communauté constituerait une approche unifiée, reposant sur une seule technique, à partir de laquelle on pourrait obtenir des informations, à la fois sur la production et la complexité de cette communauté. Nous y voyons, quant à nous, un moyen d'aborder le problème des relations entre environnement physico-chimique et composition des communautés. PARSONS et TAKAHASHI (1973) font intervenir neuf paramètres dans le contrôle de la taille des cellules phytoplanctoniques et SEMINA (1972) reconnaît, dans le Pacifique, sept zones d'après les distributions de taille des cellules. La sélection opérée par les copépodes s'exerce souvent davantage à l'égard de la taille que de la nature des particules présentes dans le milieu (cf. PARSONS, 1976). KERR (1974) propose un modèle faisant intervenir une relation simple entre la taille des

proies et celle des prédateurs ; KERR et NEAL (1976) voient dans l'analyse de la structure de taille une approche intéressante de l'appréciation de la stabilité ou de l'état de "stress" d'un écosystème.

Nous avons dû limiter notre échantillonnage des peuplements à une échelle spatio-temporelle relativement grande. Une estimation de la production d'un taxon, dans un secteur géographique donné, nous aurait obligé à envisager une étude fine de sa répartition. Nous avons pu noter dans les analyses autécologiques de certains taxons (Centropages chierchiai, Lucifer faxonii, par exemple) les différences existant entre la répartition des différents stades de développement. Notre échantillonnage était insuffisant pour espérer suivre l'évolution spatiale d'une population et établir sa liaison avec les déplacements de masses d'eau. Mais c'est peut-être dans l'analyse des communautés au niveau des interfaces entre deux écosystèmes que la nécessité de recourir à une autre échelle d'observation apparaît le mieux. Nous avons signalé dans notre région deux structures hydrologiques constituées par le front thermohaline qui s'établit en G.S.F. dans le secteur du cap Lopez et par la thermocline, permanente au nord de l'équateur et saisonnière au large du Congo, constituant des zones de contact entre masses d'eau et écosystèmes à des stades différents de maturité.

En ce qui concerne la zone frontale du cap Lopez, nous n'avons pu fournir que des informations qualitatives sommaires sur les différences faunistiques existant entre les communautés de copépodes situées de part et d'autre ; l'analyse des échanges pouvant s'établir à travers cet écotone constituerait un développement particulièrement intéressant mais requerrait une méthodologie appropriée de l'échantillonnage.

L'analyse de la structure verticale des communautés zooplanctoniques (que l'on adopte le point de vue systématique ou structure de taille) n'a pu que récemment atteindre une résolution suffisante (grâce au LHPR, LONGHURST-HARDY Plankton Recorder) pour que soit possible une comparaison avec les profils verticaux des paramètres physico-chimiques ou biologiques classiques. On pourrait aussi attendre de ces techniques d'échantillonnage une meilleure compréhension de la dynamique saisonnière des populations de Calanoides carinatus et Eucalanus monachus, et préciser la caractérisation faunistique des diverses catégories d'eau.

B I B L I O G R A P H I E

- Anonyme, 1975. - Golfe de Guinée : bilan et perspectives de recherches.
O.R.S.T.O.M. Comité technique d'océanographie et d'hydrobiologie. Doc. n° 083/75/, 30 p.
- ANDREWS, K.J.H., 1966. - The distribution and life-history of Calanus acutus (Giesb.). Discovery Rep. 34 : 117-162.
- AUCLAIR, A.N. et GOFF, F.G., 1971. - Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area. Amer. Nat. 105 : 499-528.
- BAINBRIDGE, V., 1960 a. - Occurrence of Calanoides carinatus in the plankton of the Gulf of Guinea. Nature London 188, 4754 : 932-933, 1 fig.
- BAINBRIDGE, V., 1960 b. - The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. Fish. Publ., Colon. Office, 13, 48 p.
- BAINBRIDGE, V., 1972. - The zooplankton of the Gulf of Guinea. Bull. mar. Ecol. 8, pp 61-97.
- BAZZAZ, F.A., 1975. - Plant species diversity in old-field successional ecosystem in southern Illinois. Ecology 56 (2) : 485-488.
- BENZECRI, J.P. et coll., 1973. - L'analyse des données. II - L'analyse des correspondances. Dunod Paris : 619 p.
- BERGER, W.H. et PARKER, F.L., 1970. - Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. Science 168 : 1345-1347.
- BERNARD, M., 1970. - Quelques aspects de la biologie du copépode pélagique Temora stylifera en Méditerranée. Pelagos II, 196 p.

BERRIT, G., 1958. - Les saisons marines à Pointe-Noire. Cahiers Océanog.
COEC, 10(6) : 336-358.

BERRIT, G., 1961, 1962 a, b. - Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le golfe de Guinée. Observations de surface le long des lignes de navigation.

1ère partie - Généralités

Cahiers Océanog. COEC 13(10) : 715-727

2ème partie - Etude régionale

Cahiers Océanog. COEC 14(9) : 633-643
14(10) : 719-729

BERRIT, G., 1973. - Recherches hydroclimatologiques dans les régions côtières de l'Atlantique tropical oriental. Etat des connaissances et perspectives. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 3ème série n° 148, Ecologie générale 4 : 85-99.

BERRIT, G.R. et TROADEC, J.P., 1960. - Richesse en phytoplancton des eaux côtières de la région de Pointe-Noire. Doc. n° 84 S.R., 25 p.
Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire.

BERRIT, G. et DONGUY, J.R., 1964. - Les conditions hydrologiques dans la région de Pointe-Noire. Considérations sur l'upwelling. Second rapport. Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire : 215/S.R., 9 p.

BERRIT, G. et DIAS, C.A., 1977. - Hydroclimatologie des régions côtières de l'Angola. Description des variations saisonnières à Lobito et Lucira. Cah. O.R.S.T.O.M., ser. Océanogr., 15(2) : 181-196.

BERTIER, P. et BOUROCHE, J.M., 1975. - Analyse des données multidimensionnelles. P.U.F. 270 p.

BINET, D., 1968. - Variations saisonnières du zooplancton et plus particulièrement des copépodes du plateau continental de Pointe-Noire (Congo). Thèse 3ème cycle, O.R.S.T.O.M. Paris, 145 p.

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

BINET, D., 1975. - Notes sur l'écologie de quelques taxons du zooplancton de Côte d'Ivoire. I - Ostracodes, Cladocères et Cirripèdes. Doc. Scient. Centre Rech. Océanog. Abidjan 6(2) : 19-39.

BINET, D., 1976 a. - Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique au-dessus du plateau ivoirien. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog., 14(4) : 303-328.

BINET, D., 1976 b. - Contribution à l'écologie de quelques taxons du zooplancton de Côte d'Ivoire. III - Larves de décapodes et Lucifer. Doc. Scient. Centre Res. Océanog. Abidjan : 63-84.

BINET, D., 1977 a. - Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog., 15(2) : 89-109.

BINET, D., 1977 b. - Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog. 15(2) : 111-138.

BINET, D. et DESSIER, A., 1968. - Zooplancton de la région de Nosy Be. III - Premières données sur les copépodes. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog. 6(3/4) : 3-26.

BINET, D. et DESSIER, A., 1971. - Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. I - Liste des espèces et notes écologiques. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanographie 9(4) : 411-457.

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. Océanog. 10(3) : 243-250.

BINET, D., DESSIER, A., GABORIT, M. et ROUX, M., 1972 a. - Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. II - Analyse des correspondances. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog., 10(2) : 125-137.

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

BINET, D. et SUISSE DE SAINTE CLAIRE, E., 1975. - Le copépode pélagique Calanoides carinatus. Répartition et cycle biologique au large la Côte d'Ivoire. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog. 13(1) : 15-30.

BJORNBERG, T.K.S., 1963. - On the marine free living copepods off Brazil. Bol. Inst. Oceanogr. (Sao Paola), 13(1) : 3-142.

BJORNBERG, T.K.S., 1967. - The larvae and young forms of Eucalanus Dana (Copepoda) from tropical Atlantic waters. Crustacena 12(1) : 59-73.

BLANC, F. et LAUREC, A., 1976. - De l'heuristique au thaumaturgique en traitement des données d'écologie marine. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog., 14(2) : 101-107.

BLANC, F., CHARDY, P., LAUREC, A. et REYS, J.P., 1976. - Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. Mar. Biol. 35 : 49-67.

BOUGIS, P., 1974. - Ecologie du plancton marin. II - Le zooplancton. Coll. d'Ecologie 3, 200 p., Masson et Cie.

BOWMAN, T.E., 1971. - The distribution of calanoid copepods off the southeastern United States between Cape Hatteras and southern Florida. Smithson. Contr. Zool. n° 96, 58 p.

- BOWMAN, T.E. et Mc CAIN, T.J., 1967. - Distribution of the planktonic shrimp Lucifer in the western North Atlantic. Bull. Mar. Science, 17(3), pp. 660-671.
- BUZAS, M.A. et GIBSON, T.G., 1969. - Species diversity : benthic foraminifera in western North Atlantic. Science 163 : 72-75.
- CAILLEZ, F. et PAGES, J.P., 1976. - Introduction à l'analyse des données. SMASH - 616 p.
- CASSIE, M., 1963. - Multivariate analysis in the interpretation of numerical plankton data. N.Z. Jour. Sci., 6(1) : 36-59.
- CHARDY, P., GLEMAREC, M. et LAUREC, A., 1976. - Application of inertia methods to benthic marine ecology : practical implications of the basic options. Estuarine and Coastal mar. sci. 4(2) : 179-205.
- CLEEVE, P.T., 1905. - The plankton of the South Africa seas. I - Copepoda. Mar. Investig. in South Africa vol. 3 : 177-210.
- COLLIGNON, J., 1955. - Observations hydrologiques sur les eaux superficielles de la région de Pointe-Noire. C.I.E.M. Rapports et P.V. des Réunions vol. 137 : 7-9.
- COURTIES, C., 1978. - Contribution à l'étude du copépode Calanoides carinatus (Kroyer). Plateau continental du Gabon et du Congo. Thèse de 3ème cycle. Université de Bordeaux I. 89 p., 46 fig.
- DAGET, J., 1976. - Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 p.
- DAGNELIE, P., 1975. - Analyse statistique à plusieurs variables. Presses agronomiques, Gembloux, 362 p.
- DANDONNEAU, Y., 1971. - Etude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. I - Groupes d'espèces associées. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog., 9(2) : 247-265.

DANDONNEAU, Y., 1973. - Etude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III - Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog. 10(3) : 431-454.

DE BENEDICTIS, P.A., 1973. - On the correlations between certain diversity indices. Amer. Nat. 107 : 295-302.

DE DECKER, A., 1964. - The ecology and distribution of Copepoda in the marine plankton of South Africa. Comm. Ind. 22(10), 551-82.

DEEVEY, G.B., 1966. - Seasonal variations in length of copepods in South Pacific, New Zealand waters. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 17(2) : 155-168.

DEEVEY, G.B., 1971. - The annual cycle in quantity and composition of the zooplankton of the Sargasso Sea off Bermuda I. The upper 500 m. Limnol. and Oceanogr., 16(2) : 219-240.

DEEVEY, G.B. et BROOKS, A.L., 1971. - The annual cycle in quantity and composition of the zooplankton of the Sargasso sea off Bermuda. II. The surface to 2 000 m. Limnol. and Oceanogr., 16(6) : 927-943.

DELLA CROCE, N. et VENUGOPAL, P., 1972. - Distribution of marine cladocerans in the Indian Ocean. Mar. Biol. 15(2) : 132-138.

DELLA CROCE, N. et VENUGOPAL, P., 1973. - Penilia avirostris Dana in the Indian Ocean. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 58(5) : 713-721.

DESSIER, A. et PIANET, R., 1971. - Répartition et abondance des oeufs et 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. de Pointe-Noire, Nelle sér. n° 15, 59 p.

DESSIER, A. et LAUREC, A., 1978. - Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (R.P. Congo). Description mathématique. Oceanol. Acta, 1(3) : 285-304.

DEVAUX, J., 1977. - Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du Massif Central français. Thèse de doctorat. Clermont-Ferrand.

DEVAUX, J. et MILLERIOUX, G., 1977. - Utilisation d'une cotation d'abondance pour l'étude quantitative des populations phytoplanctoniques. J. Français d'Hydrobiol., 8, fasc. 1, n° 22 : 37-44.

DIA ABD EL KADER, 1972. - Etude de la nutrition de certains clupeidés (poissons téléostéens) de la Côte d'Ivoire. Rapp. Scient. Proj. Dev. Pêche Pél. Côt. FAO/PNUD, Abidjan, (11/72) : 33 p.

DICKMAN, M., 1968. - Some indices of diversity. Ecology 49 : 1191-1193.

DIDAY, E., 1971. - Une nouvelle méthode en classification automatique et reconnaissance des formes. Rev. Stat. Appl. 19(2) : 19-33.

DONGUY, J.R., HARDIVILLE, J. et LE GUEN, J.C., 1965. - Le parcours maritime des eaux du Congo. Cah. Océanog. COEC 17(2) : 85-97.

DUFOUR, Ph. et MERLE, J., 1972. - Station côtière en Atlantique tropical. Hydroclimat et production primaire. O.R.S.T.O.M. Doc. Scient. du Centre de Pointe-Noire, N.S. n° 25, 48 p., 21 fig.

DUFOUR, Ph. et STRETTA, J.M., 1973. - Fronts thermiques et thermohalins dans la région du cap Lopez (golfe de Guinée) juin et juillet 1972 : phytoplancton, zooplankton, micronecton et pêche thonière. Doc. Scient. Centre Rech. Océanog. Abidjan, 4(3) : 99-142.

EDDEN, A.C., 1971. - A measure of species diversity related to the lognormal distribution of individuals among species. J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 6(3), 199-210.

FAGER, E.W., 1973. - Estimation of mortality coefficients from field samples of zooplankton. Limnol. and Oceanogr. 18(2) : 297-301.

FARRAN, G.P., 1936. - Copepoda. Great Barrier Reef Expedition, 1928-29. Sci. Rep. 5(3) : 11-141, 30 fig.

FASHAM, M.J.R., 1977. - A comparison of non-metric multidimensional scaling, principal components and reciprocal averaging for the ordination of simulated coenoclines and coenoplanes. Ecology, 58 (3) : 551-561.

FISH, A.G., 1962. - Pelagic copepods from Barbados. Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean 12(1) : 1-38.

FISHER, R.A., 1940. - The precision of discriminant functions. Ann. Eugen. 10, 422-429.

FISHER, R.A., CORBET, A.S. et WILLIAMS, C.B., 1943. - The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. J. Anim. Ecol., 12 : 42-58.

FRONTIER, S., 1969. - Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplankton. J. exp. mar. Biol. Ecol., vol. 3, n° 1, pp. 18-26, 3fig., 1 tabl.

FRONTIER, S., 1973 a. - Etude statistique de la dispersion du zooplankton. J. exp. mar. Biol. Ecol., 12(3) : 229-262.

FRONTIER, S., 1973 b. - Zooplankton de la région de Nosy-Bé. V - Cladocères (Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog. II(3) : 259-272, 7 figs., 32 réf., biblio.

FRONTIER, S., 1975. - L'analyse factorielle est-elle heuristique en écologie du plancton ? Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog., 12(1) : 77-81.

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

FRONTIER, S. et IBANEZ, F., 1974. - Utilisation d'une cotation d'abondance fondée sur une progression géométrique pour l'analyse des composantes principales en écologie planctonique. J. exp. mar. Biol. Ecol., 14(3), pp. 217-224.

- FRONTIER, S. et BOUR, W., 1976. - Note sur une collection de Chaetognathes récoltés au-dessus du talus continental près de Nosy-Bé (Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog.
- GALLARDO, Y., 1977. - Tensions de vents et vitesses verticales mensuelles dans le bassin d'Angola. Essai d'interprétation dynamique. Antenne O.R.S.T.O.M., C.O.B. Brest, 12 p, 19 fig., non publié.
- GALLARDO, Y. et LE GUEN, J.C., 1972. - Caractères hydrologiques des régions frontales d'Angola du Gabon et du Congo favorables aux concentrations d'albacores. Doc. Scient., Nelle sér. 23, Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire, 18 p.
- GAUCH, H.G., WHITTAKER, R.H. et WENTWORTH, T.R., 1977. - A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. J. Ecol. 65(1) : 157-174.
- GAUDY, R., 1967. - Note préliminaire sur la systématique et la répartition annuelle des Copépodes des eaux superficielles de Tuléar (Madagascar). Rec. Trav. St. Mar. End., fasc. hors série, suppl. n° 6, 1967, P. 71.
- GAUDY, R., 1972. - Contribution à la connaissance du cycle biologique des Copépodes du Golfe de Marseille. 2. Etude du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. Tethys 4(1), pp. 175-242.
- GAUDY, R. et SEGUIN, G., 1964. - Note sur la répartition annuelle des copépodes pélagiques des eaux de Dakar. Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, 50(34) : 211-219.
- GAULD, D.T., 1966. - The swimming and feeding of planktonic Copepods. Some contemporary studies in Marine Sciences, pp. 313-334. H. Barnes ed.
- GOWER, J.C., 1966. - The distance properties of latent root and vectors methods used in multivariate analysis. Biometrika, 53 : 325-338.

GRICE, G.D. et HART, A.D., 1962. - The abundance, seasonal occurrence and distribution of the epizooplankton between New-York and Bermuda. Ecol. Monogr. 32 : 287-309.

GUILLERM, J.M., 1975. - Variations saisonnières des transports côtiers dans le SE du golfe de Guinée (Région de Pointe-Noire, République Populaire du Congo). Union des Océano. de France, 8(1-2) : 55-67.

GUILLERM, J.M., 1977. - Hydrologie et circulation saisonnières dans le sud-est du golfe de Guinée (Etude descriptive de la région congolaise). Antenne O.R.S.T.O.M. du C.O.B., Brest. Non publié.

HART, J.T. et CURRIE, R.I., 1960. - The Benguela current. Discovery Report 31 : 123-298, 96 fig.

HEINLE, D.R., 1966. - Production of a calanoid copepod Acartia tonsa in the Patuxent River Estuary. Chesapeake Science 7 : 59-74.

HEINRICH, A.K., 1962. - The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. Jour. Cons. int. Expl. Mers 27(1) : 15-24.

HEIP, C. et ENGELS, P., 1974. - Comparing species diversity and evenness indices. Jour. Mar. Biol. Ass. U.K. 54(3) : 559-563.

HILL, M.O., 1973. - Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. Ecology 54 : 427-432.

HIRSHFELD, H.O., 1935. - A connection between correlation and contingency. Proc. Cambridge Philos. Soc., 31 : 520-524.

HISARD, P., CITEAU, J. et MORLIERE, A., 1975. - Le courant de Lomonosov et la formation de la zone frontale de cap Lopez. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog. 13(2) : 107-116.

HURLBERT, S.N., 1971. - The non-concept of species diversity : a critique and alternative parameters. Ecology 52 : 577-586.

HUTCHINSON, G.E., 1957. - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22 : 415-427.

IBANEZ, F., 1976. - Contribution à l'analyse mathématique des évènements en écologie planctonique.
Optimisation méthodologique ; étude expérimentale en continu à petite échelle de l'hétérogénéité du plancton côtier. *Bull. Inst. Ocean.*, 72(1431), 96 p.

IBANEZ, F. et SEGUIN, G., 1972. - Etude du cycle annuel du zooplancton d'Abidjan. Comparaison de plusieurs méthodes d'analyse multivariable : composantes principales, correspondances, coordonnées principales. *Inv. Pesq.*, 36(1), pp. 81-108.

ILTIS, A., 1974. - Le phytoplancton des eaux natronées du Kamen (Tchad). Influence de la teneur en sels dissous sur le peuplement algal.
Thèse O.R.S.T.O.M.

INAGAKI, H., 1967. - Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, T. XVIII, fasc. 1 B, pp. 153-166.

JACOBS, J., 1961. - Laboratory cultivation of the marine copepod Pseudodiaptomus coronatus Williams. *Limnol. and Oceanogr.* 6() : 443-446.

KERR, S.R., 1974. - Theory of size distribution in ecological communities.
J. Fish. Res. Board of Canada 31 : 1859-1862.

KOMAROVSKY, B., 1958. - A study of food of Sardinella aurita of the Méditerranean coast of Israël during a peak season. *Proc. Gene. Fish. Coun. Medit.* 5-42 : 311-321.

KRICHNER, J.C., 1972. - Bird species diversity : the effect of species richness and equitability on the diversity index. *Ecology* 53 : 278-282.

LEBART, L. et FENELON, J.P., 1971. - Statistique et informatique appliquées.
432 pp., 37 fig. Dunod ed.

LEBART, L., MORINEAU, A. et TABARD, N., 1977. - Techniques de la descrip-
tion statistique. Dunod, Paris, 352 p.

LEFEUVRE, P., 1975. - Contribution à l'étude des variations saisonnières
devant Pointe-Noire.

Critiques des mesures hydrologiques soumises à des variations de
courte période. O.R.S.T.O.M., Doc. Sci. du Centre de Pointe-
Noire, N.S. n° 43, 17 p.

LIE, U. et KISKER, D.S., 1970. - Species composition and structure of ben-
thic infauna communities of the coast of Washington. J. Fish.
Res. Board Canada, 27(12) : 2273-85.

LLYOD, M. et GHELARDI, R.J., 1964. - A table for calculating the "equita-
bility" component of species diversity. J. Animal Ecol., 33 :
217-225.

LONGUET-HIGGINS, M.S., 1971. - On the Shannon Weaver index in relation to
the distribution of species in bird censuses. J. Theor. Pop.
Biol. 2(3) : 271-289.

LONGHURST, A.R., 1962. - A review of the Oceanography of the Gulf of
Guinea. Bull. I.F.A.N., 24(A) (3), pp. 633-663.

LONGHURST, A.R., 1967. - Diversity and trophic structure of zooplankton
communities in the California current. Deep Sea Res. 14(4),
p. 393-408.

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

LONGHURST, A.R. et SEIBERT Don, L.R., 1972. - Oceanic distribution of
Evadne in the eastern Pacific (Cladocera). Crustaceana 22(3) :
239-248.

MARGALEF, R., 1968. - Perspectives in Ecological Theory. London University of Chicago Press, 120 p.

MARQUES, E., 1958. - Copépodes marinhos de Angola. Mem. Jta. Inv. Ultramar, Lisboa (2) 4 : 197-222, 3 pls.

MAY, R.M., 1975. - Patterns of species and diversity. In Ecology of species and communities. Harvard Univ. Press. J.M. Diamond and M.L. Cody Ed.

McLAREN, I.A., 1963. - Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration. J. Fish. Res. Bd. Can. 20 : 685-727.

MENSAH, M.A., 1969. - Zooplankton occurrence over the shelf of Ghana. In : Proceeding Symposium Oceanography Fisheries Resources Tropical Atlantic : 241-254.

MENSAH, M.A., 1974. - The reproduction and feeding of the marine copepod Calanoides carinatus (Kroyer) in ghanian waters. Ghana J. Sci., 14(2) : 167-191.

MERLE, J., 1972. - Conditions hydrologiques saisonnières de la marge continental du Gabon et du Congo (1° N à 6° S). Etude descriptive. O.R.S.T.O.M. Doc. Sci. du Centre ee Pointe-Noire, N.S. n° 27.

MERLE, J. et GUILLEM, J.M., 1975. - Recueil provisoire de graphiques d'évolution annuelle à la station du Wharf (Pointe-Noire) 1969-1974. Diffusion restreinte.

MONK, C.D., 1967. - Tree species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to North Central Florida. Amer. Nat. 101 : 173-187.

MOORE, H.B. et FOYO, M., 1963. - A study of the temperature factor in twelve species of oceanic copepods. Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean 13(4).

MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M., 1972. - Sex ratio in the pelagic Copepods Temora stylifera Dana and Centropages typicus Krøyer. J. exp. mar. Biol. Ecol., 8(1) : 83-87.

MULLIN, M.M. et BROOKS, E.R., 1970. - The ecology of the plankton off La Jolla California, in the period April through September, 1967 Part 7. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. 17 : 89-103.

MURDOCH, W.W., EVANS, F.C. et PETERSON, C.H., 1972. - Diversity and pattern in plants and insects. Ecology 53 : 819-829.

NETO, T.S. et DE PAIVA, I., 1966. - Ciclo annual do zooplâncton colhido na Baia Farta em 1960. Notas mimeogr. Centro Biol. aquat. trop., Lisboa, nº 2, p. 1-61.

ODUM, E.P., 1969. - The strategy of ecosystems development. Science 164 : 262-270.

OWRE, H.B., 1962. - Plankton of the Florida Current - Part VIII - A list of the Copepoda. Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean 12(3) : 489-495.

PARSONS, T.R., 1969. - The use of size spectra in determining the structure of a plankton community. J. Oceanogr. Soc. Japan 25 : 172-181.

PARSONS, T.R., 1976. - The structure of life in the sea. In : The ecology of the seas : 81-97. Edit. by D.H. CUSHING and J.J. WALSH. Blackwell Scient. Publ.

PEET, R.K., 1974. - The measurement of species diversity. In : Annual Review of Ecology and Systematics. Vol. 5 : 285-307.

PETIT, D., 1973. - Zooplâncton de la région de Nosy Bé. VIII - Répartition spatio-temporelle du genre Lucifer (décapode Sergestidae) dans la province néritique. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog., 11(3) : 373-385.

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 ; génération durant la saison froide 1974. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanog. 14(3) : 177-199.

PIANKA, E.R., 1966. - Latitudinal gradients in species diversity : a review of concepts. Amer. Nat. 100 : 33-46.

PIELOU, E.C., 1966. - The measurement of diversity in different types of biological collections. J. Theor. Biol. U.S.A. 13 : 131-44.

PIELOU, E.C., 1969. - An introduction to mathematical ecology. Wiley - Interscience (A division of John Wiley and Sons), 286 p.

PIELOU, E., 1974. - Population and community ecology. Principles and methods. Gordon and Breach Science Publishers. VI+424 p.

PRENTICE, I.C., 1977. - Non-metric ordination methods in ecology. J. Ecol. 65(1) : 85-94.

PRESTON, F.W., 1948. - The commonness and rarity of species. Ecology 29 : 254-283.

PULLIAM, H.R., ODUM, E.P. et BARRETT, G.W., 1968. - Equitability and resource limitation. Ecology 49 : 772-774.

RAMMER, W., 1933. - Die Cladoceren der "Meteor" Expedition. Deutsche Atlantische Exped., Meteor, 1925-27, 12(1) : 111-121.

RAZOULS, C., 1973. - Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques Centropages typicus et Temora stylifera de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production.
I. Méthodologie et mise en évidence de l'importance quantitative de ces deux espèces par rapport à l'ensemble des copépodes.
Cah. de Biol. Mar. 14(3), pp. 361-390.

REEVE, M.R., 1970. - Seasonal changes in the zooplankton of south Biscayne Bay and some problems of assessing the effects on the zooplankton of natural and artificial thermal and other fluctuations. Bull. mar. Sci., 20(4) : 894-921.

REYSSAC, J., 1970. - Phytoplankton et production primaire au large de la Côte d'Ivoire. Bull. I.F.A.N., 23(4), sér. A : 869-981.

REYSSAC, J. et ROUX, M., 1975. - Etude statistique de l'hétérogénéité hydrologique et phytoplanktonique de la baie du Lévrier. Annales de Inst. Océan. 51(1) : 43-49.

RISSE, P.G. et RICE, E.L., 1971. - Diversity in tree species in Oklahoma upland forests. Ecology 52 : 876-880.

ROE, H.S.J., 1972. - The vertical distributions and diurnal migrations of Calanoid Copepods collected on the Sond cruise, 1965.

I. The total population and general discussion.

II. Systematic account : Families Calanidae up to and including the Aetideidae. J. mar. biol. Ass. U.K., 52(2), pp. 277-314, 315-343.

ROEHR, M.G. et MOORE, H.B., 1965. - The vertical distribution of some common copepods in the straits of Florida. Bull. Mar. Sci. of the Gulf and Caribbean 15(3) : 565-570.

SAGER, P.E. et HASLER, A.D., 1969. - Species diversity in lacustrine phytoplankton. I - The components of the index of diversity from Shannon's formula. Amer. Natur. 103 : 51-59.

SANDERS, H.L., 1968. - Marine benthic diversity : a comparative study. Amer. Nat. 102(925), pp. 243-282.

SEGUIN, G., 1966. - Contribution à l'étude de la biologie du plancton de surface de la baie de Dakar. Etude quantitative, qualitative et observations écologiques au cours d'un cycle annuel. Bull. I.F.A.N. Sér. A 28(1), pp. 1-90.

- SEGUIN, G., 1970. - Zooplancton d'Abidjan (Côte d'Ivoire). Cycle annuel 1963-1964. Etude qualitative et quantitative. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, 32, sér. A, 3 : 607-663.
- SHEARD, K., 1953. - Taxonomy, distribution and development of the Euphausiacea (Crustacea). Rep. B.A.N.Z. Antarct. res. Exped. 1929-31, 8 B-1, pp. 1-72, 17 fig. (British Austr. New Zeal.).
- SHELDON, A.L., 1969. - Equitability indices : dependence on the species count. Ecology 50 : 466-467.
- SIMBERLOFF, D., 1972. - Properties of the rarefaction diversity measurement. Amer. Nat. 106 : 414-418.
- SIMPSON, E.H., 1949. - Measurement of diversity. Nature 163 : 688.
- STANDER, G.H. et DE DECKER, A.H.B., 1969. - Some physical and biological aspects of an oceanographic anomaly off S.W. Africa in 1963. Investl. Rep. Div. Fish. Un. S. Afr., 81 : 1-46.
- TANAKA, O., 1960. - Biological results of ten Japanese Antarctic Research Expedition - 10 - Pelagic Copepoda. Spec. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 10 : 1-95.
- THIRIOT, A., 1977. - Peuplements zooplanctoniques dans les régions de remontées d'eau du littoral atlantique africain. Doc. Scient. Centre Rech. Océanog., Abidjan, 8(1) : 1-72.
- THORRINGTON-SMITH, M., 1971. - West Indian Ocean phytoplankton a numerical investigation of phyto hydrographic regions dans their characteristic phytoplankton associations. Marine Biology, 9(2), pp. 115-137.
- TIMONIN, A.G., 1971. - The structure of plankton communities of the Indian Ocean. Marine Biology, 9(4) : 281-289.

TOURE, 1972. - Variations quantitatives et qualitatives du zooplancton dans la région du Cap Vert de septembre 1970 à août 1971. 4 réf. 25 p. multigr. Publication n° 39 du Centre de Rech. Océano. de Dakar-Thiaroye.

TRAMER, E.J., 1969. - Bird species diversity : components of Shannon's formula. Ecology 50 : 927-929.

TRAVERS, 1971. - Diversité du microplancton du Golfe de Marseille en 1964. Mar. Biol., 8(4) : 308-344.

UNTERÜBERBACHER, H.K., 1964. - The pilchard of south west Africa (Sardinops ocellata) Zooplankton studies in the waters off Walvis Bay with special reference to the Copepoda. Investigational Report n° 11, pp. 1-42, 36 pl.

URO, H., 1975. - Radiales productivité n° 15 à 17, de juillet à octobre 1974. Rapports de mer et résultats d'observations. Doc. Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire, n° 579 S.R., 68 p.

VAN CROENEWOUD, H., 1976. - Theoretical considerations on the covariation of plant species along ecological gradients with regard to multivariate analysis. J. Ecol., 64 : 837-847.

VENNETIER, P., 1968. - Pointe-Noire et la façade maritime du Congo-Brazza-ville. Mémoire O.R.S.T.O.M., n° 26, 458 p., Paris.

VERNEAUX, J., 1973. - Cours d'eau de Franche-Comté (Massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotopologie. Ann. Sci. Univ. Besançon (Zool.), 9 : 1-257, 61 fig.

VERVOORT, V., 1963. - Pelagic Copepoda ; I - Copepoda Calanoida of the families Calanidae up to and including Euchaetidae. Atlantide Rep. 7 : 77-194.

VERVOORT, V., 1965. - Pelagic Copepoda. II - Copepoda Calanoida of the families Phaennidae up to and including Acartiidae, containing the description of a new species of Aetideidae. Atlantide Rep., 8 : 9-216.

VIVES, F., 1970. - Distribution y migracion vertical de los copepodos planctonicos (Calanoida) del S-O de Portugal. Invest. Pesq. 34(2) : 530-564.

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. Océanog., 15(3) : 279-295.

WEBB, D.J., 1974. - The statistics of relative abundance and diversity. J. Theor. Biol. 43(2) : 277-291.

WHITTAKER, R.H., 1972. - Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21 : 213-251.

WIHLM, J.L., 1968. - Use of biomass units in Shannon's formula. Ecology 49 : 153-156.

WOODMANSEE, R.A., 1958. - The seasonal distribution of the zooplankton off Chicken Key in Biscayne Bay, Florida. Ecology 39(2) : 247-262.

WOODMANSEE, R.A., 1966. - Daily vertical migration of Lucifer (Decapoda Sergestidae). Egg development, oviposition and hatching. Int. Revue ges. Hydrobiol. 51(5), 689-698.

YAMAZI, I., 1958. - Preliminary check-list of plankton organisms found in Tanabe Bay and its environs. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 7(1) 111-163.

A D D E N D A

B I B L I O G R A P H I Q U E

KERR S.R. et NEAL M.W., 1976. - Analysis of large-scale ecological systems. J. Fish. Res. Board Can., 33(9) : 2083 - 2089.

LAUREC A., 1979. - Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine. Thèse de doctorat d'Etat ; Université Aix-Marseille.

LE BORGNE R., 1977. - Etude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4°W.

II - Biomasse et peuplements du zooplancton.

III - Respiration et excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton.

IV - Production et rôle du zooplancton dans le réseau trophique. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 15(4) : 333-348 ; 349-362 ; 363-374.

LE BORGNE R., 1978. - Evaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. Oceanol. Acta, 1(1) : 107-118.

PARSONS T.R. et TAKAHASHI M., 1973. - Environmental control of phytoplankton cell size. Limnol. Oceanogr. 18 : 511-515.

SEMINA H.J., 1972. - The size of phytoplankton cells in the Pacific Ocean. Int. Rev. Gesamten Hydrobiol., 57 : 177-205.

N° d'enregistrement
du C.N.R.S. :

T H E S E

DE DOCTORAT D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

- Paris 6 -

par

Alain DESSIER

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES

ECOLOGIE DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS ZOOPLANCTONIQUES
COTIERS, ET PLUS PARTICULIEREMENT DES COPEPODES, DU
SUD DU GOLFE DE GUINEE (COTES DU CONGO, DU GABON ET
DE L'ANGOLA)

II - Illustrations

Soutenue le 1979 devant le jury composé de

MM.

LEGENDE DES ILLUSTRATIONS DE LA PREMIERE PARTIE

- Figure 1.1 : répartition verticale de la salinité le long de l'isobathe 100m entre l'équateur et 6°S (campagnes OM 36, 06-21/05/68 et OM 37 24/07-16/08/68)
- Figure 1.2 : précipitations mensuelles à Pointe-Noire entre 1969 et 1974 ; les croix indiquent les moyennes mensuelles sur plus de 30 ans
- Figure 1.3. : diagramme T-S des stations situées à l'isobathe 500 m des R.P. (Radiales Productivité) ; nomenclature des catégories et masses d'eau inspirée de BERRIT (encadrée) et MERLE (1972). Observations aux profondeurs standards.
- Figure 1.4. : évolution des températures et salinités en surface (.....) et à 17 m (x—x) à la station côtière au cours d'une année moyenne 1969-1974.
- Figure 1.5. : évolution des températures et salinités en surface (.....) et à 17m (x—x) en 1969
- Figure 1.6. : évolution des températures et salinités en surface (.....) et à 17m (x—x) en 1970.
- Figure 1.7. : évolution des températures et salinités en surface (.....) et à 17m (x—x) en 1971.
- Figure 1.8. : évolution des températures et salinités en surface (.....) et à 17m (x—x) en 1972.
- Figure 1.9. : évolution des températures et salinités en surface (.....) et à 17m (x—x) en 1973
- Figure 1.10 : station côtière de Pointe-Noire : évolution des températures et salinités quotidiennes, en surface et à 17m, entre octobre 1973 et octobre 1974.
- Figure 1.11. : couples T-S quotidiens à 17m à la station côtière de Pointe-Noire entre octobre 1973 et septembre 1974.
- Figure 1.12. : proportion du flux favorable aux upwellings entre 30 et 60m sur la Radiale de Pointe-Noire (RPN). GALLARDO com. pers.
- Figure 1.13. : radiale de Pointe-Noire R.P. 9 (02/01/74) ; répartition verticale des températures (en haut) et salinités (en bas).
- Figure 1.14. : radiale de Pointe-Noire R.P. 10 (05/03/74) ; répartition verticale des températures et salinités.
- Figure 1.15. : radiale de Pointe-Noire R.P. 12 (08/04/74) ; répartition verticale des températures (en haut) et salinités (en bas).
- Figure 1.16. : radiale de Pointe-Noire R.P. 13 (06/05/74) ; répartition verticale des températures (en haut) et salinités (en bas).
- Figure 1.17. : radiale de Pointe-Noire R.P. 14 (13/06/74) ; répartition verticale des températures (en haut) et salinités (en bas).
- Figure 1.18. : radiale de Pointe-Noire R.P. 15 (22/07/74) ; répartition verticale des températures (en haut) et salinités (en bas).
- Figure 1.19. : radiale de Pointe-Noire R.P. 116 (02/09/74) ; répartition verticale des températures (en haut) et salinités (en bas).

- Figure 1.20. : radiale de Pointe-Noire R.P. 17 (01/10/74) ; répartition verticale des températures (en haut) et salinités (en bas).
- Figure 1.21 : points T-S quotidiens de surface à la station côtière entre octobre 1973 et septembre 1974.
- Figure 1.22. : indice colorimétrique des eaux (échelle Uhl-Forel) à la station côtière, entre octobre 1973 et septembre 1974 (eaux du Congo : indice supérieur à 20).
- Figure 1.23. : teneurs quotidiennes en P minéral dissous en surface (en haut) et à 17m (en bas).
- Figure 1.24. : teneurs moyennes (1972-1974) à 5m en P minéral dissous et température moyenne 1969-1974 à 17m (en pointillé).
- Figure 1.25. : production primaire moyenne en mg de C sous 1 m^2 de surface, période 1969-1974.
- Figure 1.26. : paysage hydrologique rencontré au cours de la campagne NIZ 03-71 (04-11/03/71).
- Figure 1.27. : idem figure 1.26 ; campagne NIZ 14-71 (19-26/11/71).
- Figure 1.28. : idem figure 1.26 ; campagne NIZ 03-72 (13-19/03/72).
- Figure 1.29. : idem figure 1.26 ; campagne NIZ 08-72 (14-19/07/72).
- Figure 1.30. : idem figure 1.26 ; campagne NIZ 13-71 (13-23/10/71).
- Figure 1.31. : idem figure 1.26 ; campagne NIZ 04/05-70 (27/10-22/11/70).
- Figure 1.32. : idem figure 1.26 ; campagne NIZ 01-71 (05-22/01/71).
- Figure 1.33. : idem figure 1.26 ; campagne NIZ 15-71 (07-16/12/71).
- Figure 1.34. : analyse factorielle du cycle hydroclimatologique annuel moyen (période 1969-1974). A : projection des points observations (semaines) sur le plan factoriel I-II. B et C : projection des points variables, T-S, oxygène, phosphate, chlorophylle a et UAO (les flèches indiquent les immersions croissantes, 0, 5, 10 et 17m voir tableau 1.3 pour le codage) dans le plan factoriel I-II.
- Figure 1.35. : analyse factorielle du cycle hydroclimatologique annuel moyen (période 1969-1974). Projection des points observations (semaines) sur les plans factoriels II-III, (A) et III-IV (B).

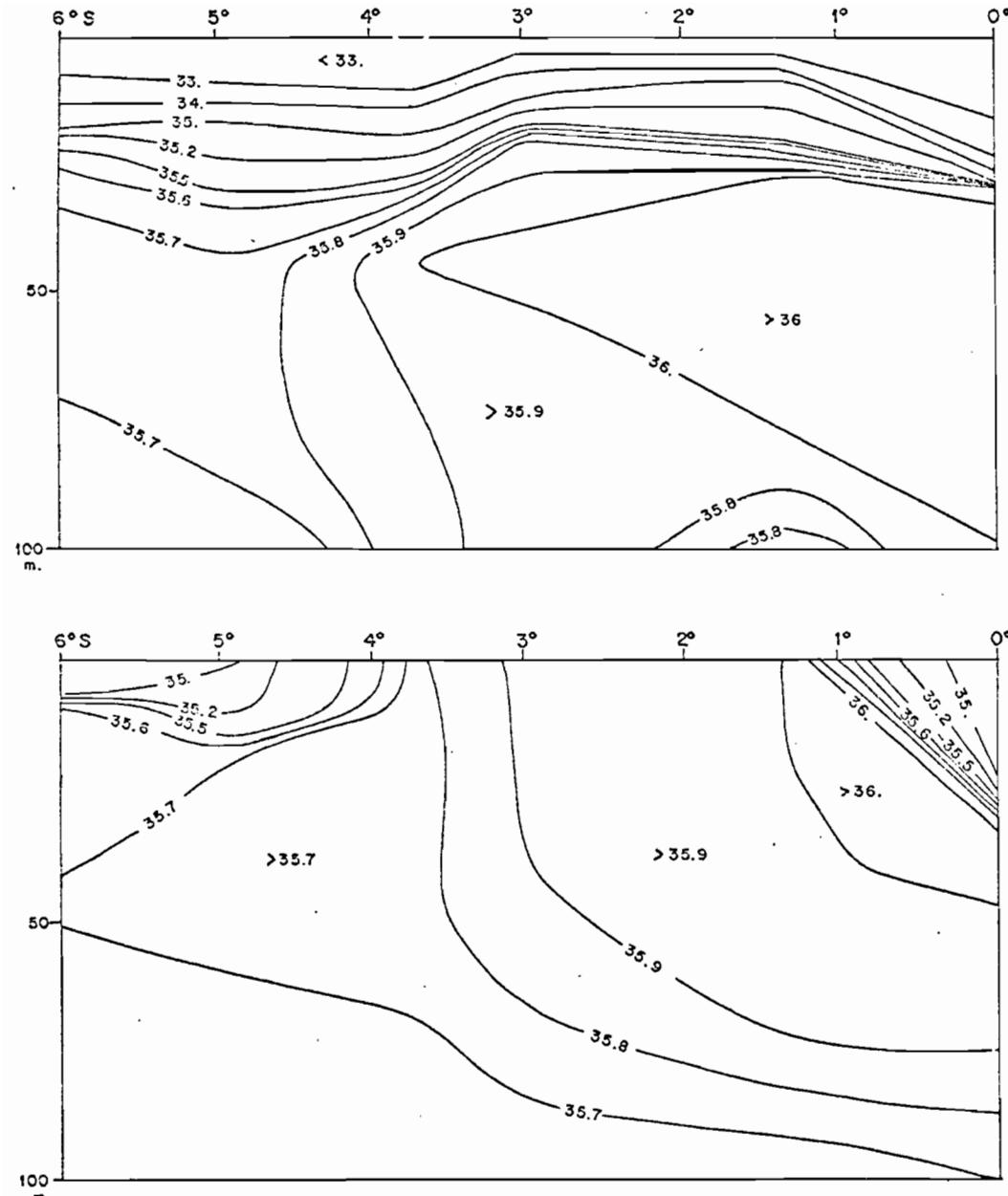


Fig. I.I : Répartition verticale de la salinité le long de l'isobathe 100m, entre l'équateur et 6°S (campagnes OM 36, 6-21/05/68 et OM 37, 24/07-16/08/68)

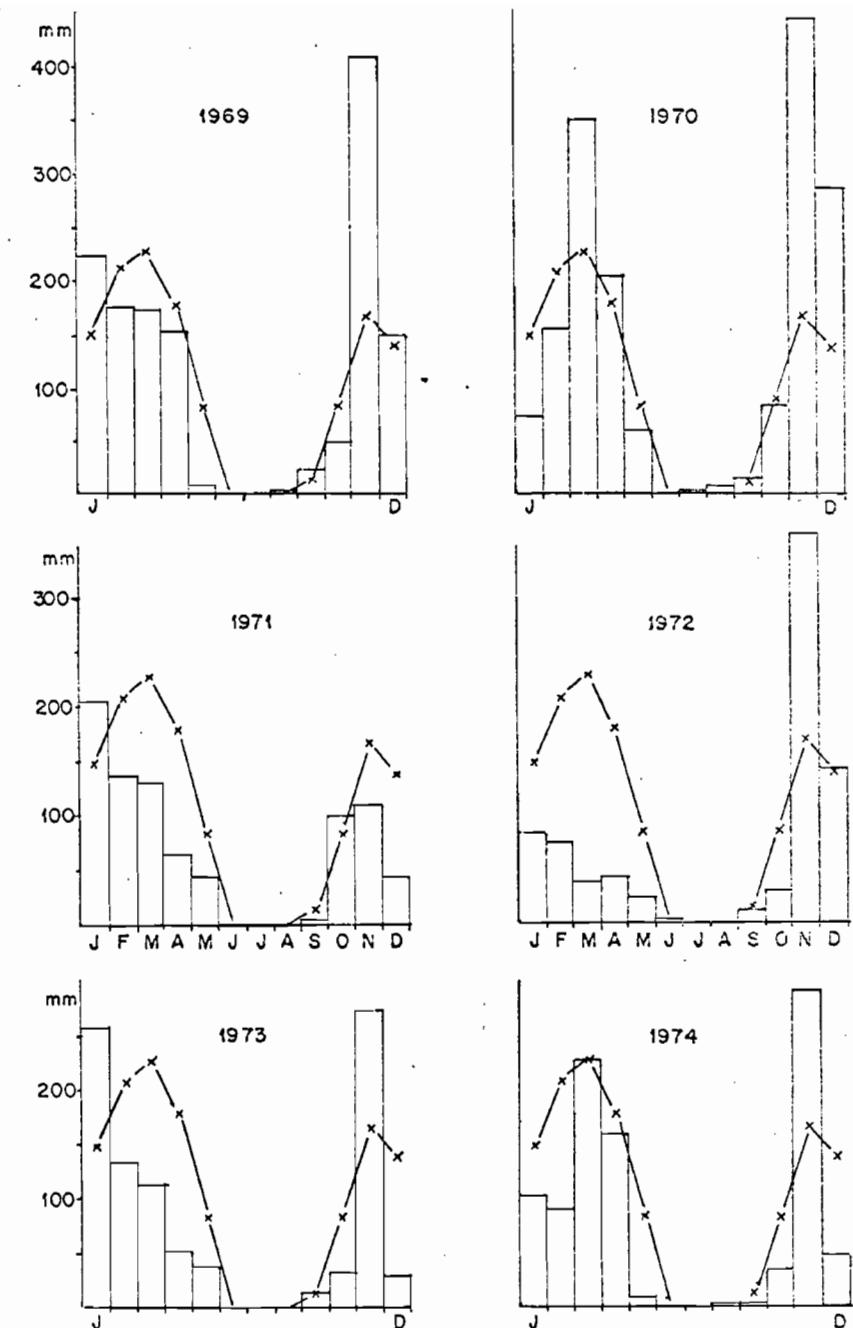


Fig. I.2 : Précipitations mensuelles à Pointe-Noire entre 1969 et 1974; les croix indiquent les moyennes mensuelles sur plus de 30ans.

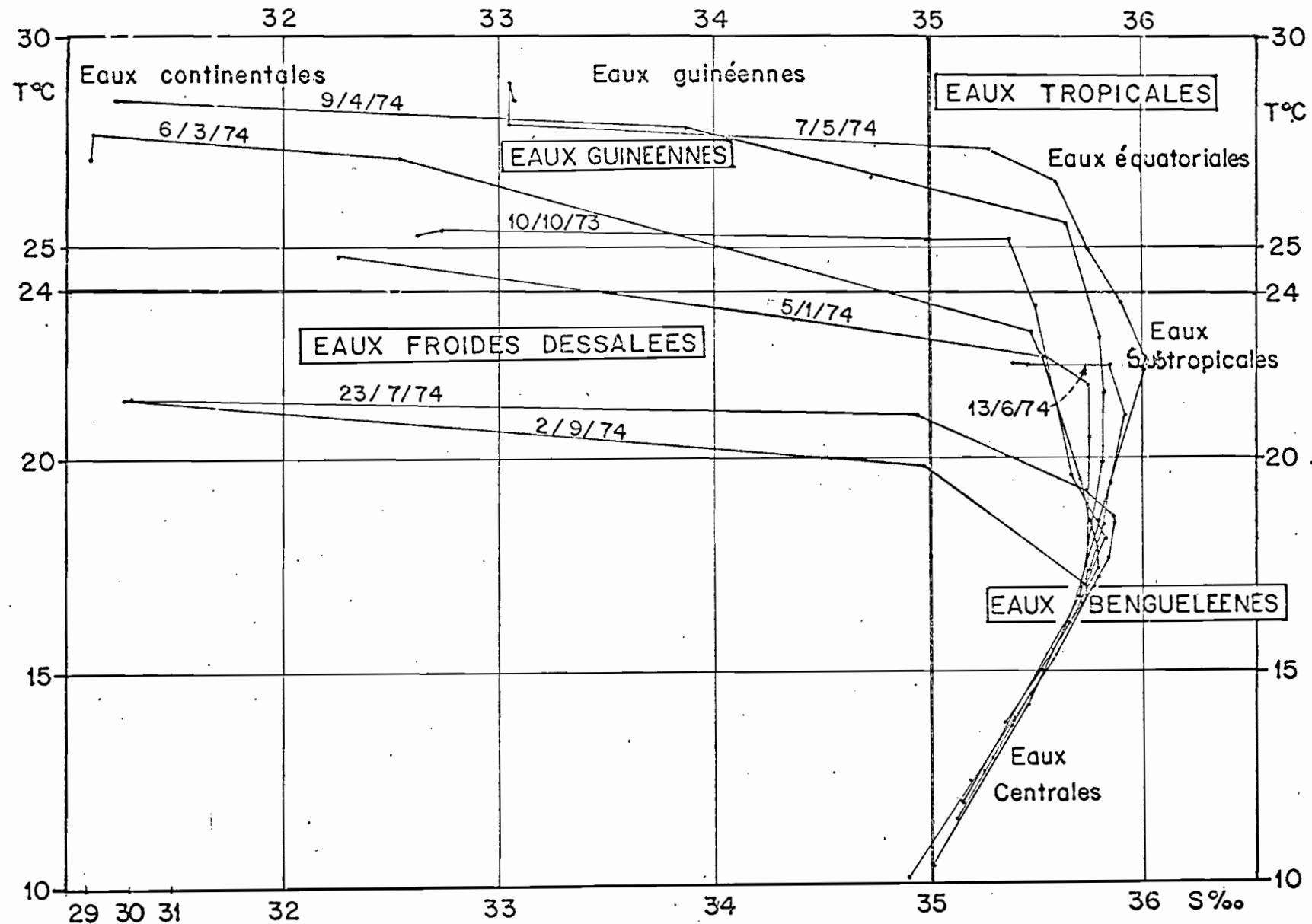


Fig. 1.3. : Diagramme T-S des stations situées à l'isobathe 500 m des R.P. 1974 (Radiales Productivité) ; nomenclature des catégories et masses d'eau inspirée de BERRIT (encadrée) et MERLE (1972). Observations aux profondeurs standards.

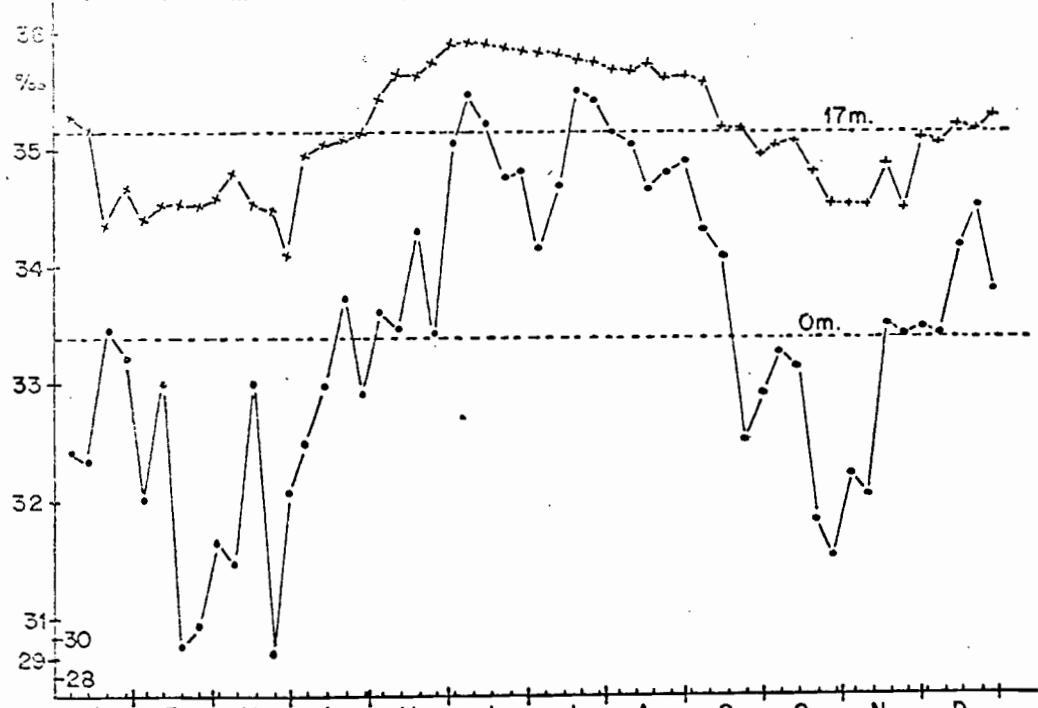
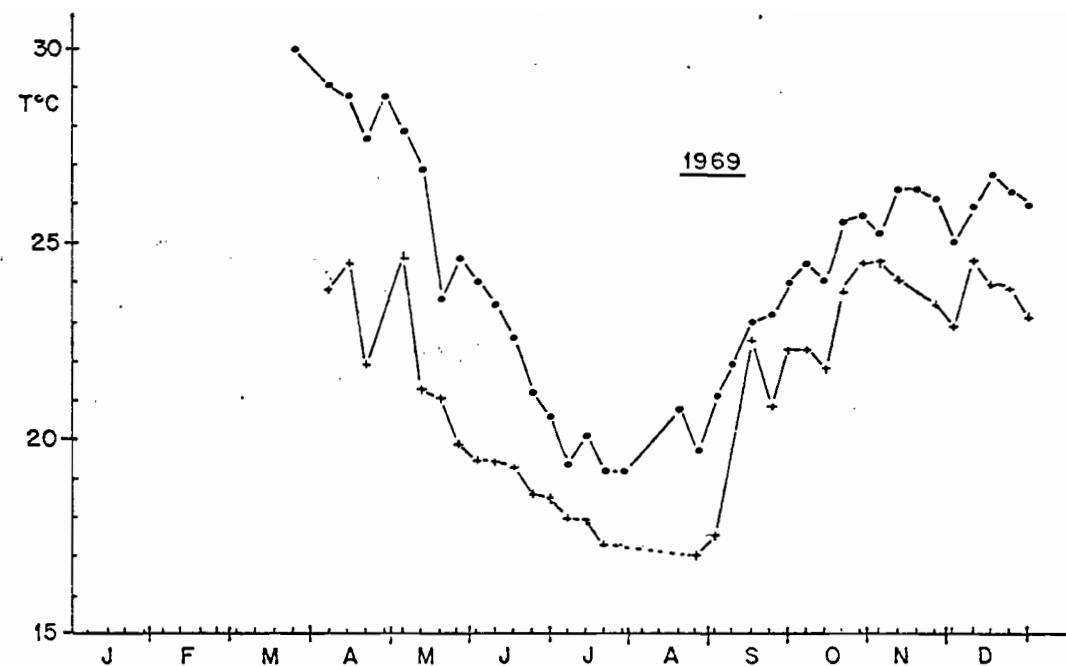
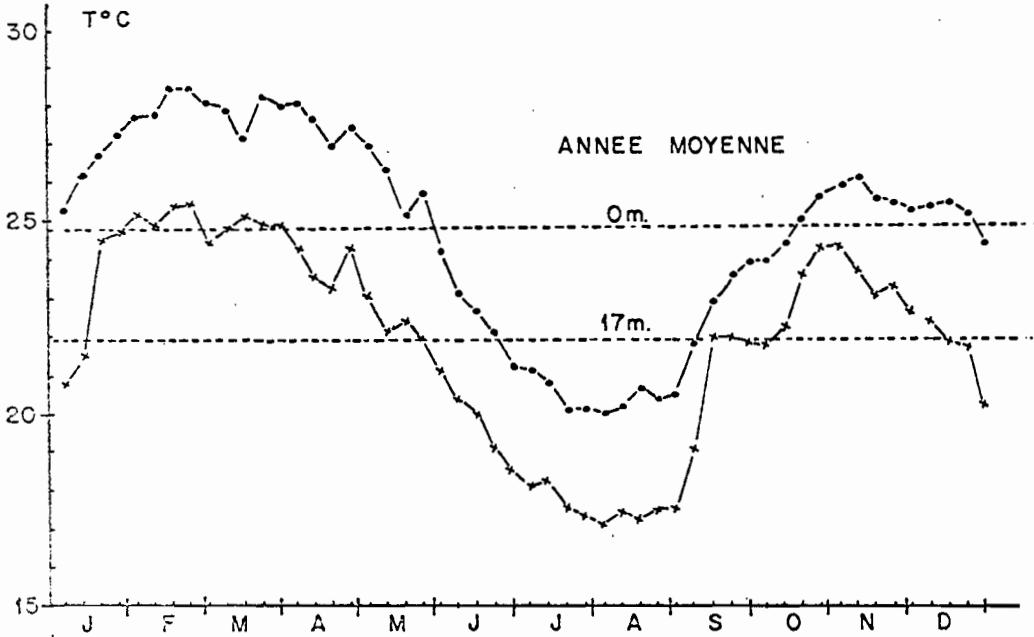
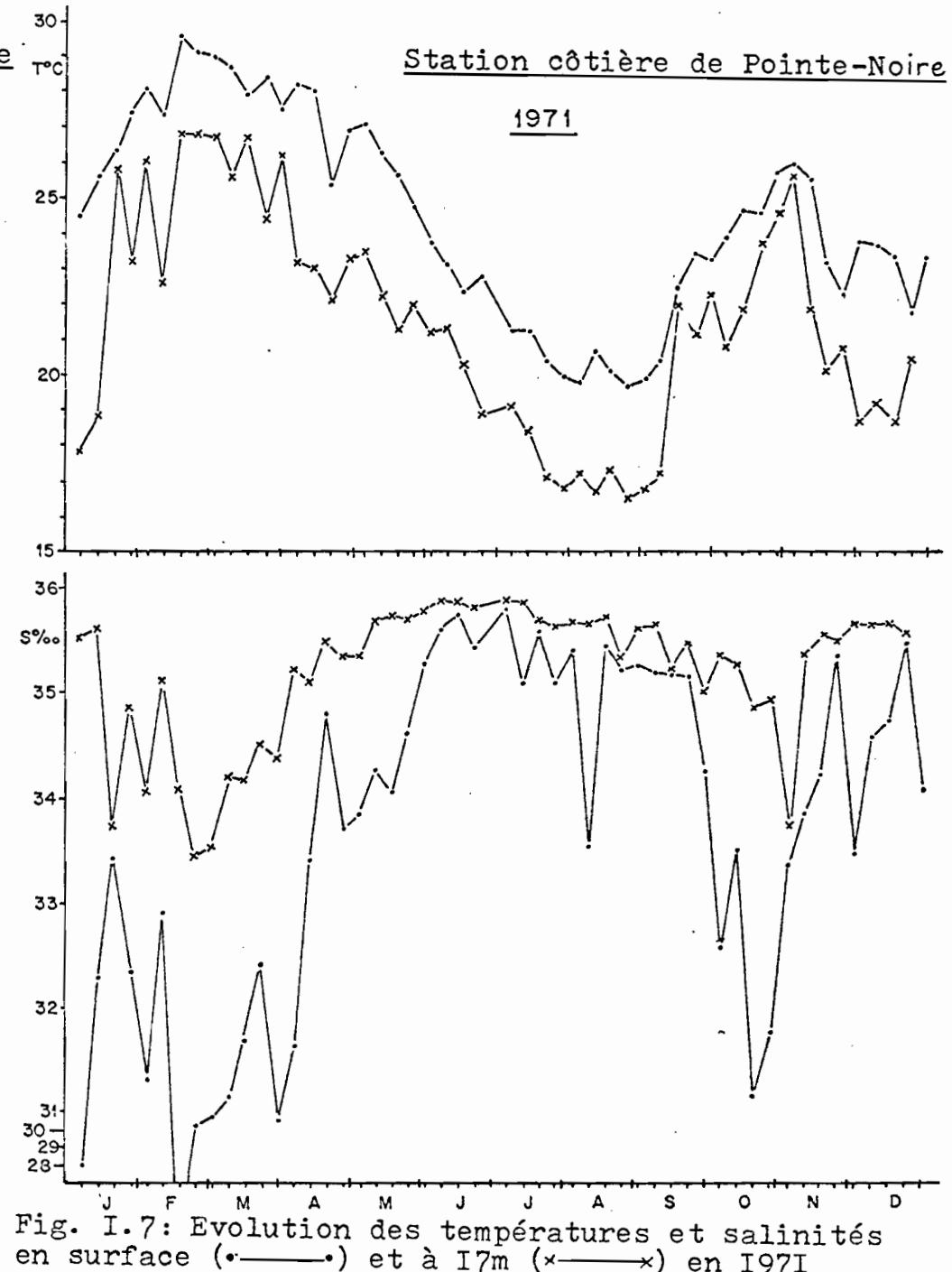
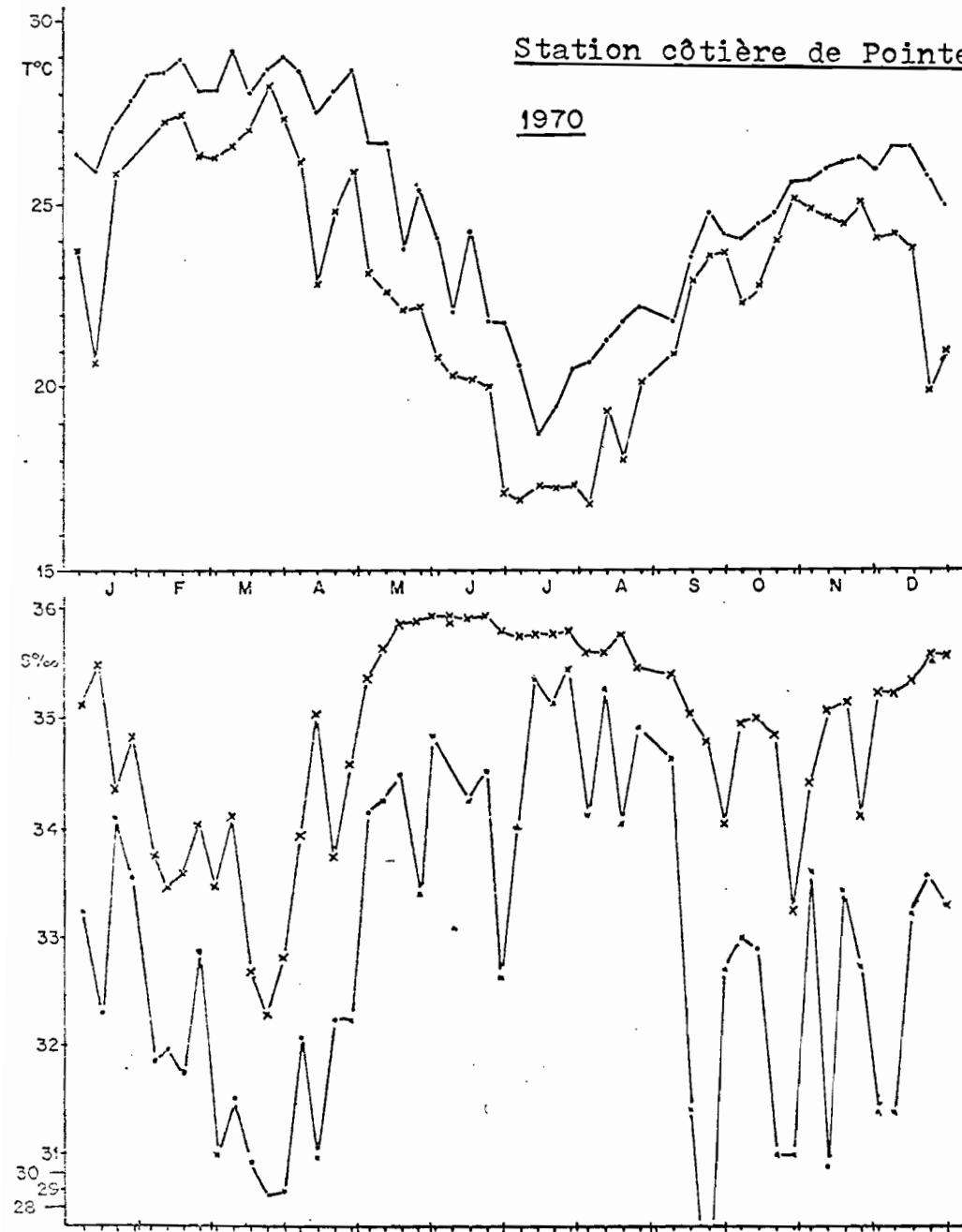


Fig. I.4: Evolution des températures et salinités en surface (•—•) et à 17m (x—x) à la station côtière au cours d'une année moyenne 1969-1974

Fig. I.5: Evolution des températures et salinités en surface (•—•) et à 17m (x—x) en 1969



Station côtière de Pointe-Noire

1972

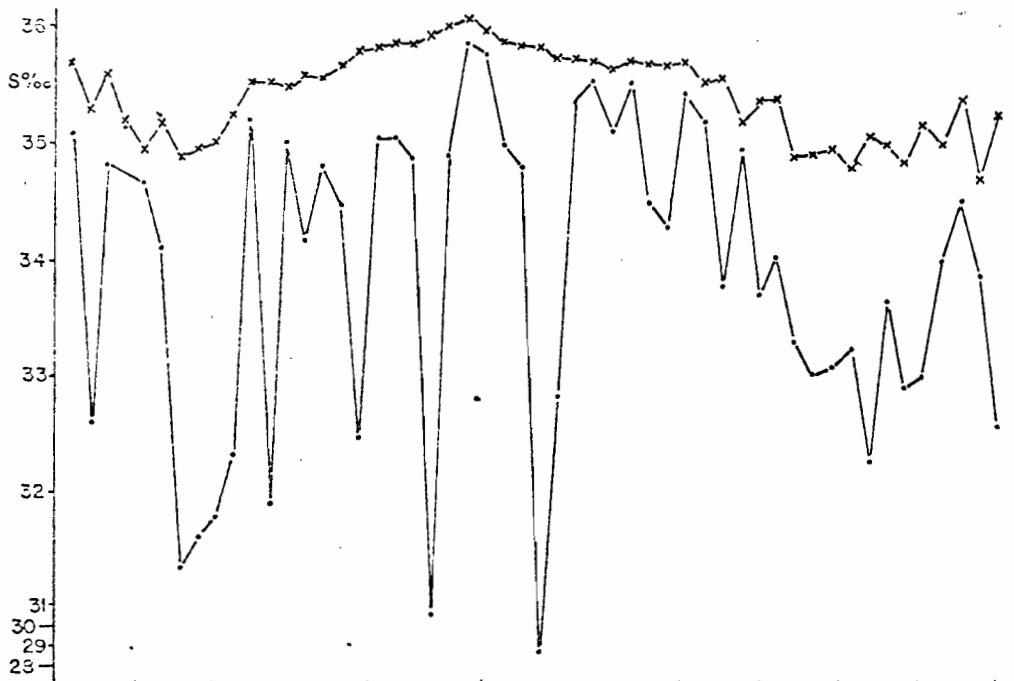
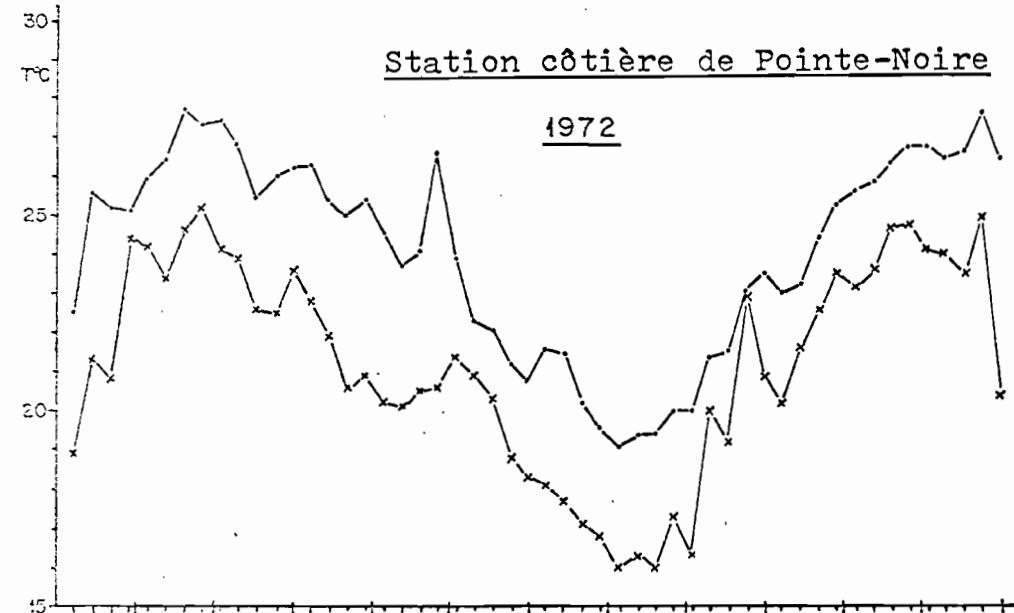


Fig. I.8: Evolution des températures et salinités en surface (•—•) et à 17m (x—x) en 1972

Station côtière de Pointe-Noire

1973

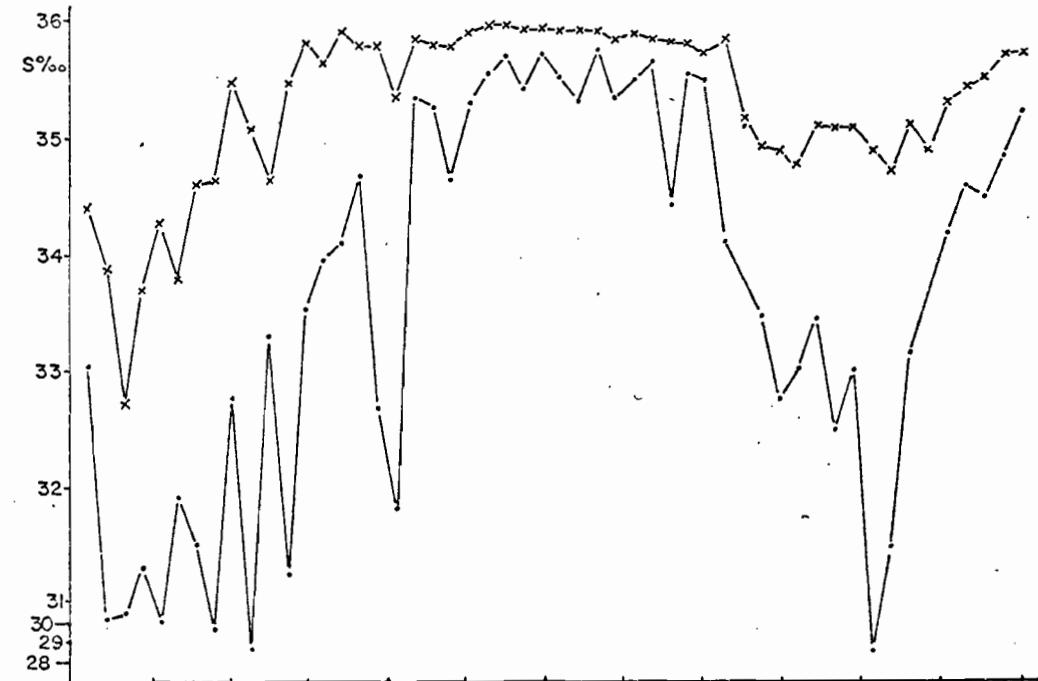
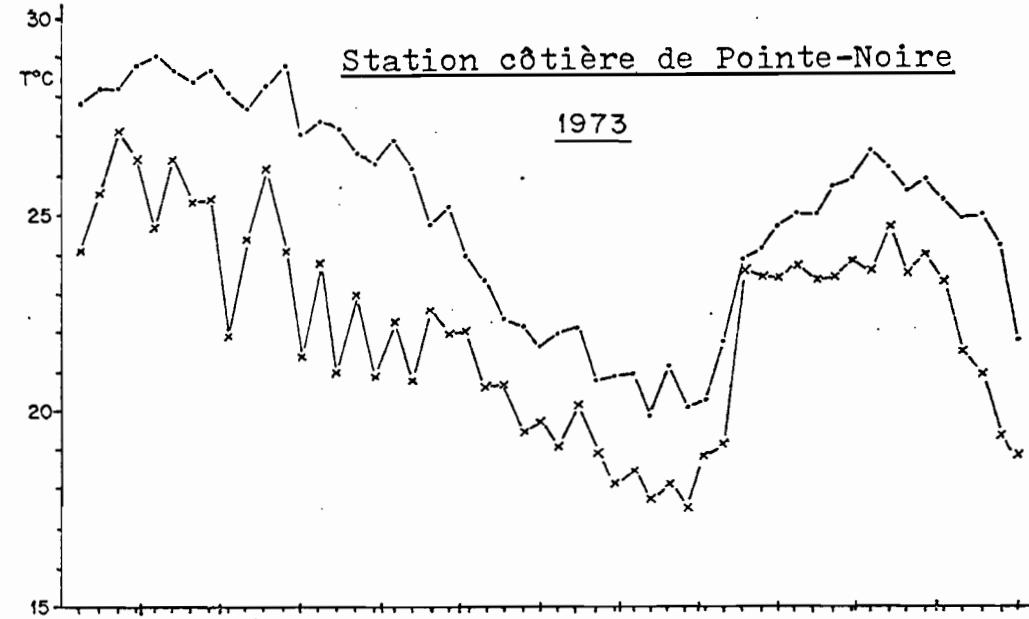


Fig. I.9: Evolution des températures et salinités en surface (•—•) et à 17m (x—x) en 1973

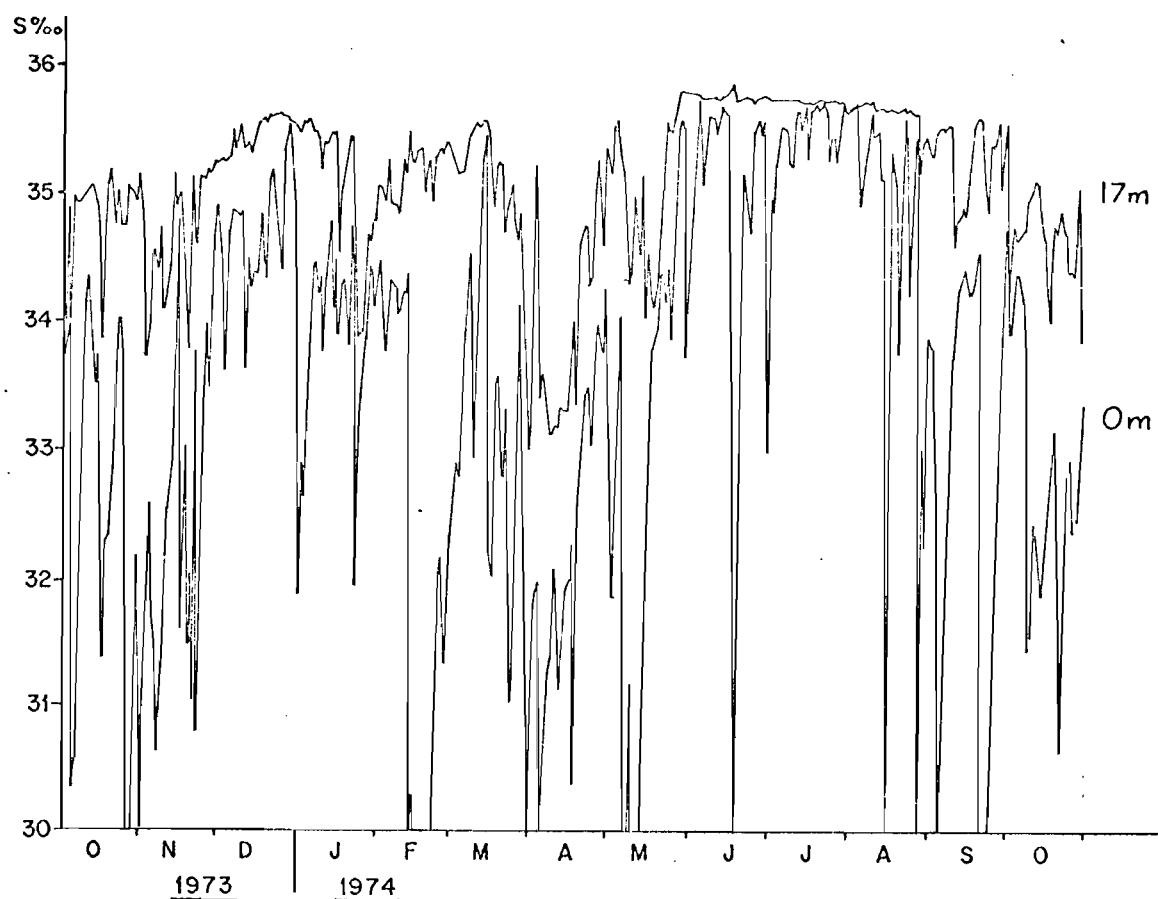
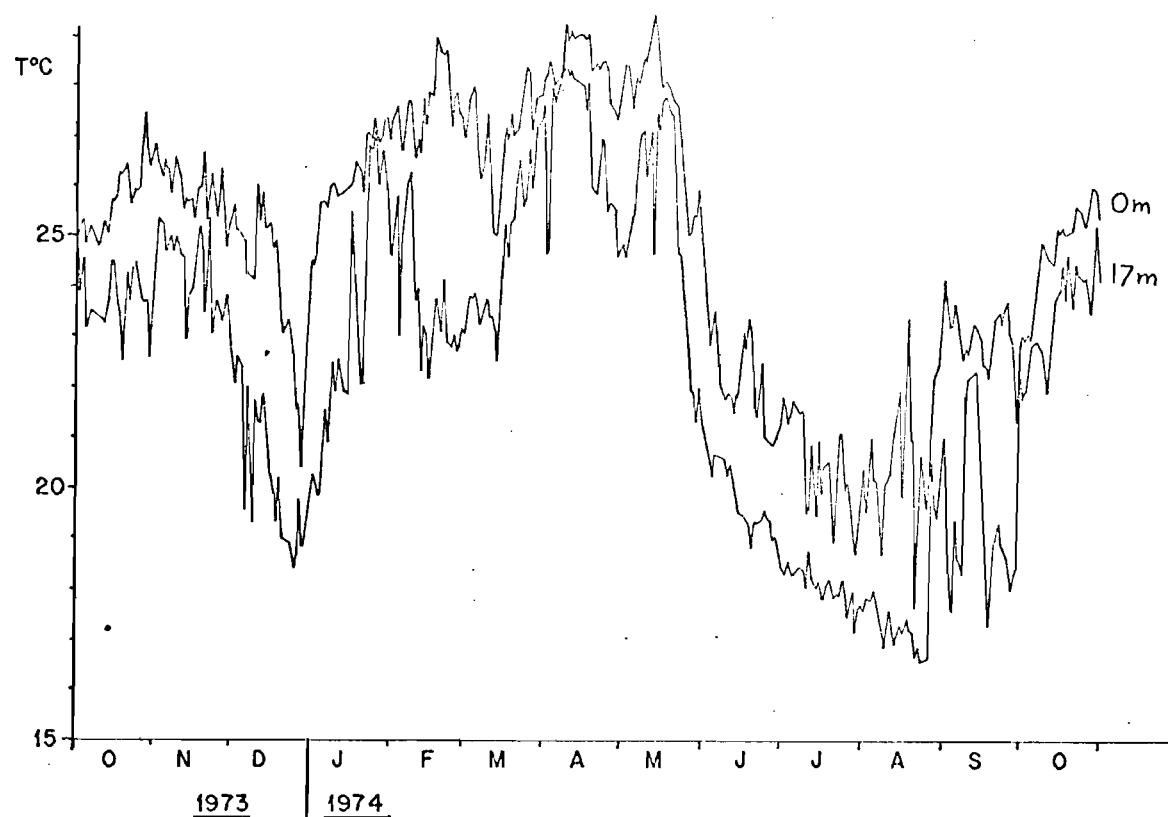


Fig. I.I0: Station côtière de Pointe-Noire: évolution des températures et salinités quotidiennes en surface et à 17m entre octobre 1973 et octobre 1974.

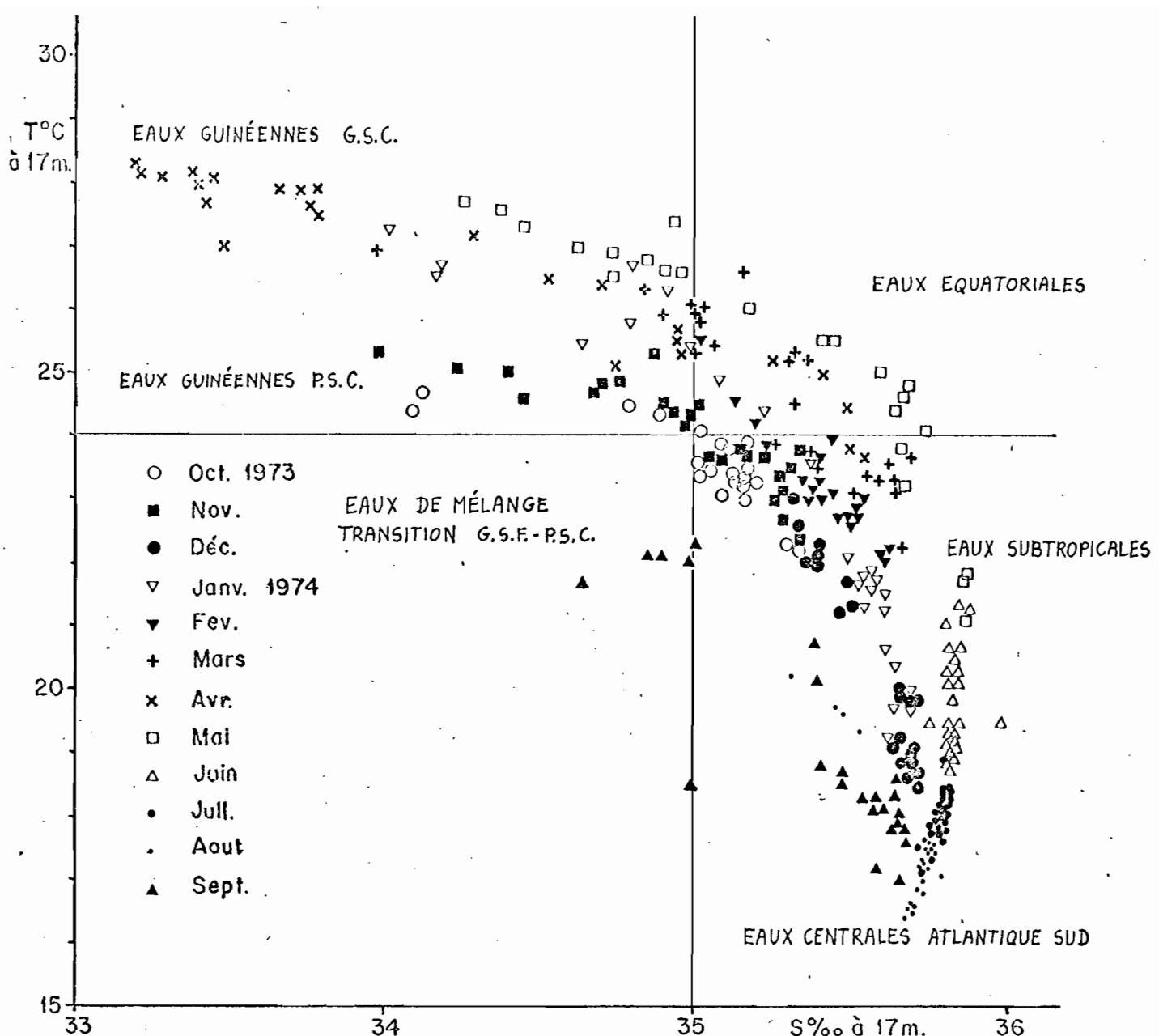


Fig.I.II: Couples T-S quotidiens à 17m à la station côtière de Pointe-Noire entre octobre 1973 et septembre 1974

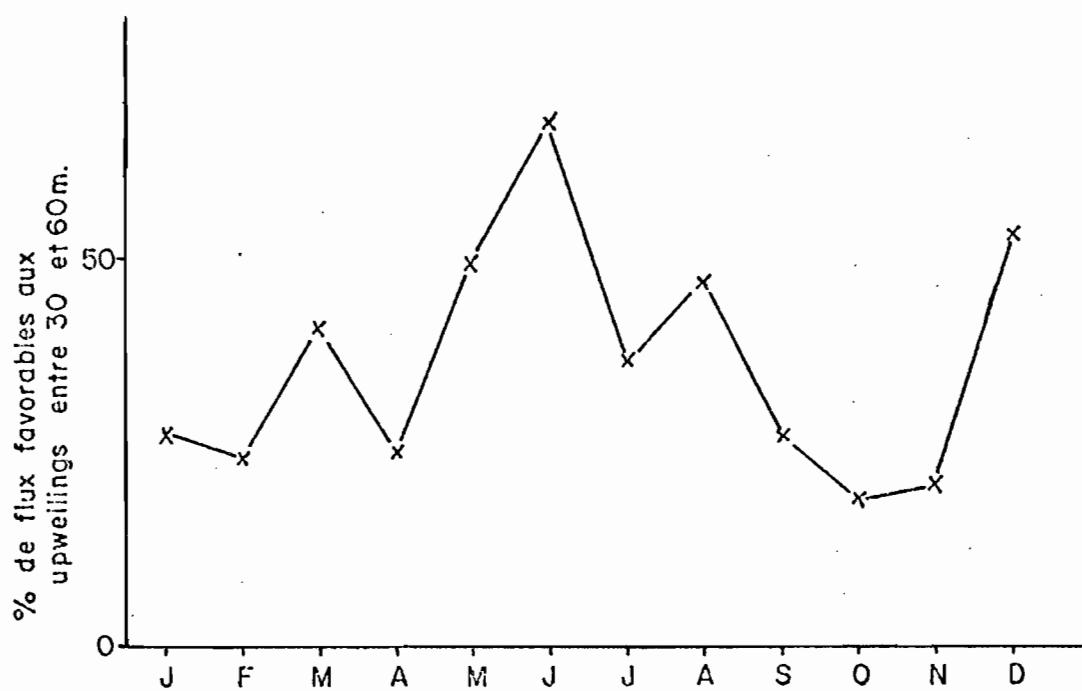


Fig. I.I2: Proportion du flux favorable aux upwellings entre 30 et 60m sur la Radiale de Poite-Noire (R.P.N.) - GALLARDO com. pers.

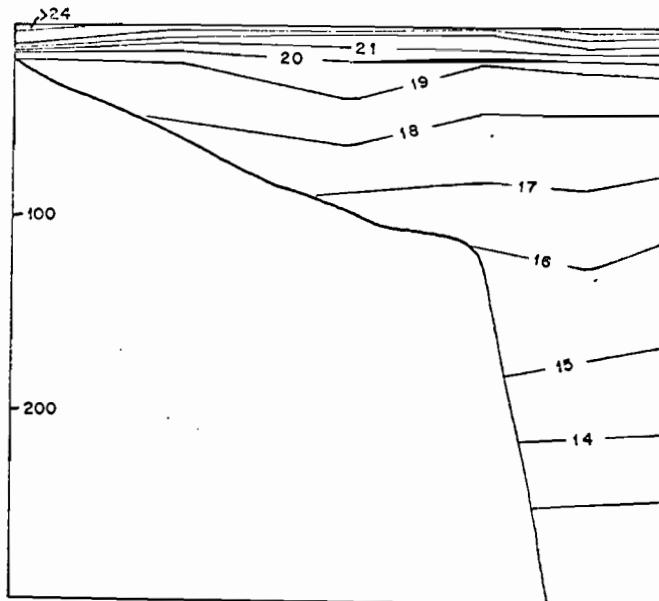


Fig. I.I3: Radiale de pointe-Noire R.P. 9 (02/01/74); répartition verticale des températures (en haut) et salinités (en bas)

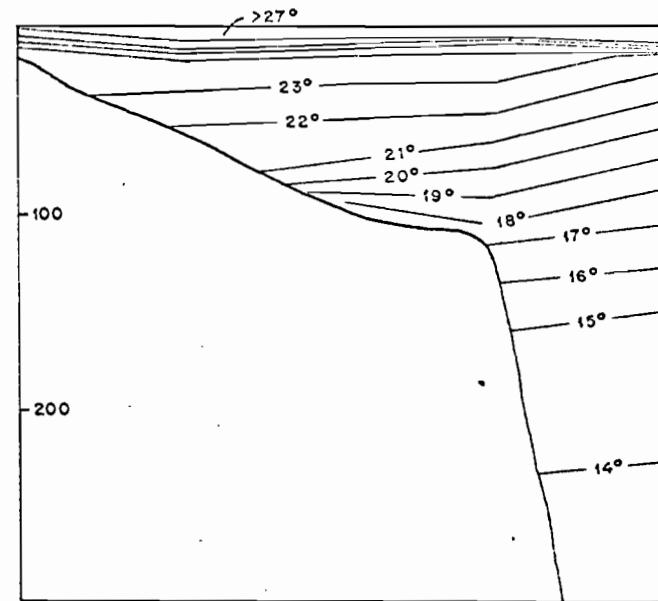
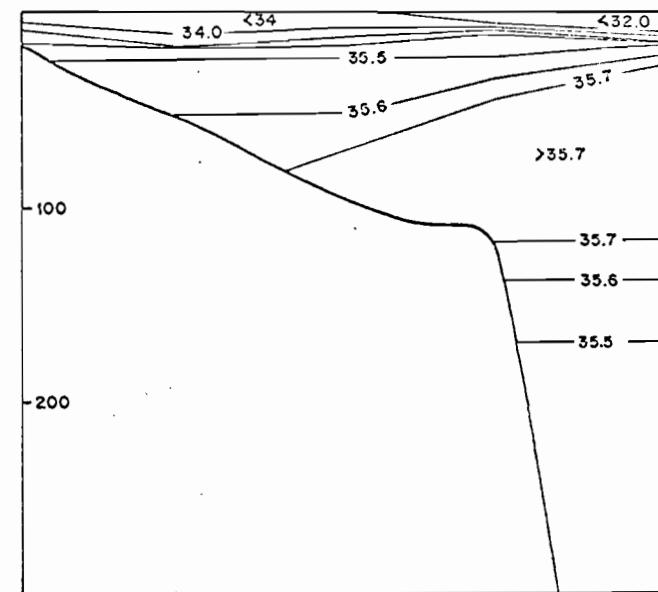
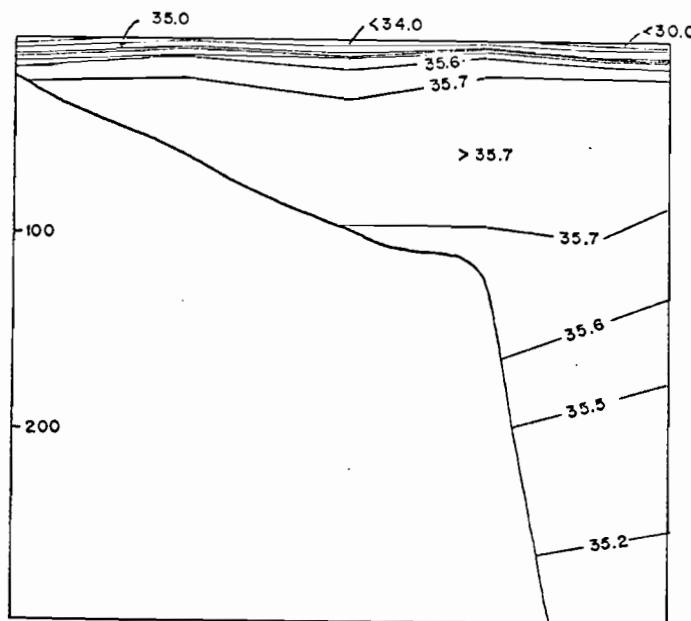


Fig. I.I4: Radiale de Pointe-Noire R.P. 10 (05/03/74); répartition verticale des températures (en haut) et salinités (en bas)



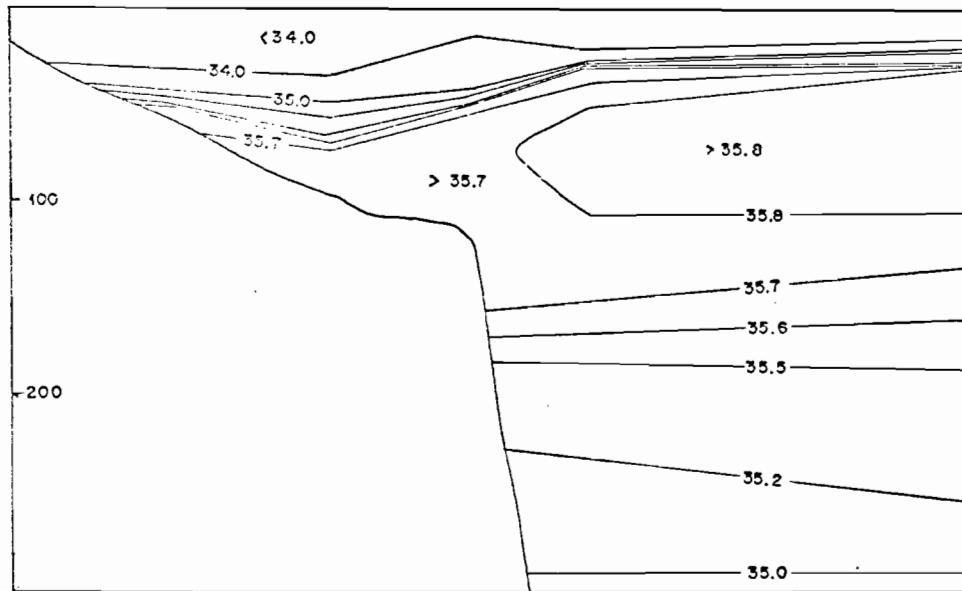
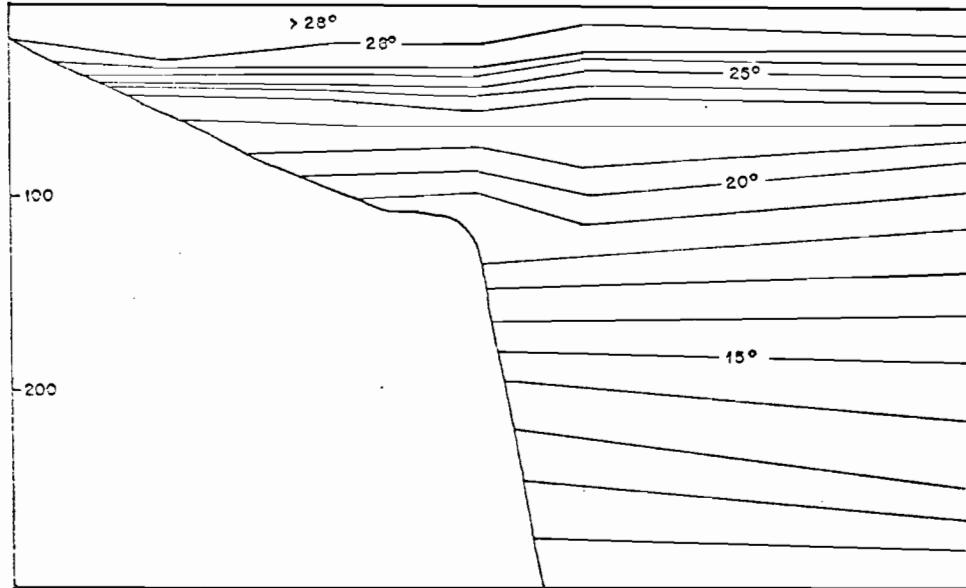


Fig. I.I5: Radiale de Pointe-Noire R.P. I2
(08/04/74); répartition verticale des températures
(en haut) et salinités (en bas).

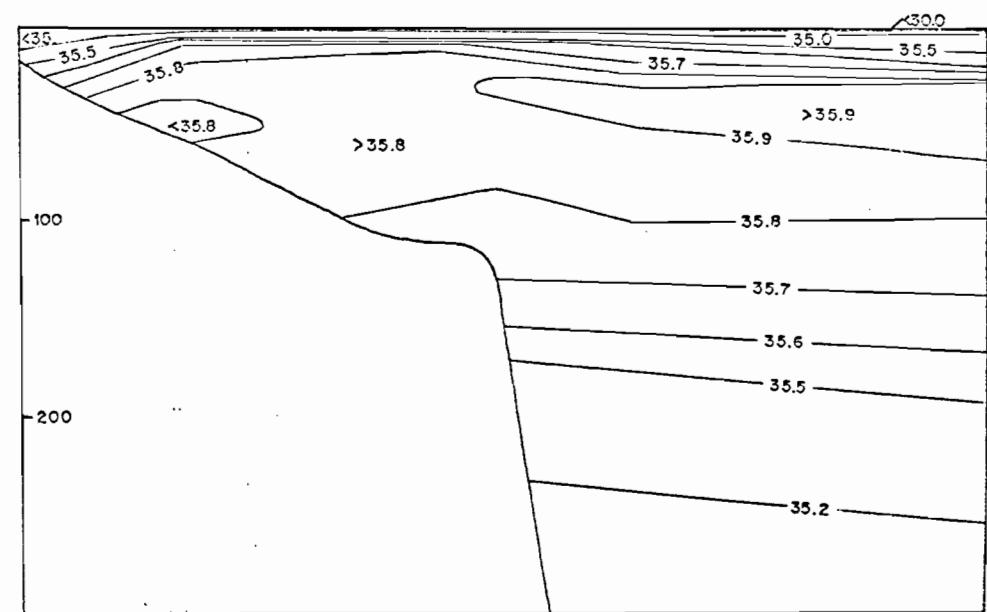
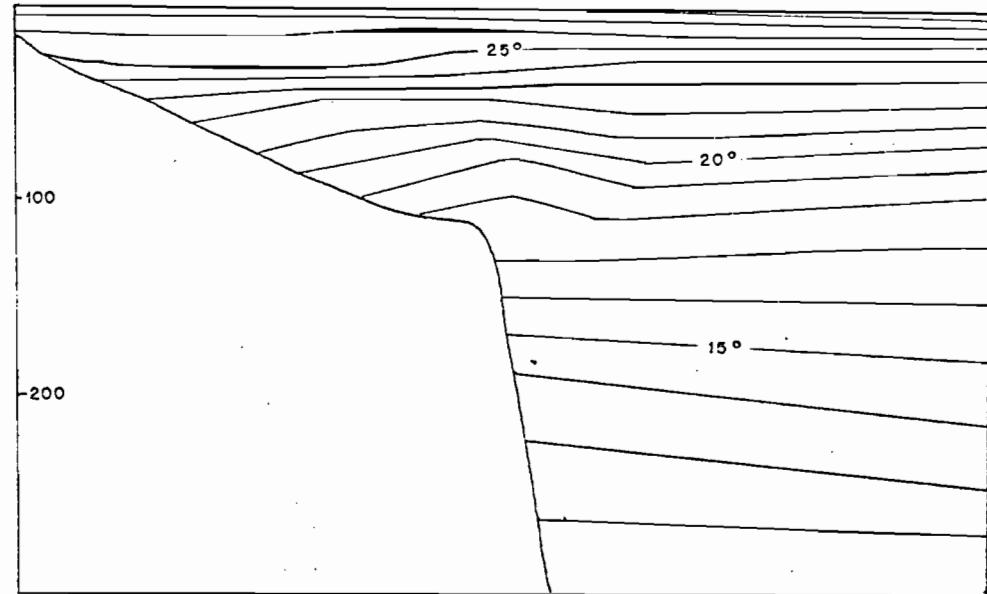


Fig. I.I6: Radiale de Pointe-Noire R.P. I3
(06/05/74); répartition verticale des températures
(en haut) et salinités (en bas).

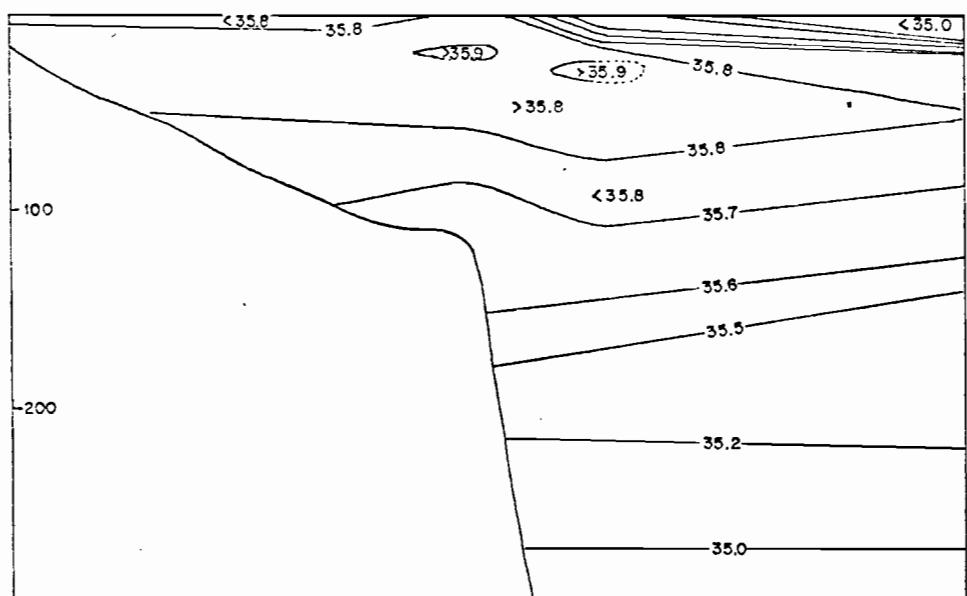
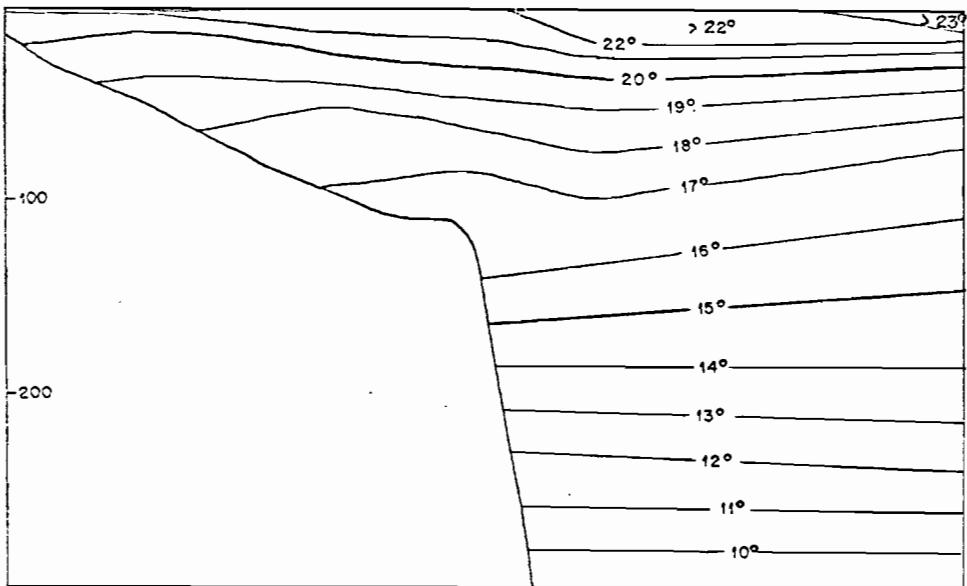


Fig. I.I7: Radiale de Pointe-Noire R.P. I4 (13/06/74); répartition verticale des températures (en haut) et des salinités (en bas).

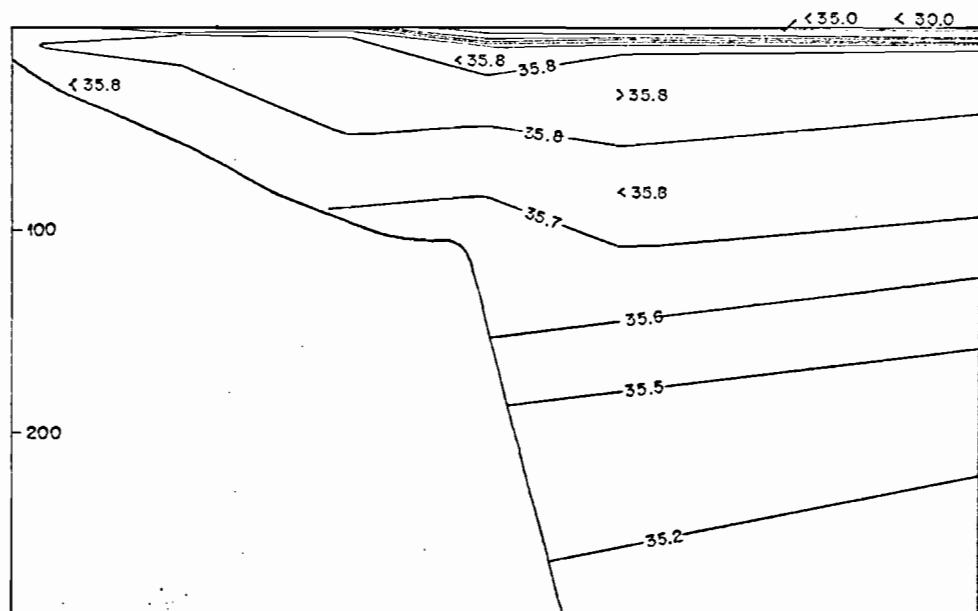
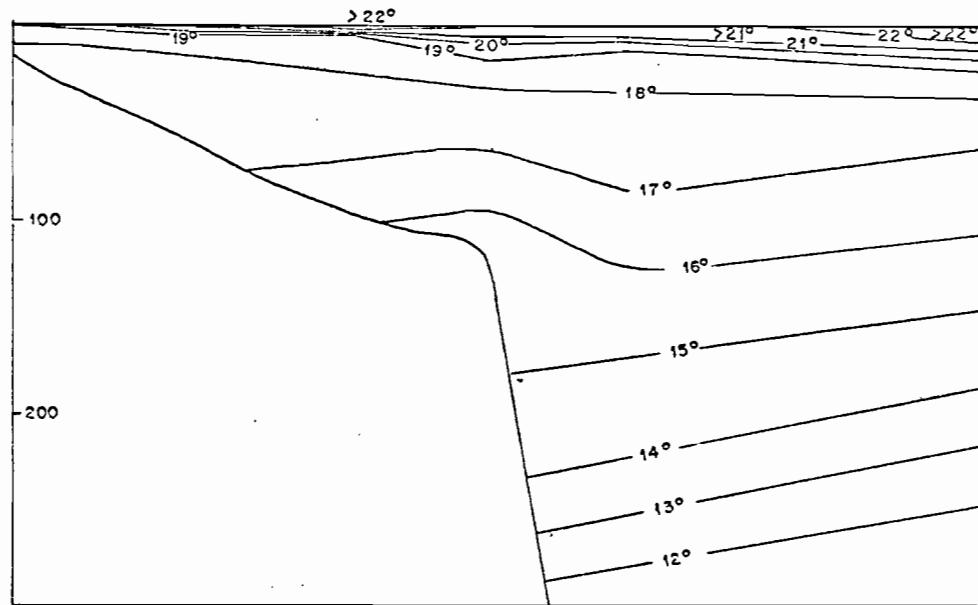


Fig. I.I8: Radiale de Pointe-Noire R.P. I5 (22/07/74); répartition verticale des températures (en haut) et des salinités (en bas).

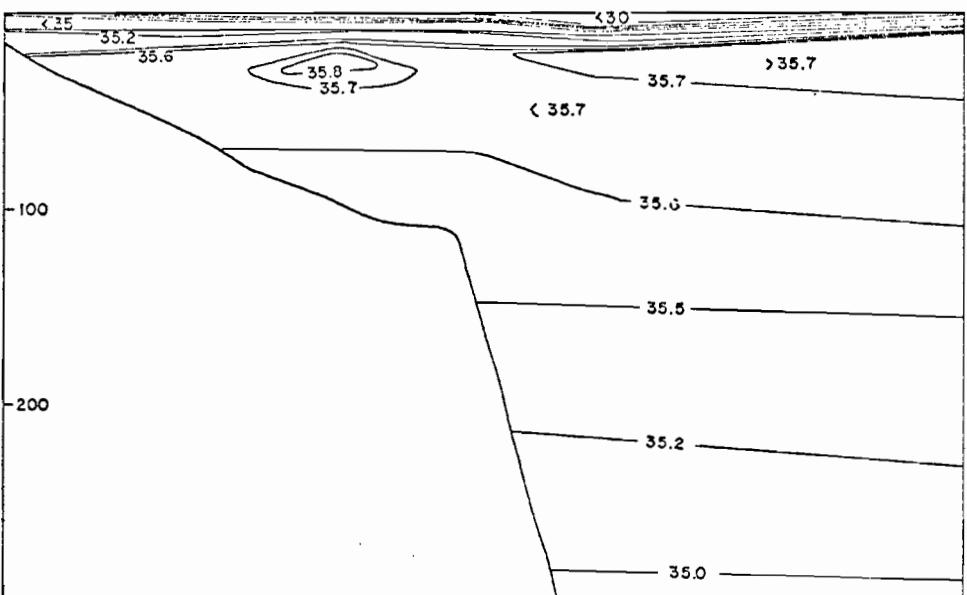
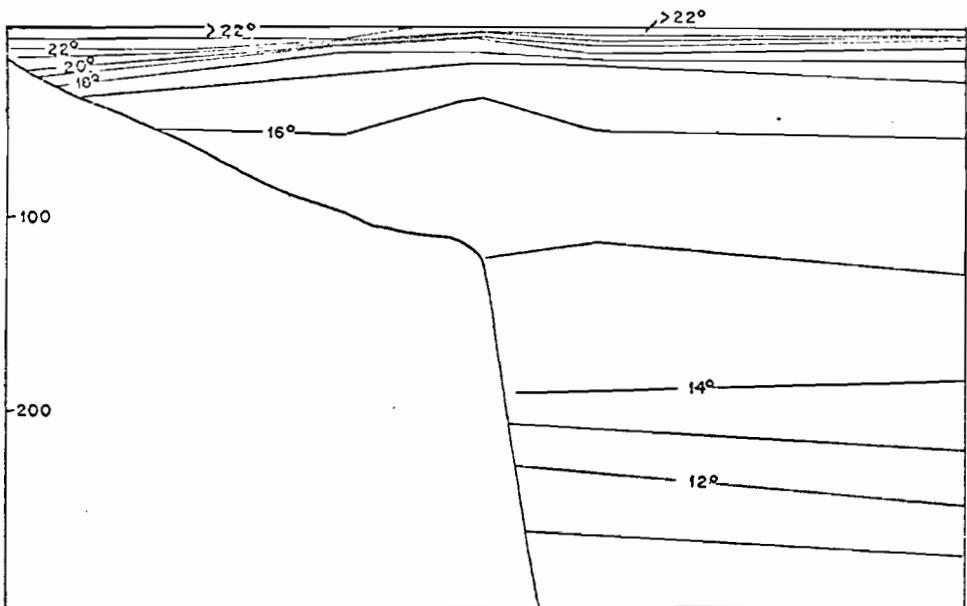


Fig. I.I9: Radiale de Pointe-Noire R.P. I6
(02/09/74); répartition verticale des tempé-
ratures (en haut) et salinités (en bas).

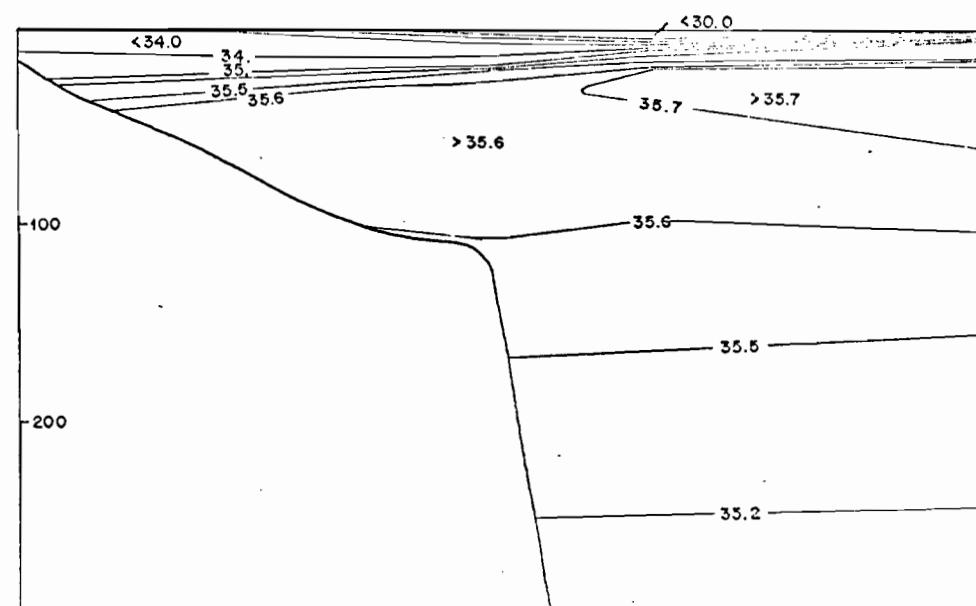
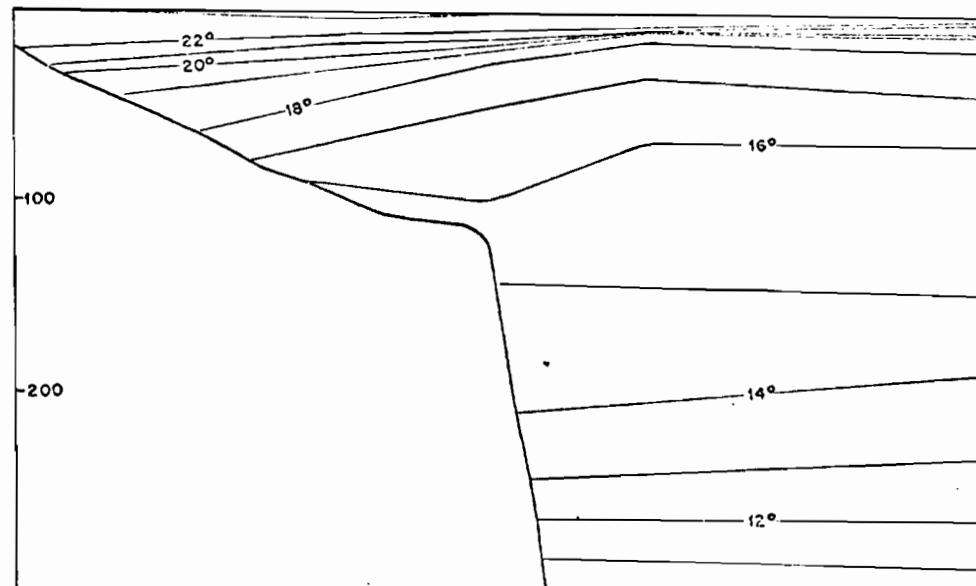


Fig. I.20: Radiale de Pointe-Noire R.P. I7
(01/10/74); répartition verticale des tempé-
ratures (en haut) et salinités (en bas).

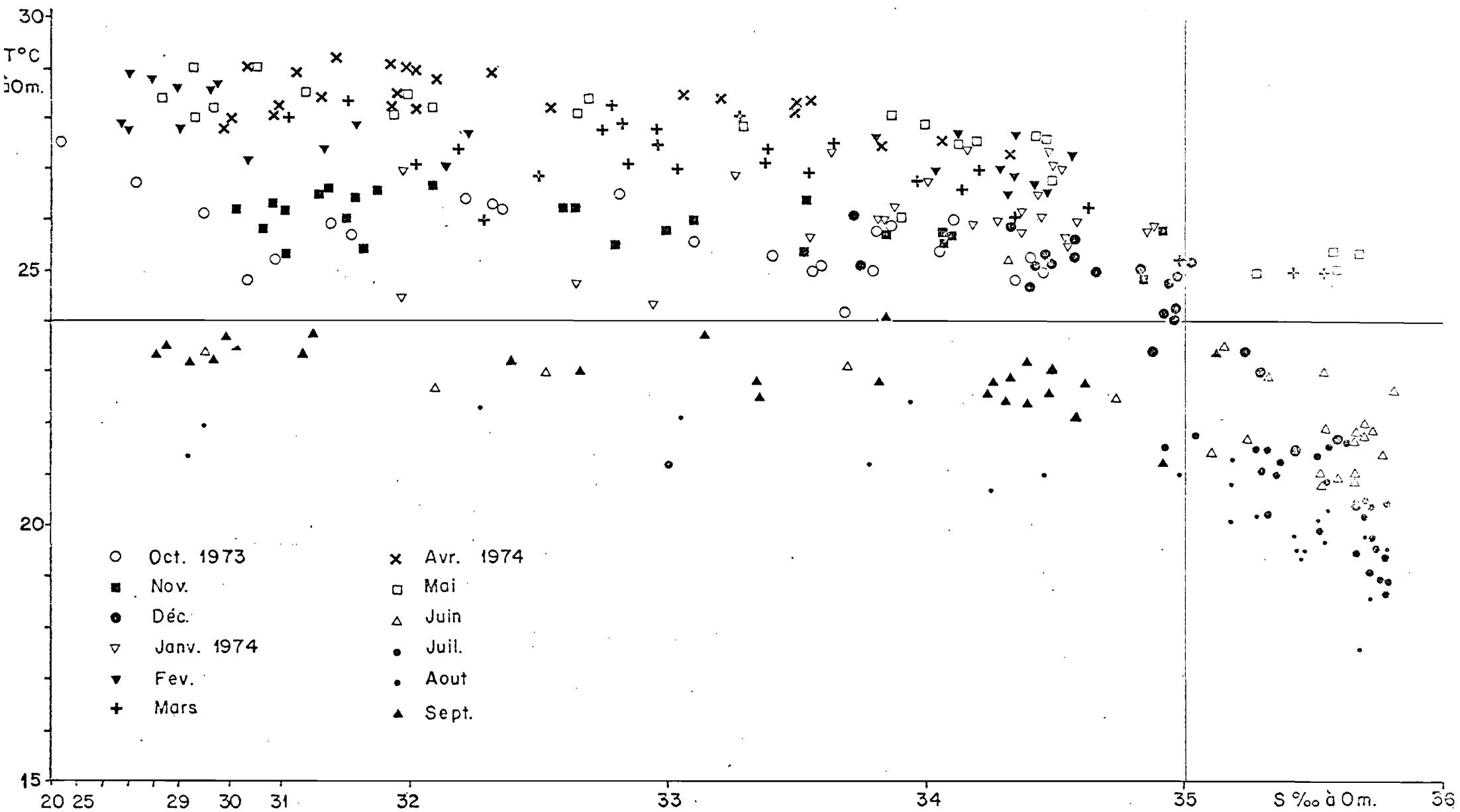


Fig. I.2I: Points : T-S quotidiens de surface à la station côtière entre oct. 1973 et sept. 1974.

Uhl-Forel

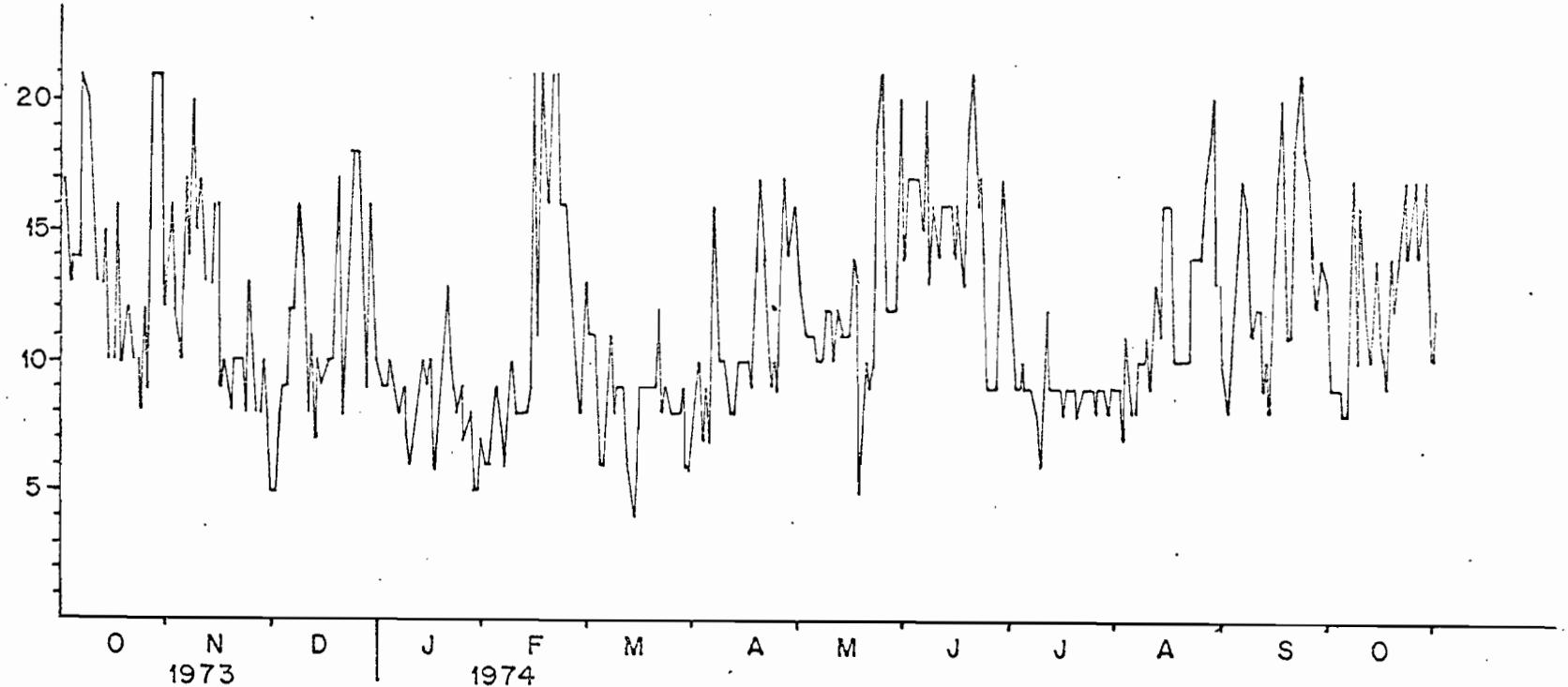


Fig. 1.22 : indice colorimétrique des eaux (échelle Uhl-Forel)
à la station côtière entre oct. 1973 et sept. 1974. (eaux du
Congo : indice supérieur à 20).

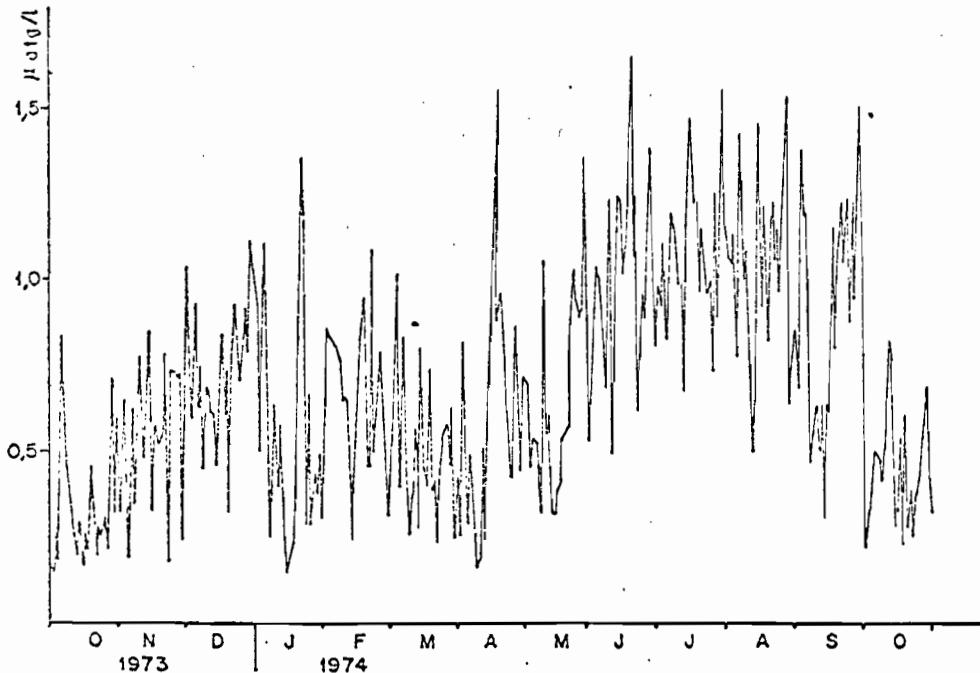
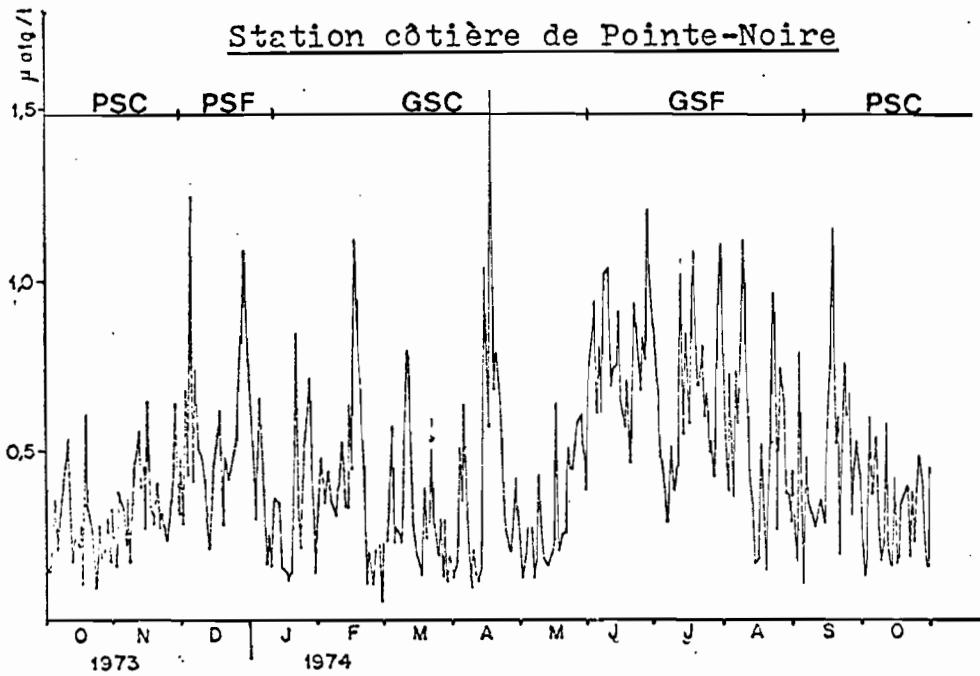


Fig. I.23: Teneurs quotidiennes en P minéral dissous en surface (en haut) et à 17m (en bas).

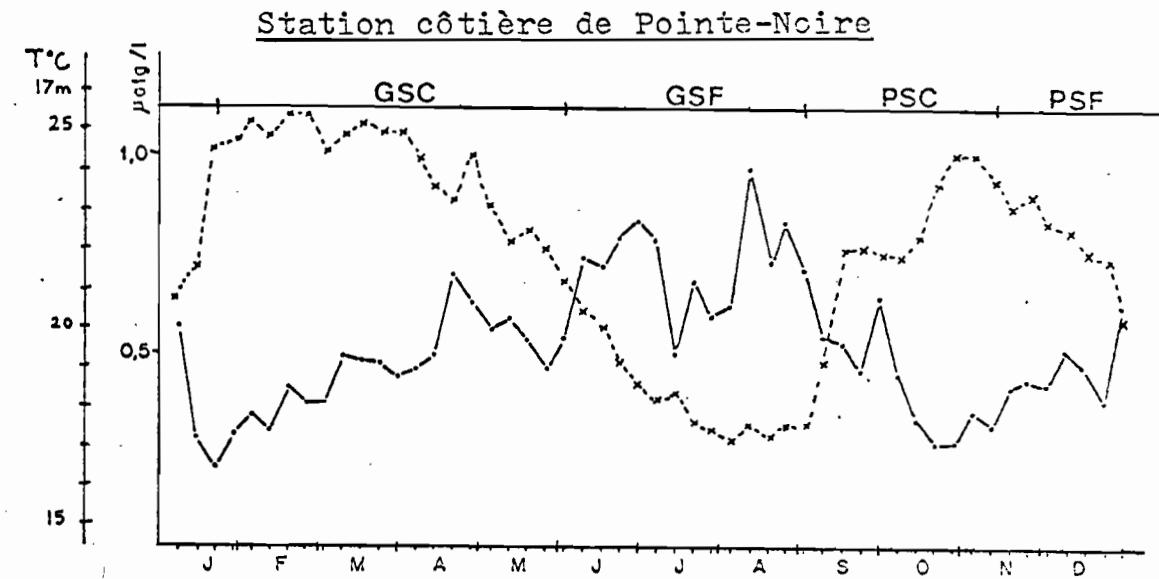


Fig. I.24: Teneurs moyennes (1972-1974) à 5m en P minéral dissous. et température moyenne 1969-1974 à 17 m (en pointillé).

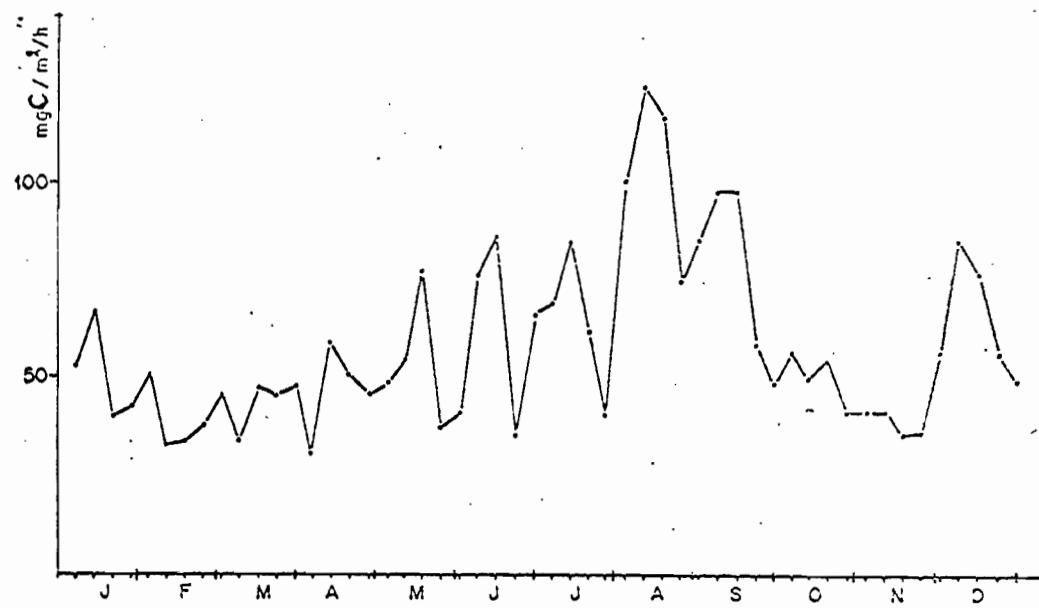
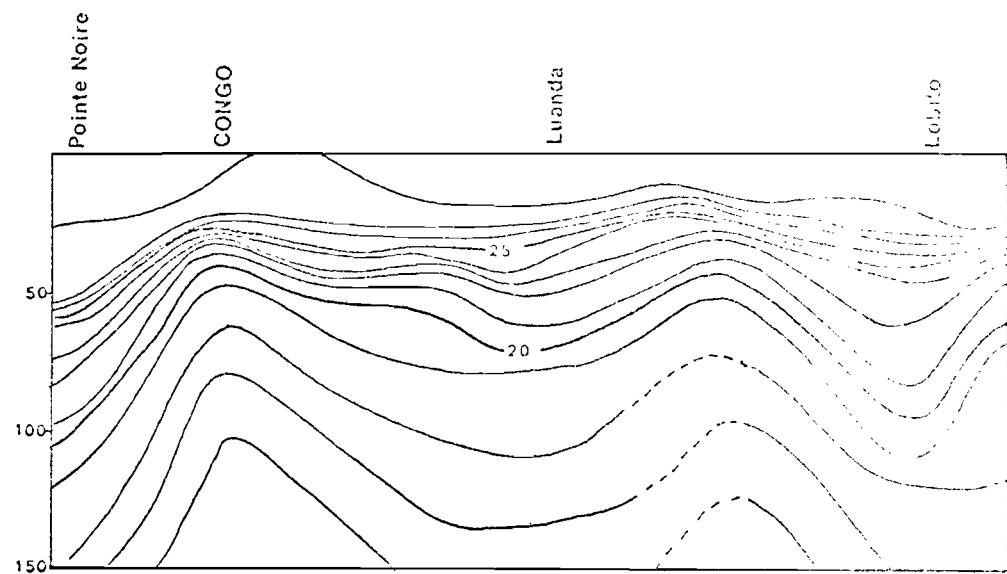
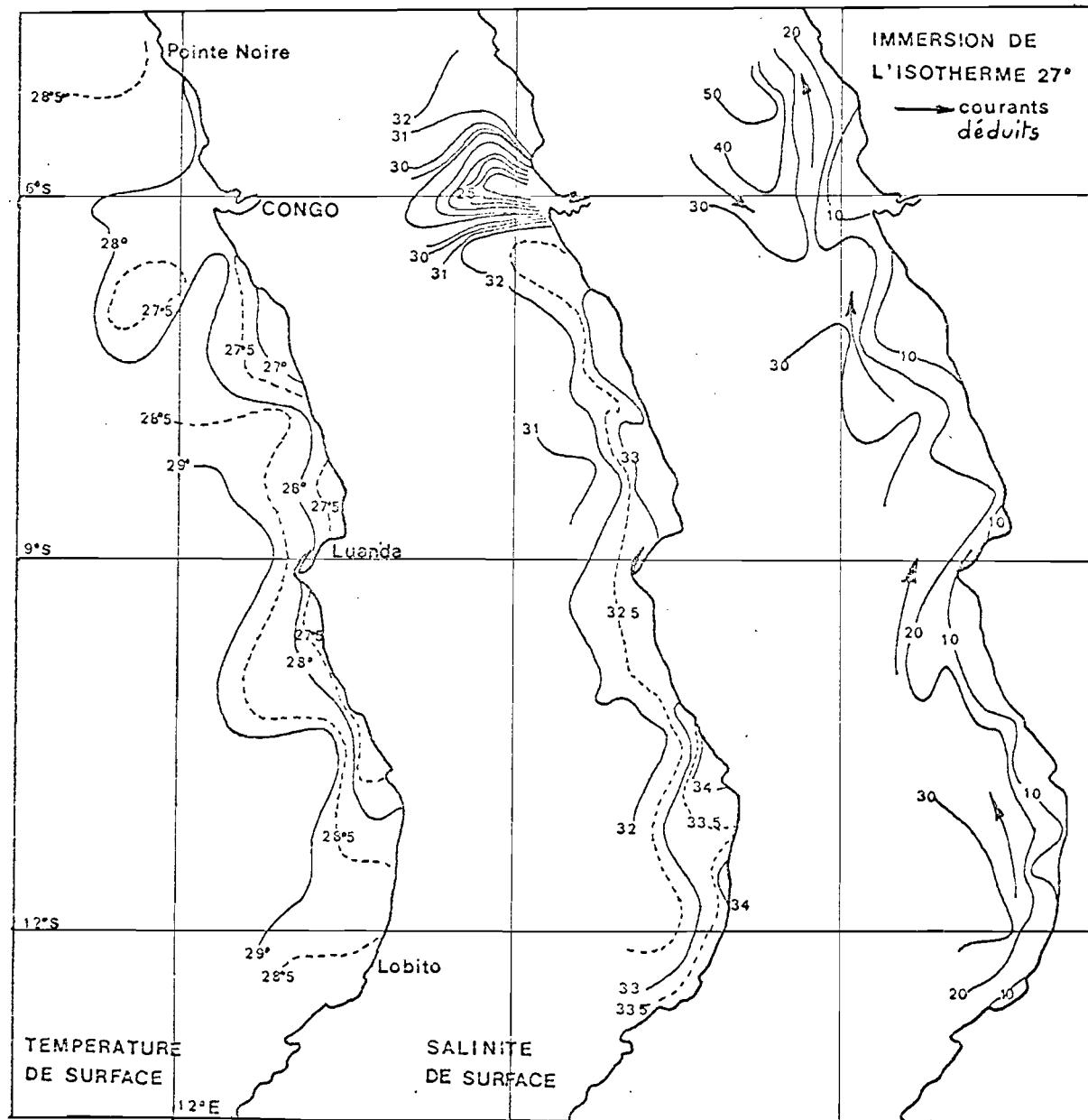
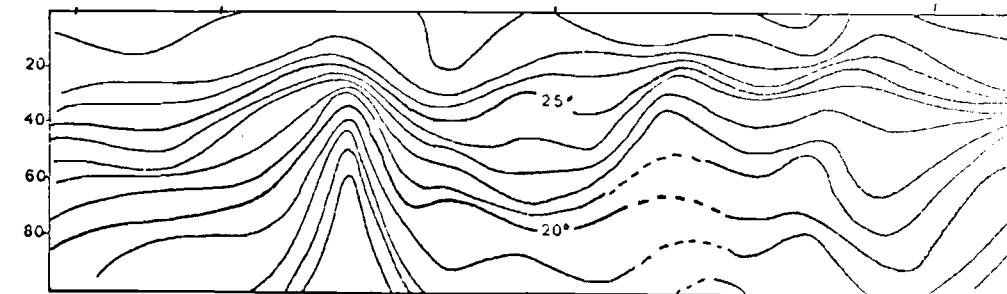


Fig.I.25: Production primaire moyenne en mg de C, sous 1m² de surface, période 1969-1974



Coupe bathythermique sur les fonds de 100m



Coupe bathythermique sur les fonds de 100m

Fig. I.26 : Campagne NIZ 03-7I (04-II/03/7I)

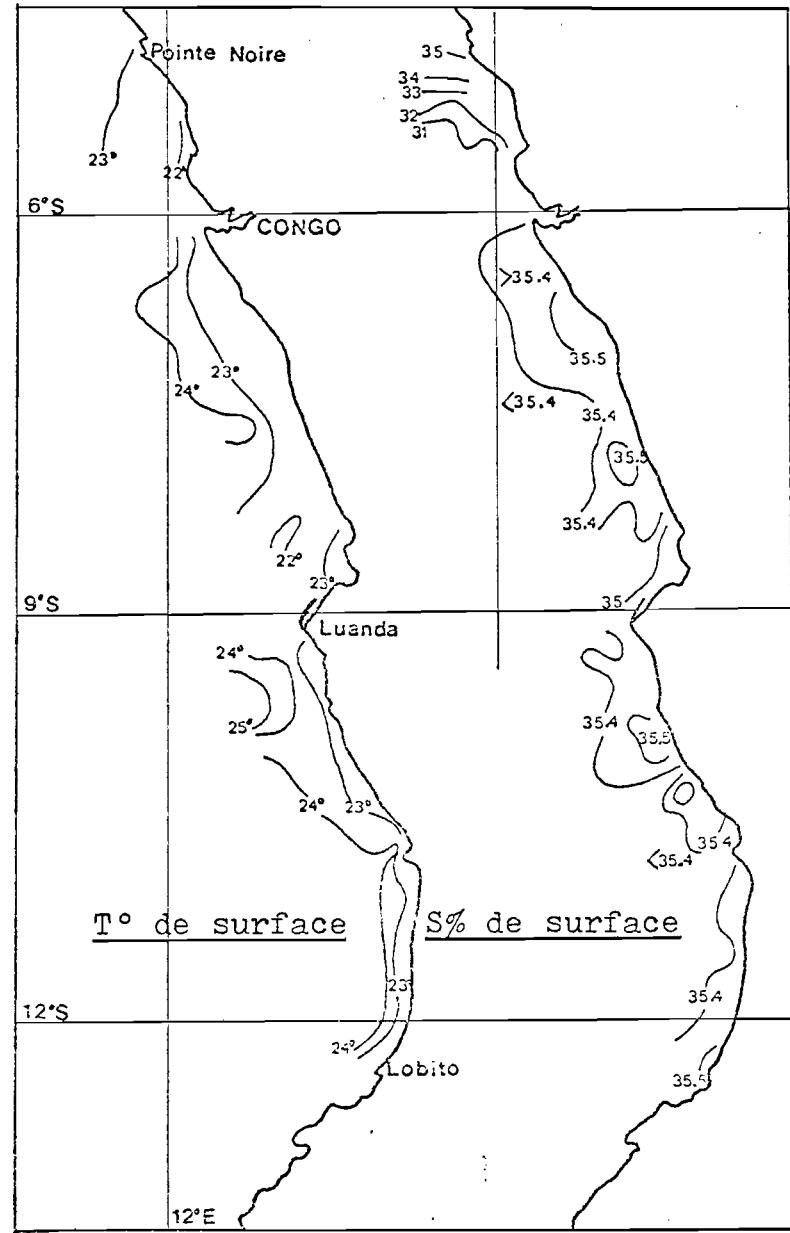


Fig. I. 27: Campagne NIZ I4-7I
(I9-26/II/7I)

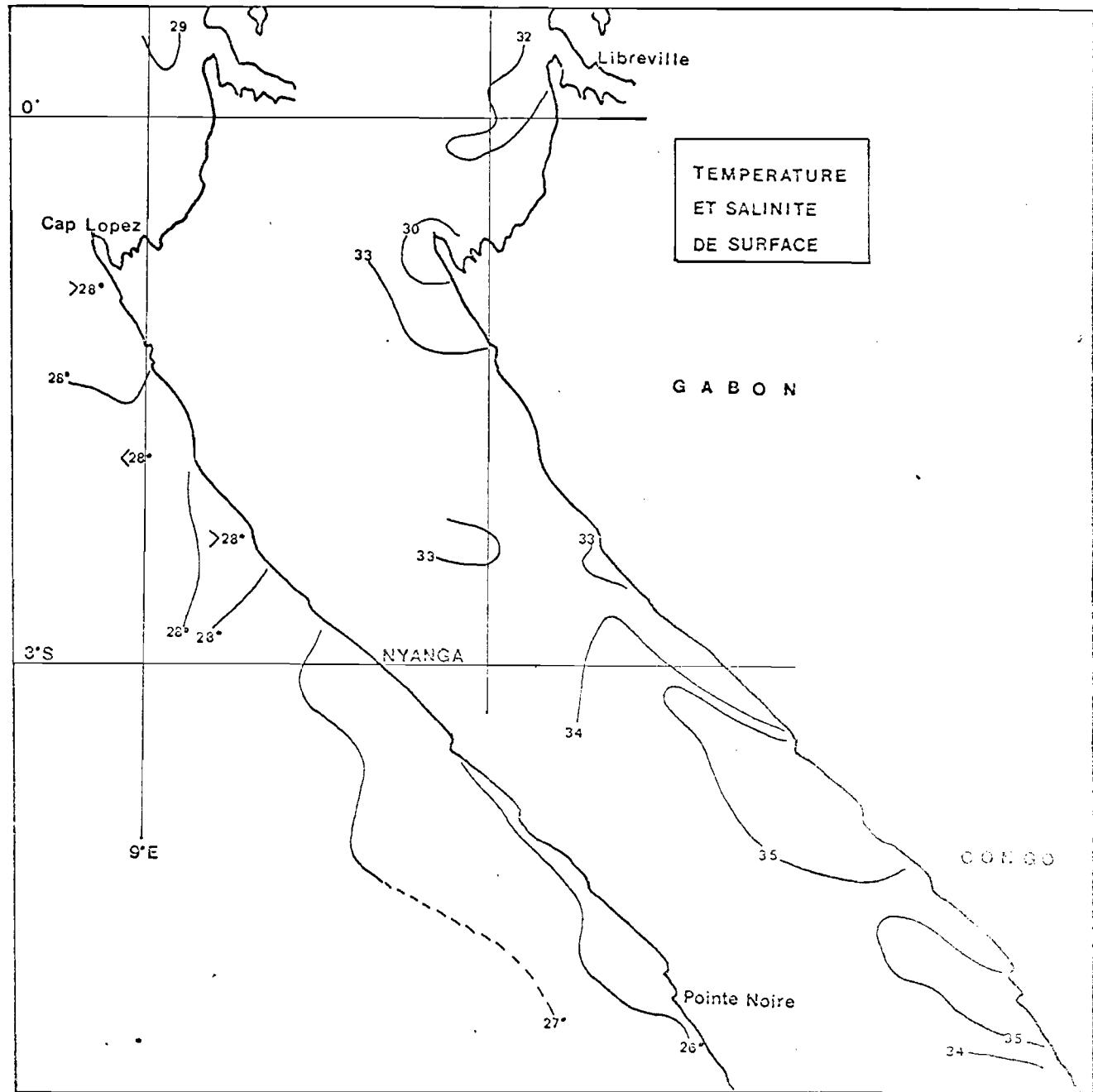
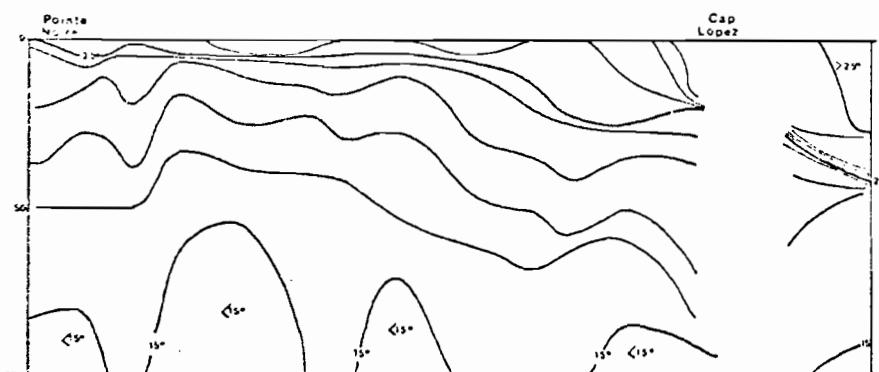
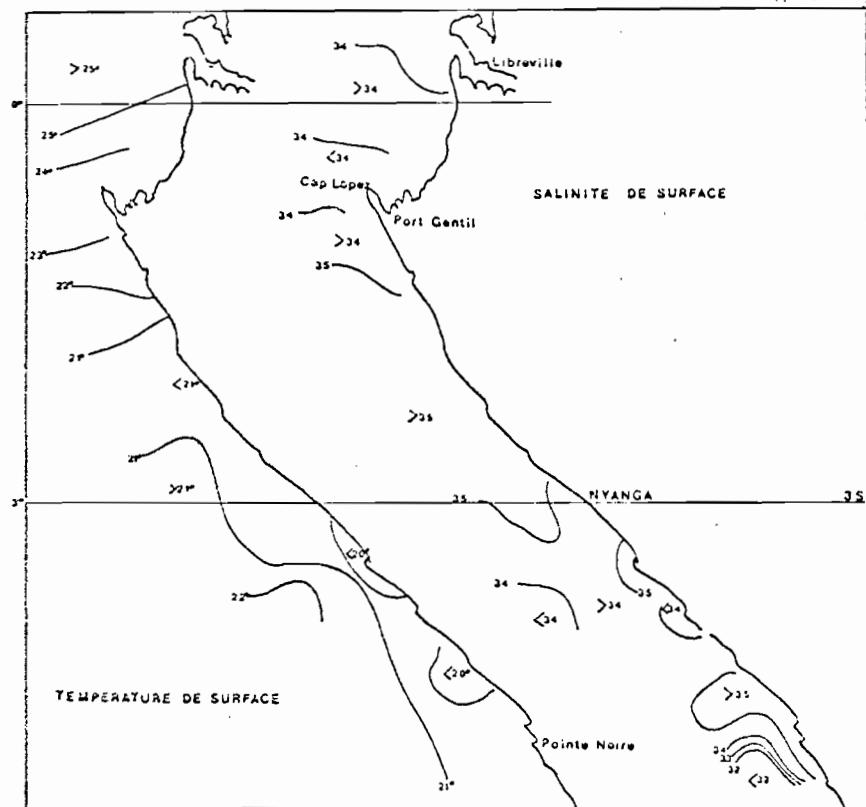
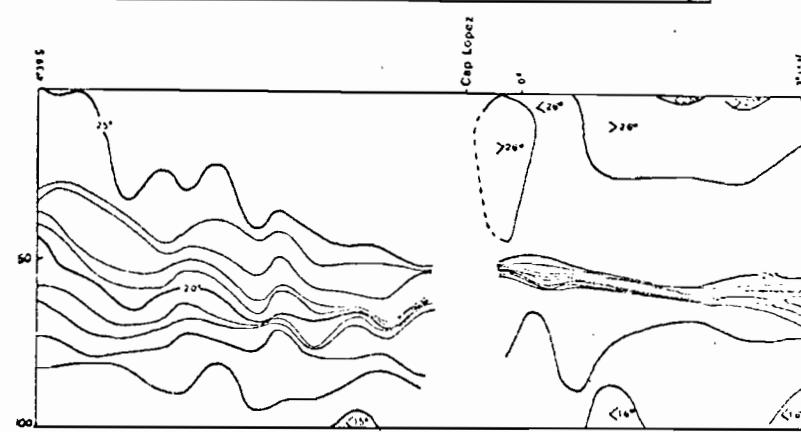
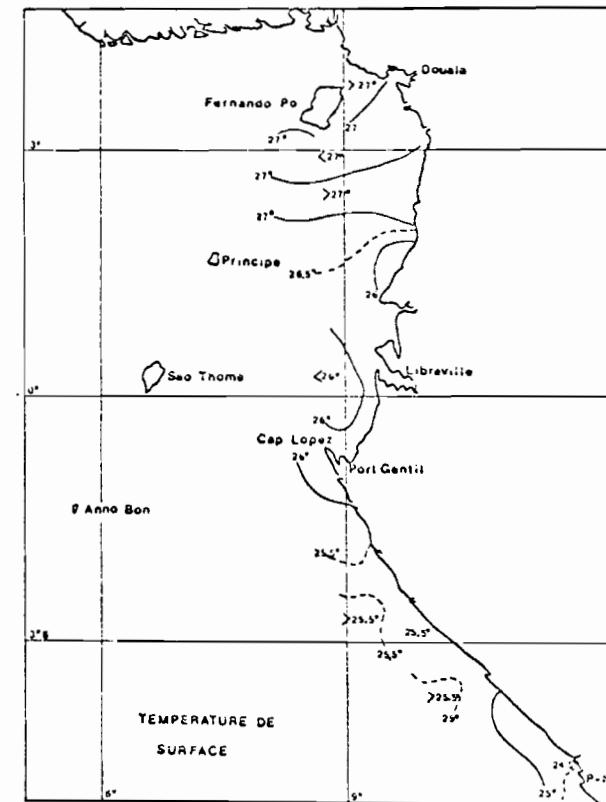


Fig. I. 28: Campagne NIZ 03-72 (I3-I9/03/72)



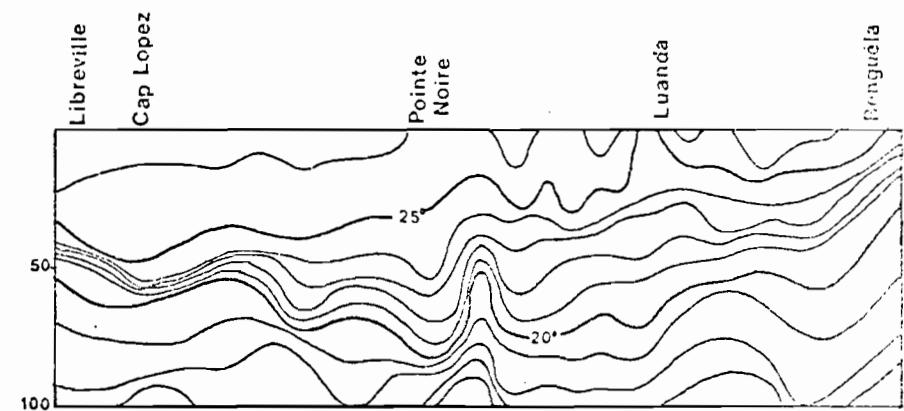
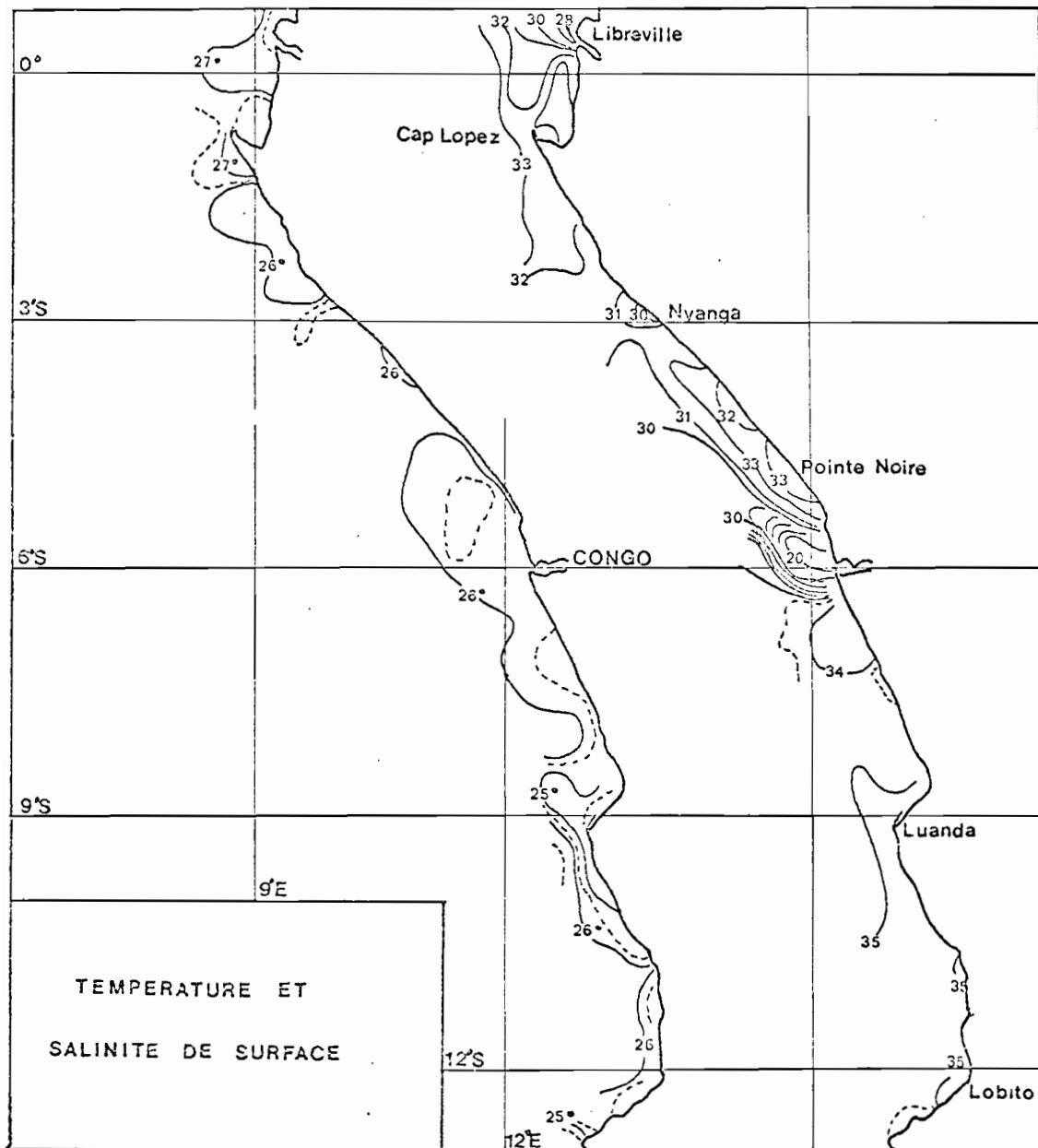
Coupe bathythermique sur les fonds de 100m

Fig. I.29: Campagne NIZ 08-72 (I4-I9/07/72)

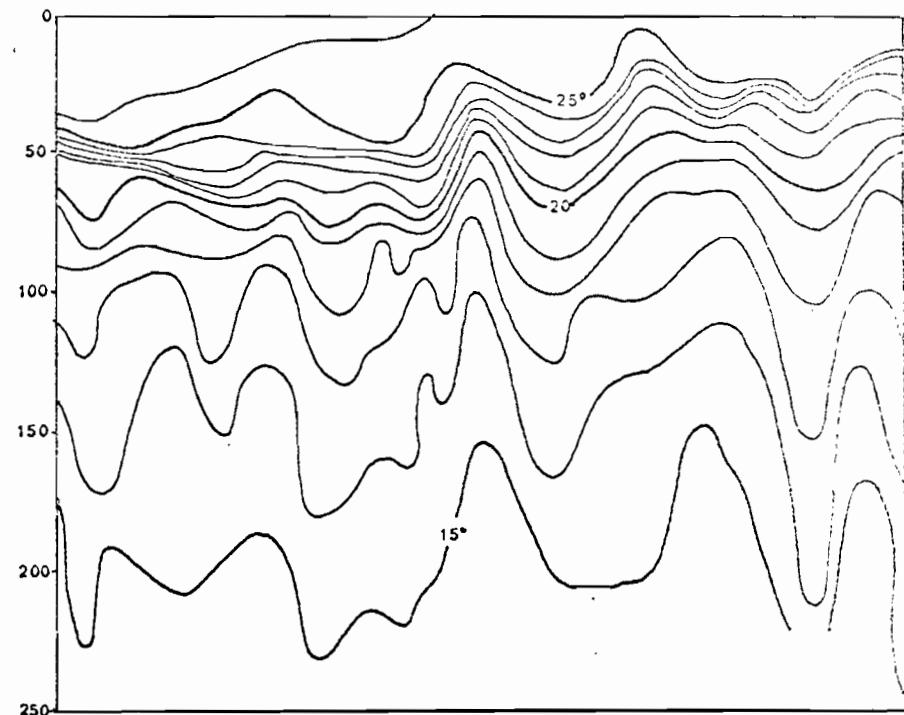


Coupe bathythermique sur les fonds de 100m

Fig. I. 30: Campagne NIZ I3-71 (I3-23/I0/71)

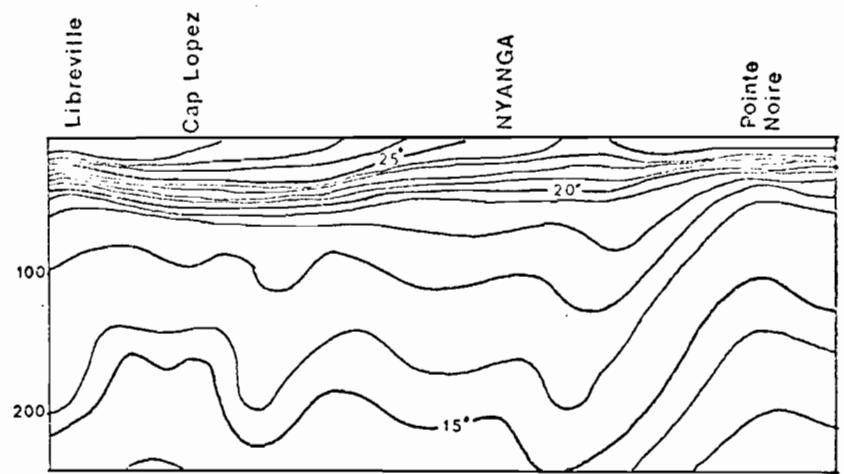
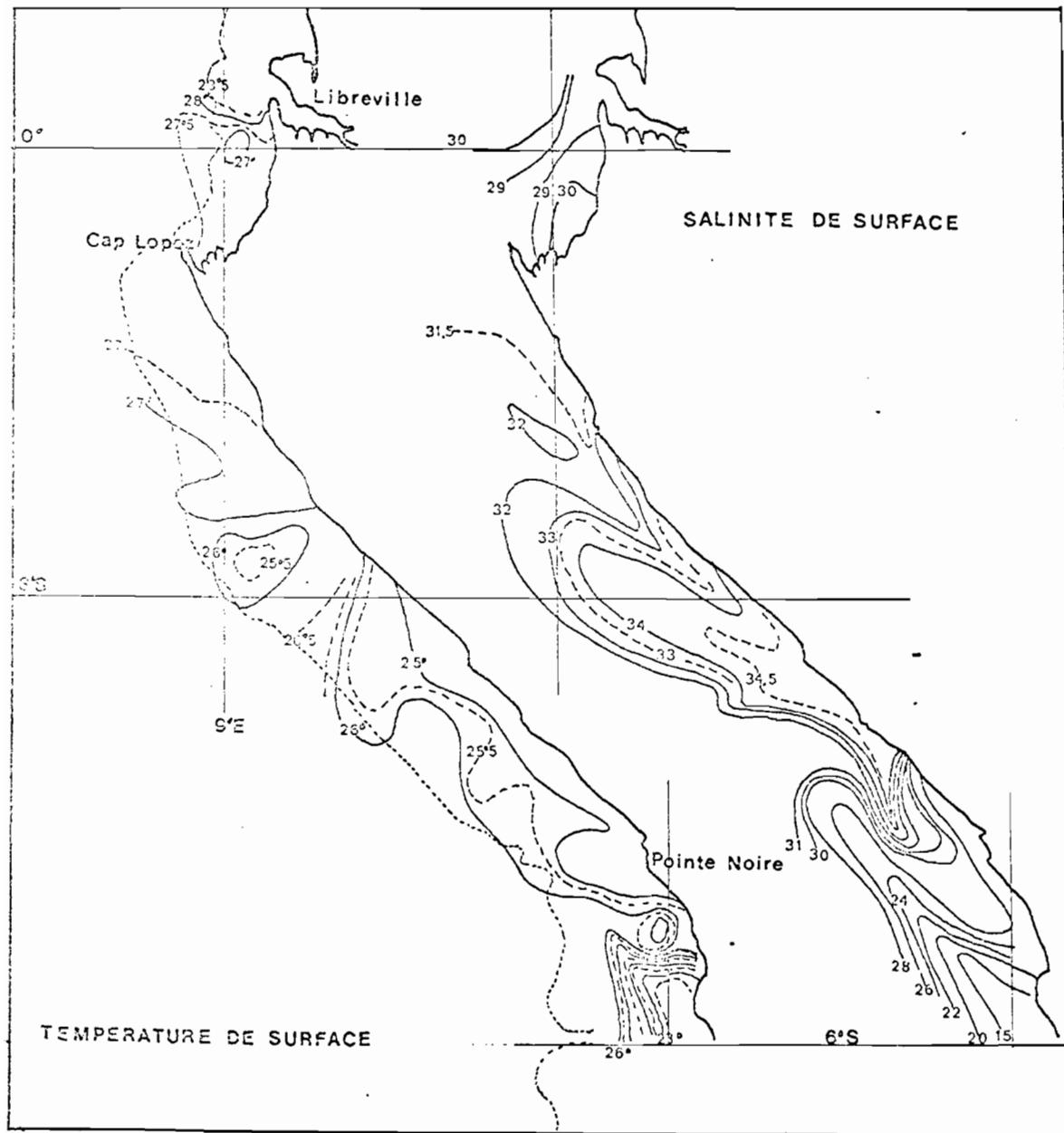


Coupe bathythermique sur les fonds de 100m

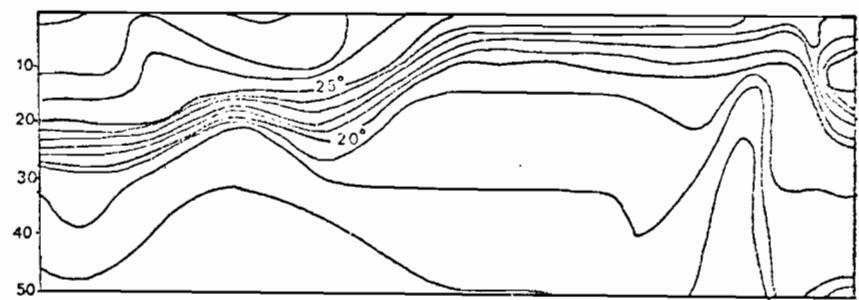


Coupe bathythermique sur les fonds de 1000m

Fig. I.3I: Campagnes NIZ 04/05-70 (27/I0-22/II/70)

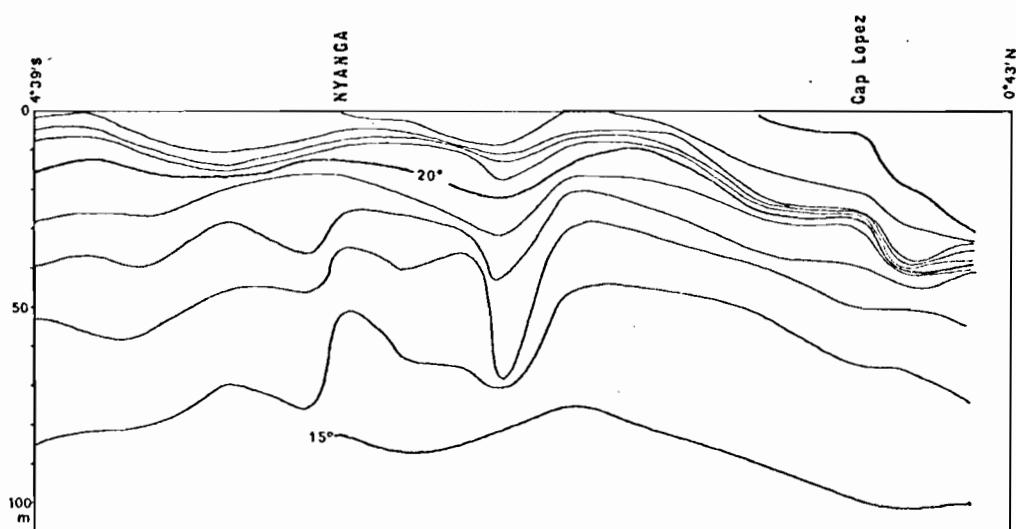
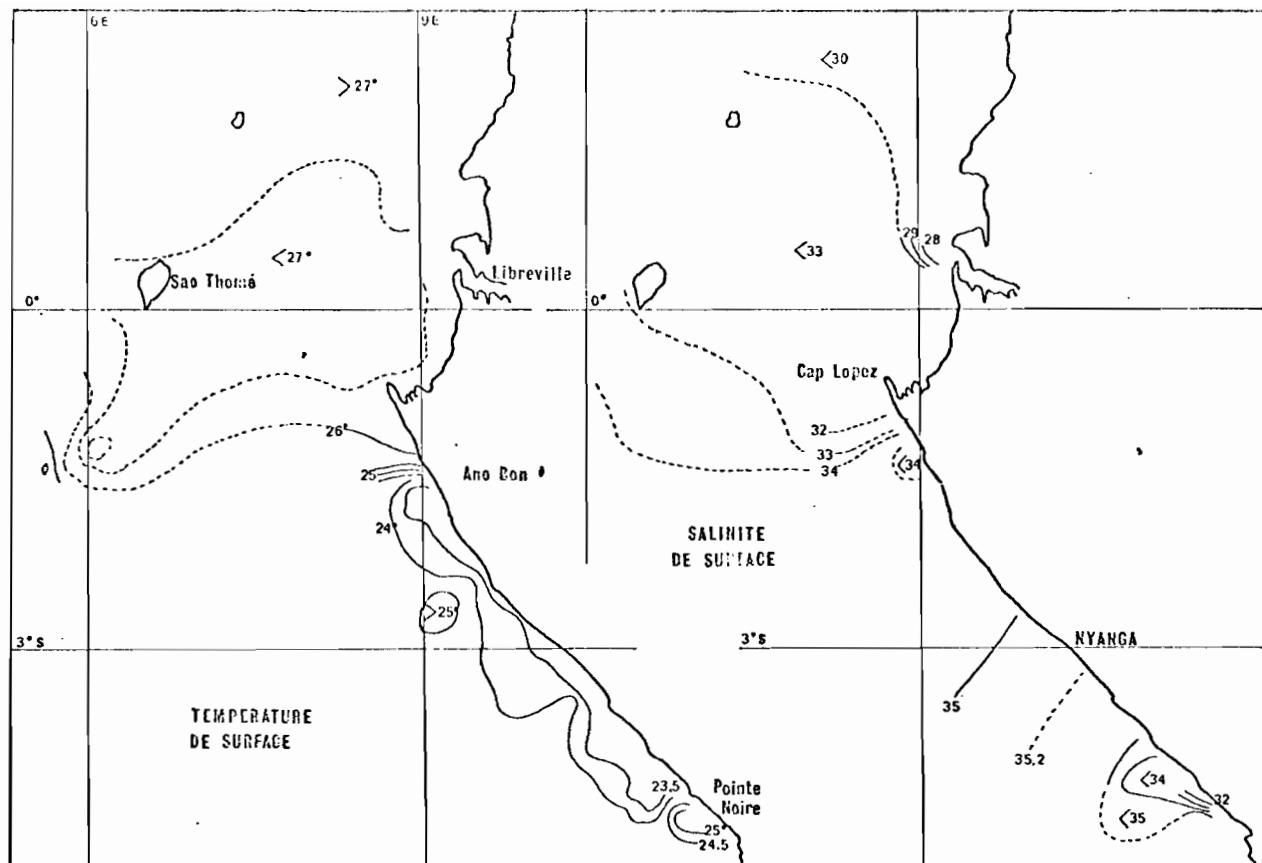


Coupe bathythermique sur les fonds de 1000m



Coupe bathythermique sur les fonds de 50m

Fig. I.32: Campagne NIZ OI-7I (05-22/OI/7I)



Coupe bathythermique sur les fonds de 100m

Fig. I.33: Campagne NIZ I5-7I (07-I6/I2/7I).

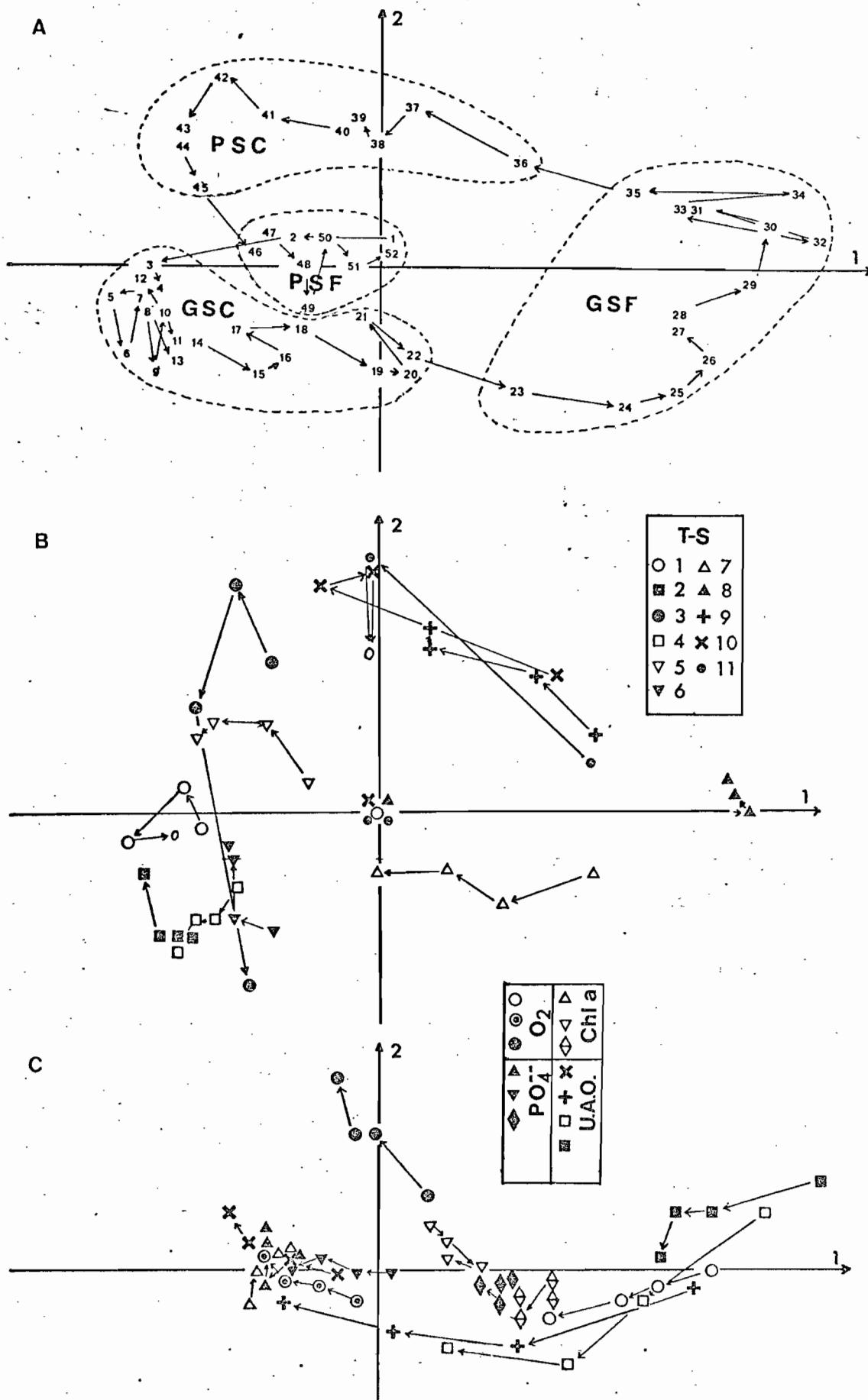


Fig. 1.34 : Analyse factorielle du cycle hydroclimatologique annuel moyen (période 1969-1974). A : projection des points observations (semaines) sur le plan factoriel 1.2. B et C : projection des points variables, T-S, oxygène, phosphate, chlorophylle a et UAO (les flèches indiquent les immersions croissantes, 0, 5, 10 et 17 m , voir tableau 1.3 pour le codage) dans le plan factoriel 1.2.

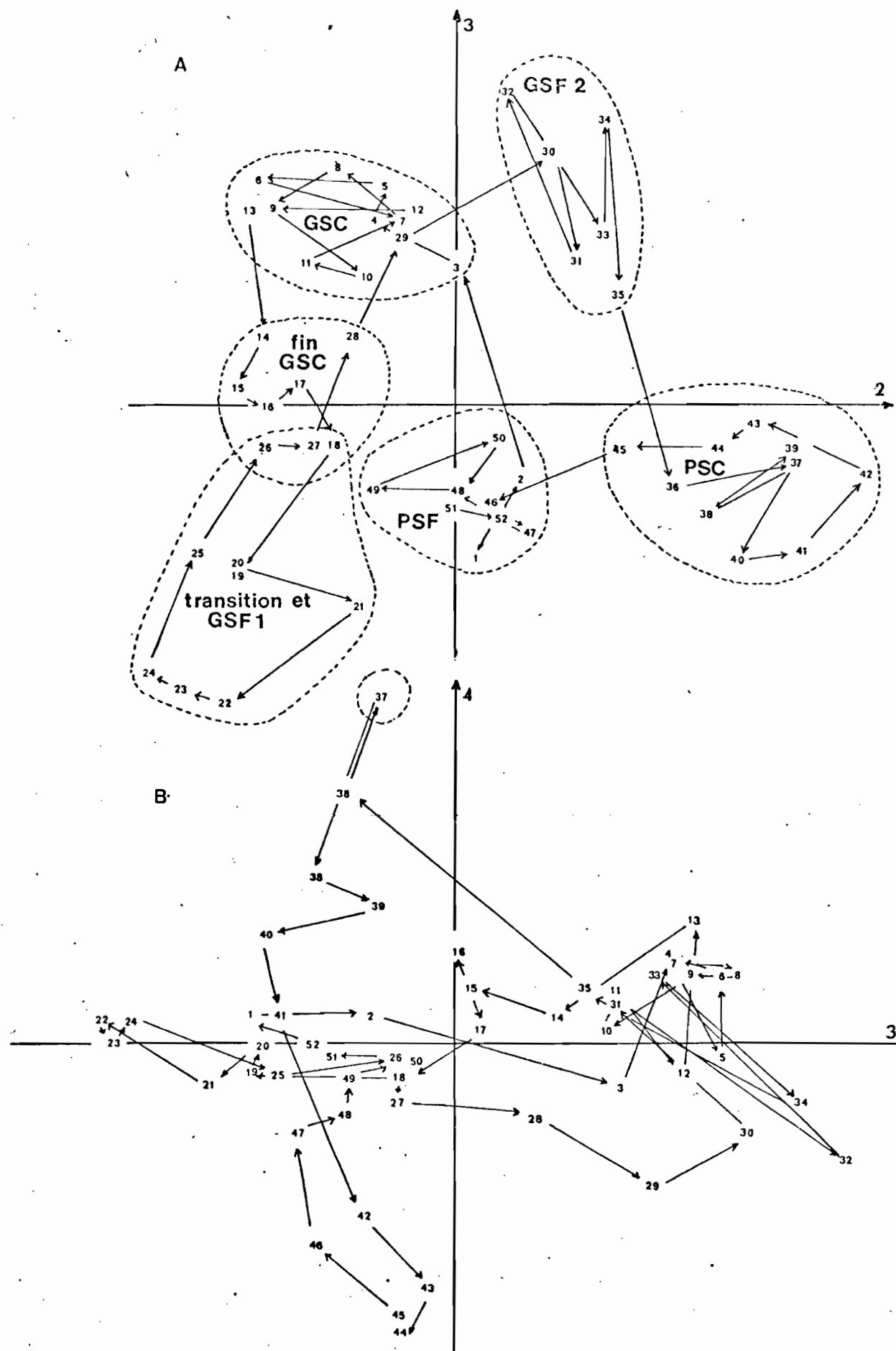


Fig. 1.35 : Analyse factorielle du cycle hydroclimatologique annuel moyen (période 1969-1974). Projection des points observations (semaines) sur les plans factoriels 2-3, (A) et 3-4, (B).

DEUXIEME PARTIE : LEGENDE DES ILLUSTRATIONS

Figure 2.1. : position des pêches zooplanctoniques du N.O. ANDRE NIZERY examinées dans cette étude.

Figure 2.2. A : fluctuations d'abondance au cours de l'année moyenne 1969-1974 à la station côtière de Pointe-Noire.

B : effectif moyen par récolte du N.O. ANDRE NIZERY et par intervalle de 1°C de la température de surface.

Figure 2.3. : Undinula vulgaris : répartition géographique

Figure 2.4. : évolution de la répartition verticale de Calanoides carinatus et Eucalanus monachus au large de Pointe-Noire entre mai et octobre 1974. L'aire de chaque quadrilatère est proportionnelle à la fraction de la population totale de toute la colonne rencontrée dans la tranche d'eau considérée. Sous chaque diagramme figure le total des individus dénombrés ainsi qu'entre parenthèses le nombre de traits examinés.

Figure 2.5. : fluctuations d'abondance au cours de l'année moyenne 1969-1974, à la station côtière de Pointe-Noire, de C. carinatus et E. monachus.

Figure 2.6. : effectif moyen de C. carinatus et E. monachus par récolte du N.O. ANDRE NIZERY et par intervalle de 1°C de la température de surface.

Figure 2.7. : fluctuations de l'abondance quotidienne de C. carinatus et E. monachus entre oct. 1973 et oct. 1974.

Figure 2.8. : fluctuations de l'abondance de C. carinatus et E. monachus sur la radiale de Pointe-Noire entre mai et oct. 1974. La proportion de chaque espèce par rapport au total des copépodes, est indiquée pour chaque radiale.

Figure 2.9. : Calanoides carinatus : répartition géographique.

Figure 2.10. : Eucalanus monachus : répartition géographique

Figure 2.11. : fluctuations de l'abondance de Eucalanus pileatus à la station côtière au cours de l'année moyenne 1969-1974.

Figure 2.12. : fluctuations de l'abondance de E. pileatus entre oct. 1973 et oct. 1974 (la courbe a été lissée par une moyenne mobile calculée sur trois valeurs).

Figure 2.13. : relations entre la température et la longueur du céphalothorax, des E. pileatus femelles (points : données du N.O. ANDRE NIZERY; carrés : données de la station côtière).

Figure 2.14. : évolution de l'abondance quotidienne, relative et absolue, des nauplii et des stades copépodites de E. pileatus entre oct. 1973 et oct. 1974. En bas, évolution des températures en surface et à 17m.

Figure 2.15. : évolution de l'effectif total de E. pileatus le long de la radiale de Pointe-Noire en 1974.

Figure 2.16. : Eucalanus pileatus : répartition géographique.

Figure 2.17. : fluctuations de l'abondance absolue et relative (par rapport au total des copépodes) au cours de l'année moyenne, de Paracalanus scotti et Oithona nana.

Figure 2.18. : fluctuations de l'abondance quotidienne de P. scotti et O. nana entre oct. 1973 et oct. 1974, à la station côtière de Pointe-Noire.

- Figure 2.19. : évolution de l'abondance de P. scotti et O. nana, le long de la radiale de Pointe-Noire 1974.
- Figure 2.20. : répartition géographique de P. scotti et O. nana.
- Figure 2.21. : fluctuations de l'abondance de Centropages furcatus et C. chierchiae à la station côtière au cours de l'année moyenne 1969-1974.
- Figure 2.22. : fluctuations de l'abondance quotidienne de C. furcatus et C. chierchiae entre oct. 1973 et oct. 1974 à la station côtière de Pointe-Noire.
- Figure 2.23. : fluctuations de la proportion de juvéniles par rapport à la population totale chez C. furcatus et C. chierchiae, entre oct. 1973 et oct. 1974, après regroupement hebdomadaire des récoltes quotidiennes.
- Figure 2.24. : effectif moyen par récolte du N.O. ANDRE NIZERY et par intervalle de 1°C de la température de surface, chez C. furcatus et C. chierchiae.
- Figure 2.25. : évolution de l'effectif total de C. furcatus et C. chierchiae le long de la radiale de Pointe-Noire.
- Figure 2.26. : répartition géographique de C. furcatus et C. chierchiae.
- Figure 2.27. : fluctuations de l'abondance de Pseudodiaptomus serricaudatus au cours de l'année moyenne 1969-1974.
- Figure 2.28. : fluctuations de l'abondance quotidienne de P. serricaudatus à la station côtière de Pointe-Noire.
- Figure 2.29. : fluctuations de la proportion de juvéniles et du sex-ratio chez P. serricaudatus, entre oct. 1973 et oct. 1974 (après regroupement hebdomadaire des récoltes quotidiennes).
- Figure 2.30. : fluctuations de l'abondance de Temora turbinata et T. stylifera au cours de l'année moyenne à la station côtière.
- Figure 2.31. : sex-ratio chez T. turbinata.
- Figure 2.32. : corrélogramme chez T. turbinata.
- Figure 2.33. : effectif moyen par récolte du N.O. ANDRE NIZERY et par intervalle de 1°C de la température de surface chez T. turbinata et T. stylifera.
- Figure 2.34. : fluctuations de l'abondance totale quotidienne de T. turbinata et T. stylifera à la station côtière de Pointe-Noire.
- Figure 2.35. : évolution de l'abondance totale de T. turbinata et T. stylifera le long de la radiale de Pointe-Noire 1974.
- Figure 2.36. : répartition géographique de Temora turbinata.
- Figure 2.37. : répartition géographique de Temora stylifera.
- Figure 2.38. : fluctuations de l'abondance des cladocères à la station côtière durant l'année moyenne.
- Figure 2.39. : fluctuations de l'abondance quotidienne du Penilia avirostris à la station côtière de Pointe-Noire.
- Figure 2.40. : répartition géographique de Penilia avirostris.
- Figure 2.41. : répartition géographique de Evadne spp.
- Figure 2.42. : relation entre l'abondance des cladocères (P. avirostris et Evadne spp.) et les conditions hydrologiques de surface sur le plateau congo-gabonais (cf. § 2.10.3.).

Figure 2.43. : fluctuations de l'abondance quotidienne de Lucifer faxonii à la station côtière de Pointe-Noire.

Figure 2.44. : évolution de l'abondance de L. faxonii le long de la radiale de Pointe-Noire en 1974.

Figure 2.45. : Lucifer faxonii : répartition géographique

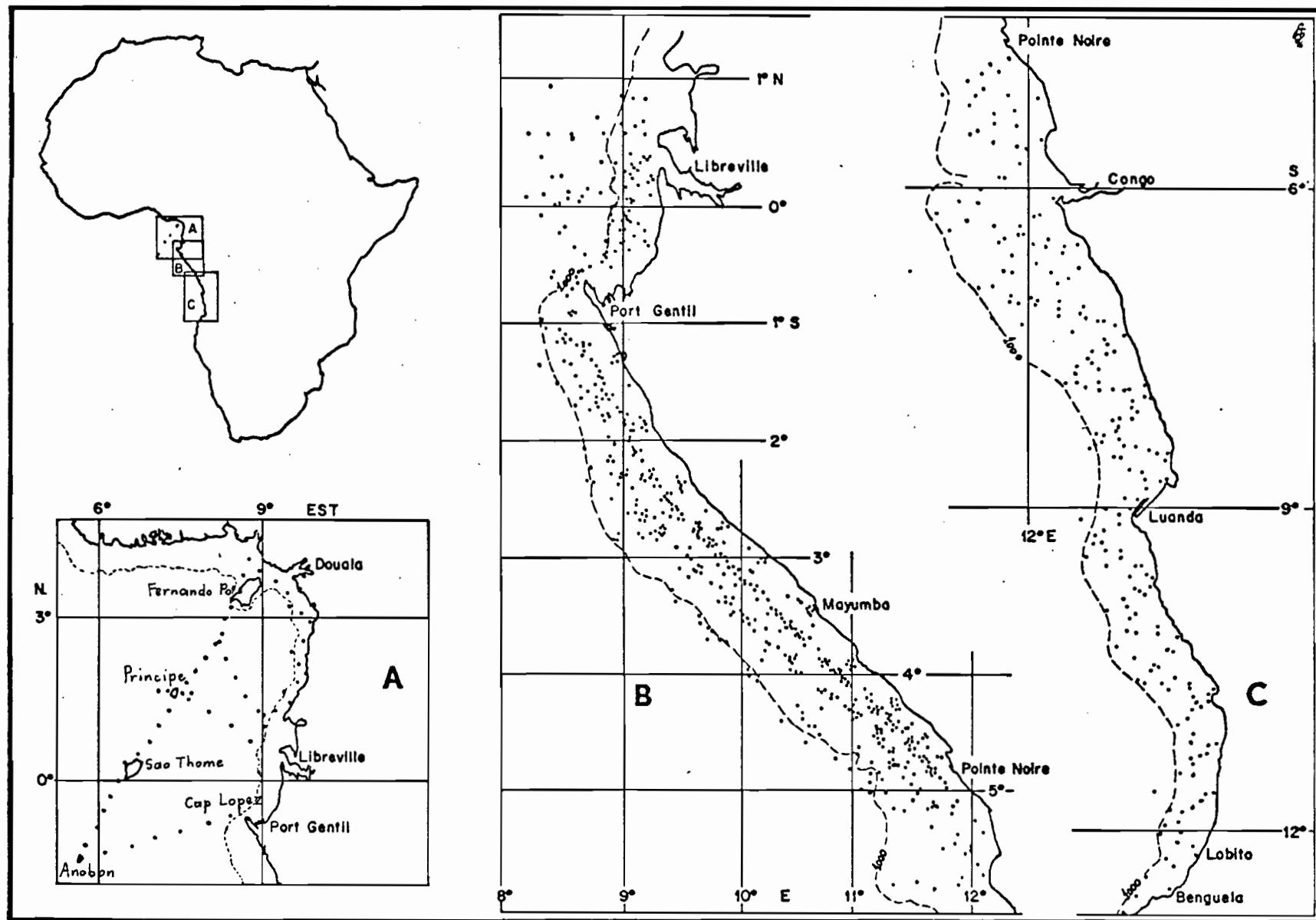


Fig. 2.I : Position des pêches zooplanctoniques du N.O. ANDRE NIZERY examinées dans cette étude.

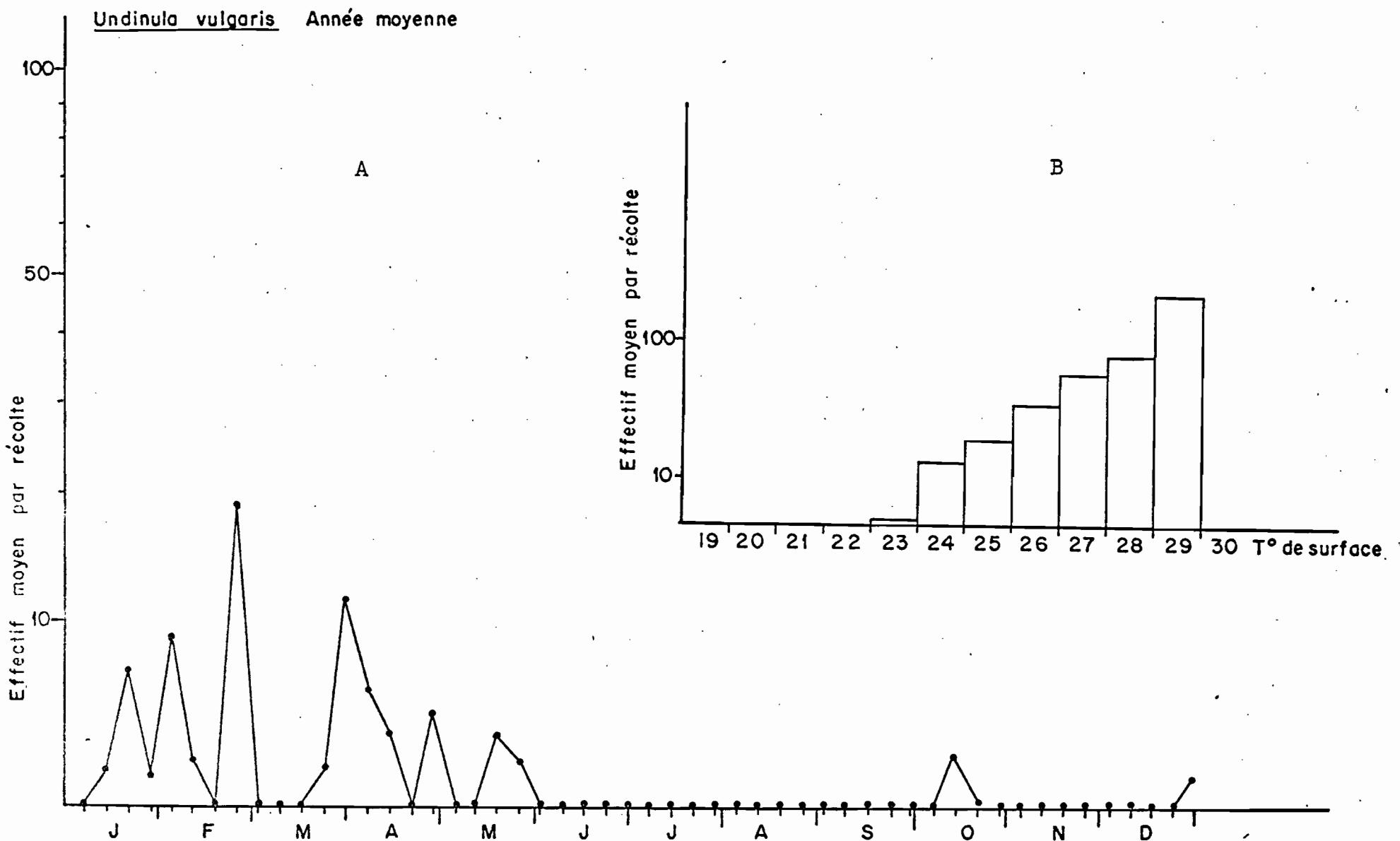


Fig. 2.2A : Fluctuations d'abondance au cours de l'année moyenne 1969-74 à la station côtière de Pointe-Noire. B: Effectif moyen par récolte du N.O. ANDRE NIZERY et par intervalle de 1° C de la température de surface.

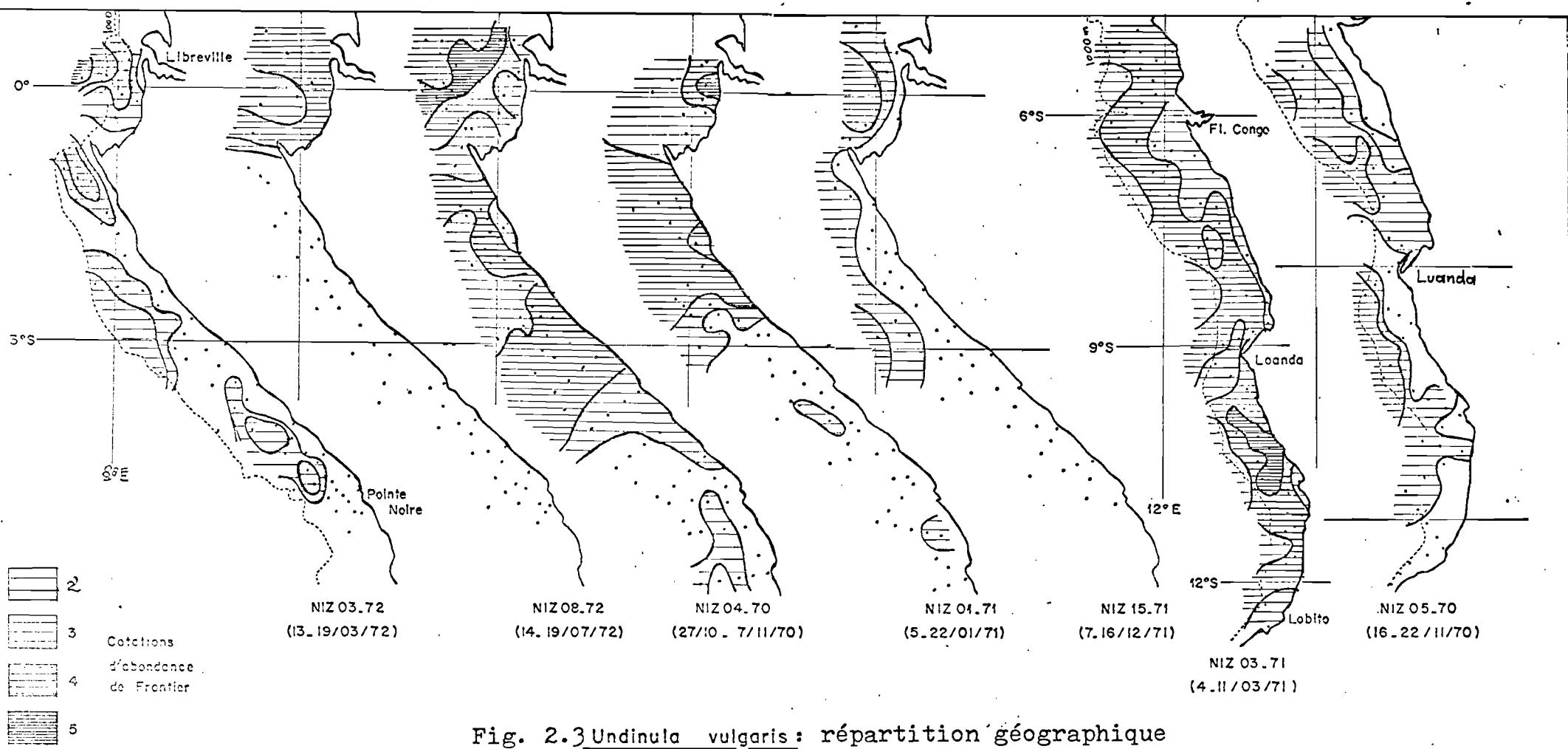


Fig. 2.3 *Undinula vulgaris*: répartition géographique

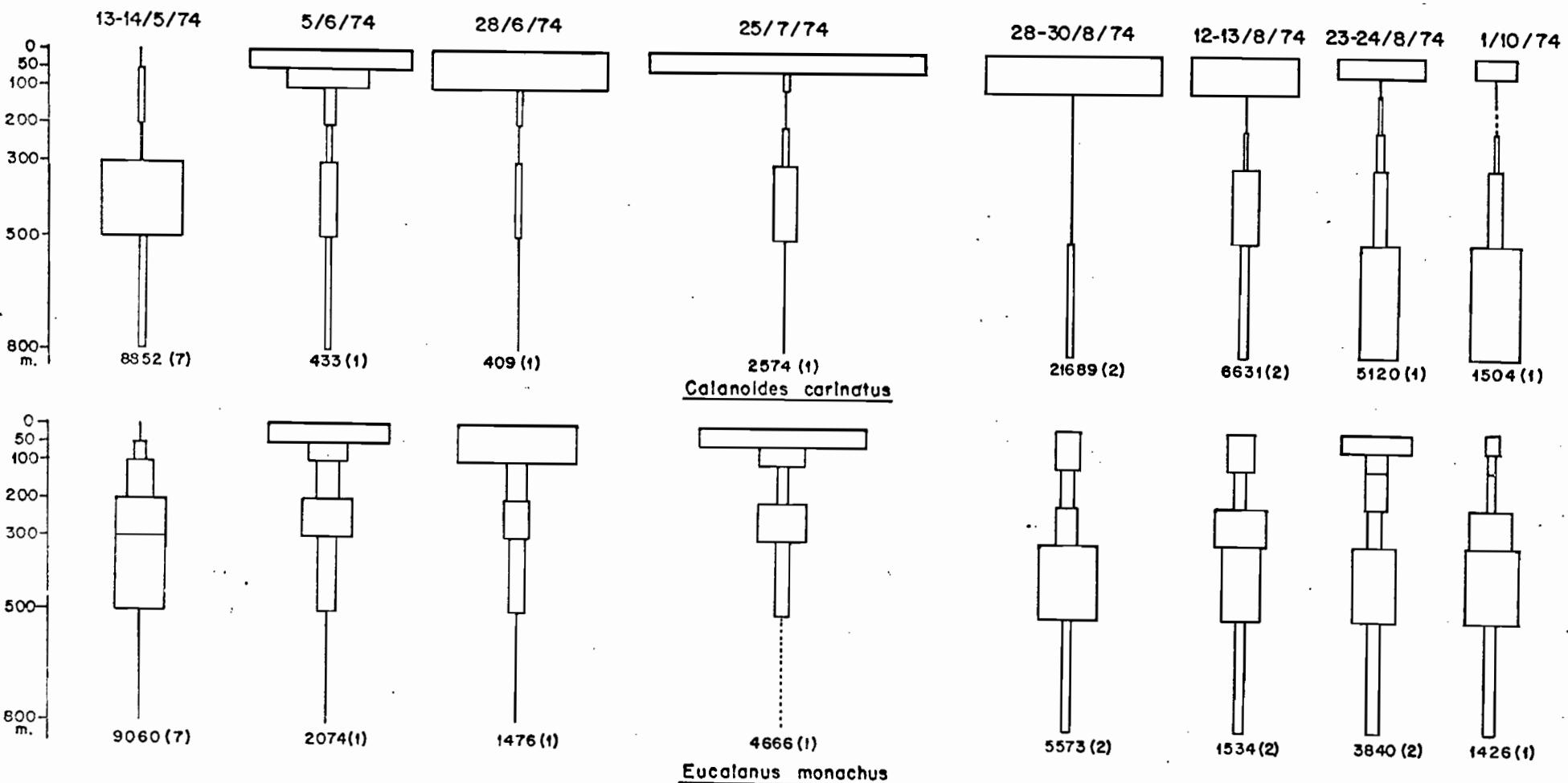


Fig. 2.4 : Evolution de la répartition verticale de Calanoides carinatus et Eucalanus monachus au large de Pointe-Noire entre mai et octobre 1974. L'aire de chaque quadrilatère est proportionnelle à la fraction de la population totale de toute la colonne rencontrée dans la tranche d'eau considérée. Sous chaque diagramme figure le total des individus dénombrés ainsi qu'entre parenthèses le nombre de traits examinés.

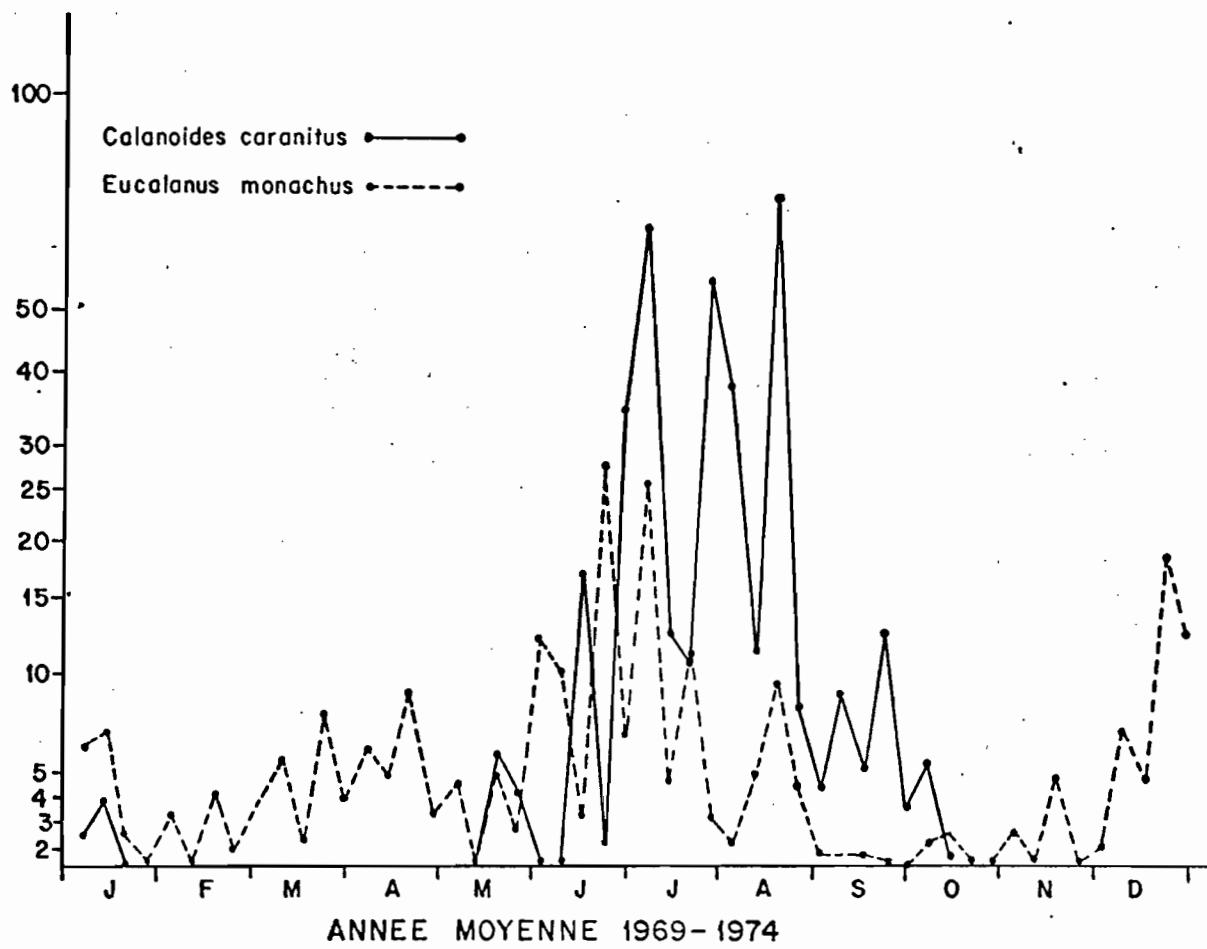


Fig. 2.5 : Fluctuations d'abondance au cours de l'année moyenne 1969-74 à la station côtière de Pointe-Noire de C. carinatus et E. monachus.

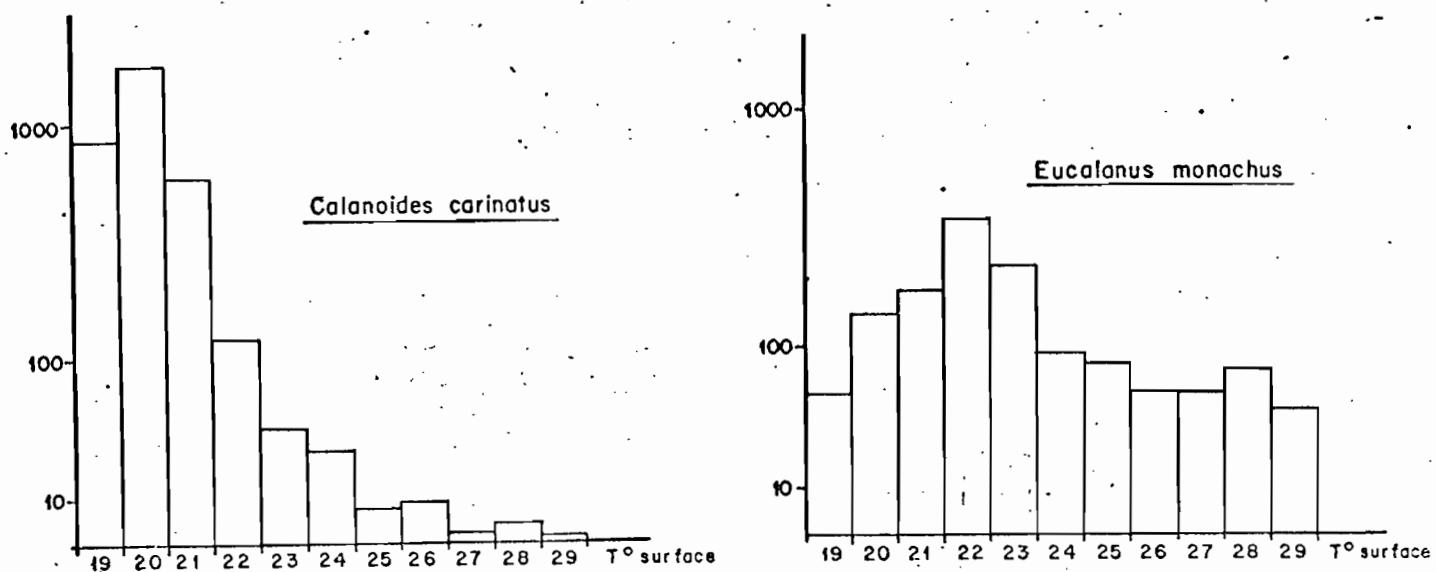


Fig. 2.6 : Effectif moyen de C. carinatus et E. monachus par récolte du N.O. ANDRE NIZERY et par intervalle de 1°C de la température de surface.

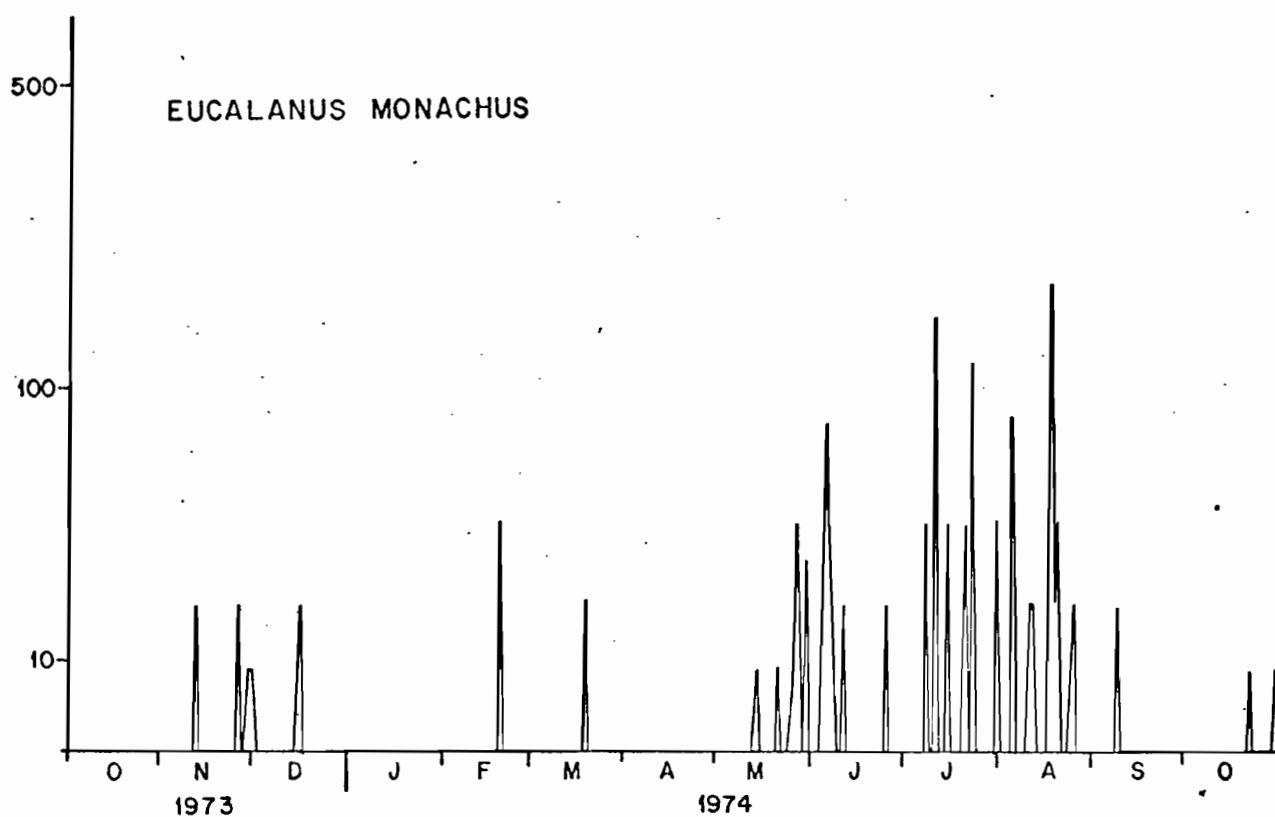
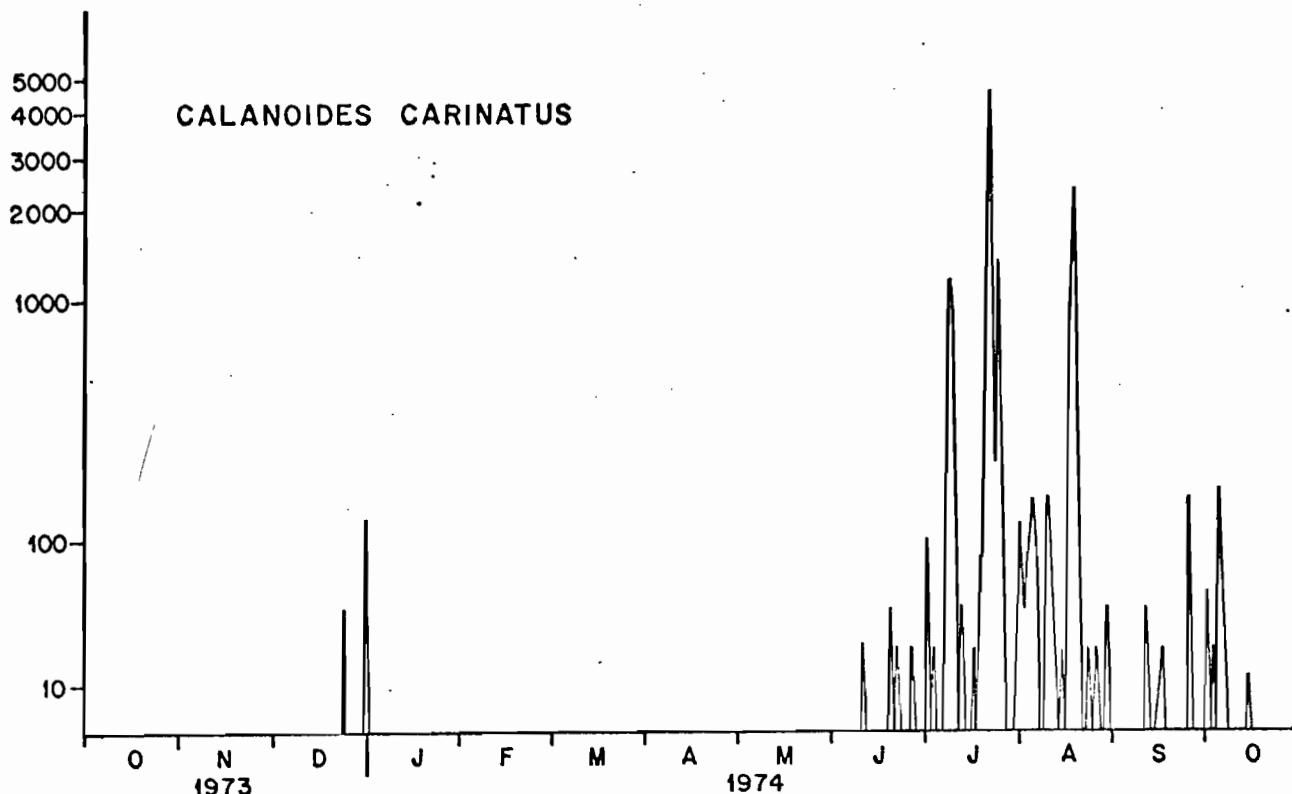


Fig. 2.7 : Fluctuations de l'abondance quotidienne de C. carinatus et E. monachus entre oct. 1973 et oct. 1974.

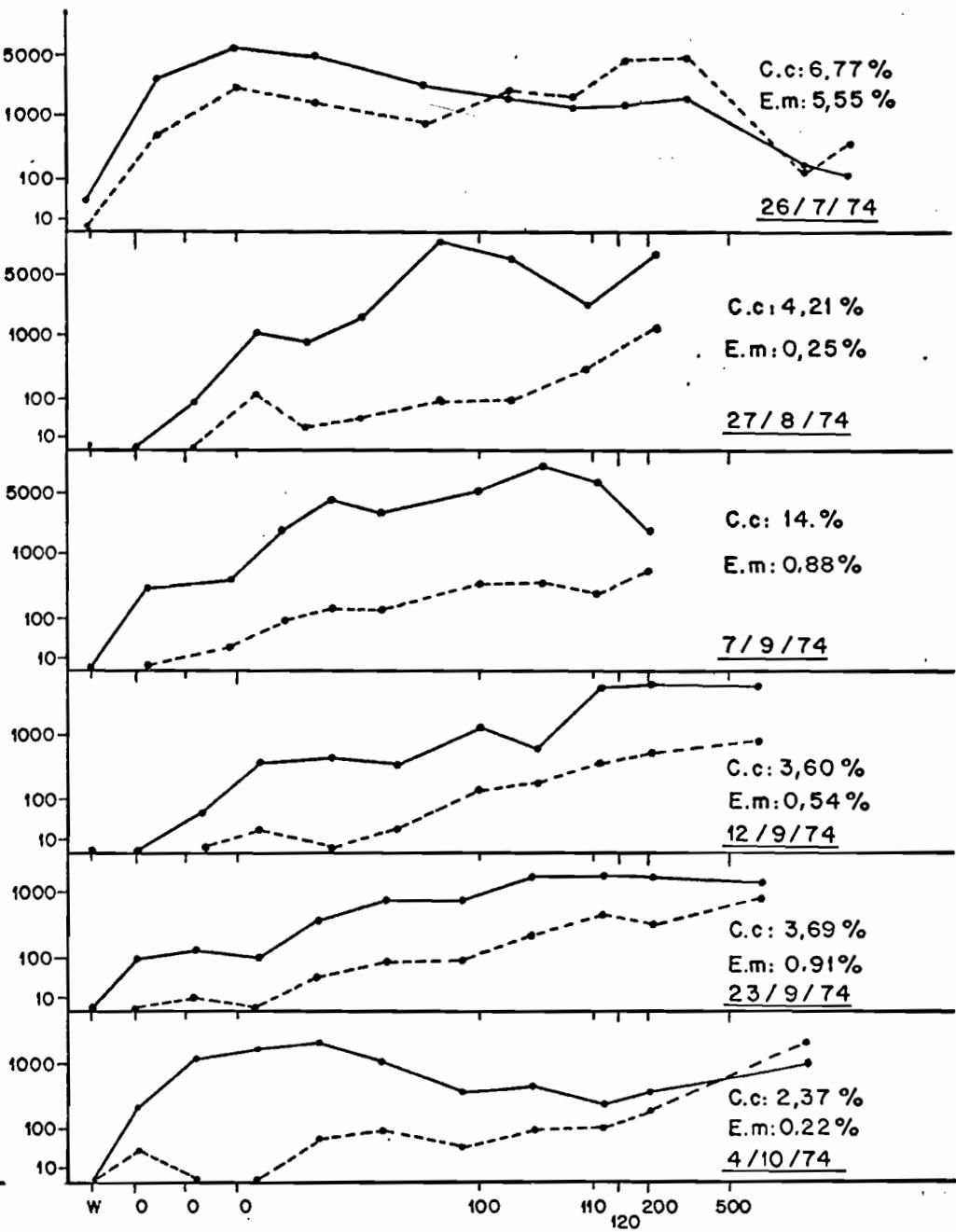
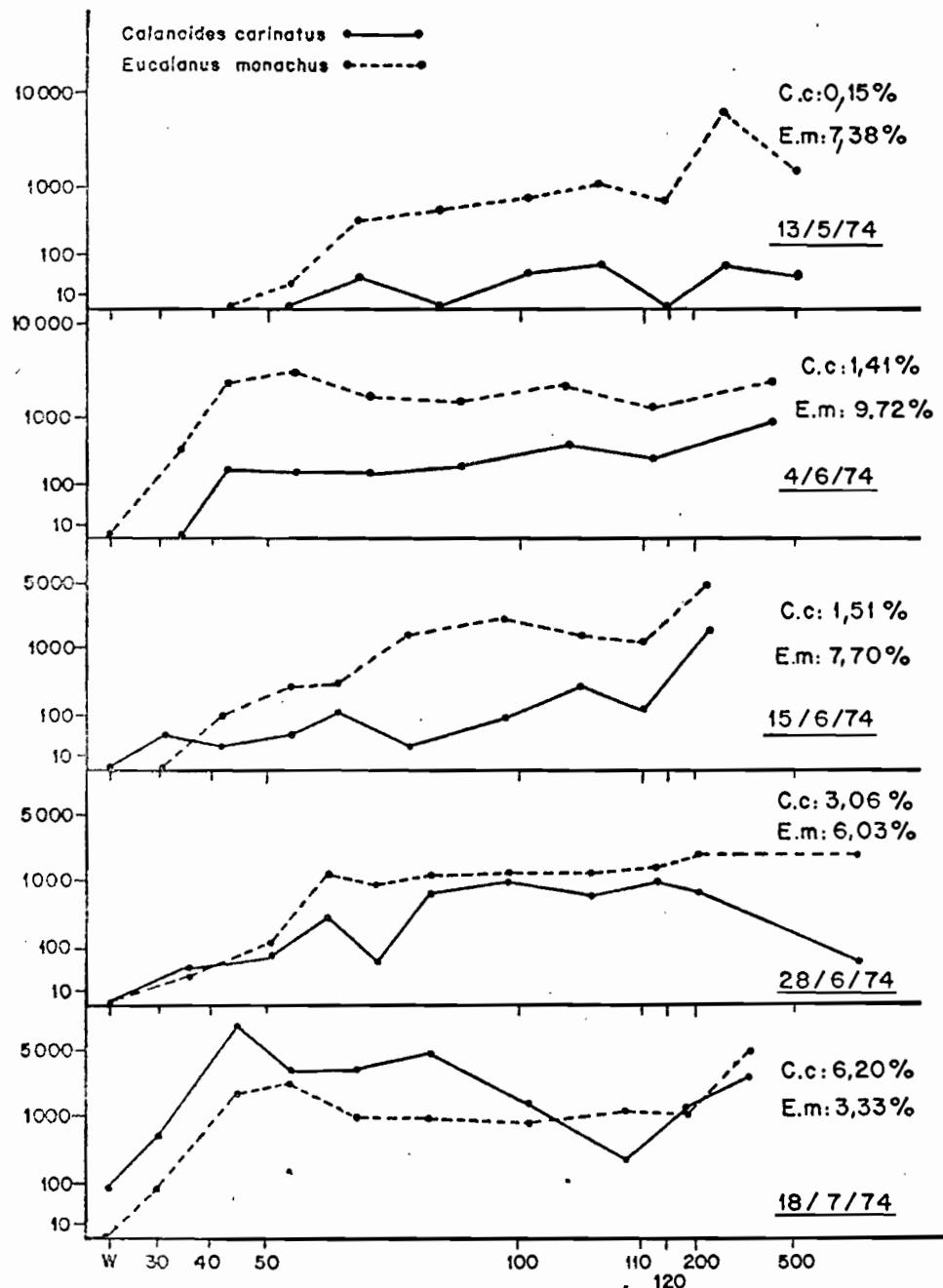


Fig. 2.8 : Fluctuations de l'abondance de C. carinatus et E. monachus sur la radiale de Pointe Noire entre mai et oct. 1974. La proportion de chaque espèce par rapport au total des copépodes est indiquée pour chaque radiale.

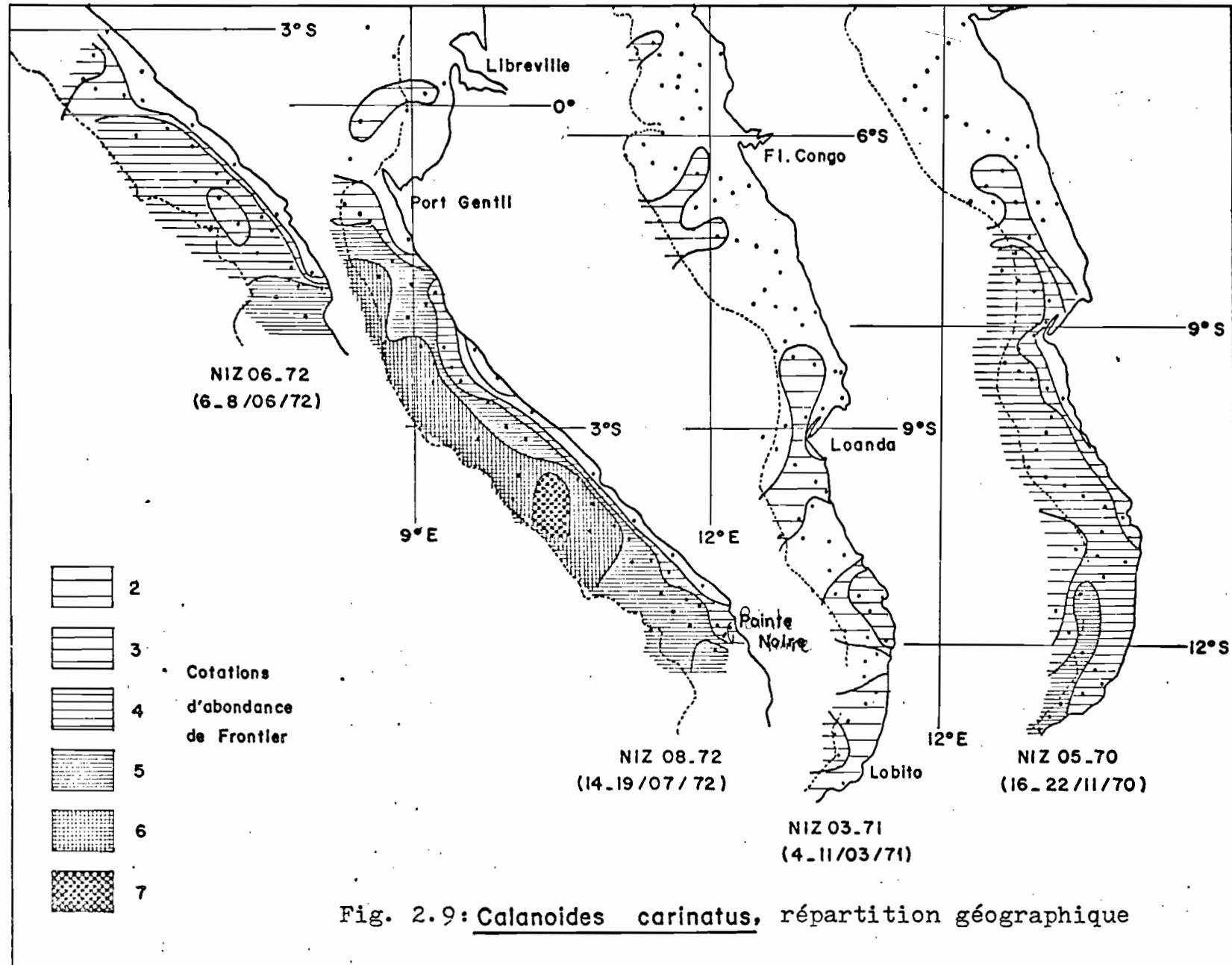


Fig. 2.9: *Calanoides carinatus*, répartition géographique

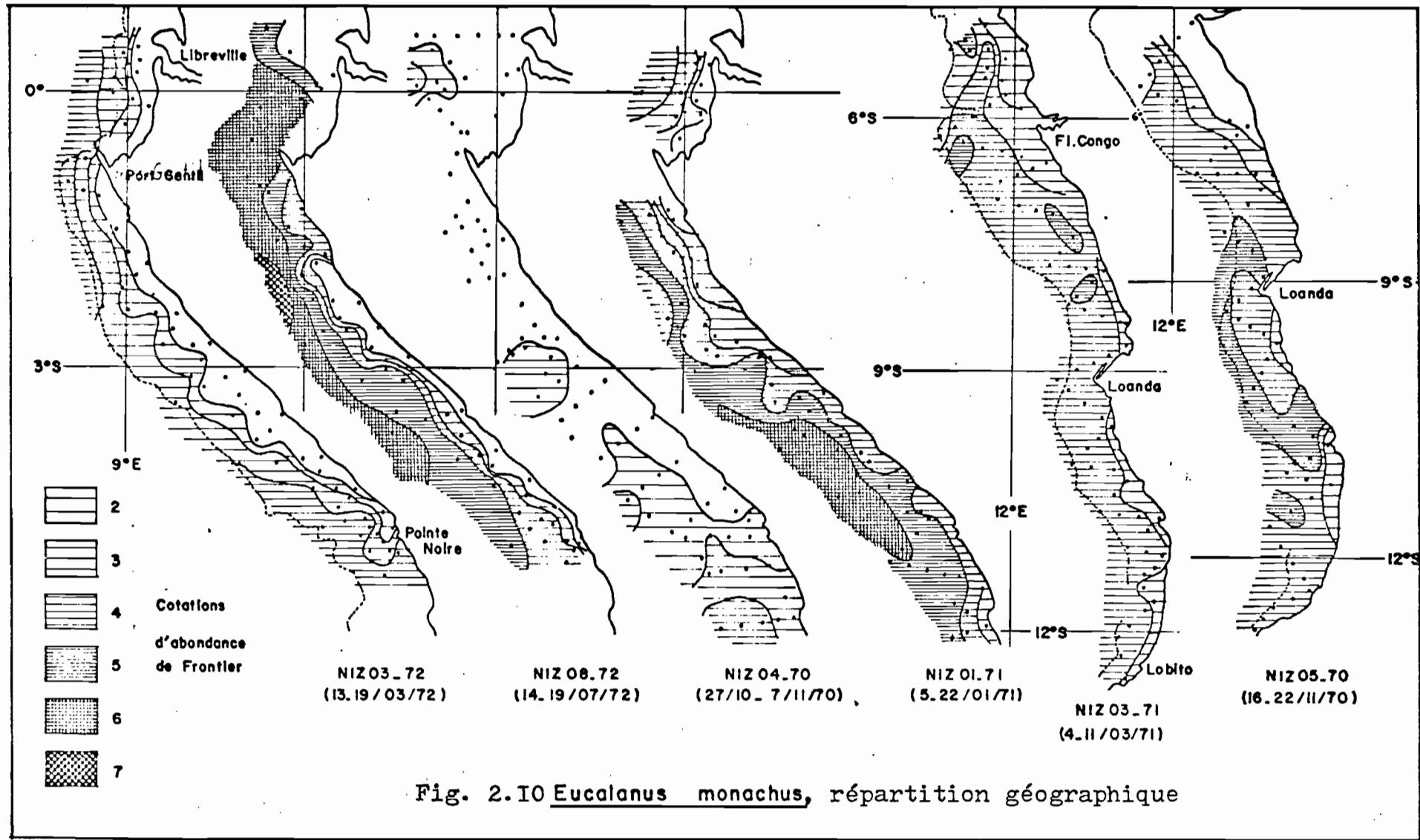


Fig. 2.10 *Eucalanus monachus*, répartition géographique

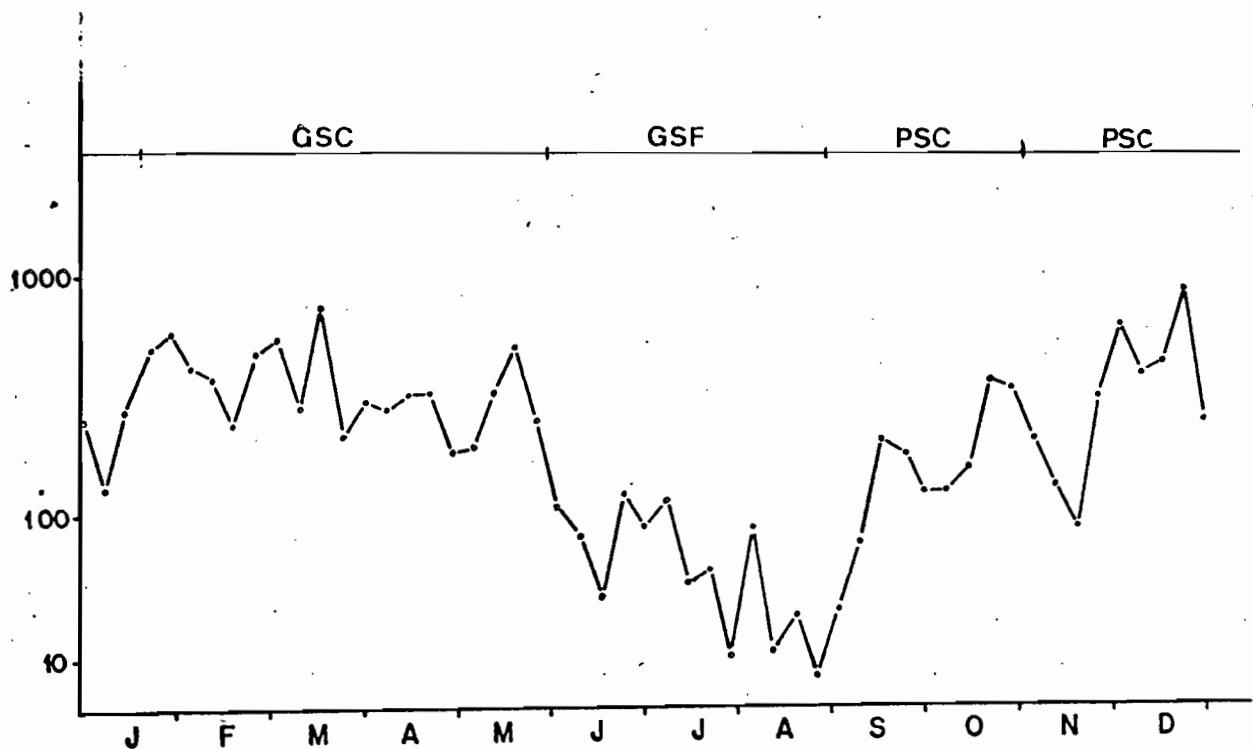


Fig. 2.II : Fluctuations de l'abondance de Eucalanus pileatus à la station côtière au cours de l'année moyenne 1969-74.

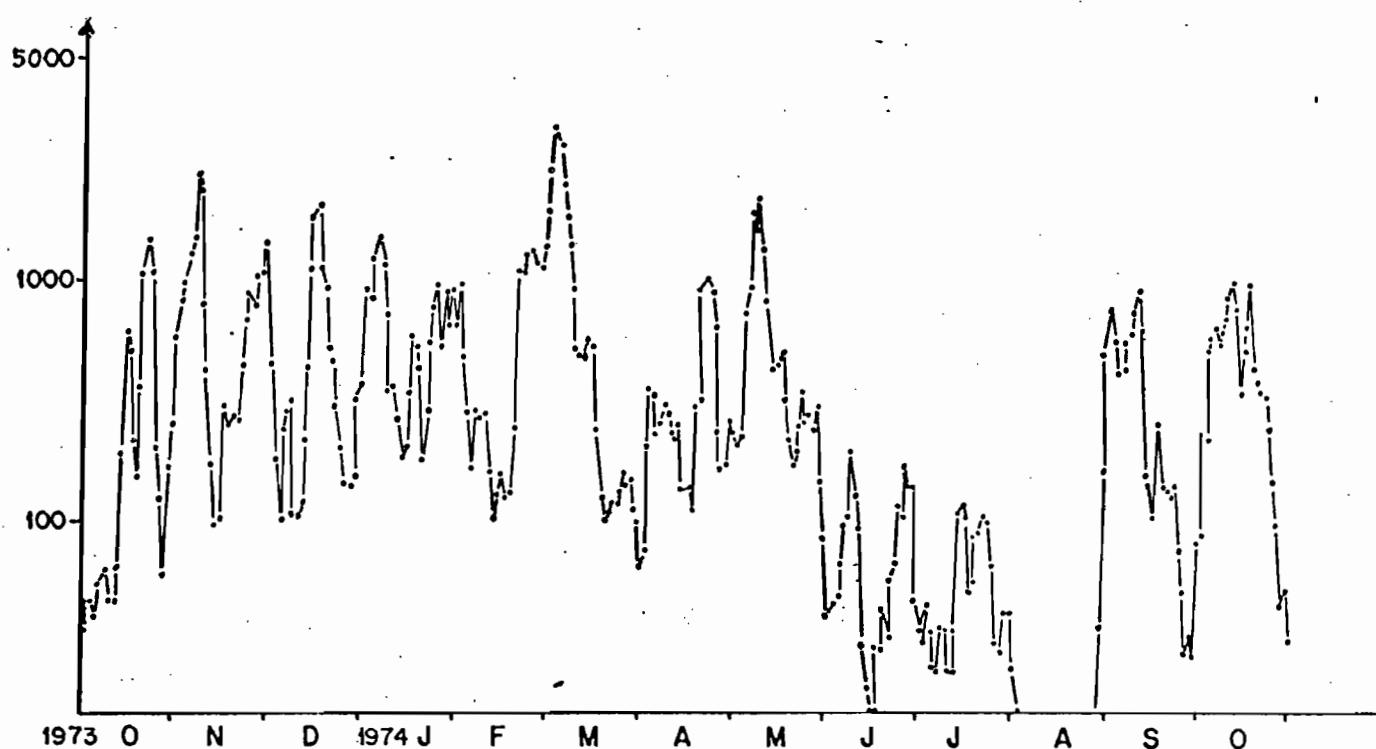


Fig. 2.I2 : Fluctuations de l'abondance de E. pileatus entre oct. 1973 et oct. 1974 (la courbe a été lissée par une moyenne mobile calculée sur trois valeurs).

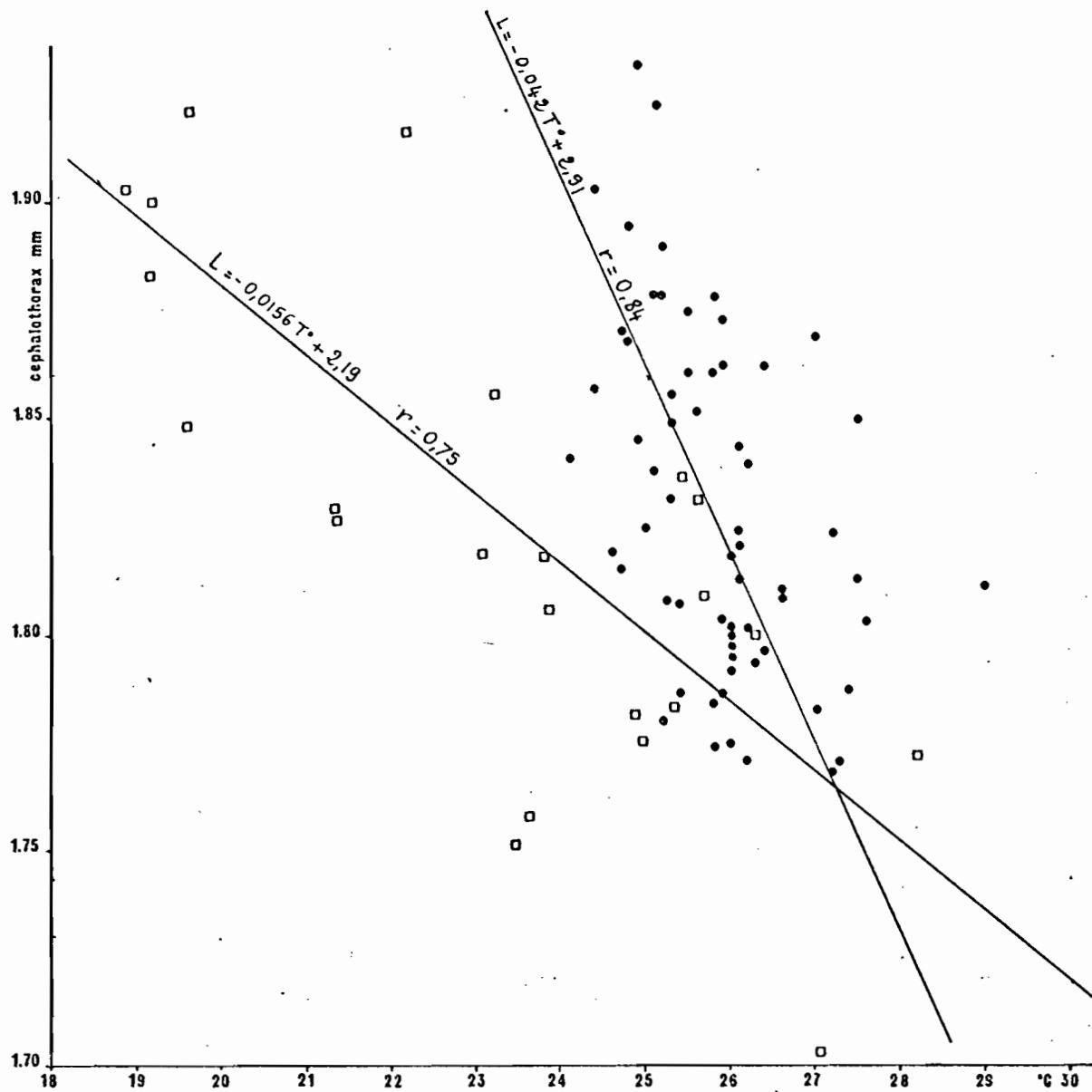


Fig. 2.I3 : Relations entre la température et la longeur du céphalothorax des *E. pileatus* femelles. (points : données du N.O. ANDRE NIZERY; carrés : données de la station côtière).

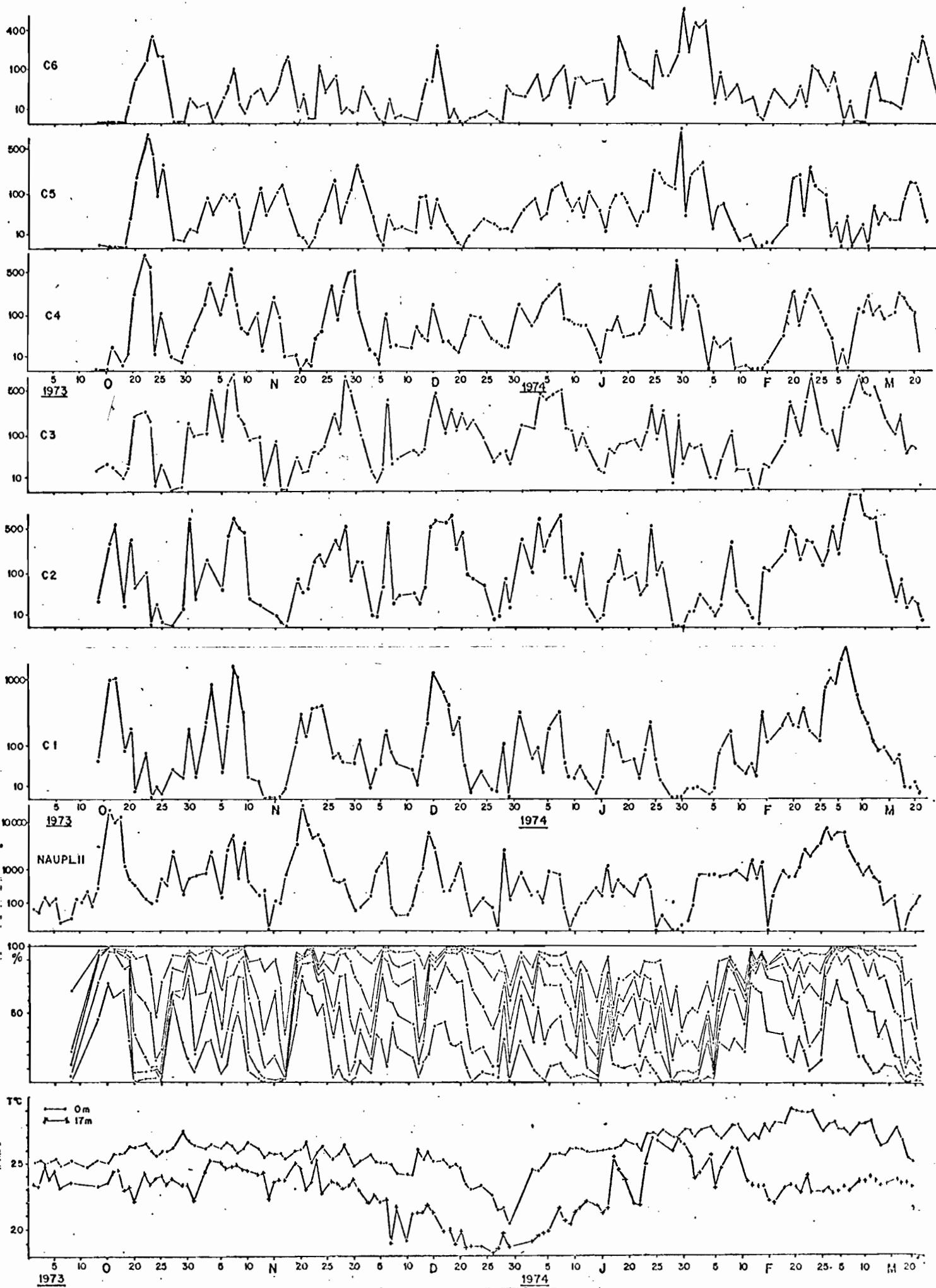


Fig. 2.I4 : Evolution de l'abondance quotidienne relative et absolue des nauplii et des stades copépodites de *E. pileatus* entre oct. 1973 et oct. 1974. En bas évolution des températures en surface et à 17 m.

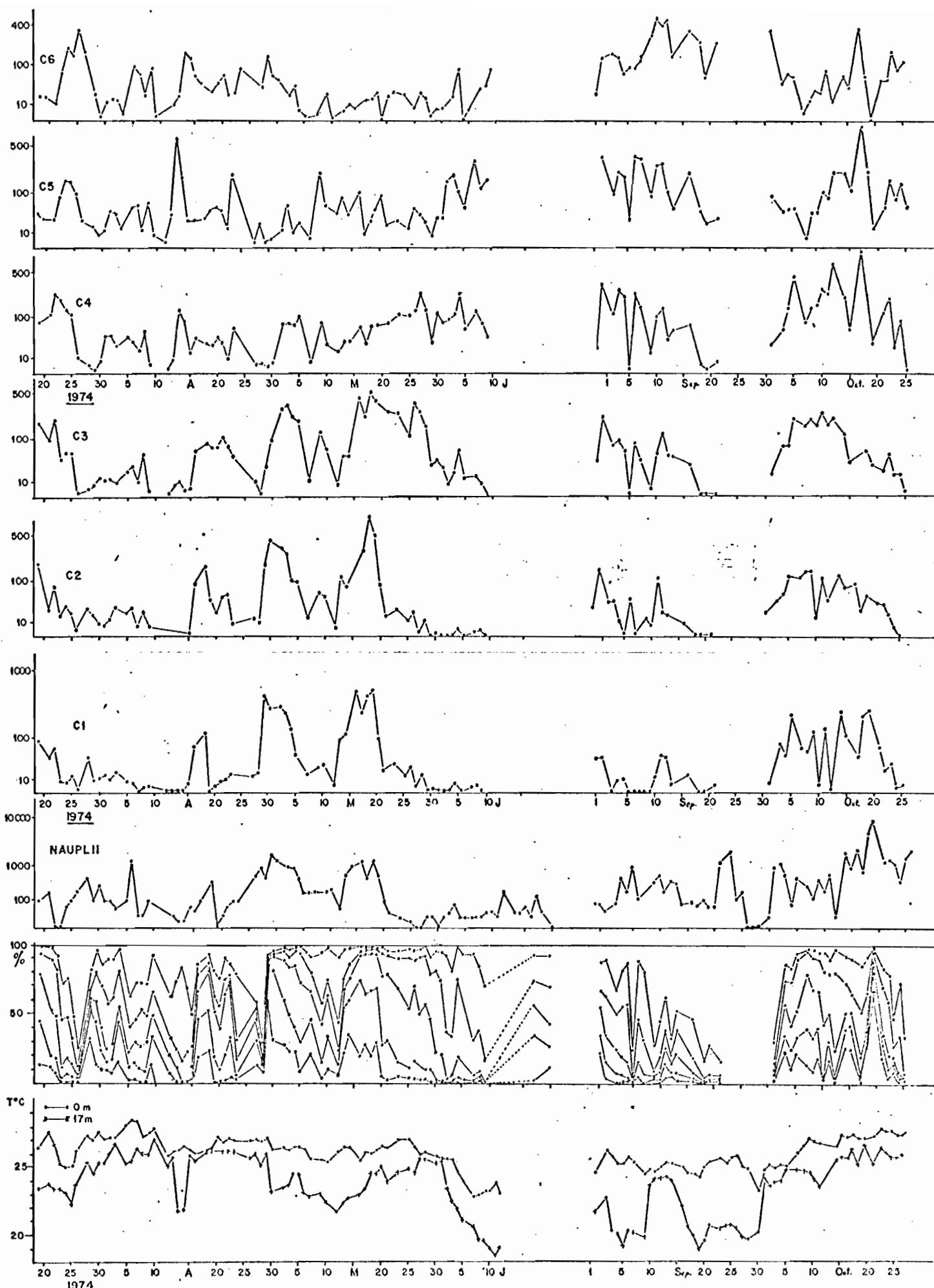


Fig. 2.I4 bis : Evolution de l'abondance quotidienne relative et absolue des nauplii et des stades copépodites de E. pileatus entre oct. 1973 et oct. 1974. En bas évolution des températures en surface et à 17m.

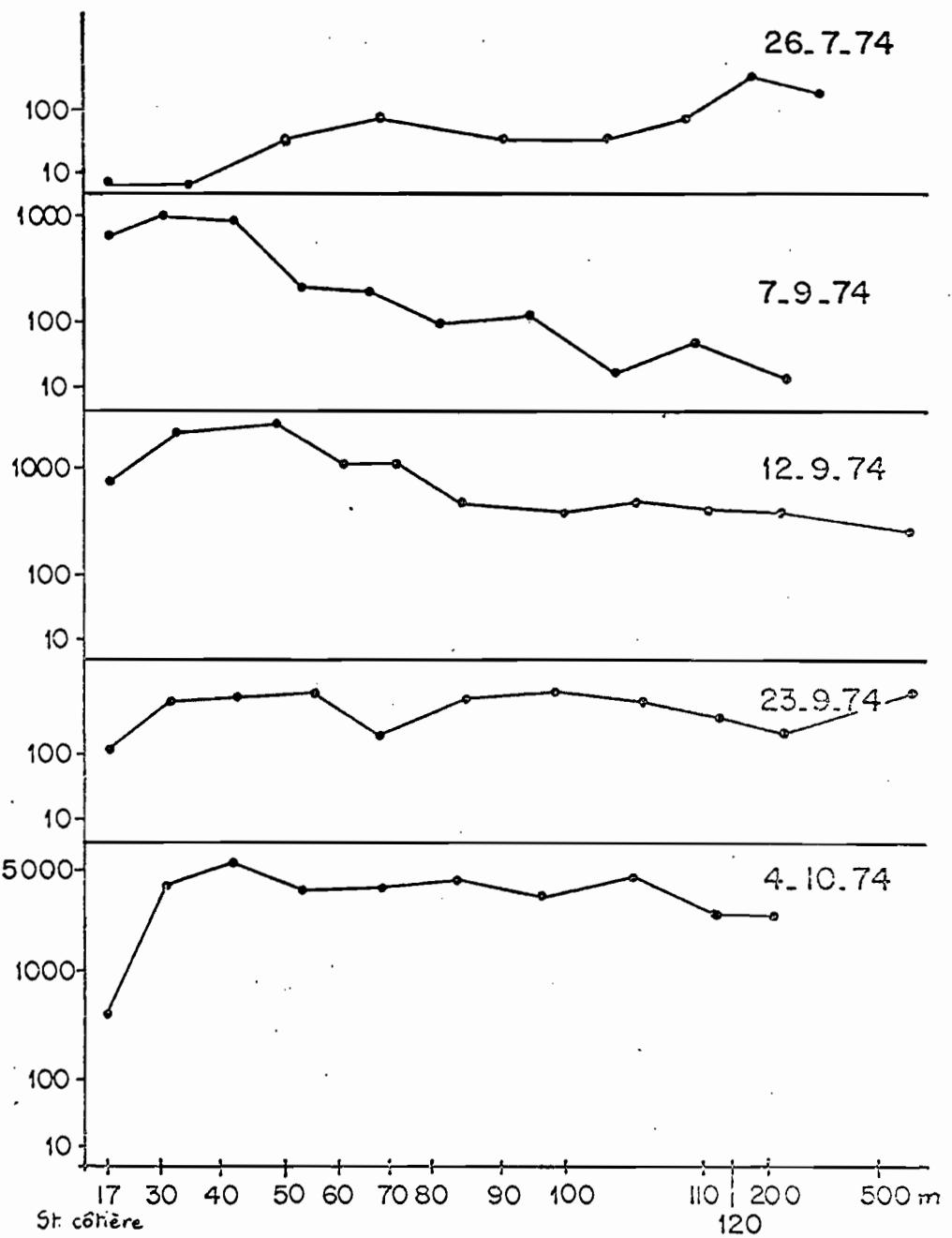
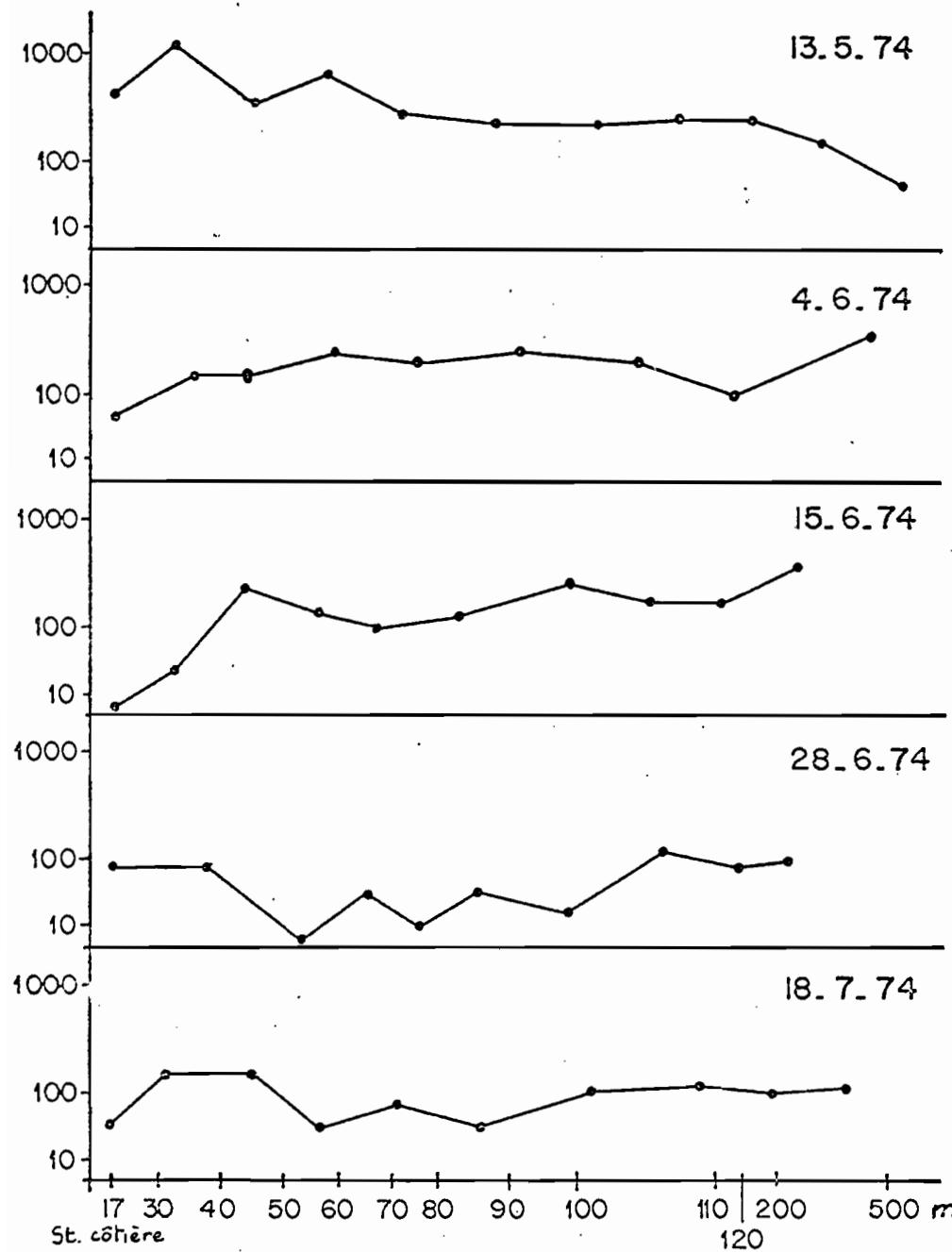


Fig. 2.I5 : Evolution de l'effectif total de E. pileatus le long de la radiale de Pointe-Noire en 1974.

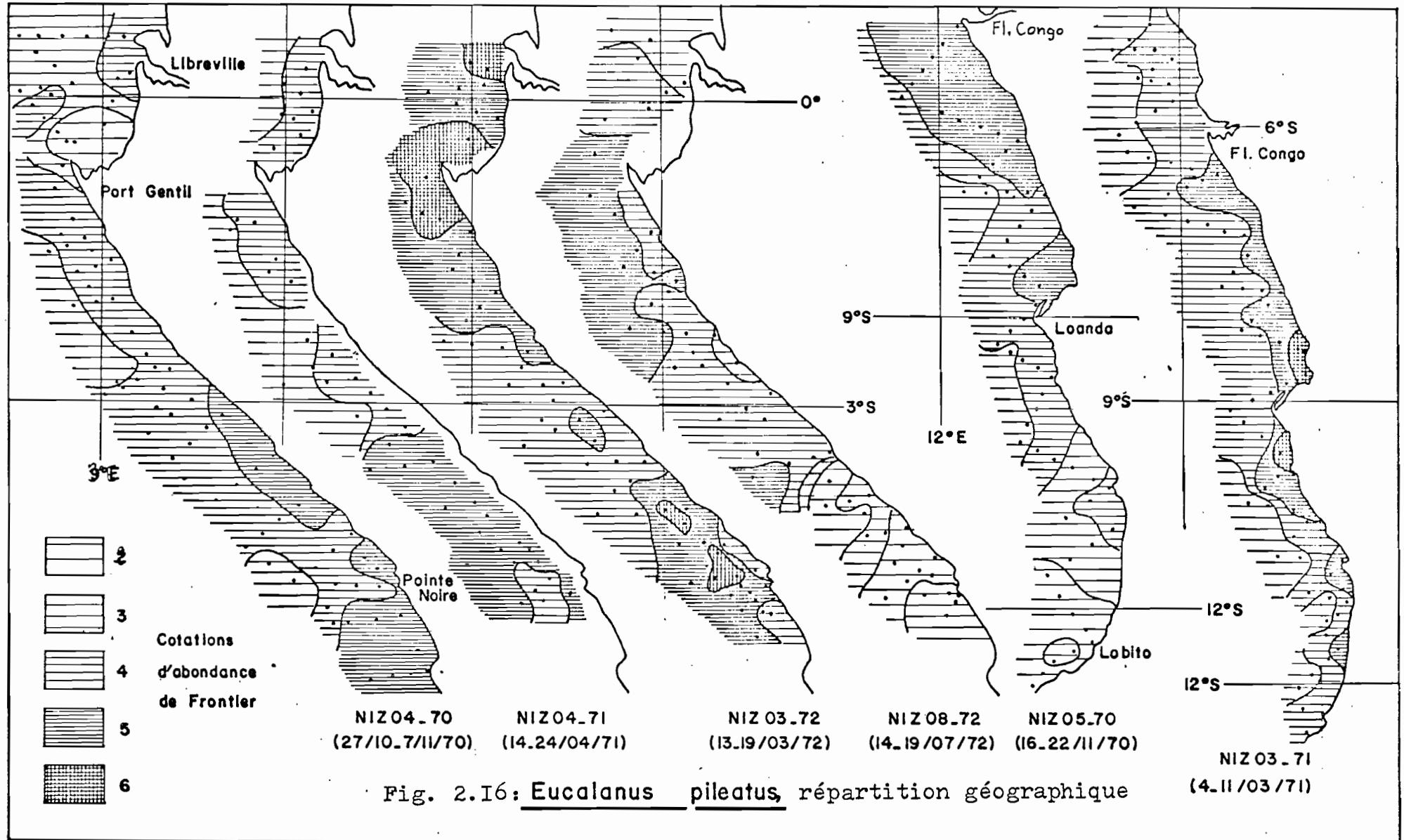


Fig. 2.I6: *Eucalanus pileatus*, répartition géographique

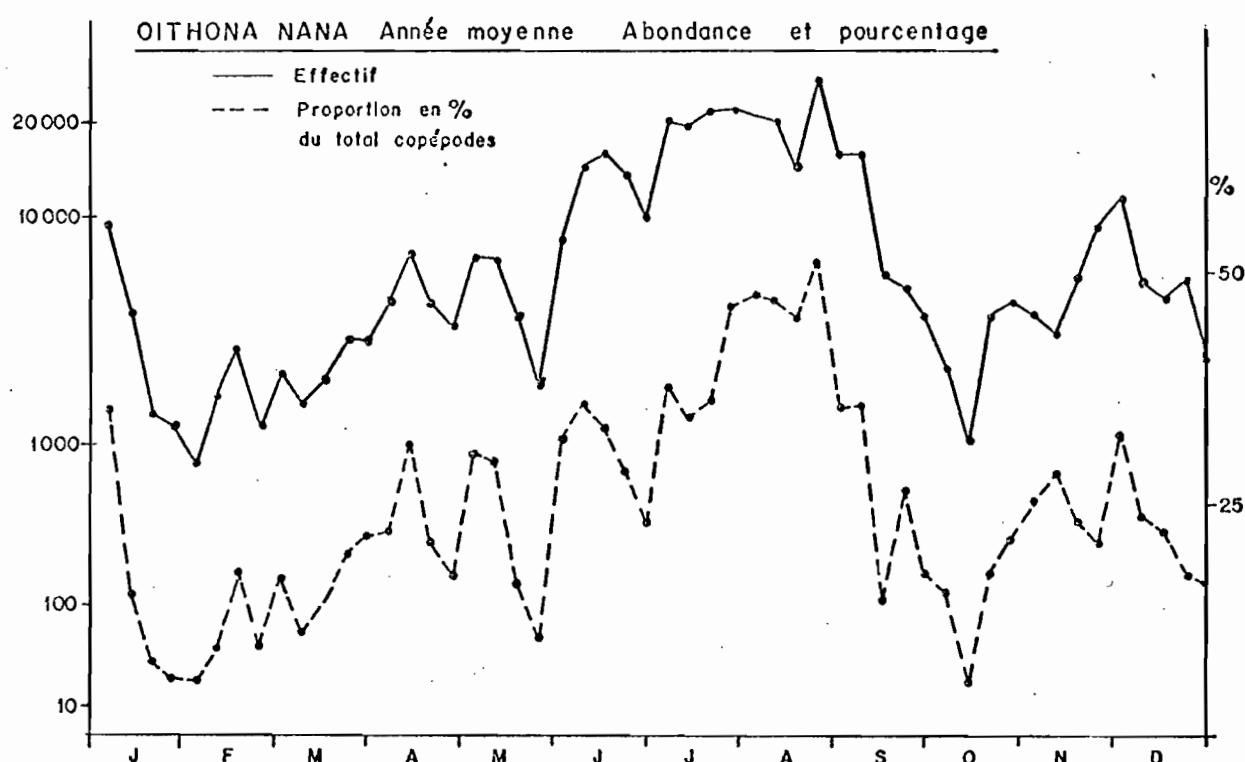
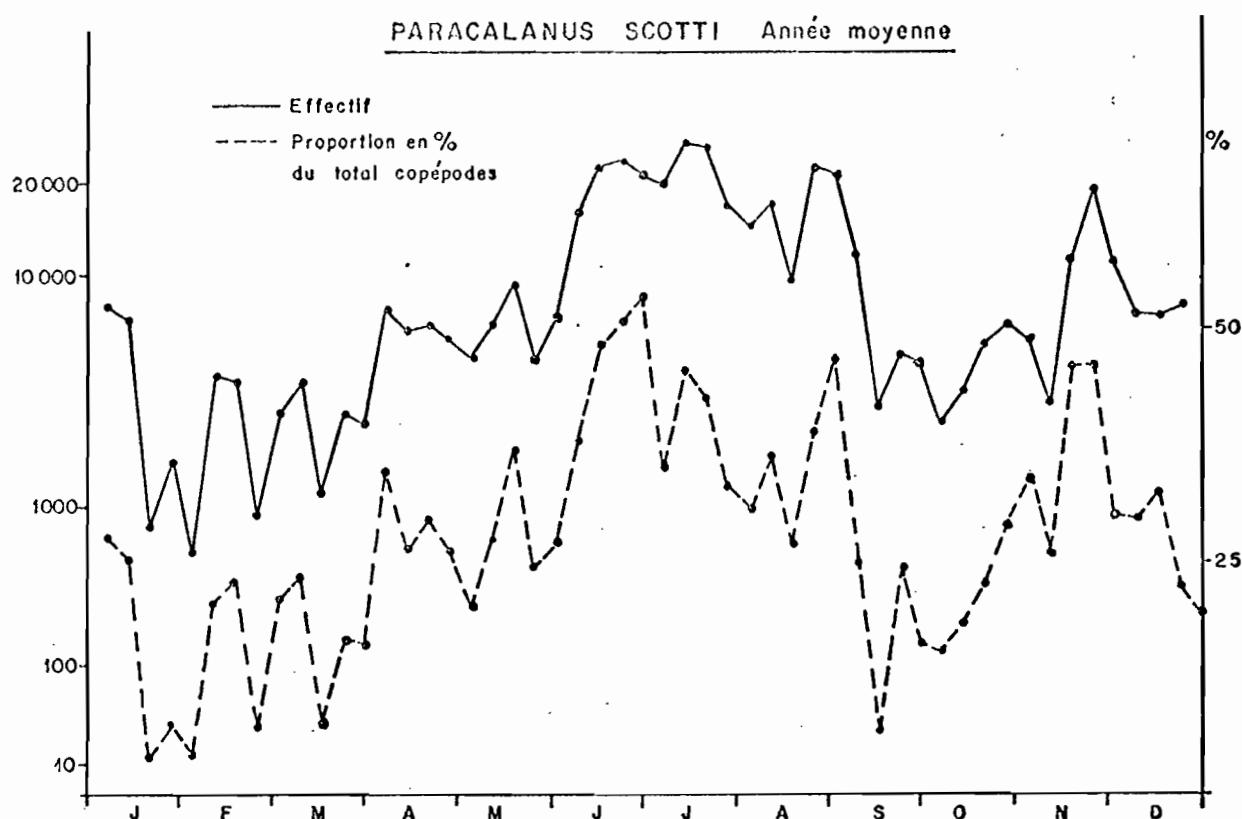


Fig. 2.I7 : Fluctuations de l'abondance absolue et relative (par rapport au total des copépodes) au cours de l'année moyenne, de Paracalanus scotti et Oithona nana.

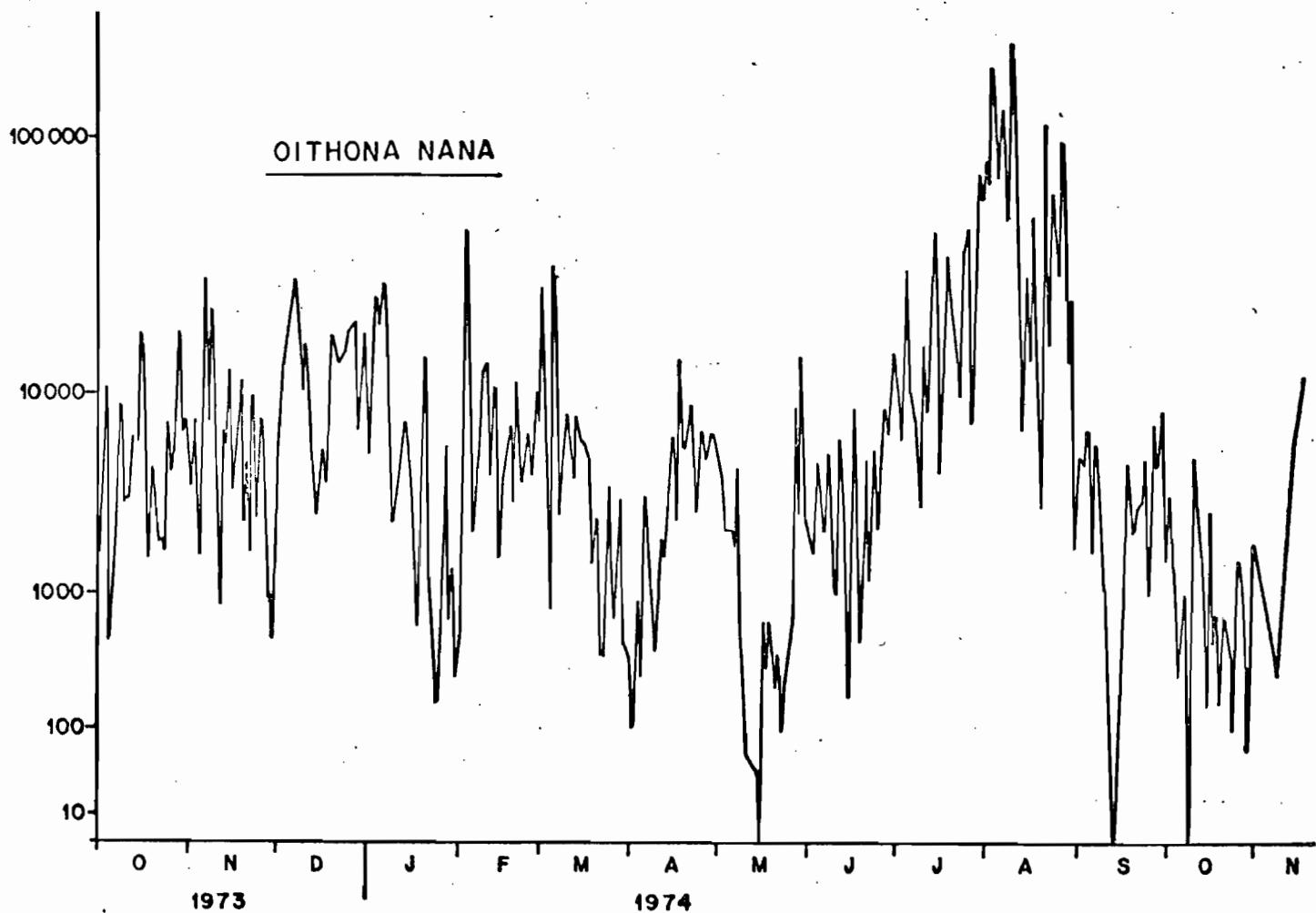
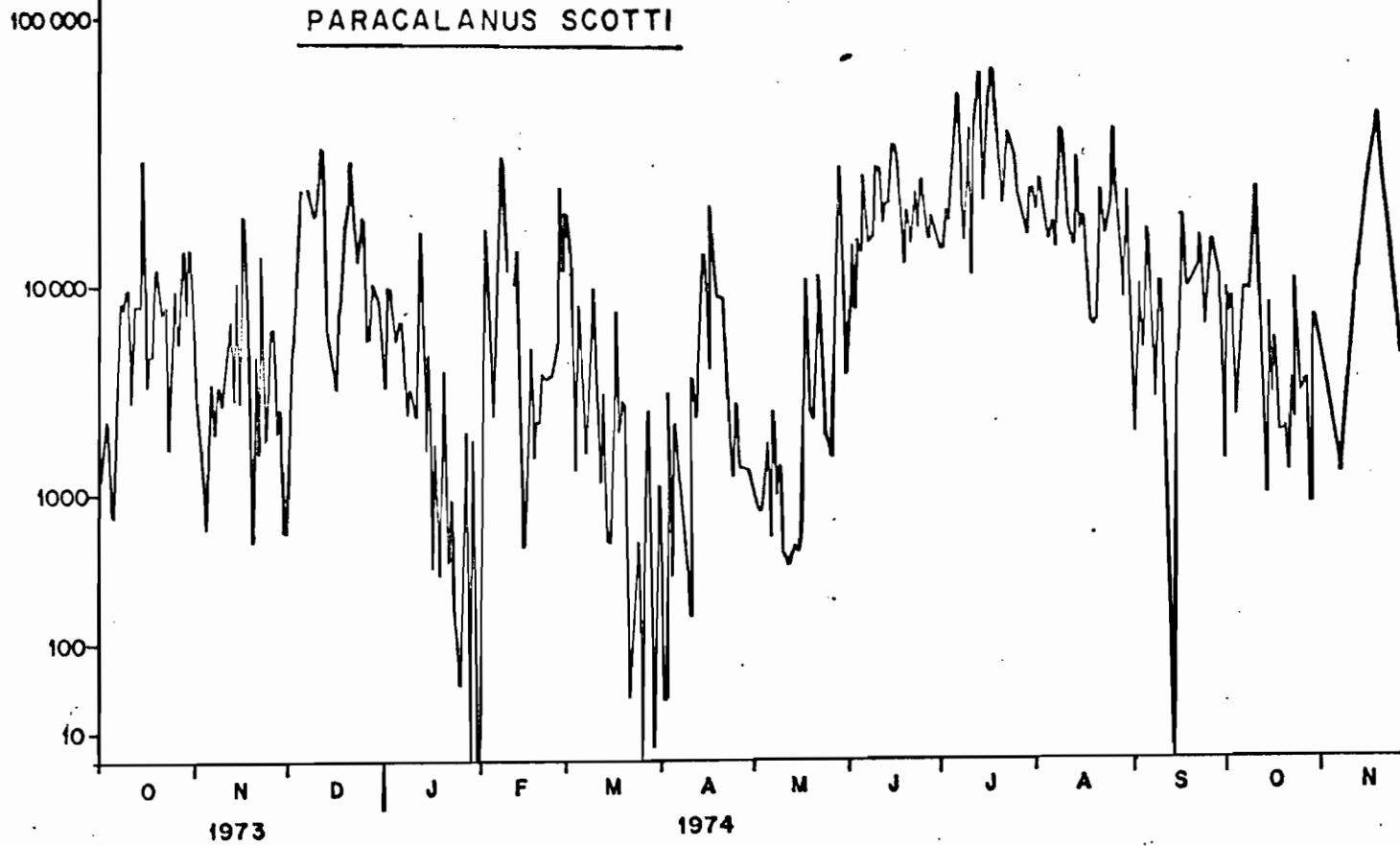


Fig. 2.I8 : Fluctuations de l'abondance quotidienne de P. scotti et O. nana entre oct. 1973 et oct. 1974 à la station côtière de Pointe-Noire.

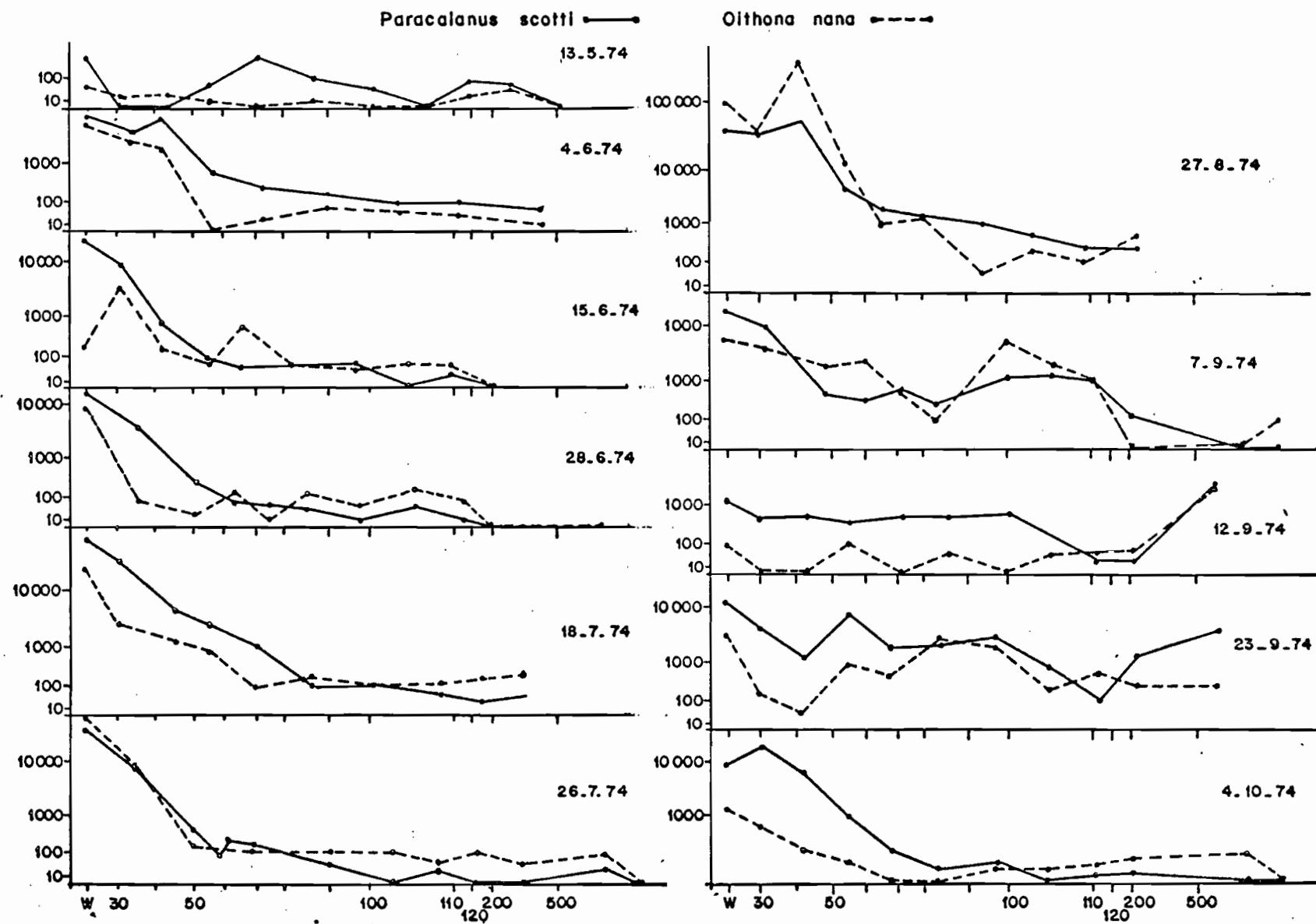


Fig. 2.I9 : Evolution de l'abondance de *P. scotti* et *O. nana* le long de la radiale de Pointe-Noire I974

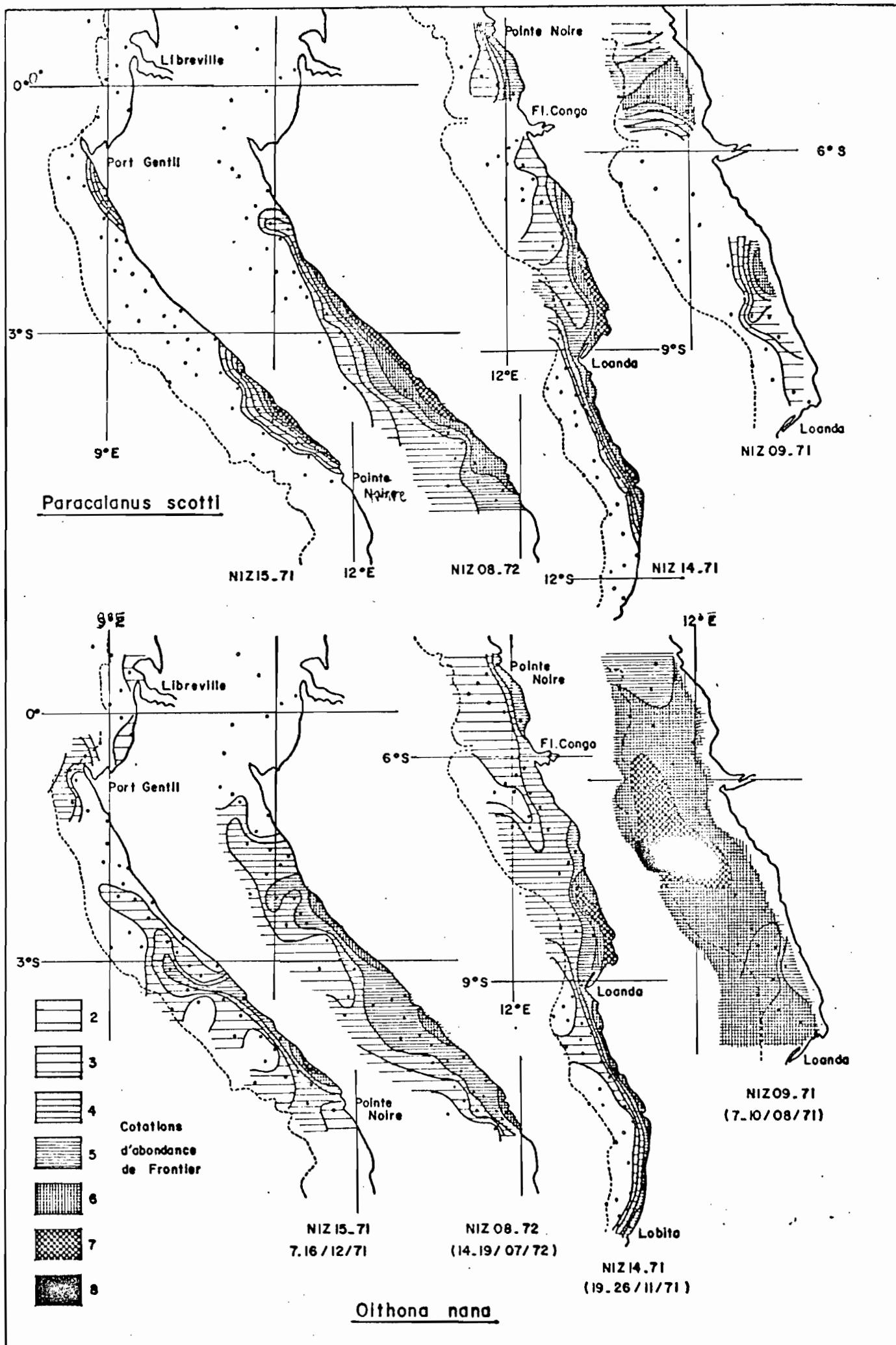


Fig. 2.20 : Répartition géographique de *P. scotti* et *O. nana*.

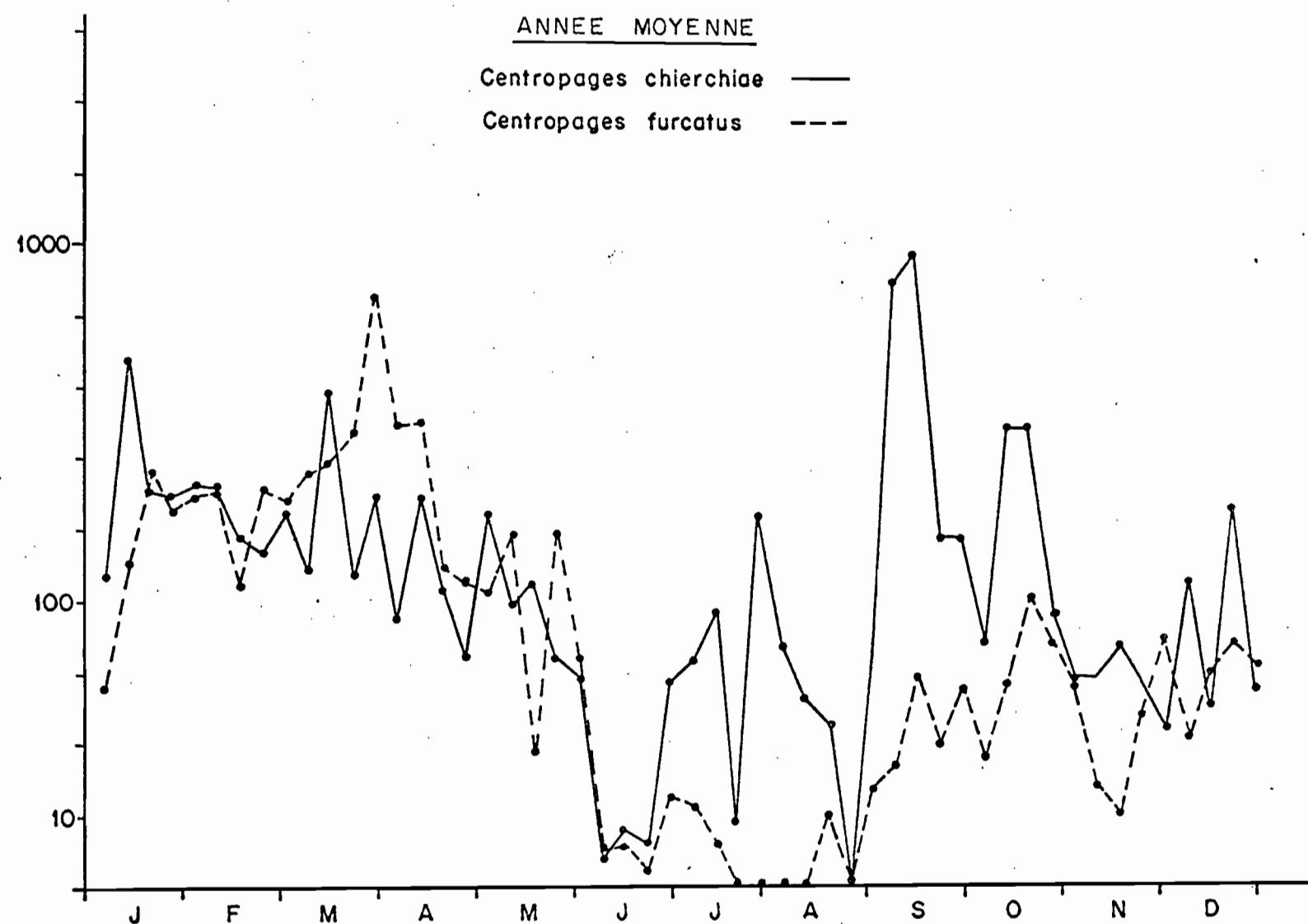
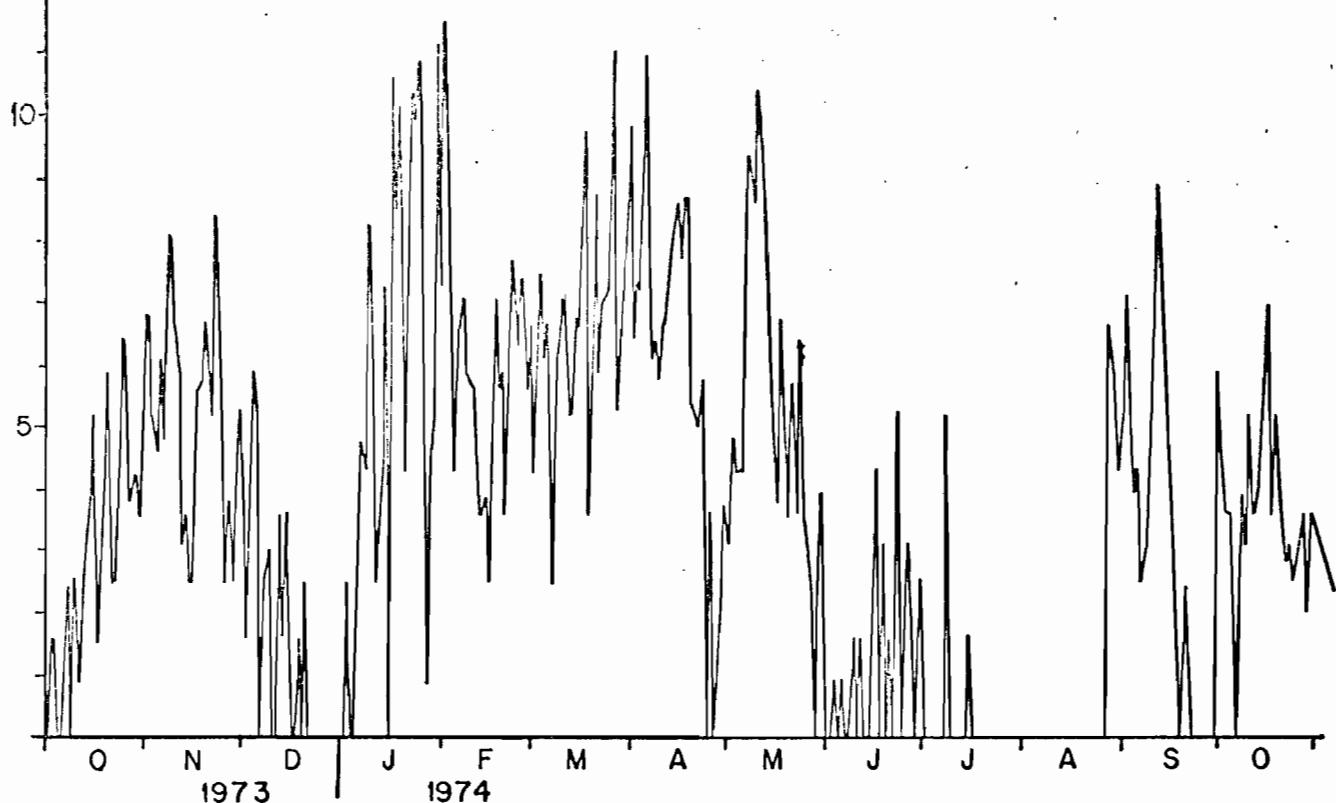


Fig. 2.2I : Fluctuations de l'abondance de Centropages furcatus et C. chierchiae à la station côtière au cours de l'année moyenne 1969-74.

Centropages furcatus



Centropages chierchiae

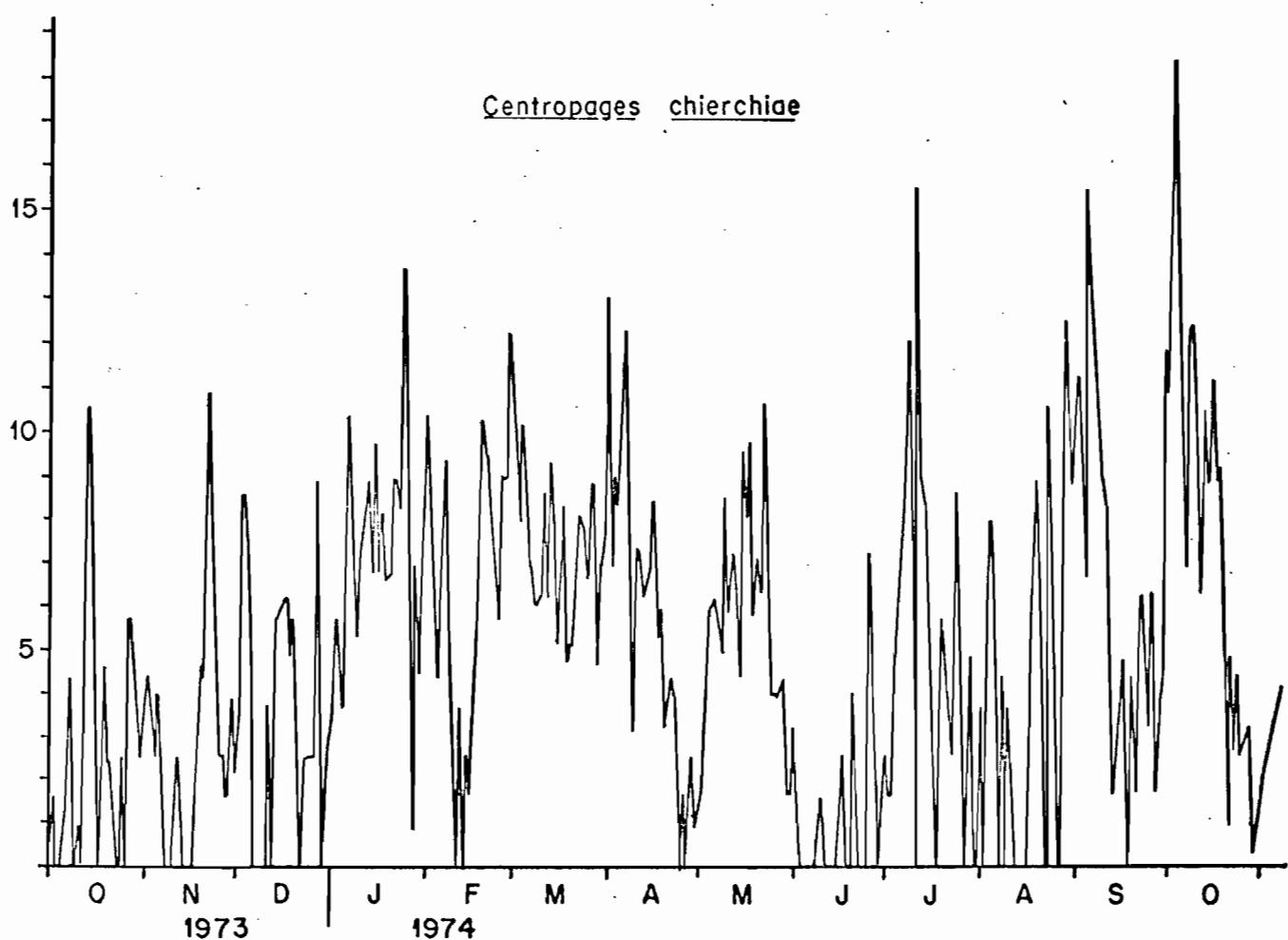


Fig. 2.22 : Fluctuations de l'abondance quotidienne de *C. furcatus* et *C. chierchiae* entre oct. 1973 et oct. 1974 à la station côtière de Pointe-Noire.

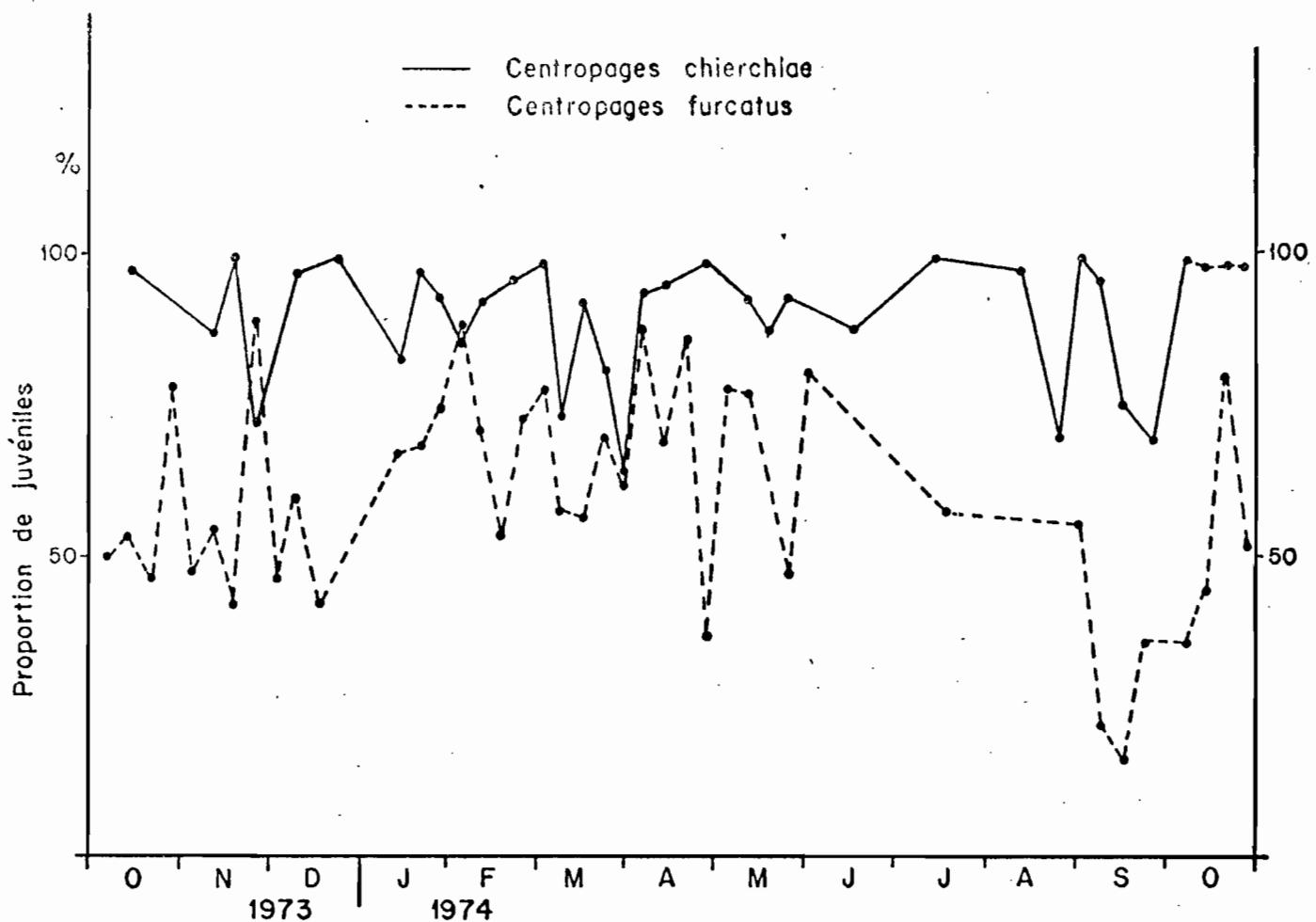


Fig. 2.23 : Fluctuations de la proportion des juvéniles par rapport à la population totale chez C. furcatus et C. chierchiae entre oct. 1973 et oct. 1974, après regroupement hebdomadaire des récoltes quotidiennes.

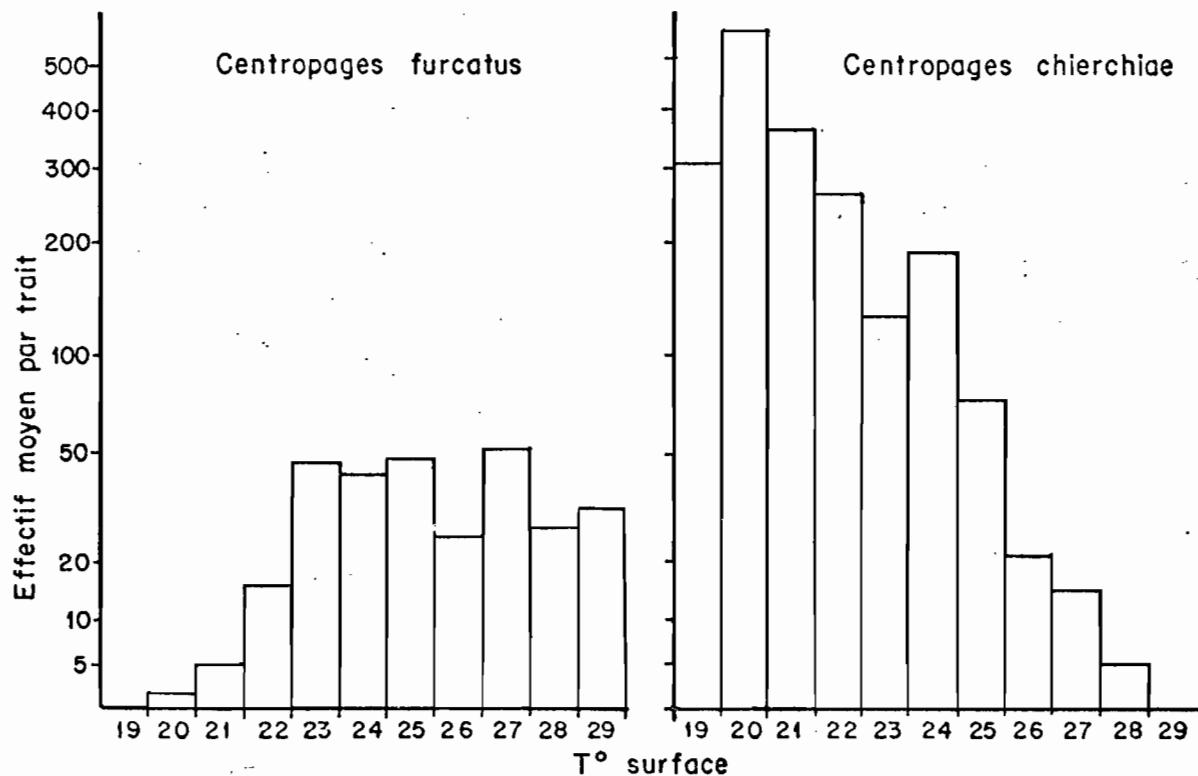


Fig. 2.24 : Effectif moyen par récolte du N.O. ANDRE NIZERY et par intervalle de 1°C de la température de surface chez C. furcatus et C. chierchiae.

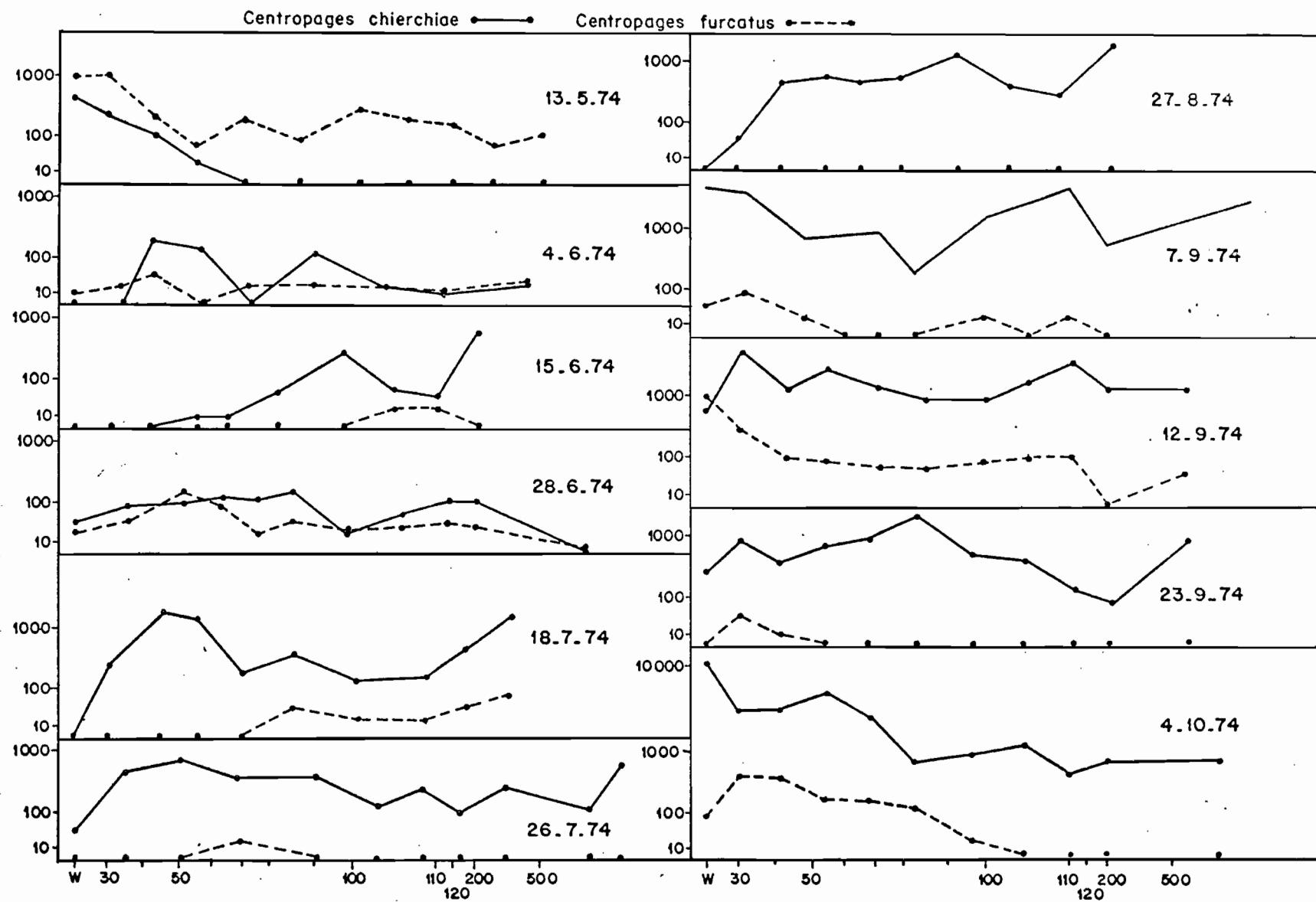


Fig. 2.25 : Evolution de l'effectif total de *C. furcatus* et *C. chierchiae* le long de la radiale de Pointe-Noire.

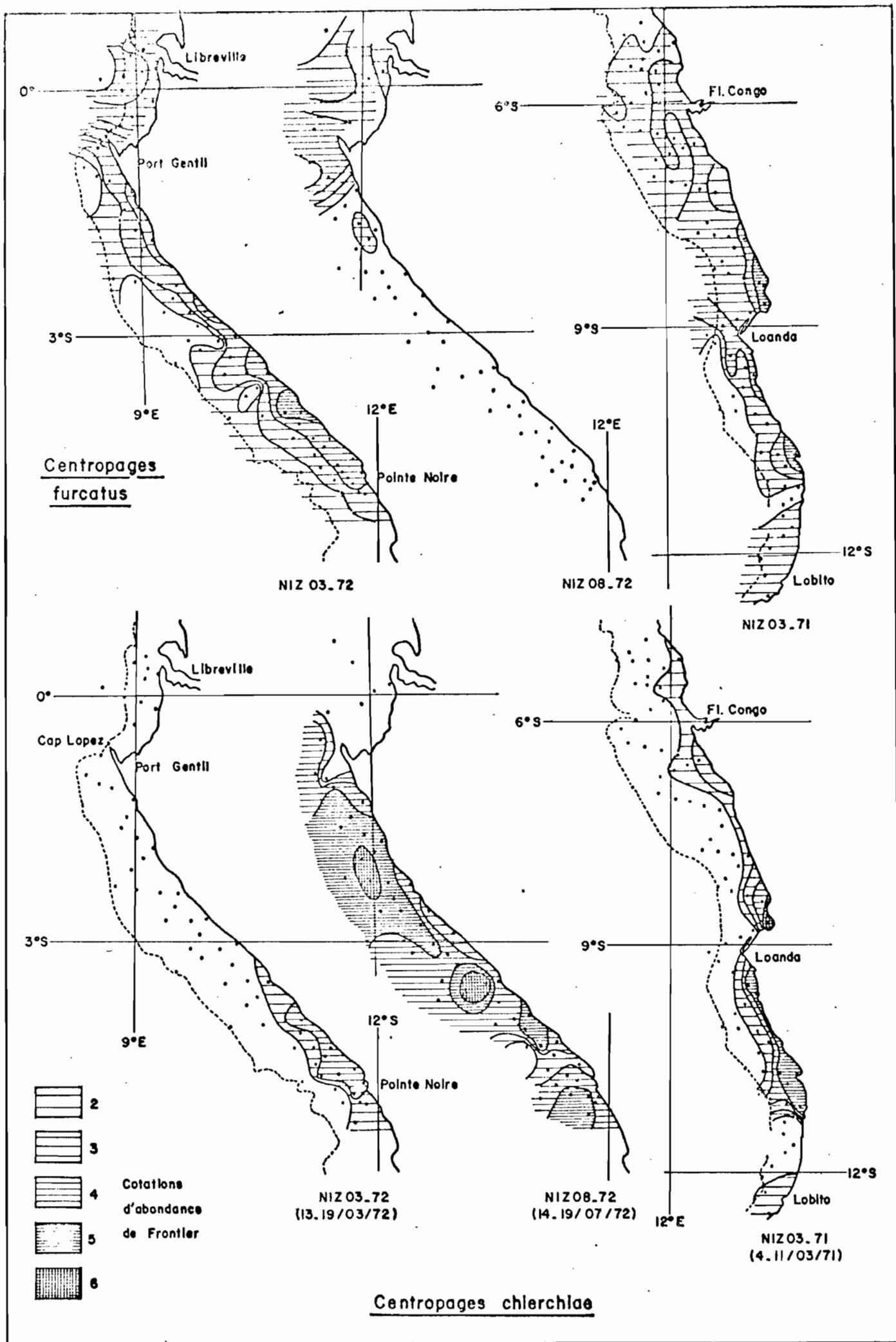


Fig. 2.26 : Répartition géographique de C. furcatus et C. chierchiae.

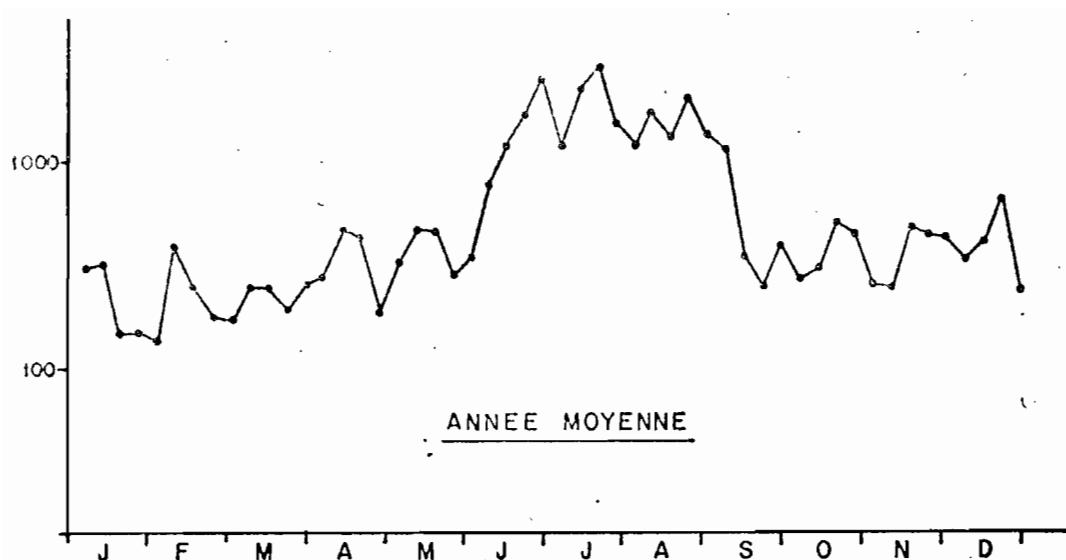


Fig. 2.27 : Fluctuations de l'abondance de *Pseudodiaptomus serricaudatus* au cours de l'année moyenne 1969-74

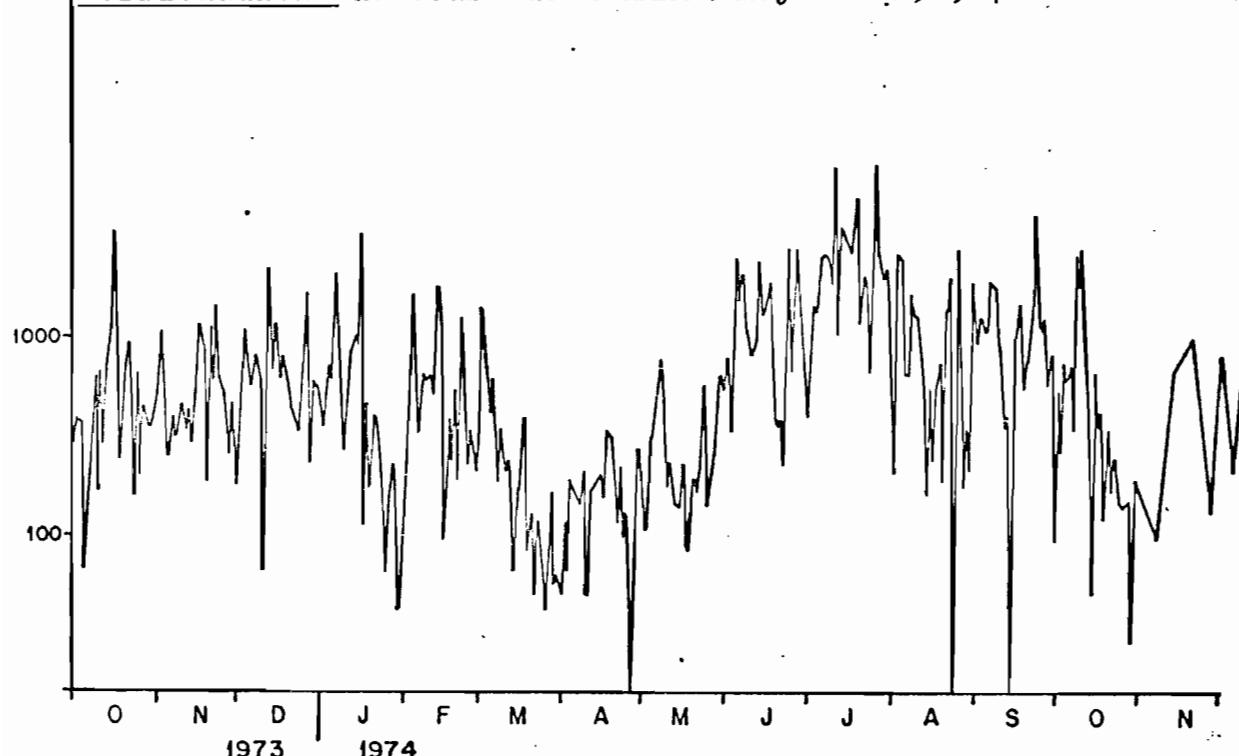


Fig. 2.28 : Fluctuations de l'abondance quotidienne de *P. serricaudatus* à la station côtière de Pointe-Noire.

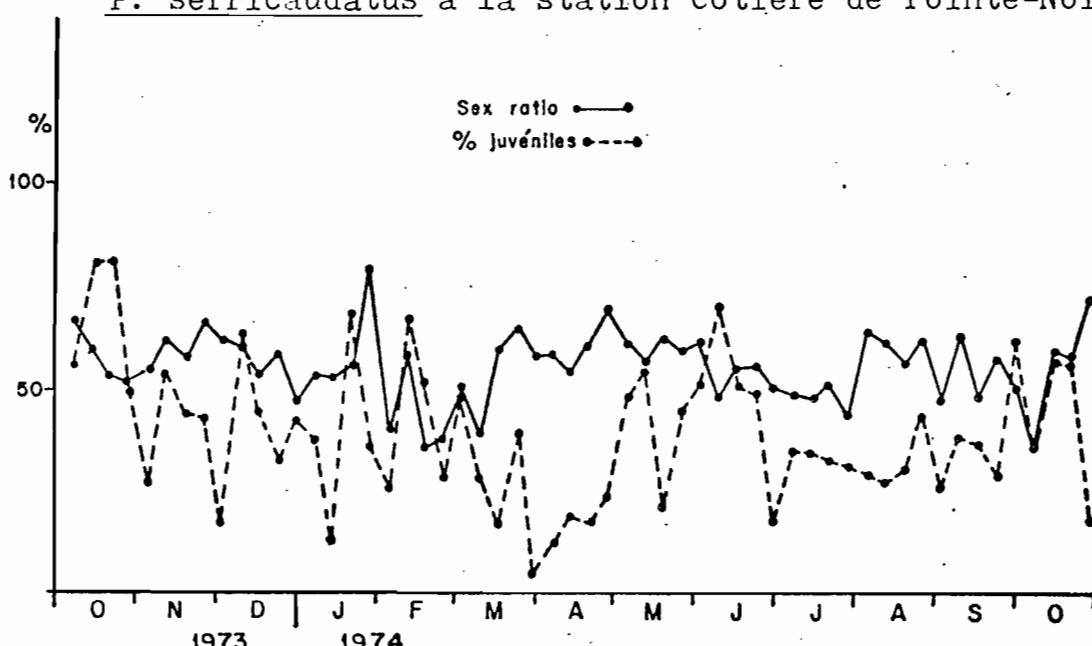


Fig. 2.29 : Fluctuations de la proportion de juvéniles et du sex-ratio chez *P. serricaudatus* entre oct. 1973 et oct. 1974 (après regroupement hebdomadaire des récoltes quotidiennes)

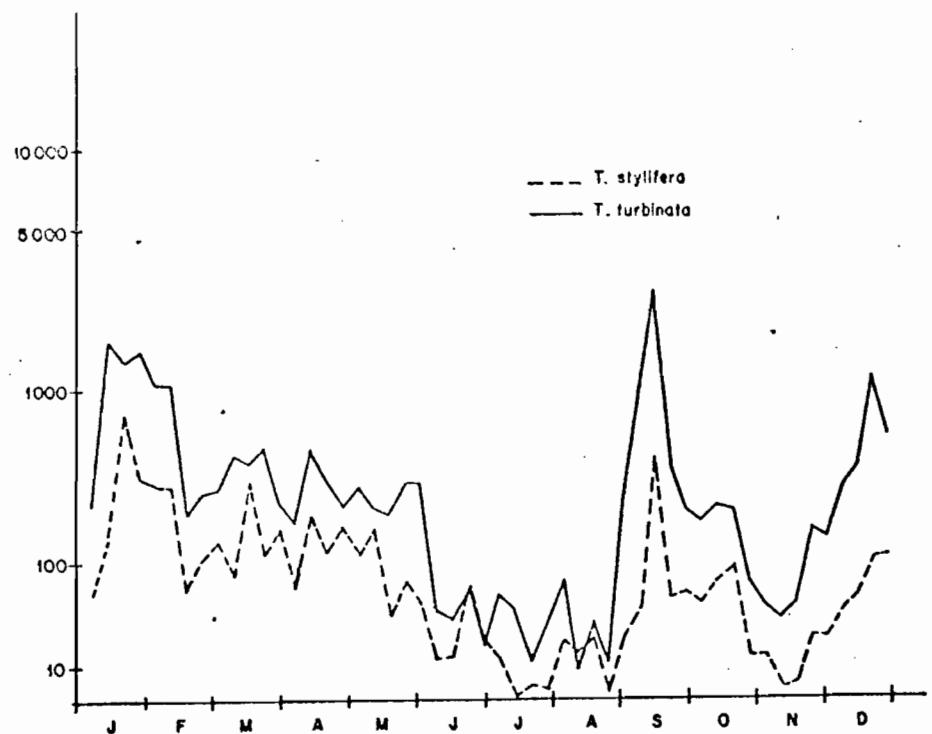


Fig. 2.30 : Fluctuations de l'abondance de Temora turbinata et T. stylifera au cours de l'année moyenne à la station côtière.

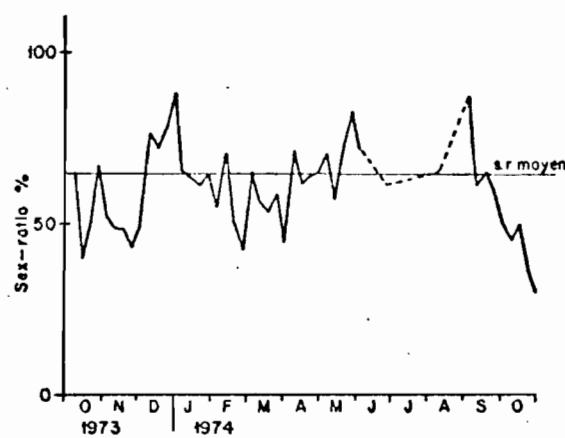


Fig. 2.31 : Sex-ratio chez T. turbinata

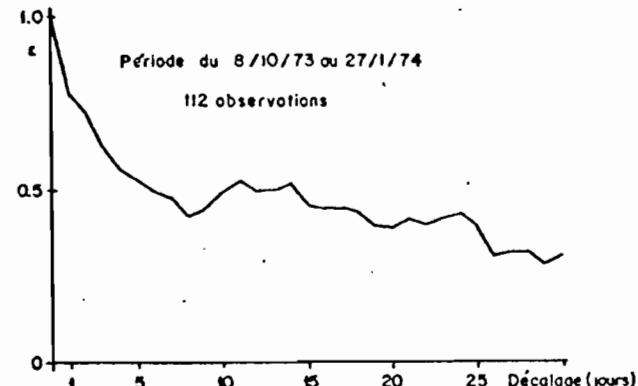


Fig. 2.32 : Corrélogramme chez T. turbinata

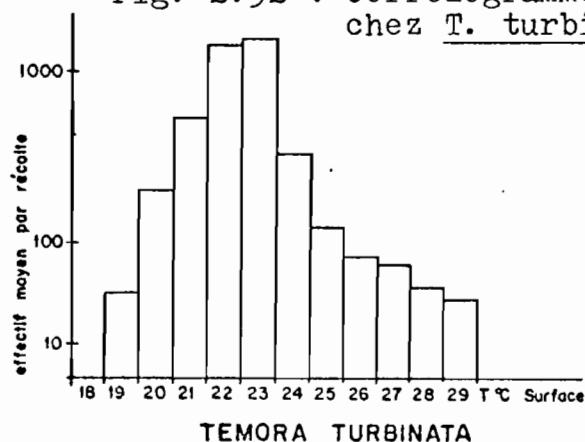
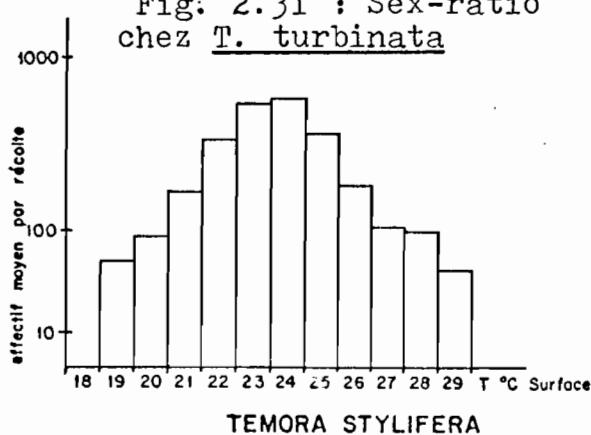


Fig. 2.33 : Effectif moyen par récolte du N.O. ANDRE NIZERY et par intervalle de 1°C de la température de surface chez T. turbinata et T. stylifera.

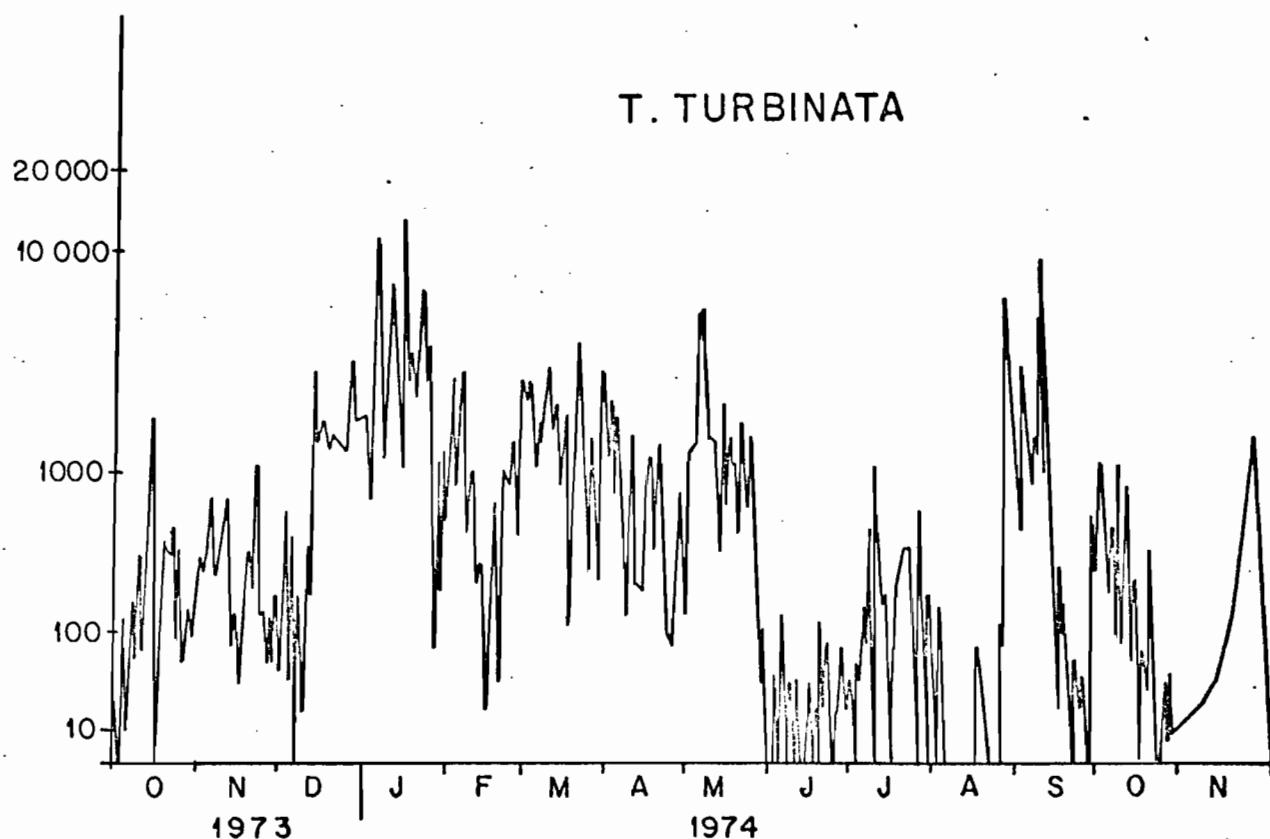
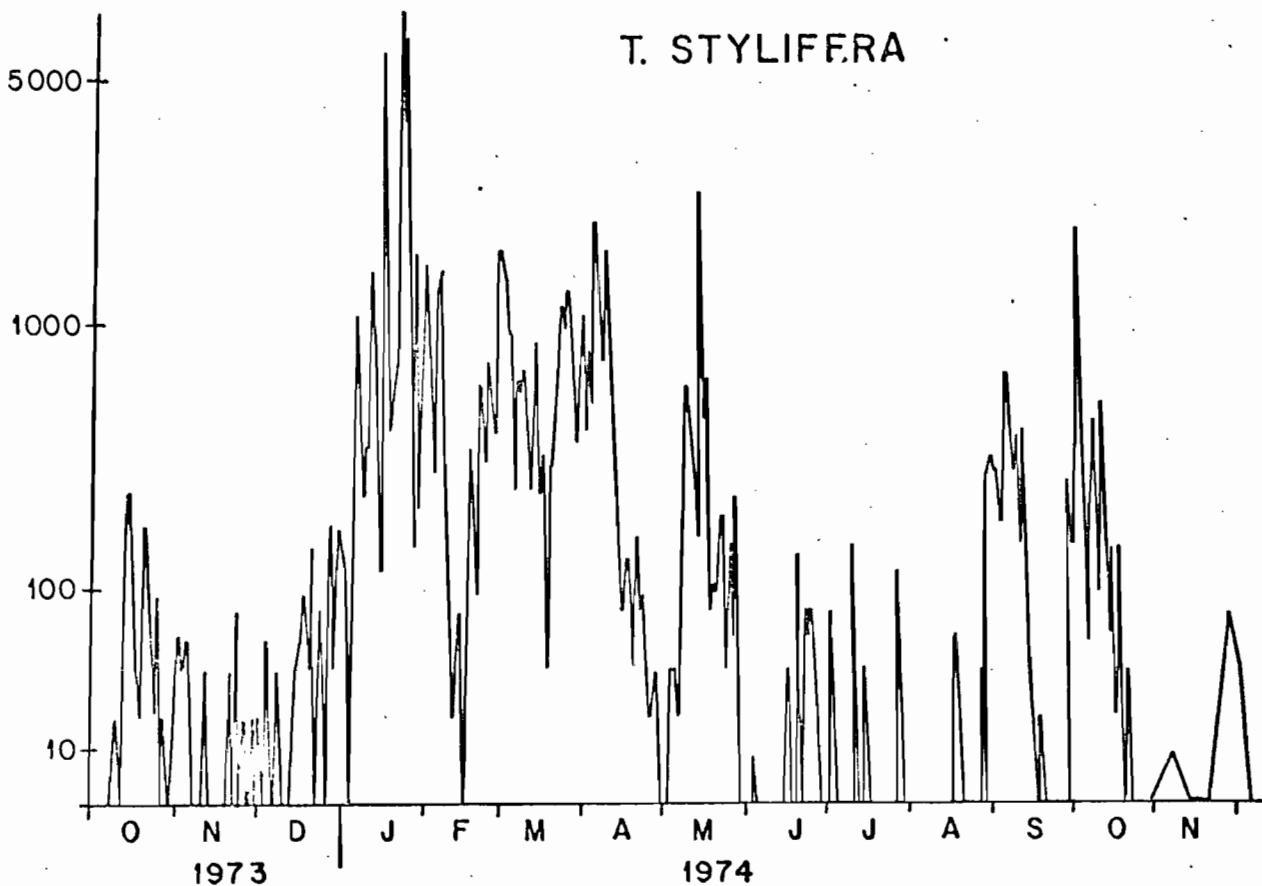


Fig. 2.34 : Fluctuations de l'abondance totale quotidienne
de T. turbinata et T. stylifera à la station côtière de Pointe-Noire.

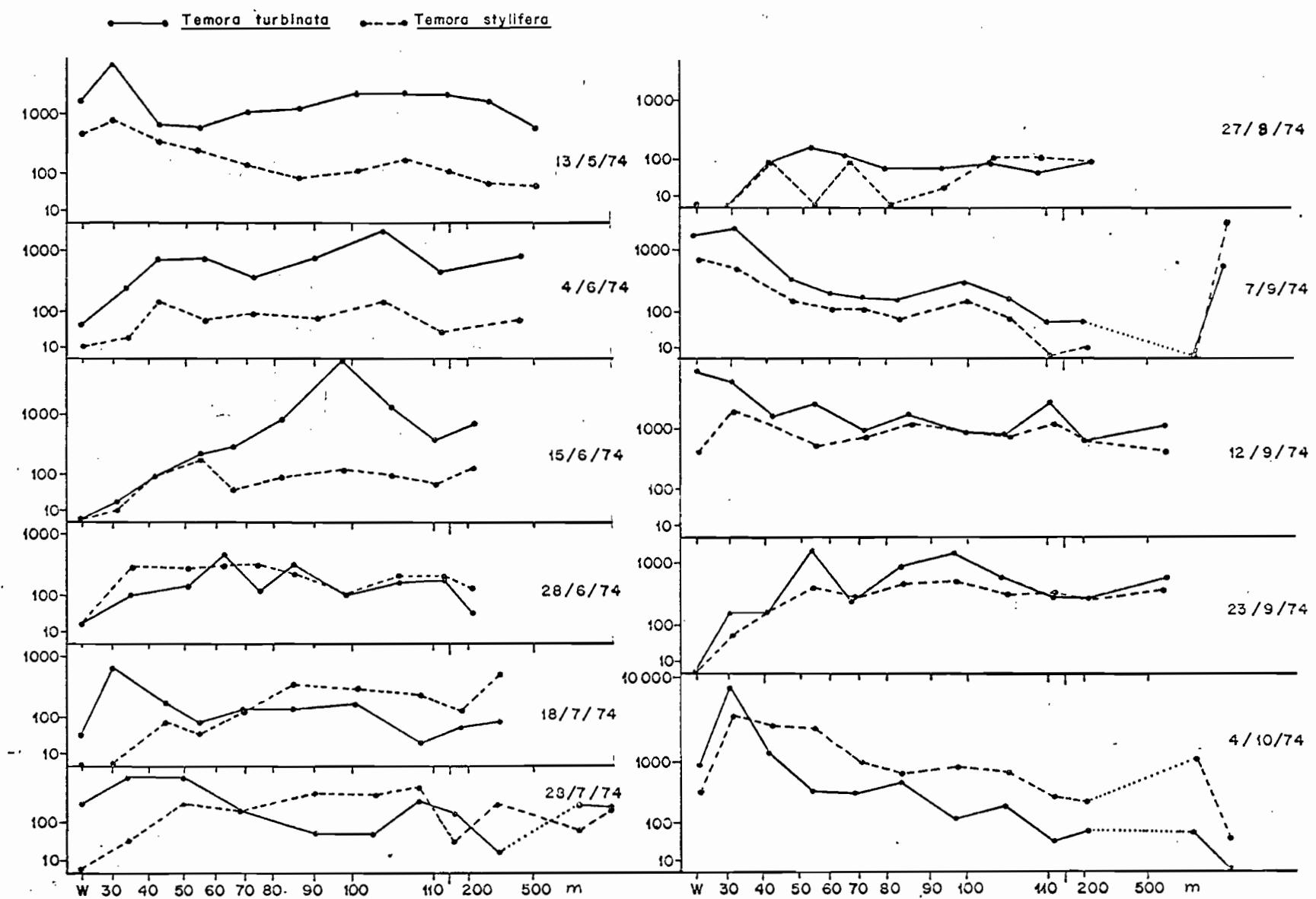


Fig. 2.35 : Evolution de l'abondance totale de T. turbinata et T. stylifera le long de la radiale de Pointe-Noire I974.

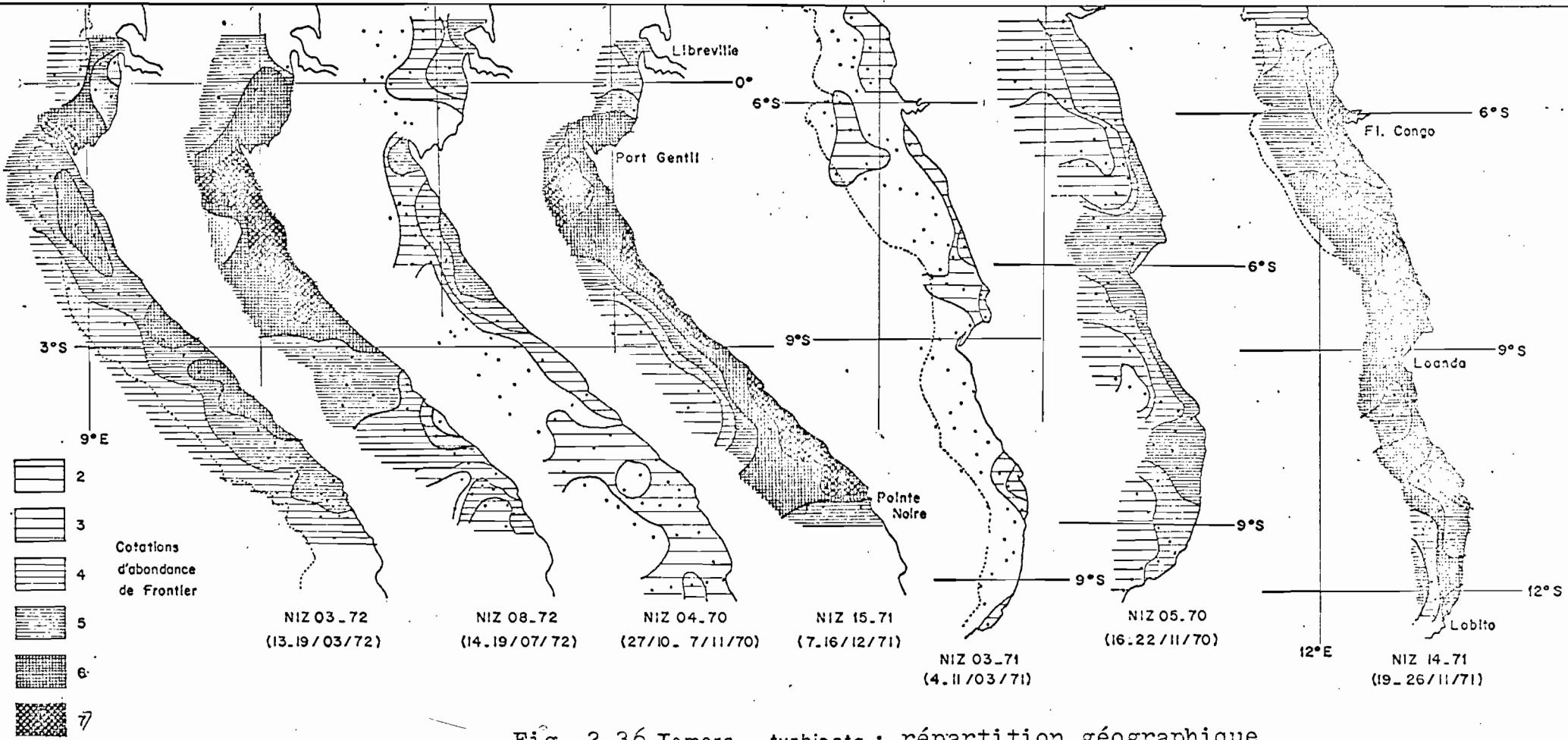
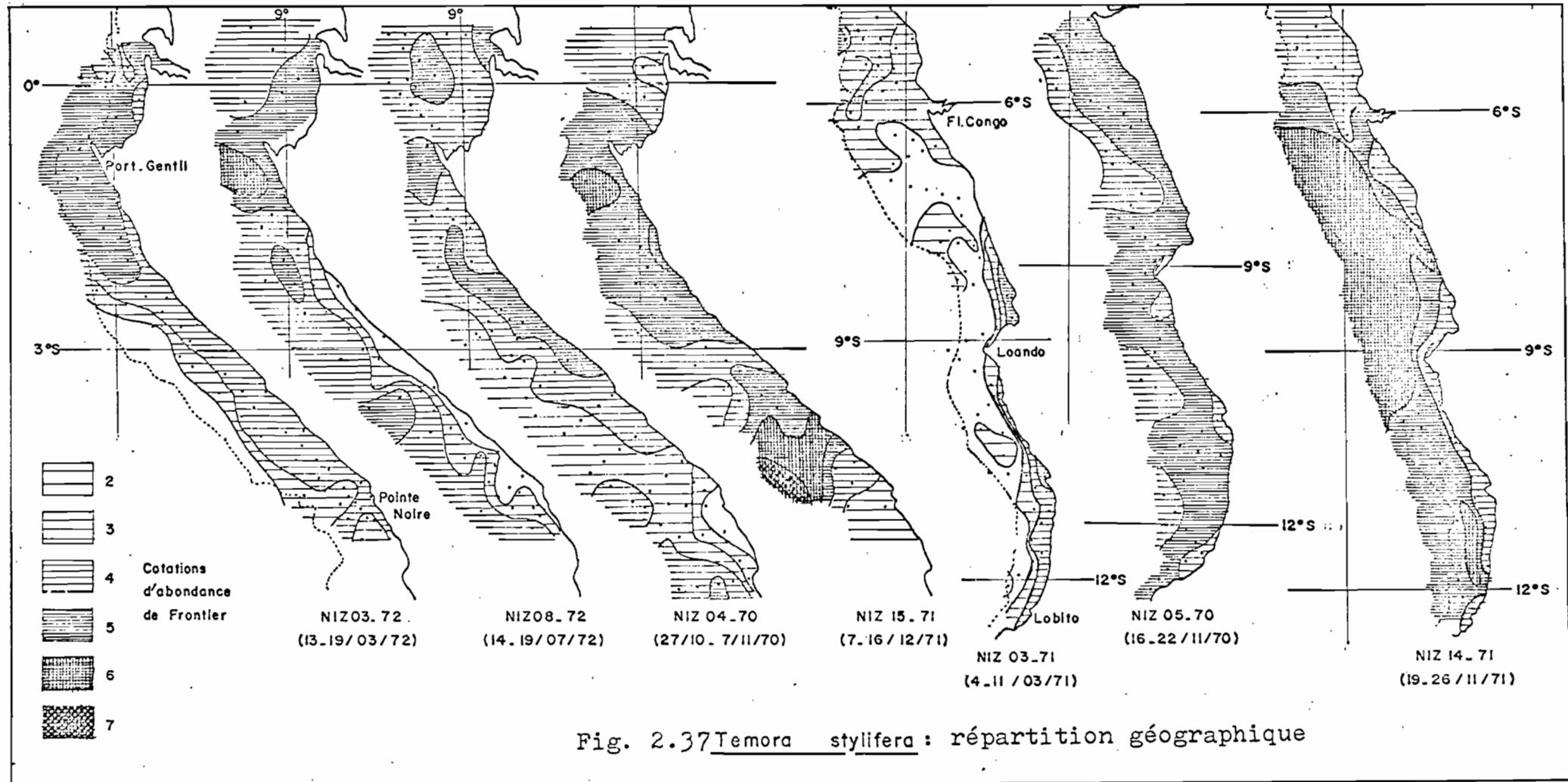


Fig. 2.36 Temora turbinata : répartition géographique



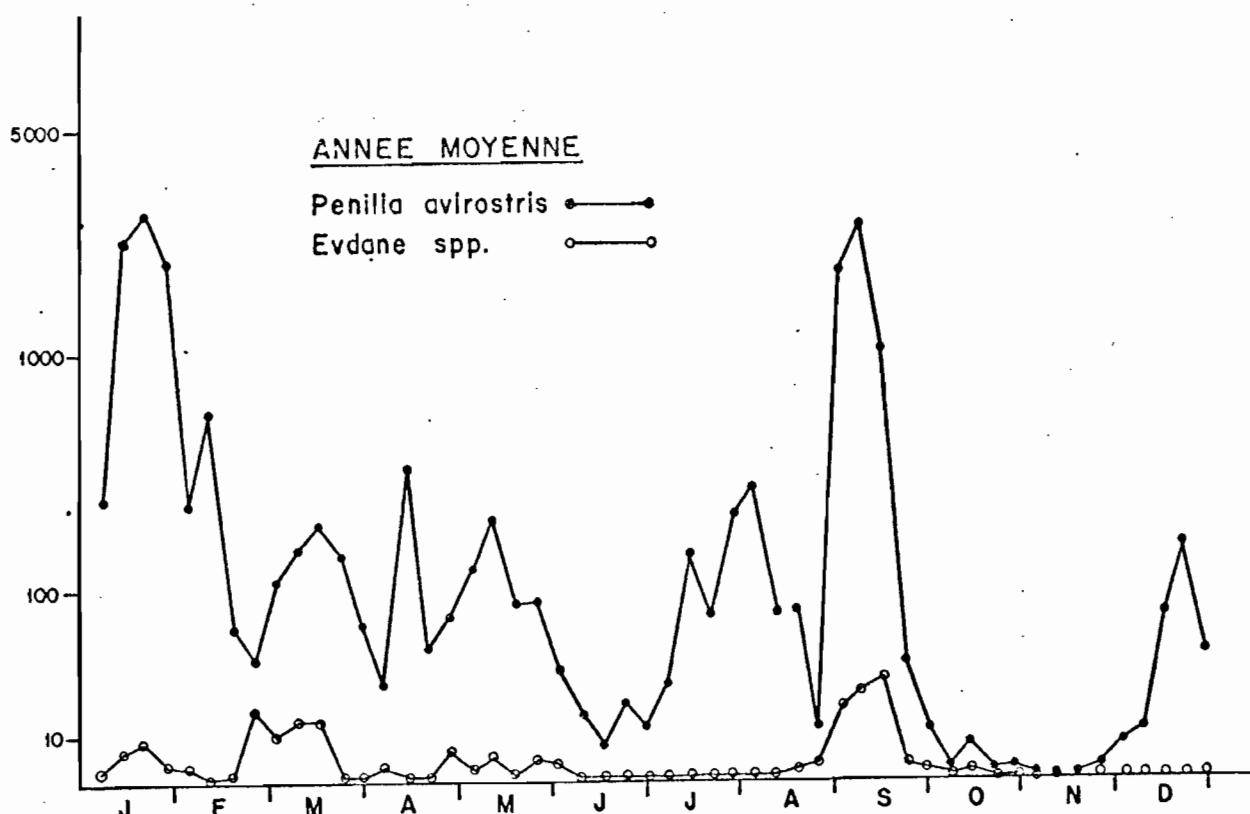


Fig. 2.38 : fluctuations de l'abondance des cladocères à la station côtière durant l'année moyenne.

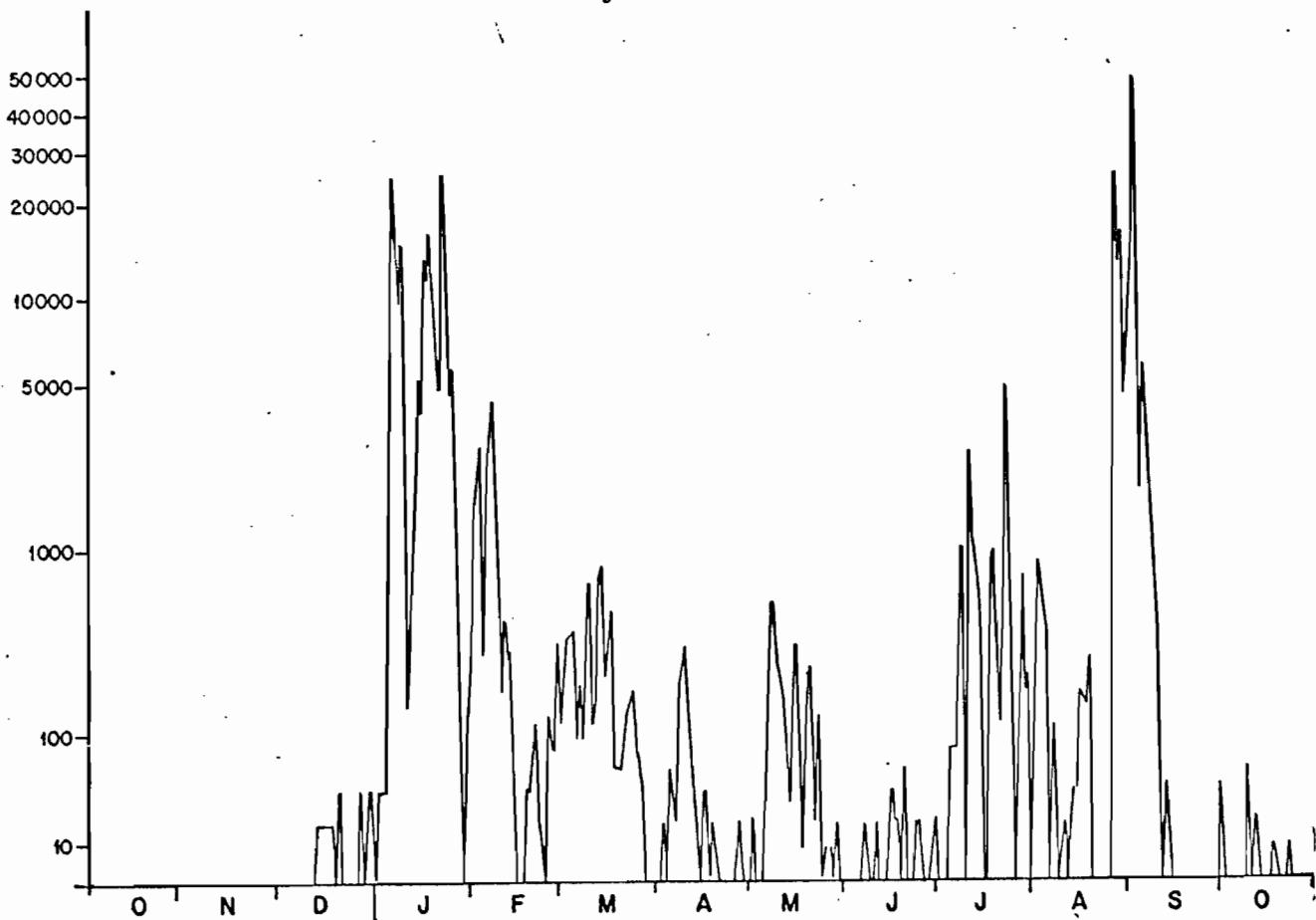


Fig. 2.39 : Fluctuations de l'abondance quotidienne de *P. avirostris* à la station côtière de Pointe-Noire.

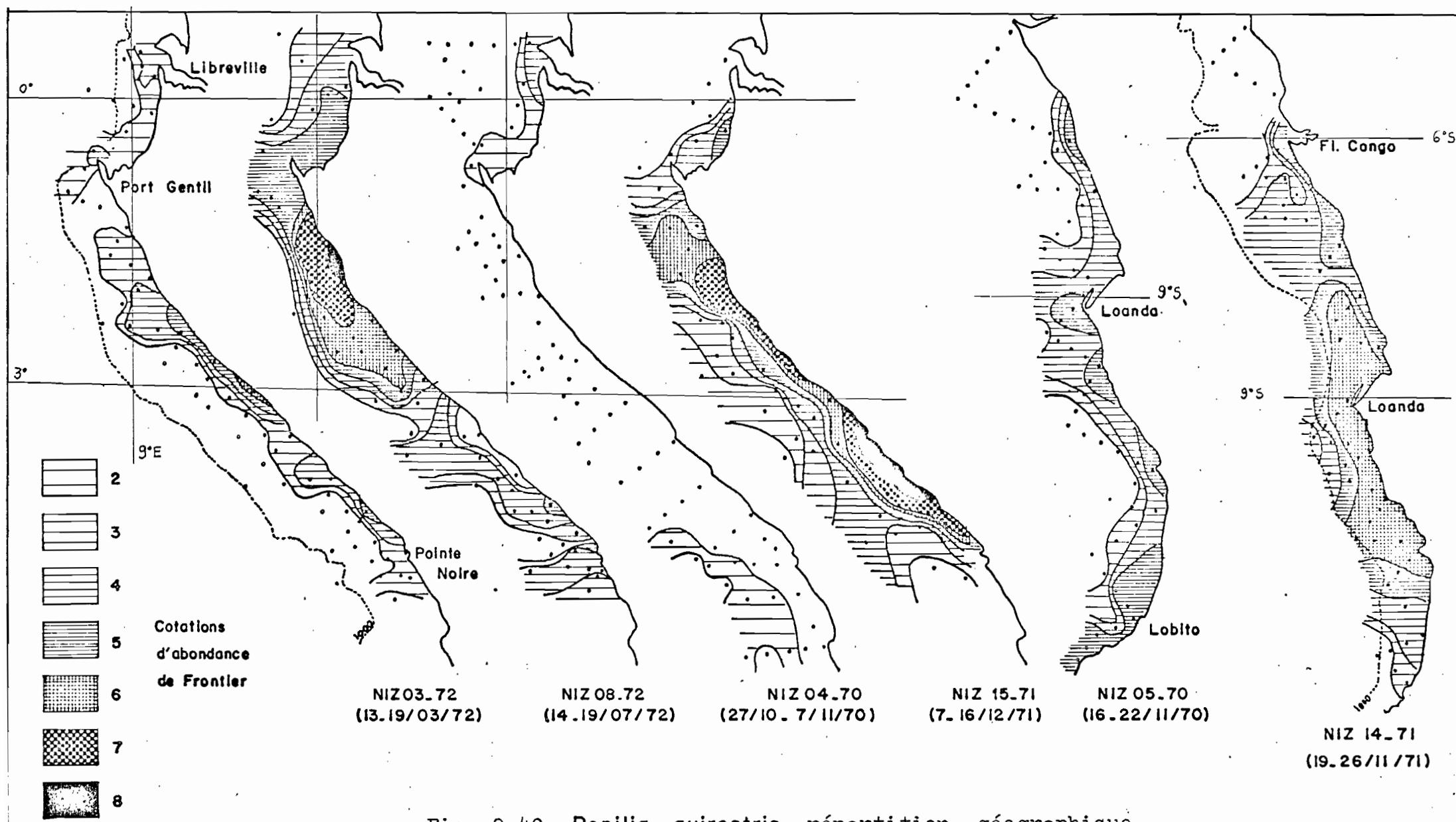


Fig. 2.40 *Penilia avirostris*, répartition géographique.

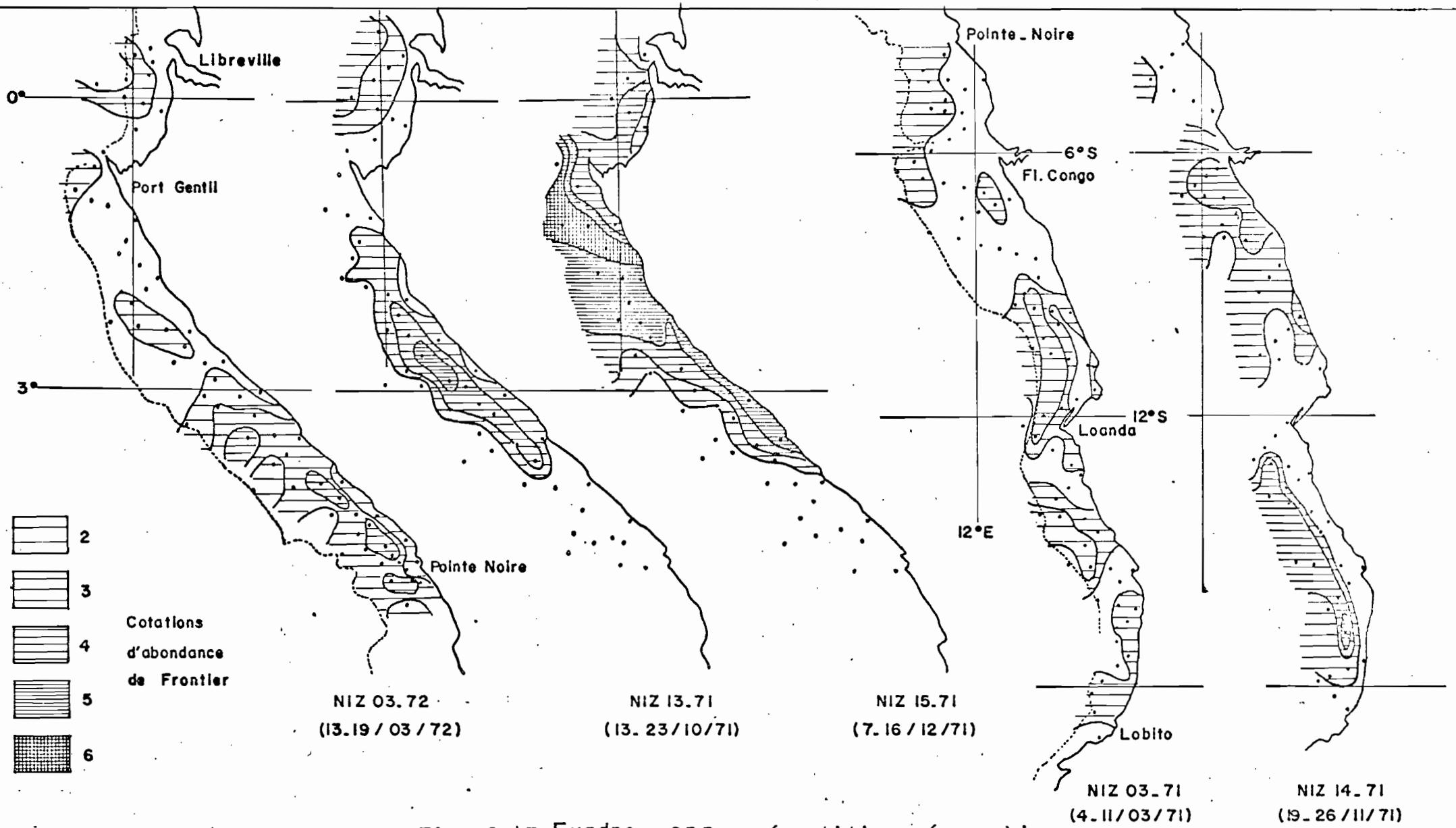


Fig. 2.4I Evadne spp., répartition géographique

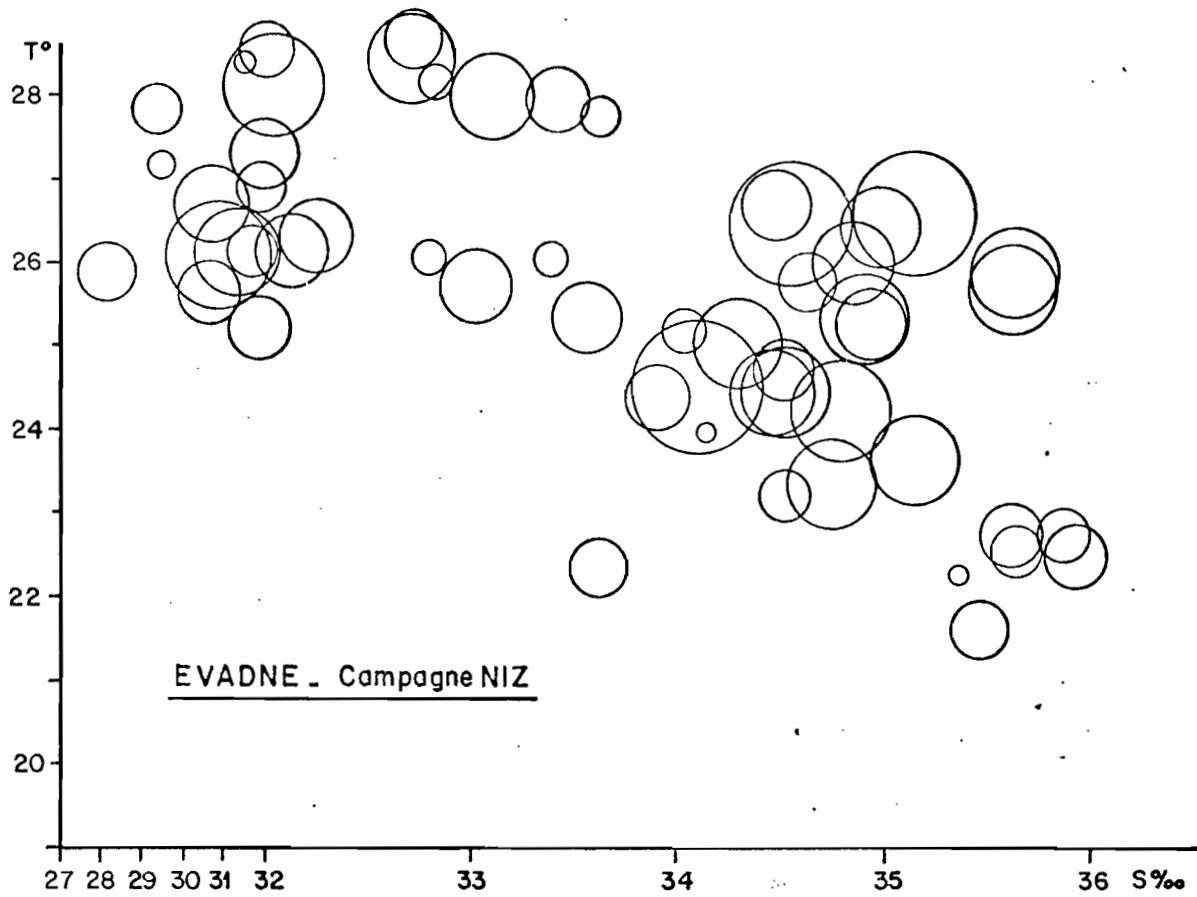
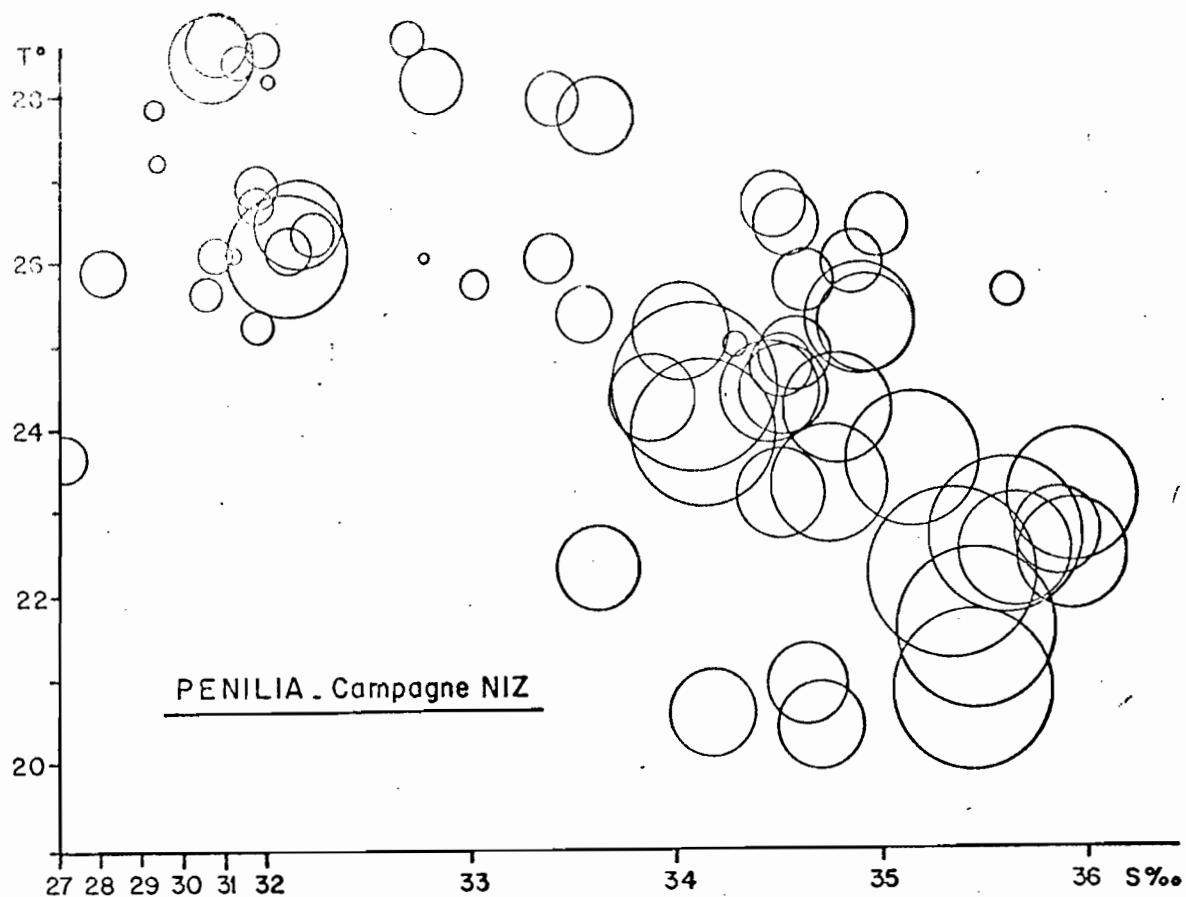


Fig. 2.42 : Relation entre l'abondance des cladocères (P. avirostris et Evadne spp.) et les conditions hydrologiques de surface sur le plateau congo-gabonais (cf. paragraphe 2.IO.3)

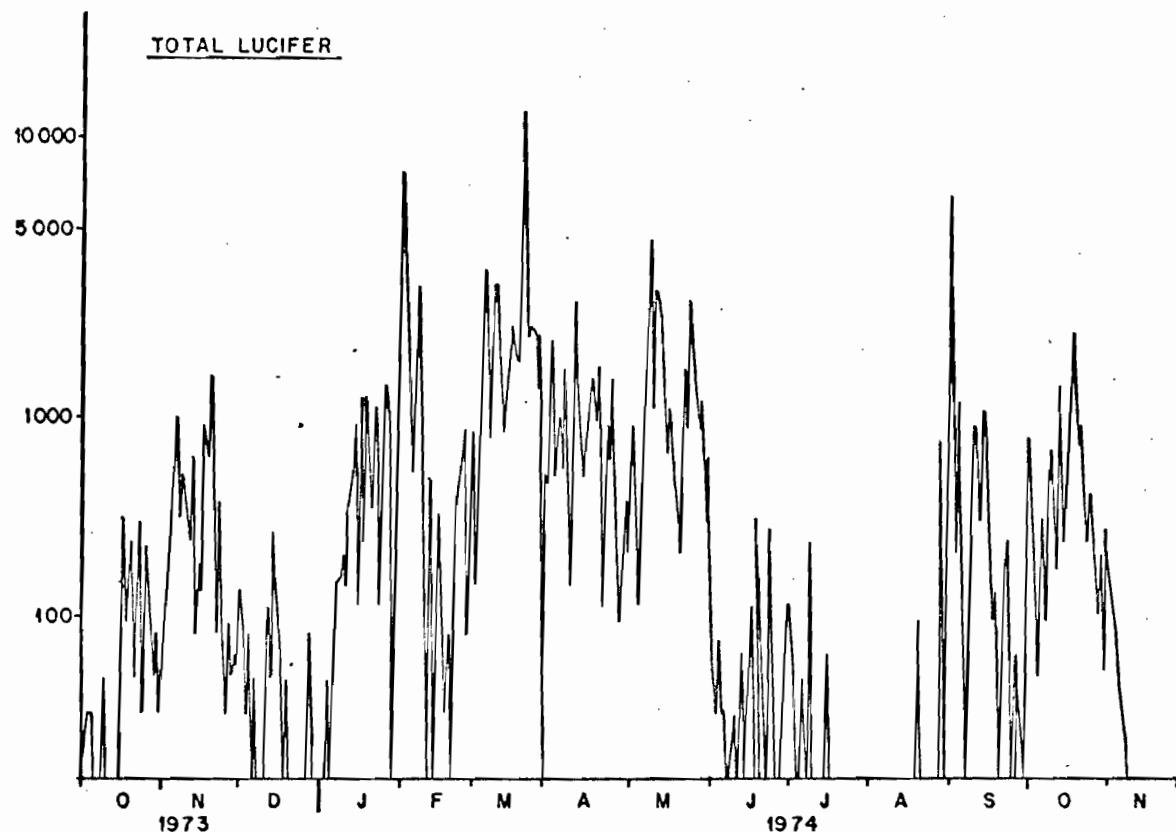


Fig. 2.43 : Fluctuations de l'abondance quotidienne de Lucifer faxonii à la station côtière de Pointe-Noire.

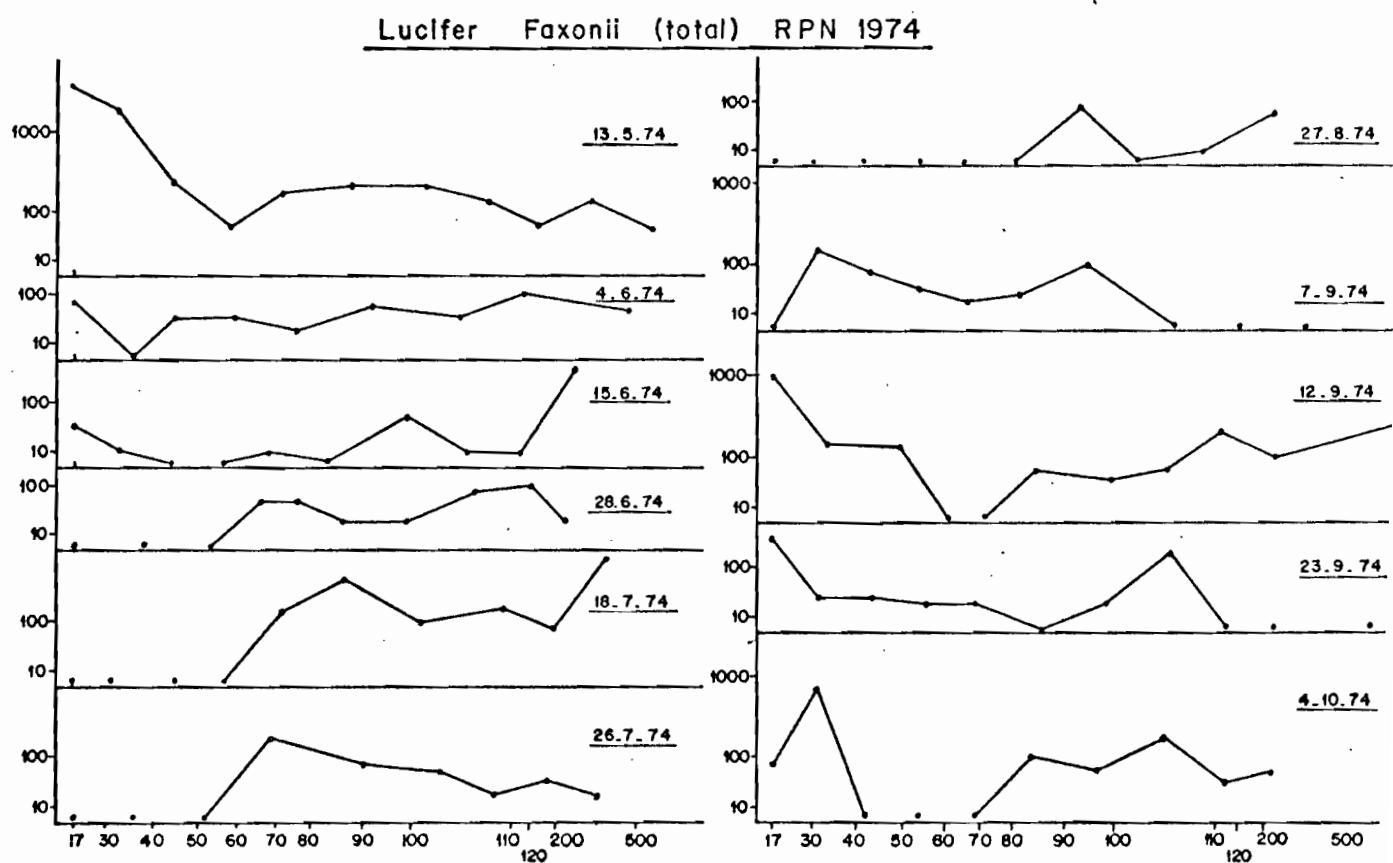
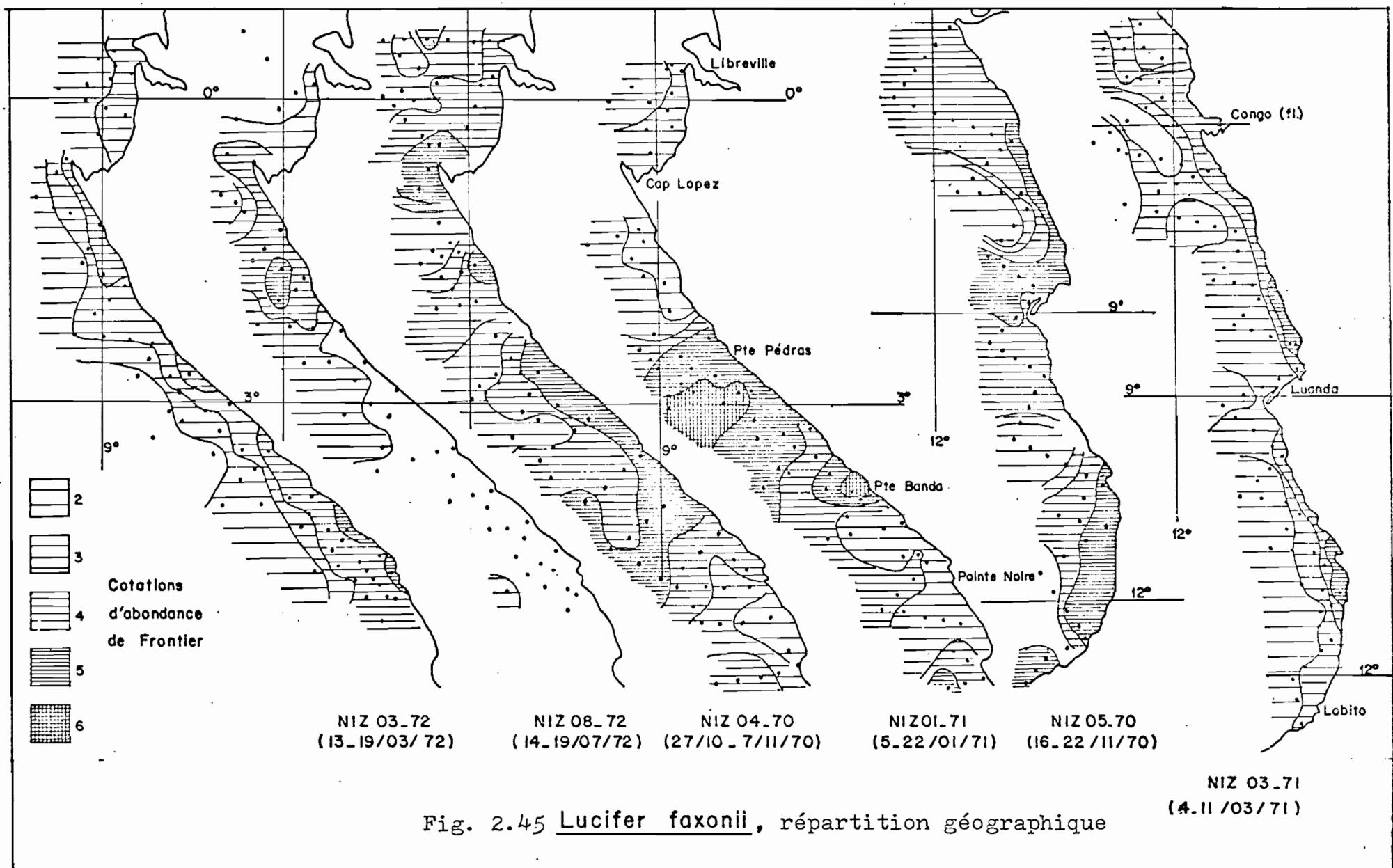


Fig. 2.44 : Evolution de l'abondance de L. faxonii le long de la radiale de Pointe-Noire en 1974.



TROISIEME PARTIE : LEGENDE DES ILLUSTRATIONS

- Figure 3.1. : année moyenne en semi-quantitatif : représentation des observations (=semaines) dans le plan des axes I-II issu de l'analyse des correspondances.
- Figure 3.2. : année moyenne en semi-quantitatif : représentation des observations (=semaines) dans le plan des axes I-III issu de l'analyse des correspondances.
- Figure 3.3. : année moyenne en semi-quantitatif : représentation des variables (=taxons) dans le plan des axes I-II. Codage en deux états : 1 = □ et 2 = ■ ou trois états : 1 = O, 2 = @ et 3 = ● ; pour les codes d'identification des taxons cf. tableau 3.1.
- Figure 3.4. : observations (=semaines) de l'année 1969 portées en "points témoins" sur le plan des axes I-II extrait par l'analyse des correspondances du cycle moyen (cf. fig. 3.1). En pointillés périodes sans observations.
- Figure 3.5. : idem figure 3.4 pour l'année 1970.
- Figure 3.6. : idem figure 3.4 pour l'année 1971.
- Figure 3.7. : idem figure 3.4 pour l'année 1972.
- Figure 3.8. : idem figure 3.4 pour l'année 1973.
- Figure 3.9. : idem figure 3.4 pour l'année 1974.
- Figure 3.10. : coordonnées des observations (=semaines), portées en "points témoins", sur l'axe I, et température moyenne pondérée sur toute la couche (cf. première partie), pour la période 1969-1974.
- Figure 3.11. : année moyenne en quantitatif : analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons. Représentation des observations dans le plan I-II.
- Figure 3.12. : idem figure 3.11 : représentation des observations dans le plan des axes III-IV.
- Figure 3.13. : année moyenne en quantitatif : analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons. Représentation des variables (=taxons) dans le plan des axes I-II ; pour les codes d'identification des taxons cf. tableaux 3.1 et 3.3.
- Figure 3.14. : idem figure 3.13 : représentation des variables dans le plan des axes III-IV.
- Figure 3.15. : série complète des 601 récoltes de la station côtière : analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons ; espace des observations : projection des récoltes quotidiennes dans le plan I-II (période 10/73 - 10/74).
- Figure 3.16. : analyse de la série complète des 601 récoltes de la station côtière. Coordonnées des observations sur l'axe I. Période 10/73 - 10/74.
- Figure 3.17. : idem figure 3.16 : coordonnées des observations sur l'axe II.
- Figure 3.18. : idem figure 3.16 : coordonnées des observations sur l'axe III.
- Figure 3.19. : relation, à la station côtière, entre la température à 17m et les coordonnées des observations sur l'axe I (cf. figure 3.16). Période 10/73 - 10/74.
- Figure 3.20. : station côtière ; analyse de la série complète des 601 récoltes. Représentation des variables (=taxons) dans le plan des axes I-II (pour les codes d'identification cf. tableau 3.1). Les groupes de taxons définis à la fin de la deuxième partie ont été figurés.

Figure 3.21. : analyse de la série complète des 601 récoltes de la station côtière. Répartition des récoltes quotidiennes à travers les 9 classes issues de la partition par la méthode des nuées dynamiques , dans l'espace des 8 premiers facteurs (cf. § 3.4.4).

Figure 3.22. : analyse des radiales de Pointe-Noire 1974 (n°1 à 11). A : plan des axes I-II issu de l'analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons. B : plan des axes I-II issu de l'analyse générale de la matrice de similitude entre récoltes (indice d'OCHIAI)

Figure 3.23. : analyse des radiales de Pointe-Noire 1974 (n°1 à 11). Espace des variables ; plan des axes I-II issu de l'analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons. Les taxons pour lesquels la contribution de l'un ou l'autre facteur excèdait 20% ont été séparés par des segments de droite parallèles aux axes. Pour les codes d'identification des taxons cf. tableau 3.3.

Figure 3.24. : campagnes de l'ANDRE NIZERY ; analyse de la matrice de similitude entre observations (indice d'OCHIAI). Espace des variables (87 espèces de copépodes, cf. tableau 3.3). La classification des variables par la méthode des nuées dynamiques (cf. §3.5.2) a été figurée.

Figure 3.25. : campagnes de l'ANDRE NIZERY ; analyse d'inertie de la matrice de similitude entre observations (indice d'OCHIAI). Espace des observations (805 récoltes) ; projection dans le plan I-II. La classification des observations dans l'espace des huit premiers facteurs par la méthode des nuées dynamiques, a été figurée.

Figure 3.26. : A à I : campagnes de l'ANDRE NIZERY ; répartition géographique saisonnière, au cours des campagnes, des 7 classes de récoltes issues de la partition par la méthode des nuées dynamiques dans l'espace des huit premiers facteurs (cf. § 3.5.2).

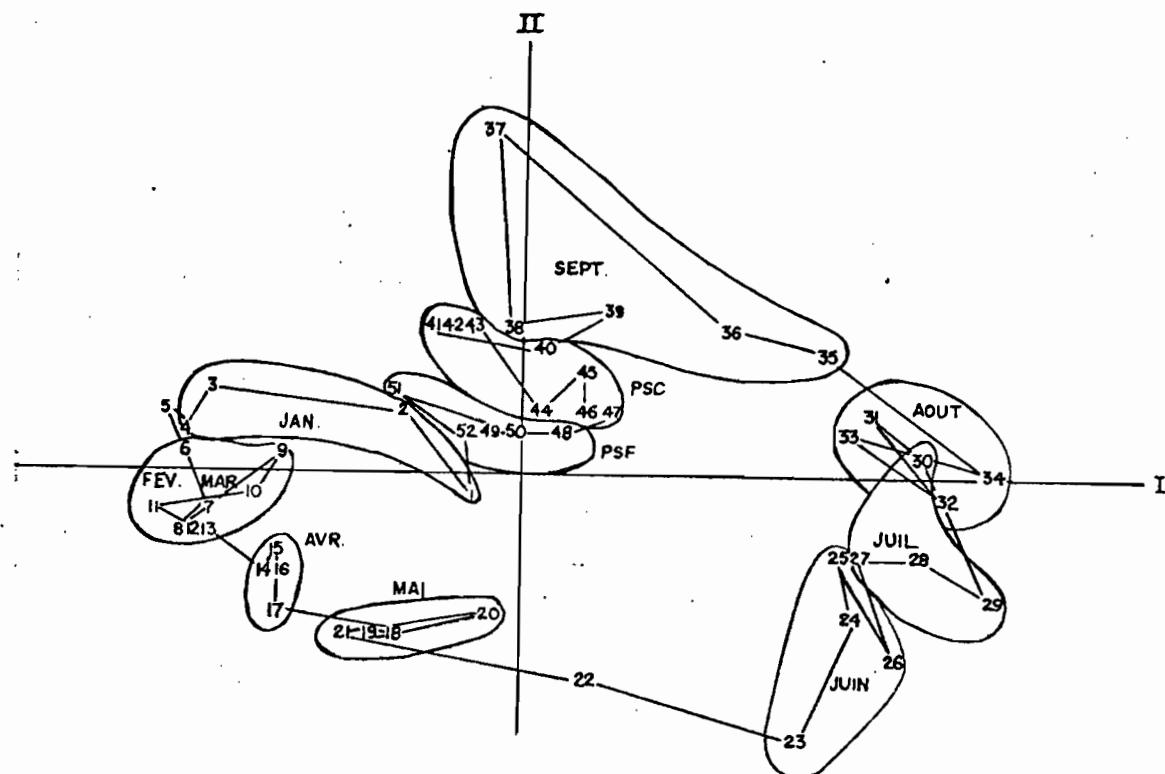


Fig. 3.1 : année moyenne en semi-quantitatif : représentation des observations (= semaines) dans le plan des axes I-II issu de l'analyse des correspondances.

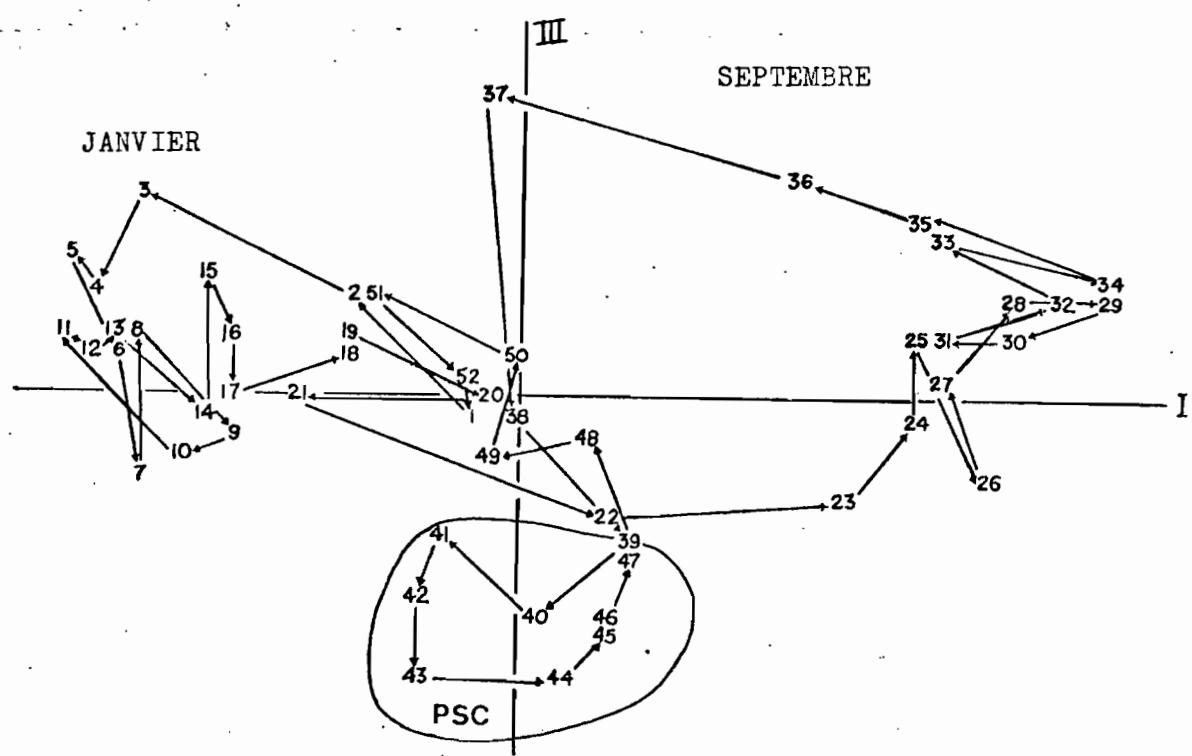


Fig. 3.2 : année moyenne en semi-quantitatif; représentation des observations (= semaines) dans le plan des axes I-III issu de l'analyse des correspondances.

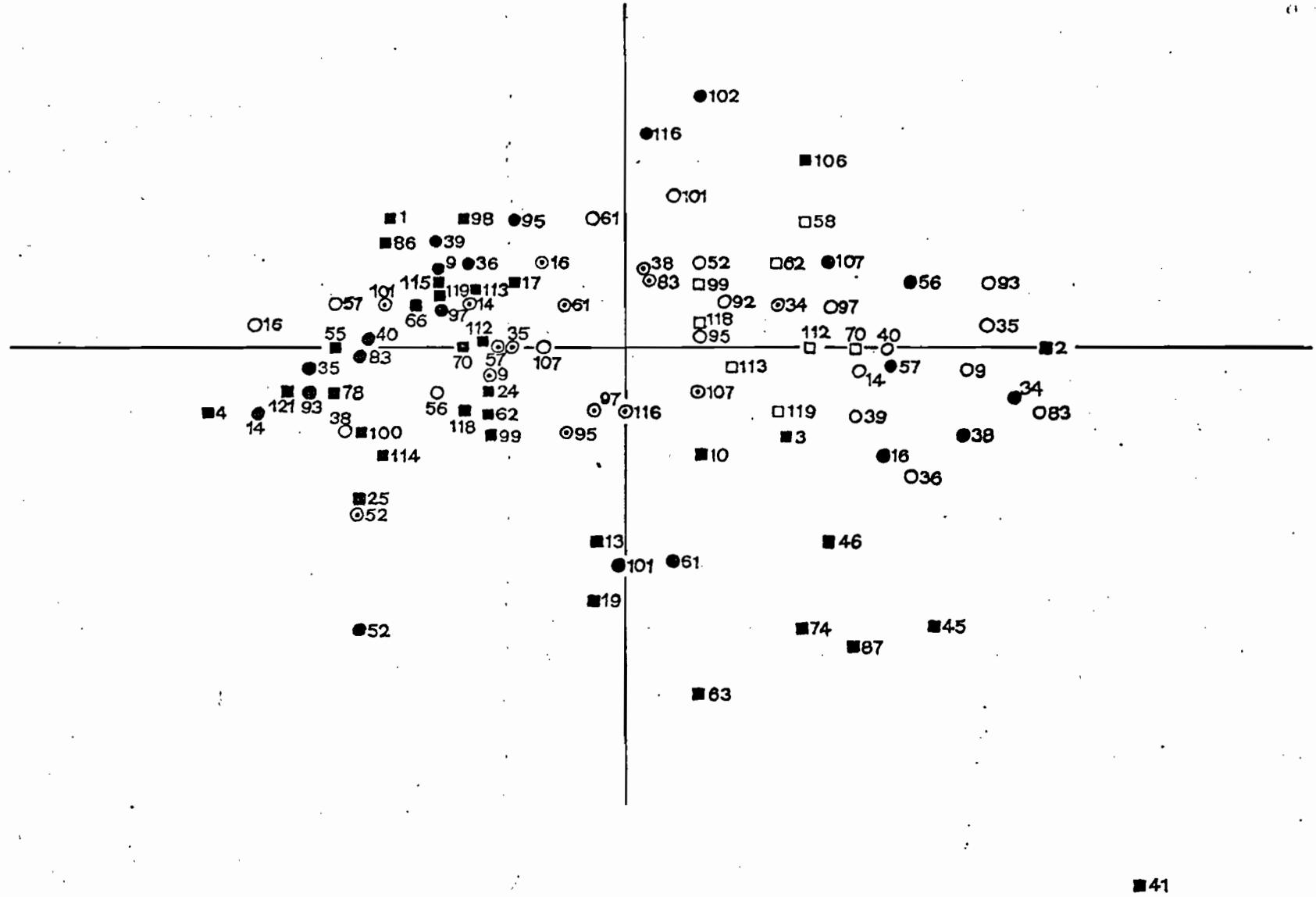


Fig. 3.3 : année moyenne en semi-quantitatif; représentation des variables dans le plan des axes I-II. Codage en deux états : 1 = □ et 2 = ■ ou trois états : 1 = ○, 2 = ⊙ et 3 = ● ; pour les codes d'identification des taxons cf. le tableau 3.1.

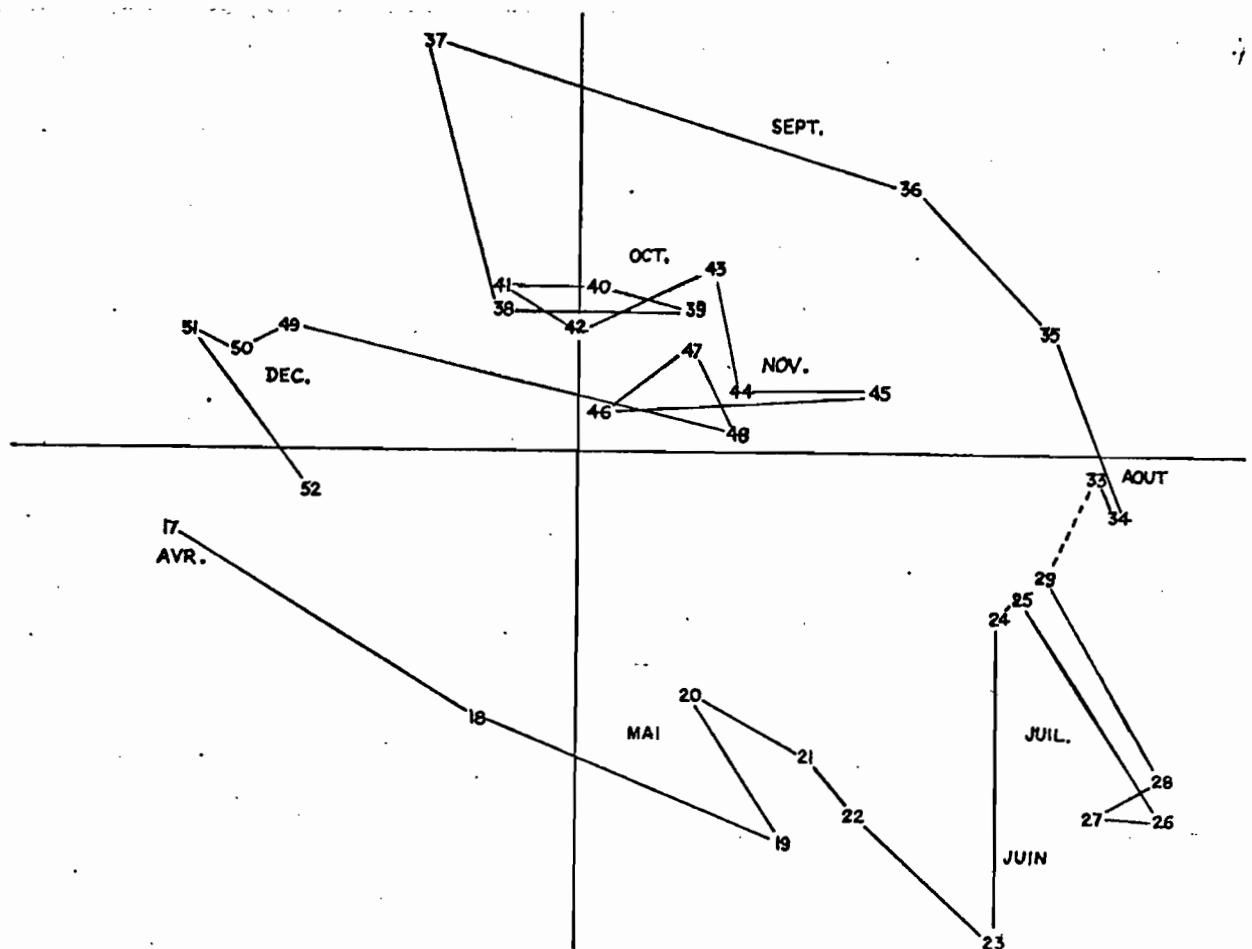


Fig. 3.4 : observations (= semaines) de l'année 1969 portées en "points témoins" sur le plan des axes I-II extrait par l'analyse des correspondances du cycle moyen (cf. fig. 3.1). En pointillés périodes sans observations.

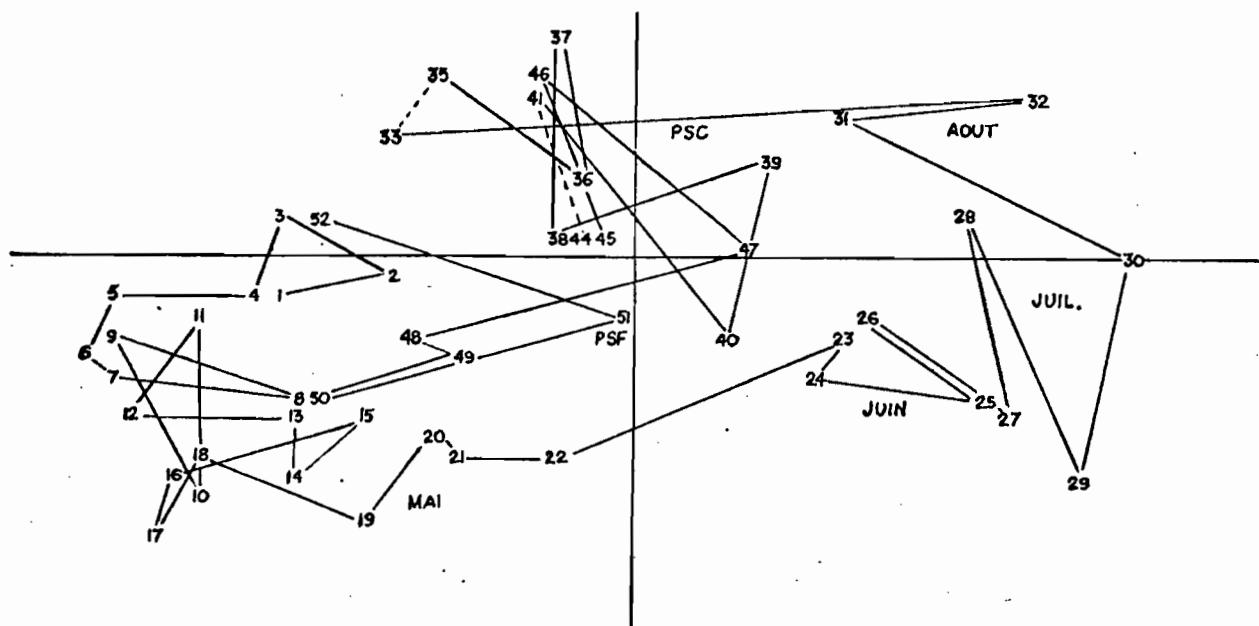


Fig. 3.5 : idem fig. 3.4 pour l'année 1970.

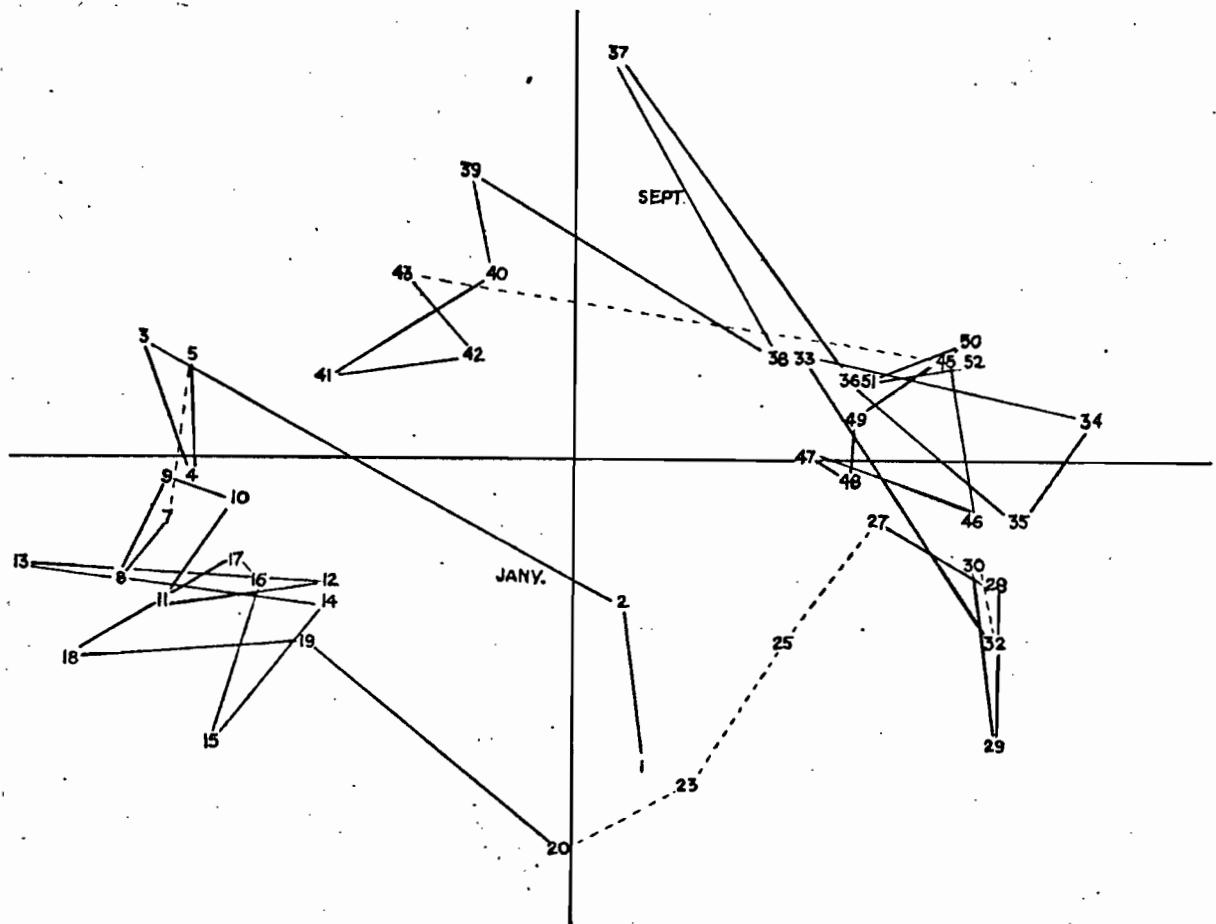


Fig. 3.6 : idem fig. 3.4 pour l'année 1971.

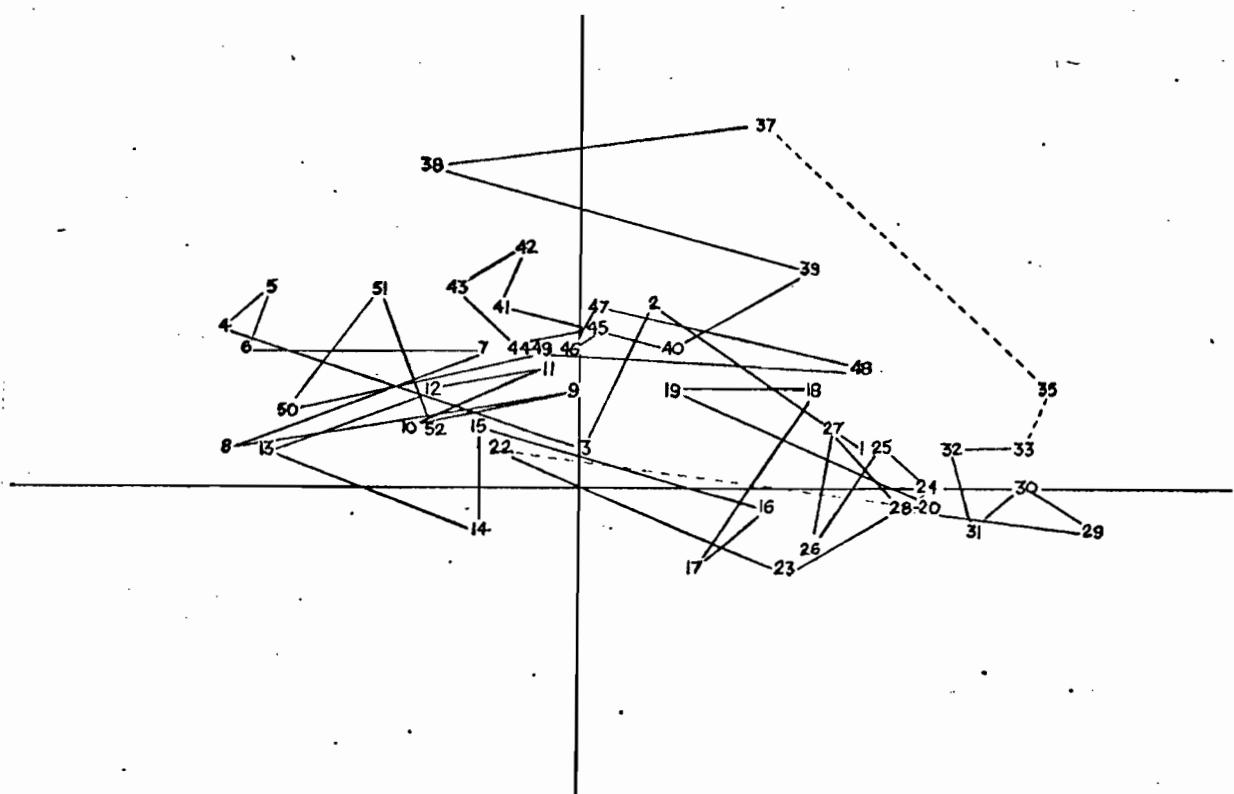


Fig. 3.7 : idem fig. 3.4 pour l'année 1972

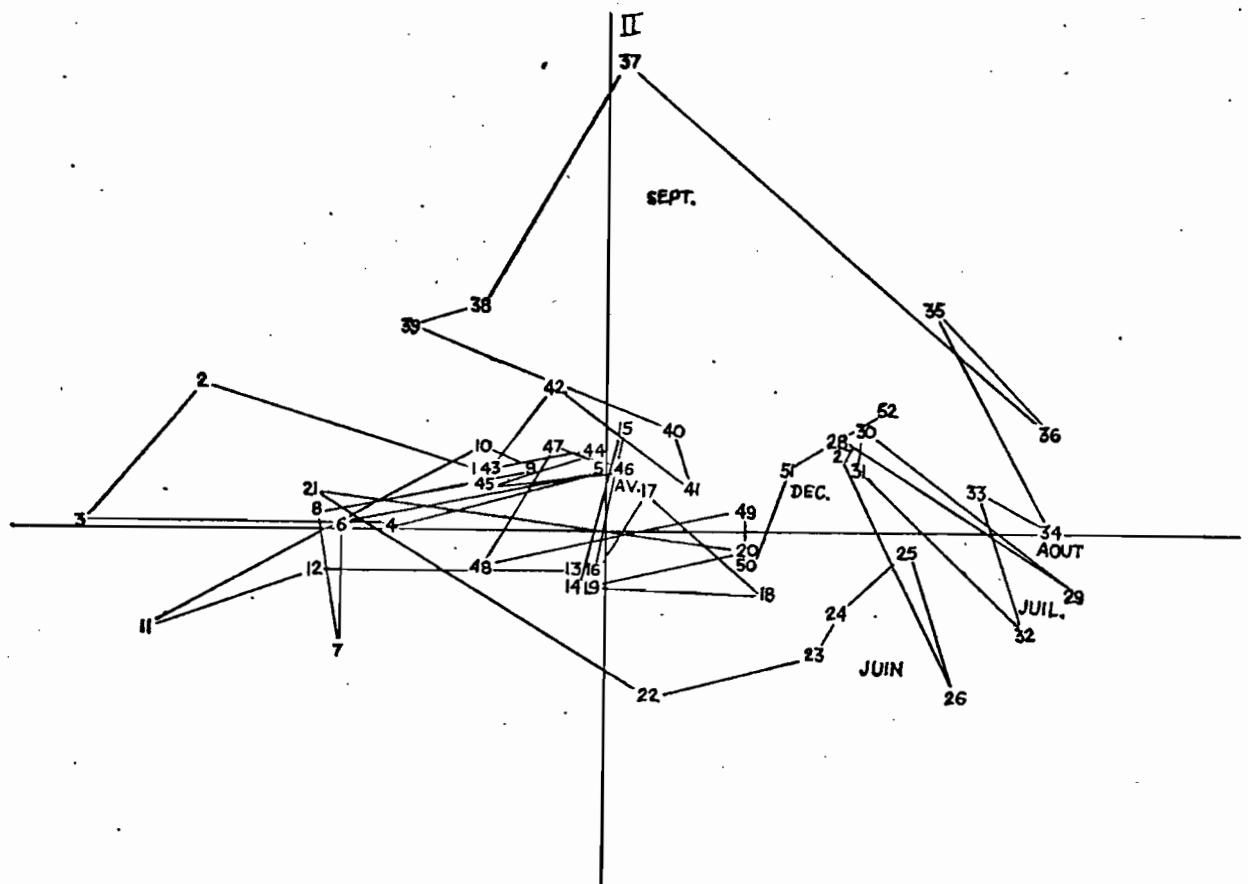


Fig. 3.8 : idem fig. 3.4 pour l'année 1973

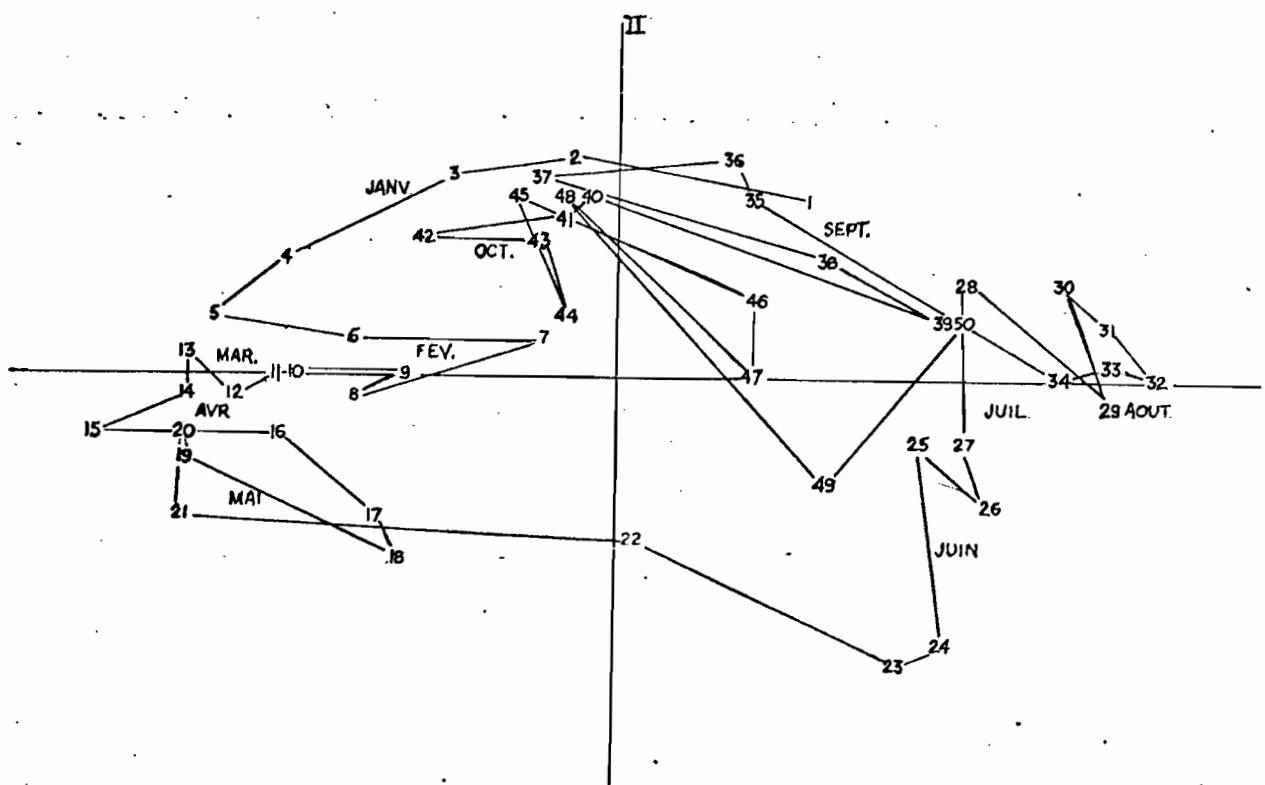


Fig. 3.9 : idem fig. 3.4 pour l'année 1974

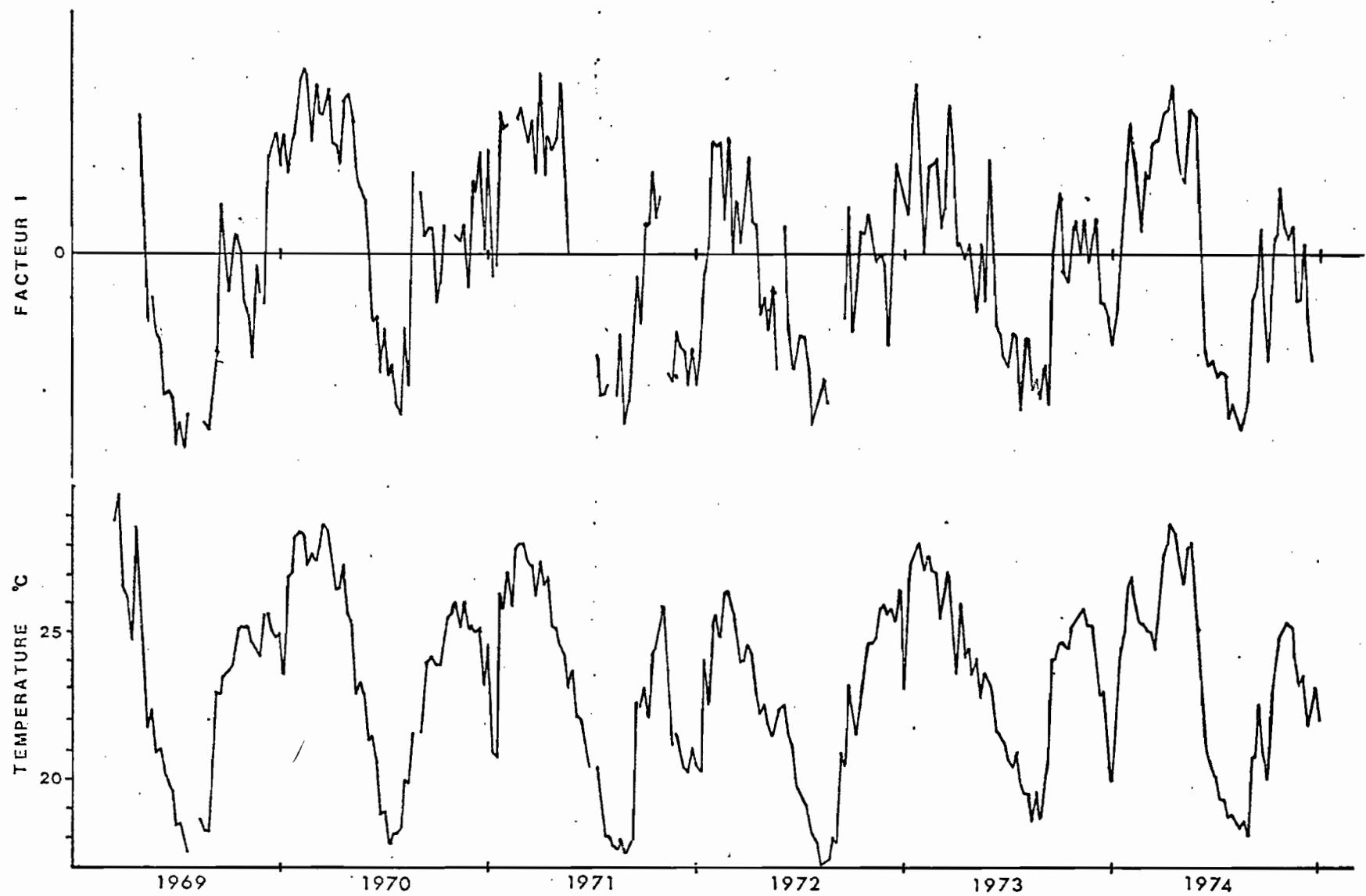


Fig. 3.10 : coordonnées des observations (= semaines), portées en "points témoins", sur l'axe I et température moyenne pondérée sur toute la couche (cf. première partie), pour la période 1969-1974.

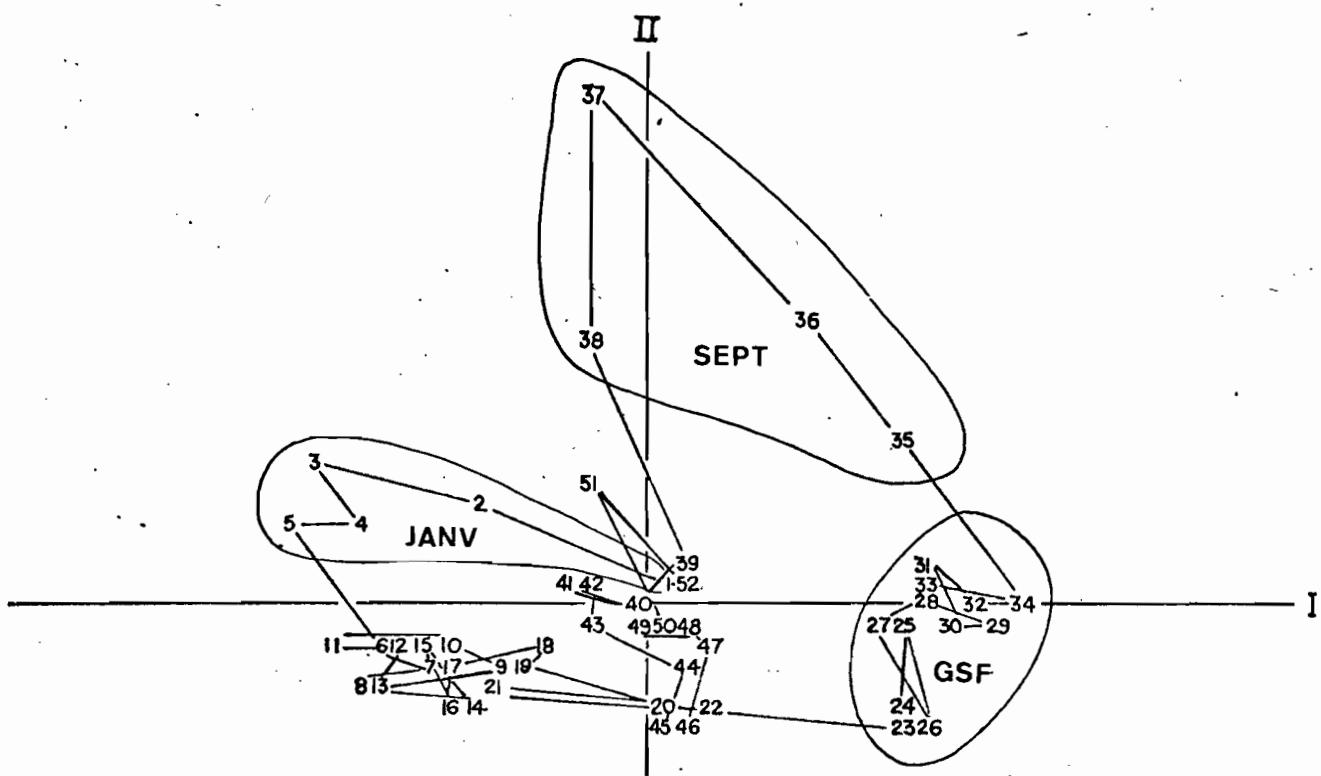


Fig. 3.11 : année moyenne en quantitatif : analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons. Représentation des observations dans le plan des axes I-II.

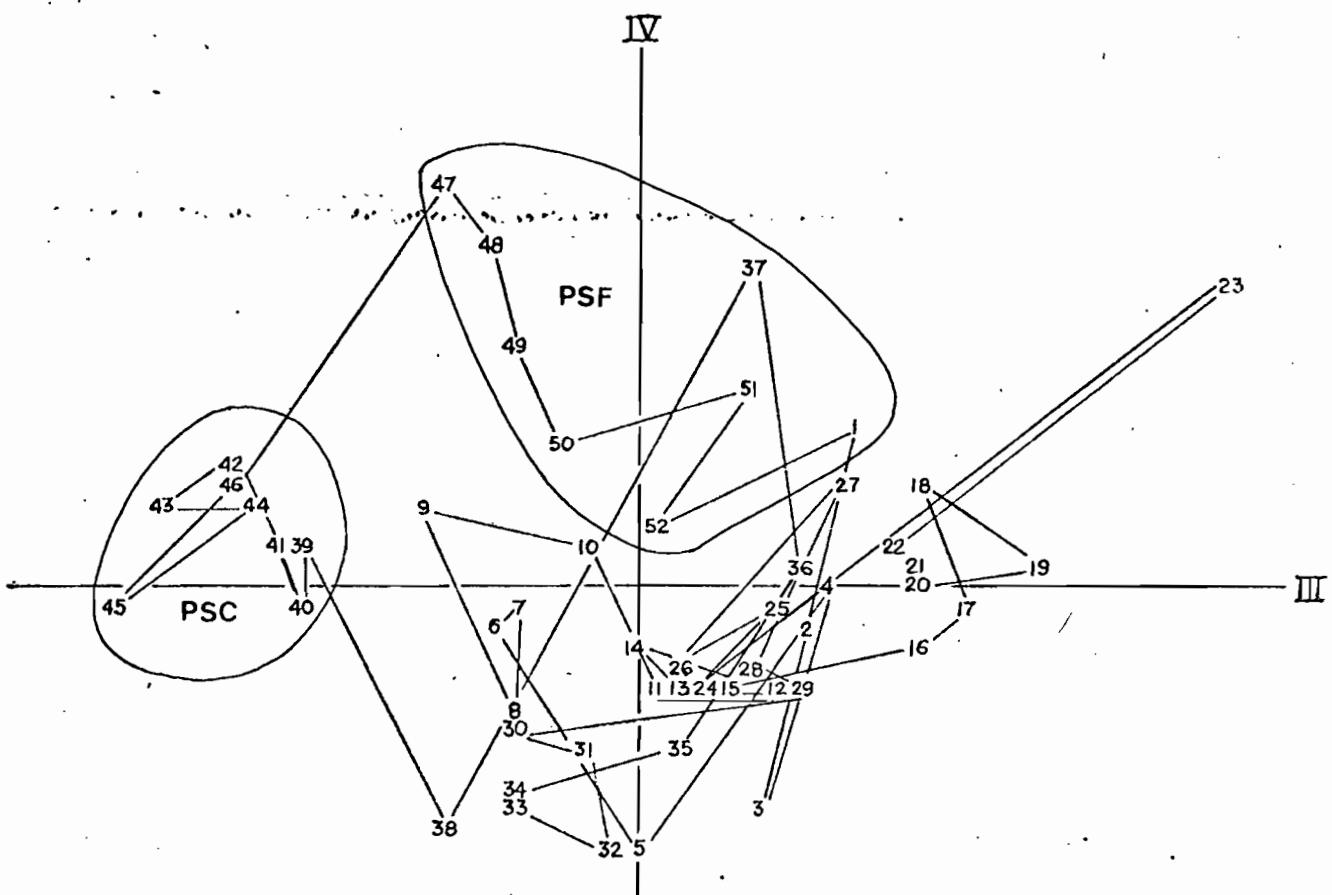


Fig. 3.12 : idem fig. 3.11 : représentation des observations dans le plan des axes III-IV.

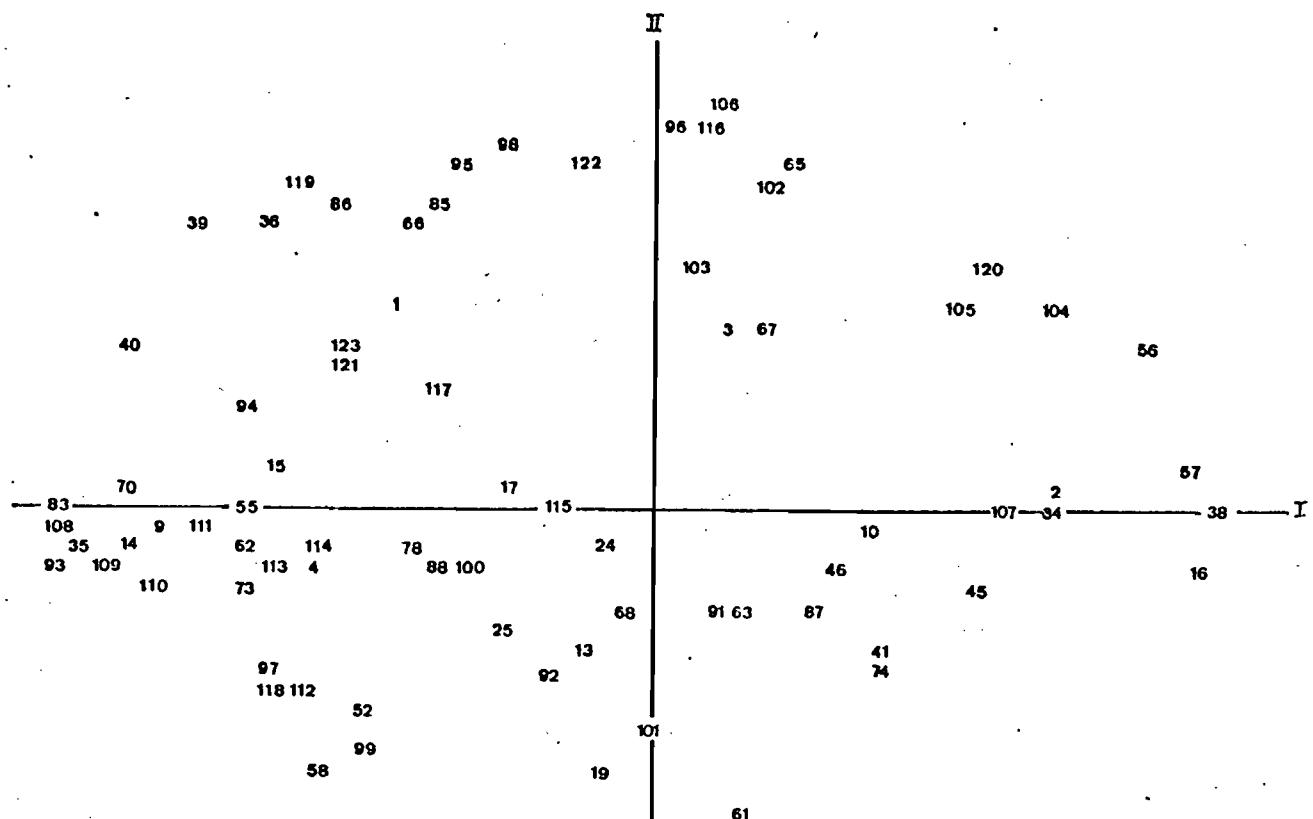


Fig. 3.13 : année moyenne en quantitatif : analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons. Représentation des variables (= taxons) dans le plan des axes I-II; pour les codes d'identification des taxons cf. tableaux 3.1 et 3.3.

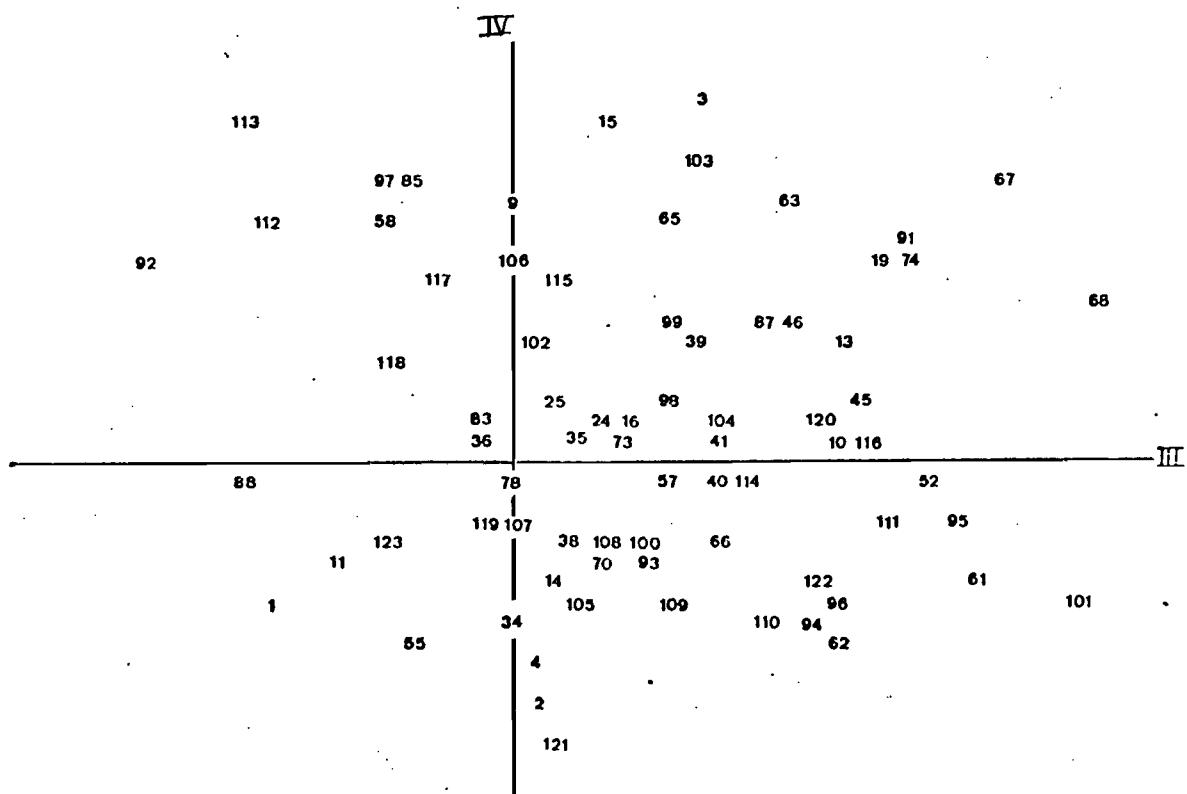


Fig. 3.14 : idem fig. 3.13 : représentation des variables dans le plan des axes III-IV.

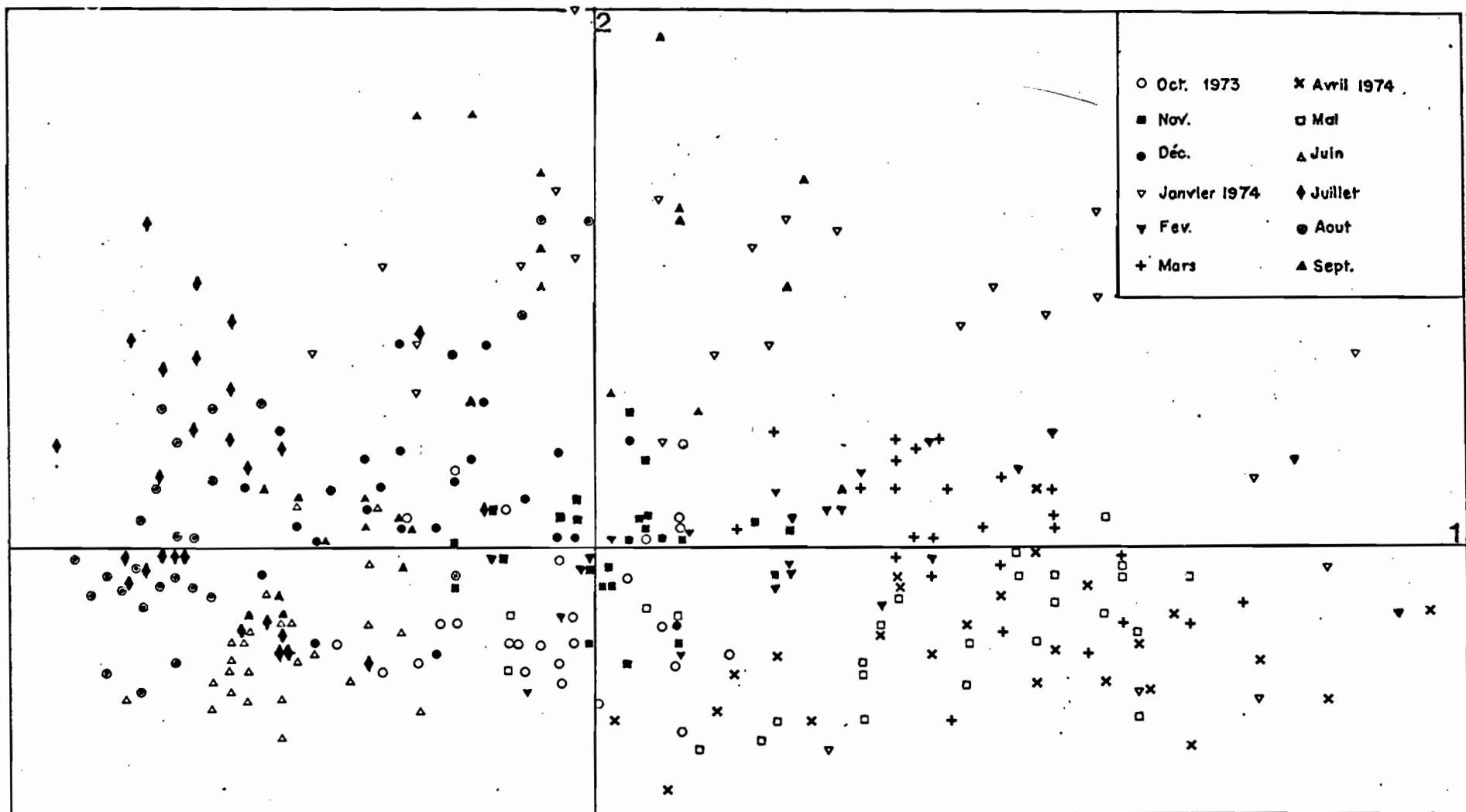


Fig. 3.15 : série complète des 601 récoltes de la station côtière : analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons; espace des observations : projection des récoltes quotidiennes dans le plan I-II. (période 10/73 - 10/74).

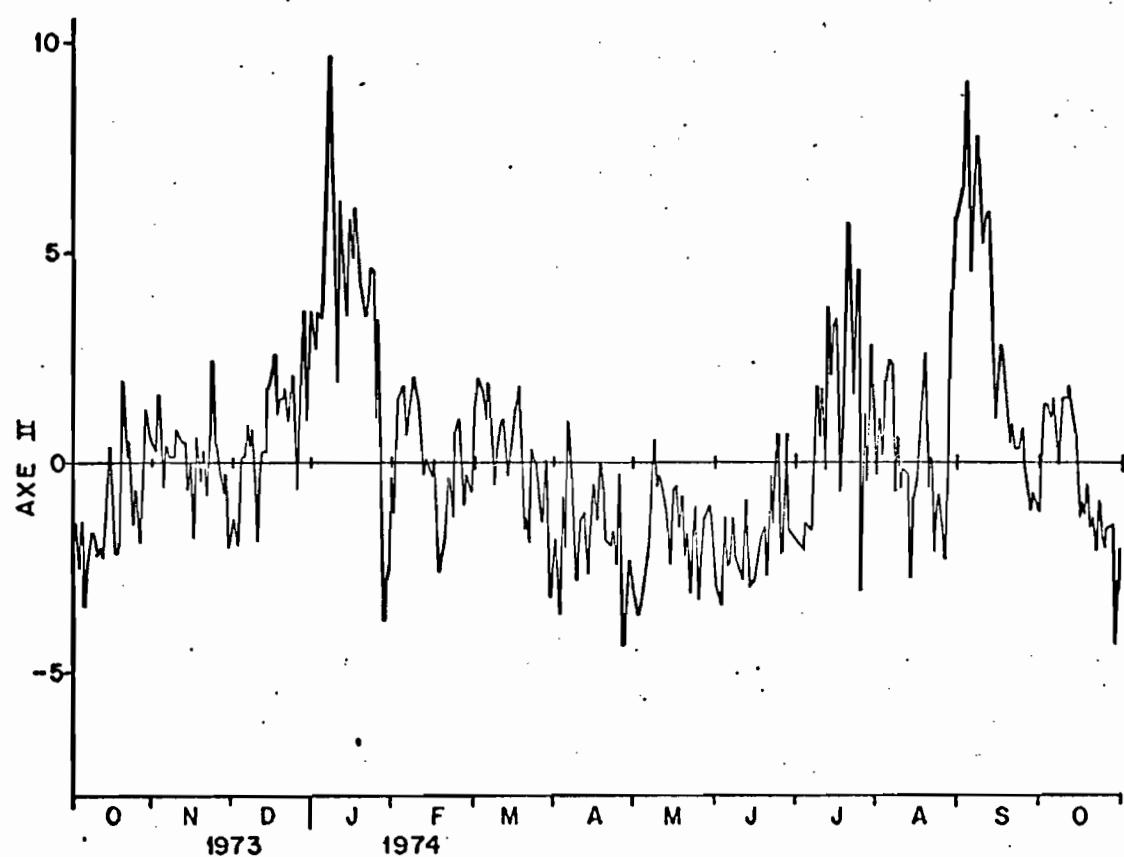
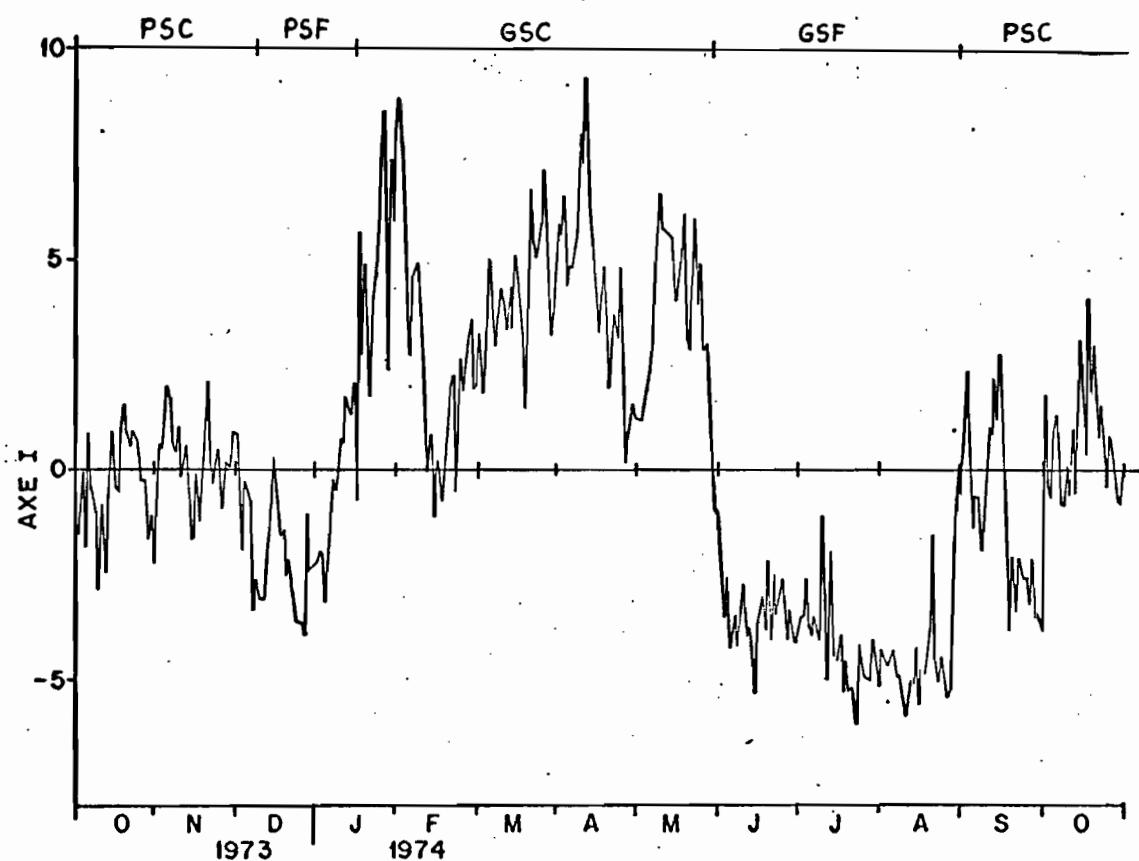


Fig. 3.16 (en haut) et fig. 3.17 : analyse de la série complète des 601 récoltes de la station côtière. Coordonnées des observations sur l'axe I (fig. 3.16) et sur l'axe II (fig. 3.17). Période 10/73 - 10/74.

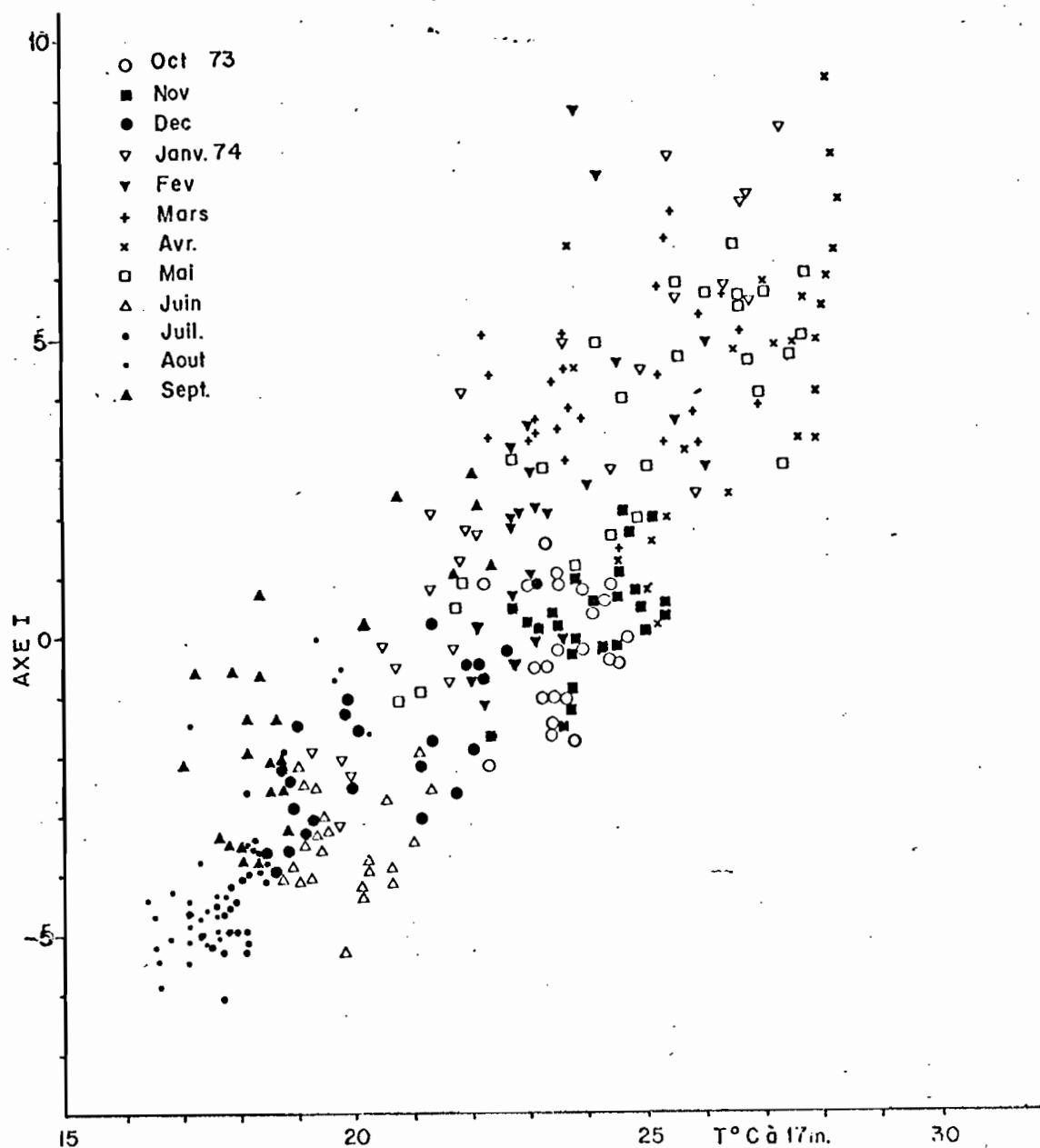
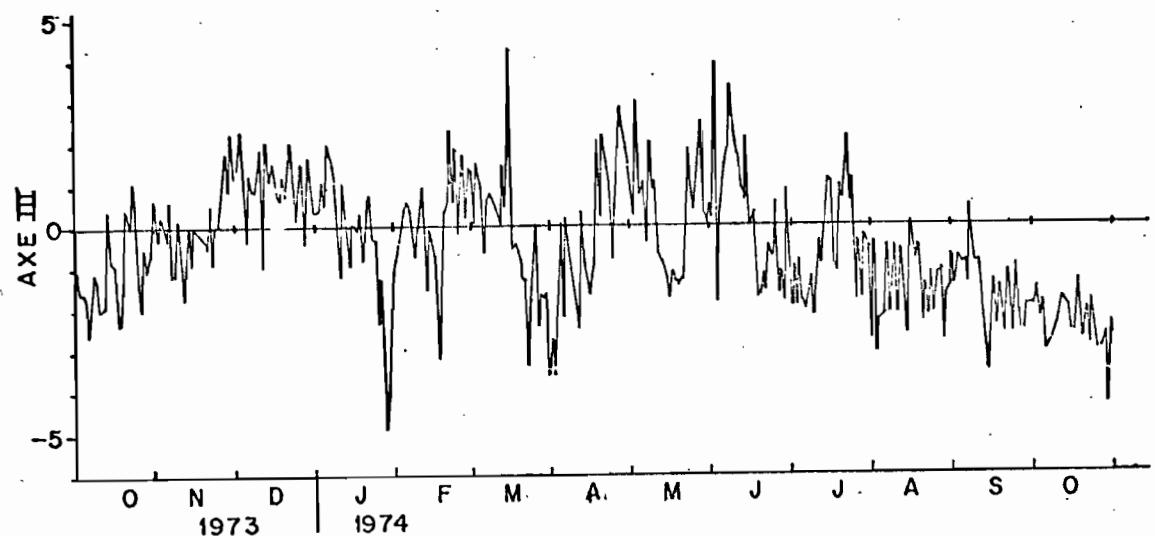


Fig. 3.18 (en haut) : idem fig. 3.16 et 3.17. Coordonnées des observations sur l'axe III.

Fig. 3.19 : relation, à la station côtière, entre la température à 17m et les coordonnées des observations sur l'axe I (cf. fig. 3.16). Période 10/73 - 10/74.

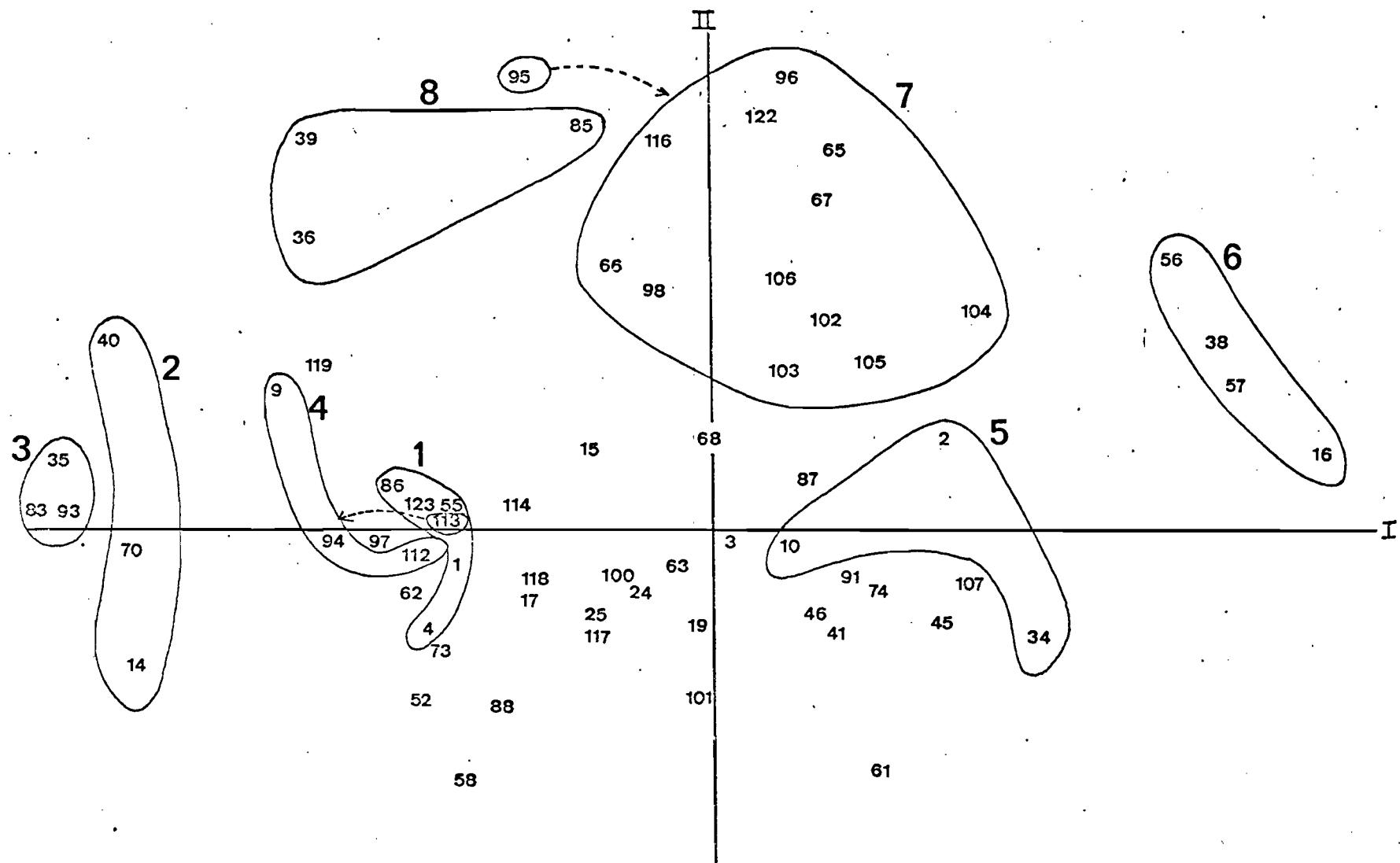


Fig. 3.20 : station côtière ; analyse de la série complète des 601 récoltes. Représentation des variables (= taxons) dans le plan des axes I-II (pour les codes d'identification cf. tableau 3.1). Les groupes de taxons définis à la fin de la deuxième partie ont été figurés.

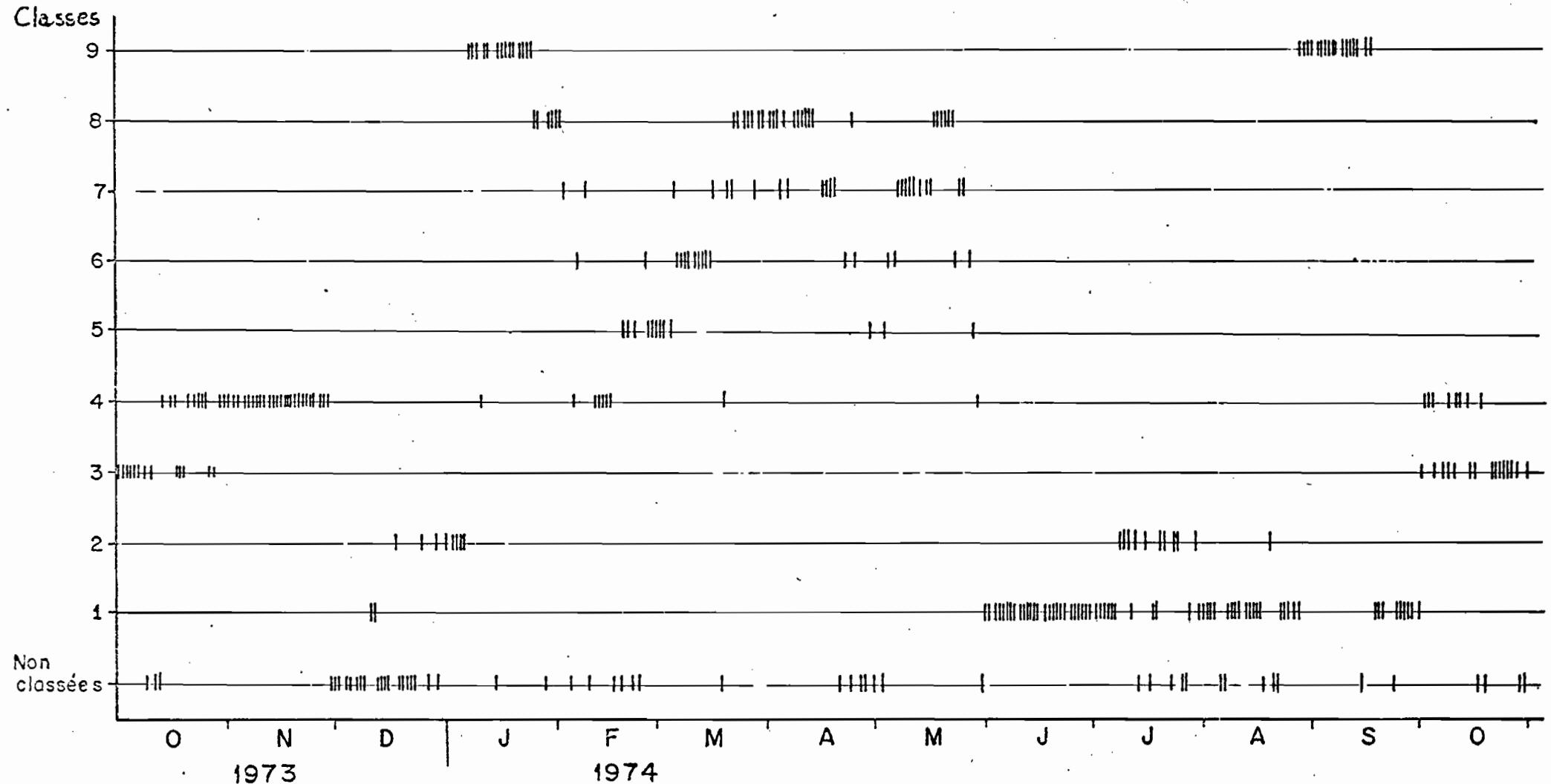


Fig. 3.21 : analyse de la série complète des 601 récoltes de la station côtière. Répartition des récoltes quotidiennes à travers les 9 classes issues de la partition par la méthode des nuées dynamiques, dans l'espace des huit premiers facteurs (cf. § 3.4.4).

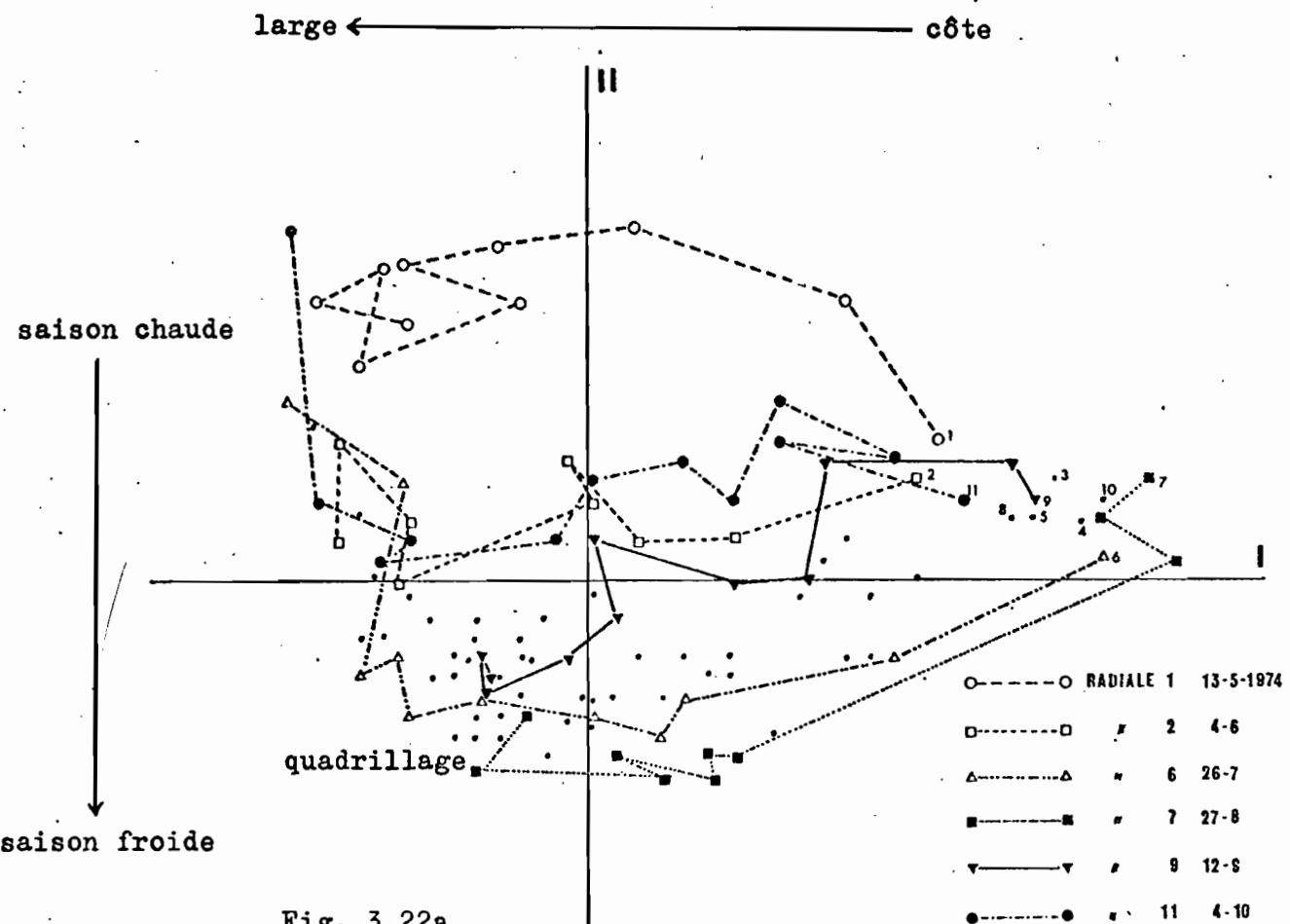


Fig. 3.22a

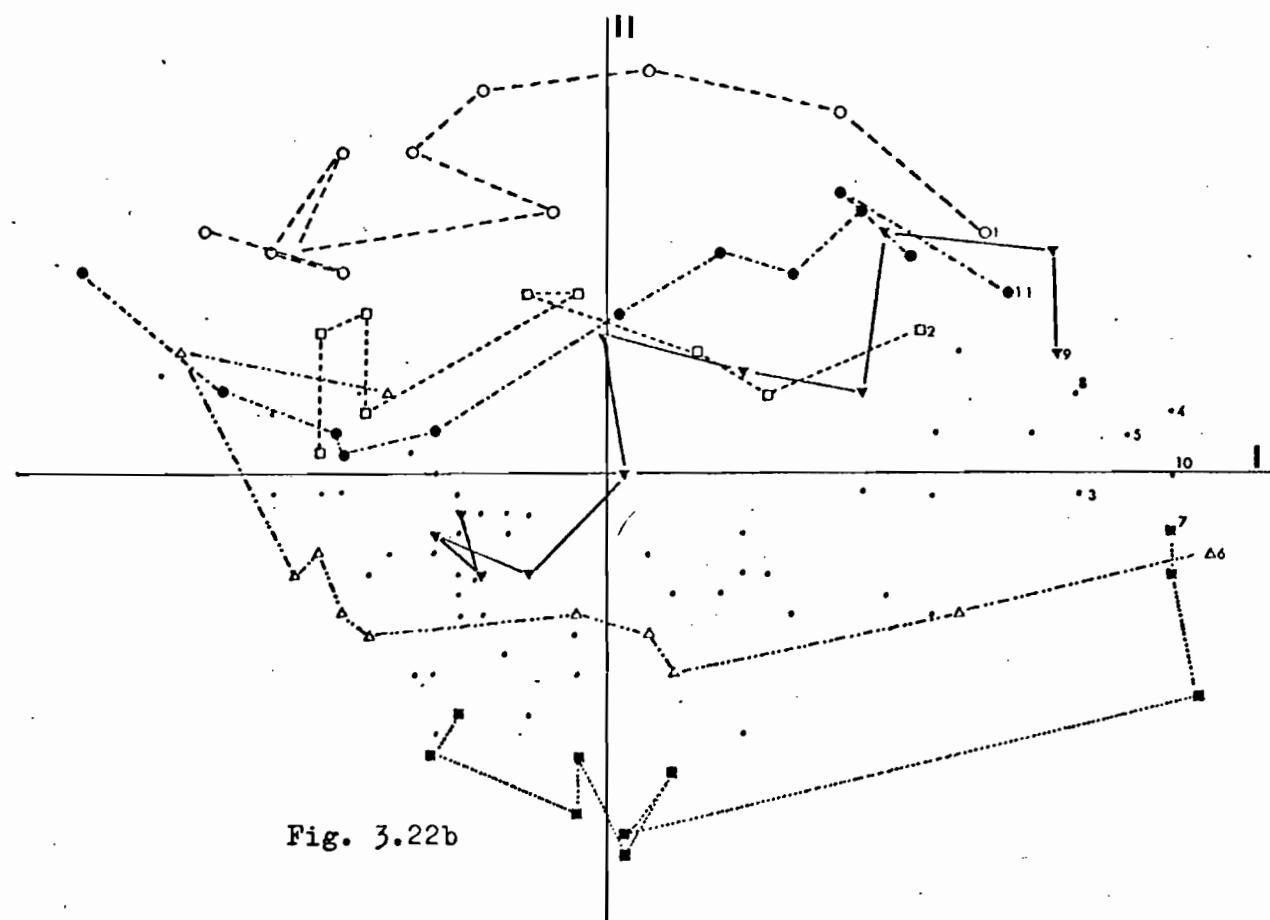


Fig. 3.22b

Fig. 3.22 : analyse des radiales de Pointe-Noire 1974 (n° 1 à 11).
 a : plan des axes I-II issu de l'analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons.
 b : plan des axes I-II issu de l'analyse générale de la matrice de similitude entre récoltes (indice d'OCHIAI).

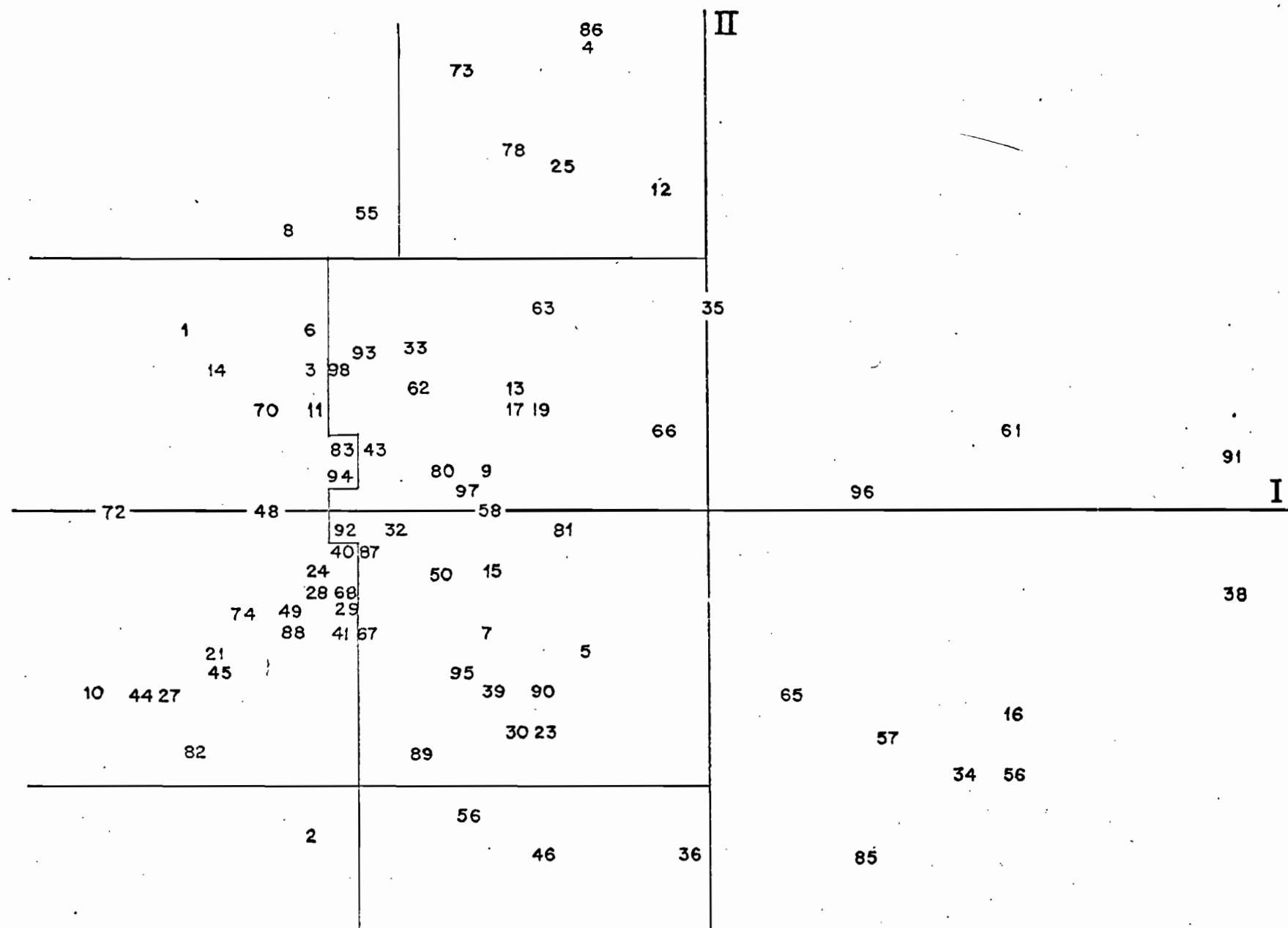


Fig. 3.23 : analyse des radiales de Pointe-Noire 1974 (n° 1 à 11). Espace des variables; plan des axes I-II issu de l'analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons. Les taxons pour lesquels la contribution de l'un ou l'autre facteur excédait 20% ont été séparés par des segments de droite parallèles aux axes. Pour les codes d'identification des taxons cf. tableau 3.3.

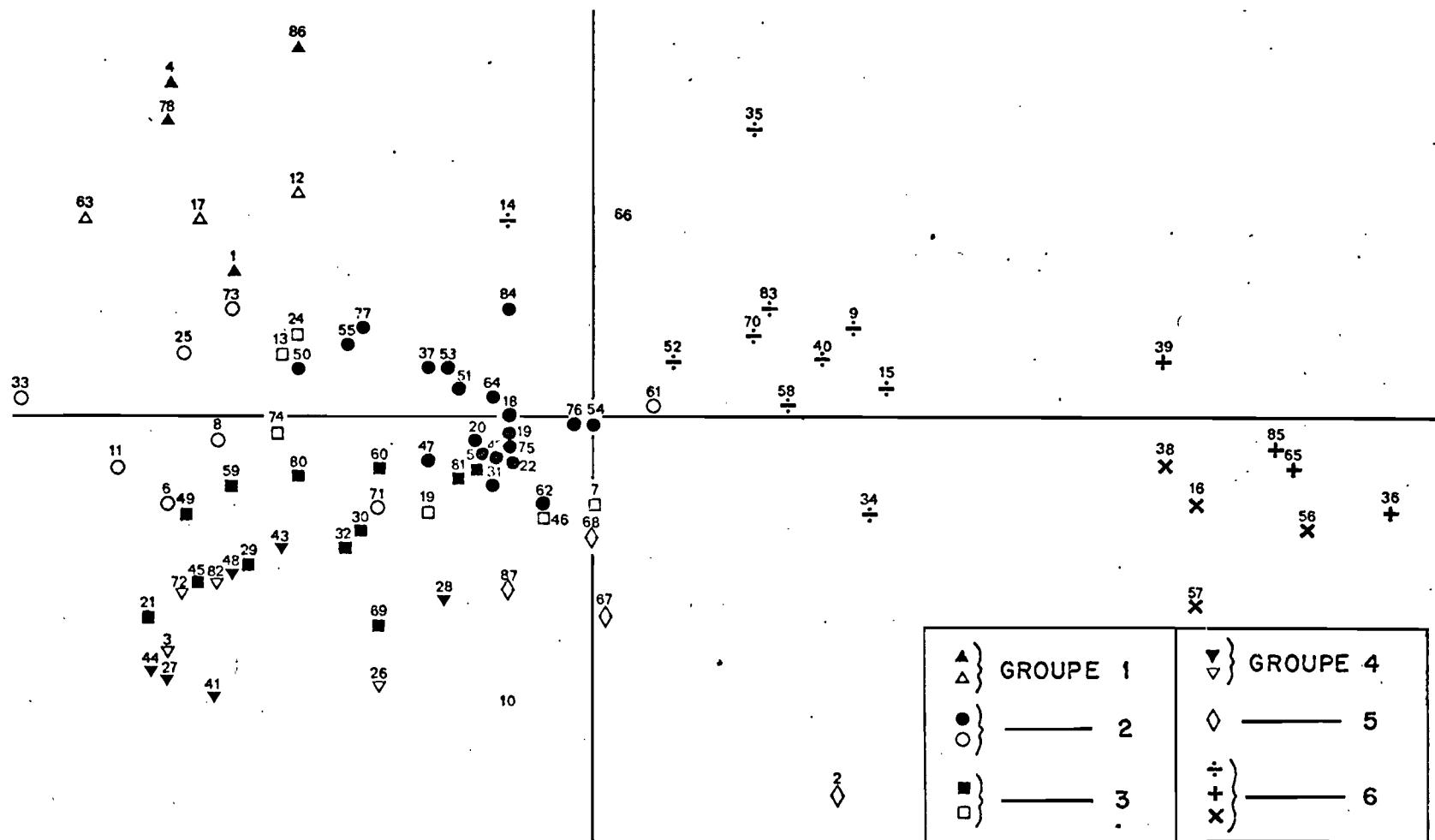


Fig. 3.24 : campagnes de l'ANDRE NIZERY : analyse de la matrice de similitude entre observations (indice d'OCHIAI). Espace des variables (87 espèces de copépodes, cf. tableau 3.3). La classification des variables par la méthode des nuées dynamiques (cf. § 3.5.2) a été figurée.

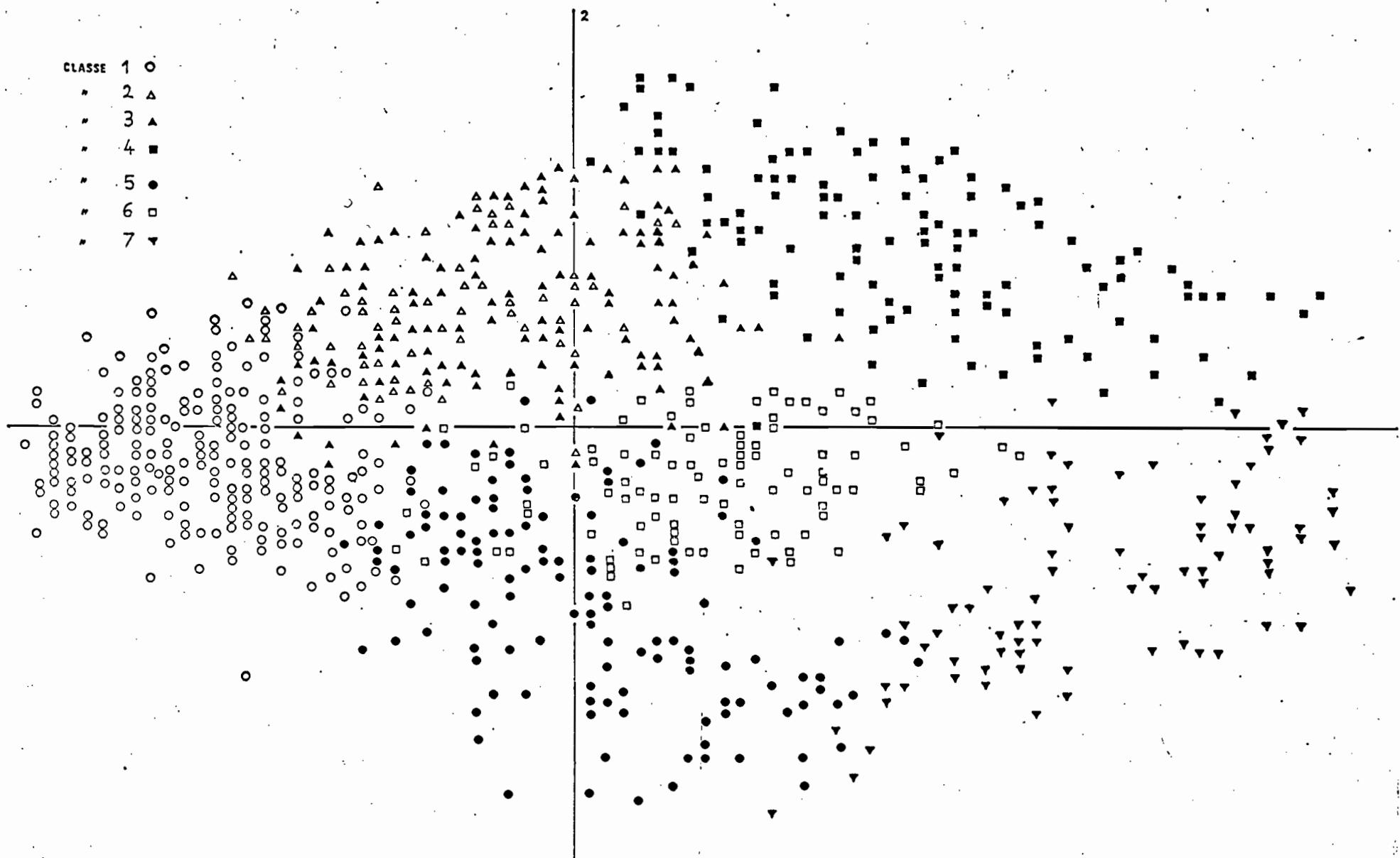


Fig. 3.25 : campagnes de l'ANDRE NIZERY ; analyse d'inertie de la matrice de similitude entre observations (indice d'OCHIAI). Espace des observations (805 récoltes) ; projection dans le plan I-II. La classification des observations dans l'espace des huit premiers facteurs, par la méthode des nuées dynamiques, a été figurée.

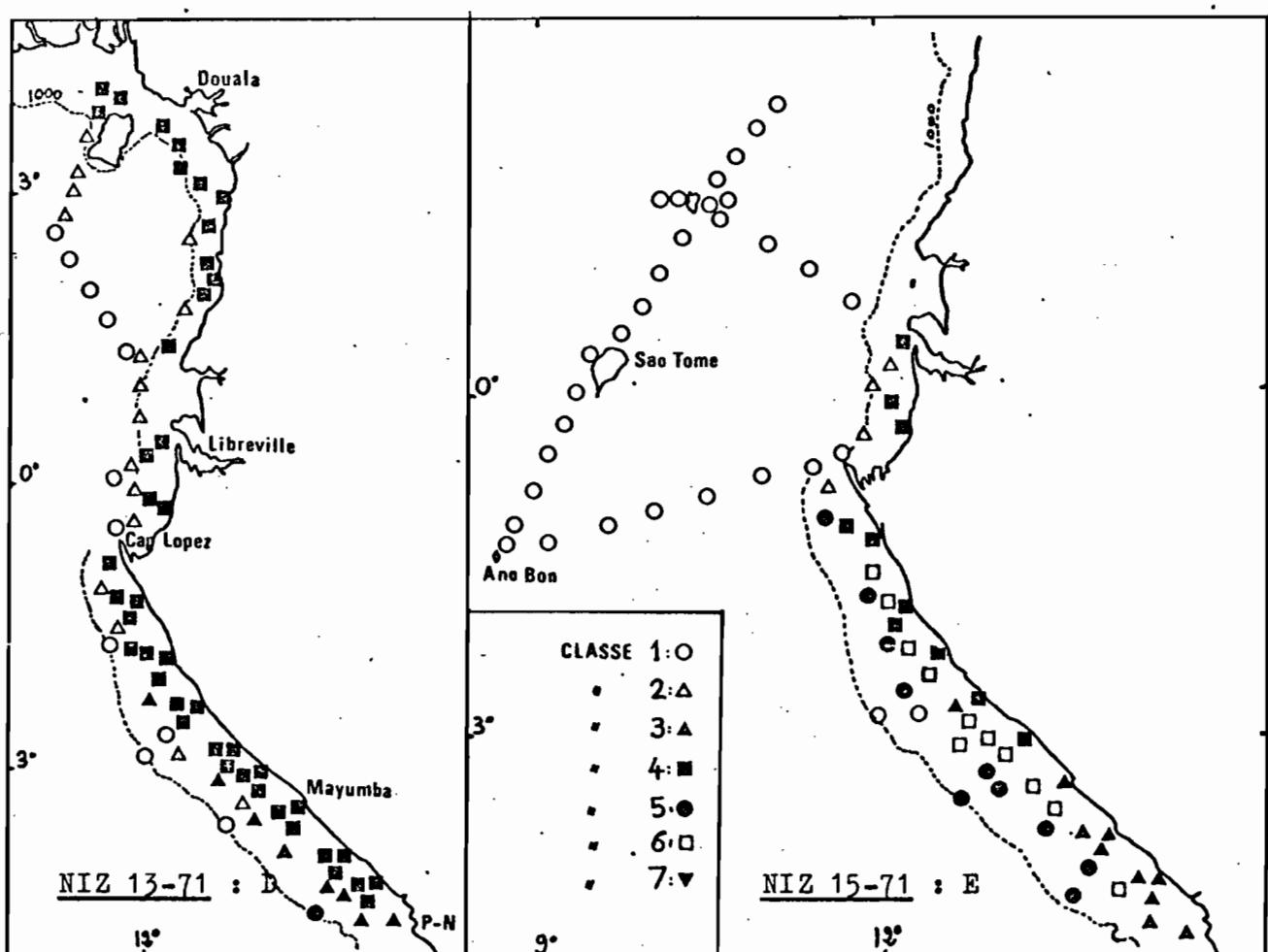
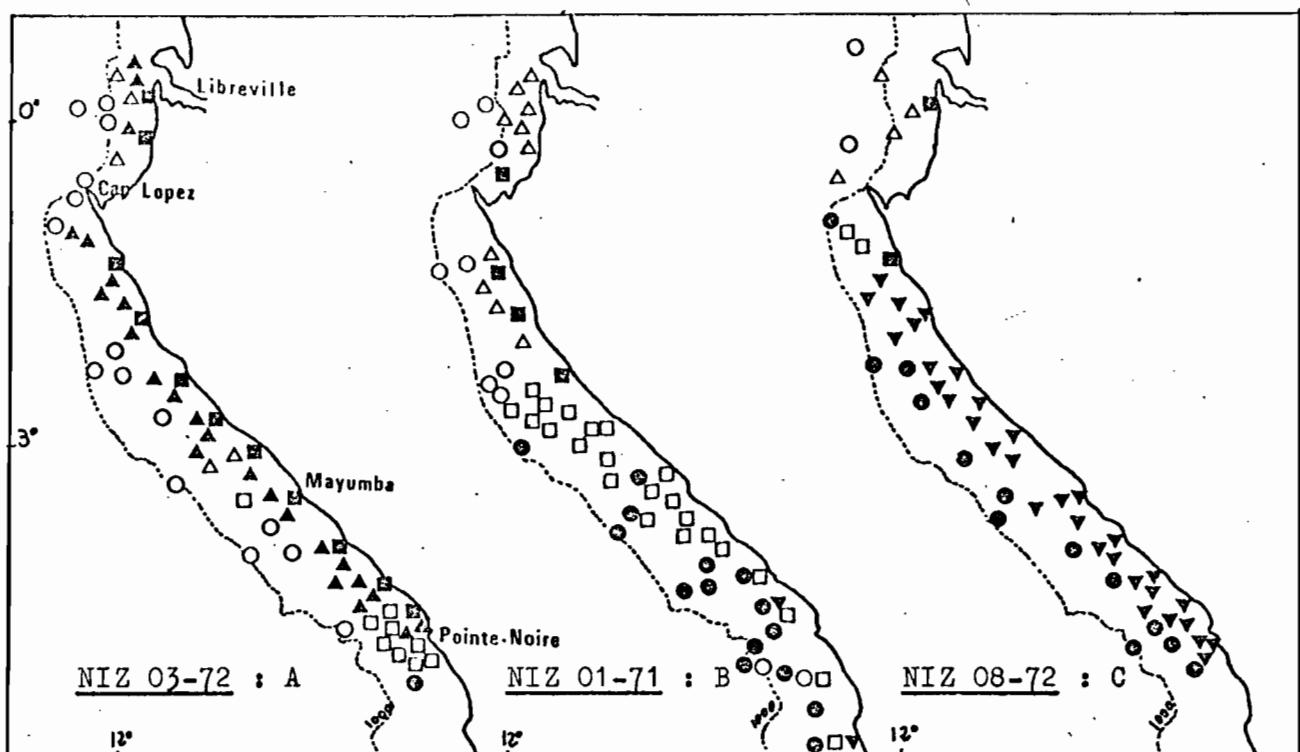


Fig. 3.26 (A à E) : campagnes de l'ANDRE NIZERY : répartition géographique au cours des campagnes, des 7 classes de récoltes issues de la partition par la méthode des nuées dynamiques dans l'espace des huit premiers facteurs (cf. § 3.5.2).

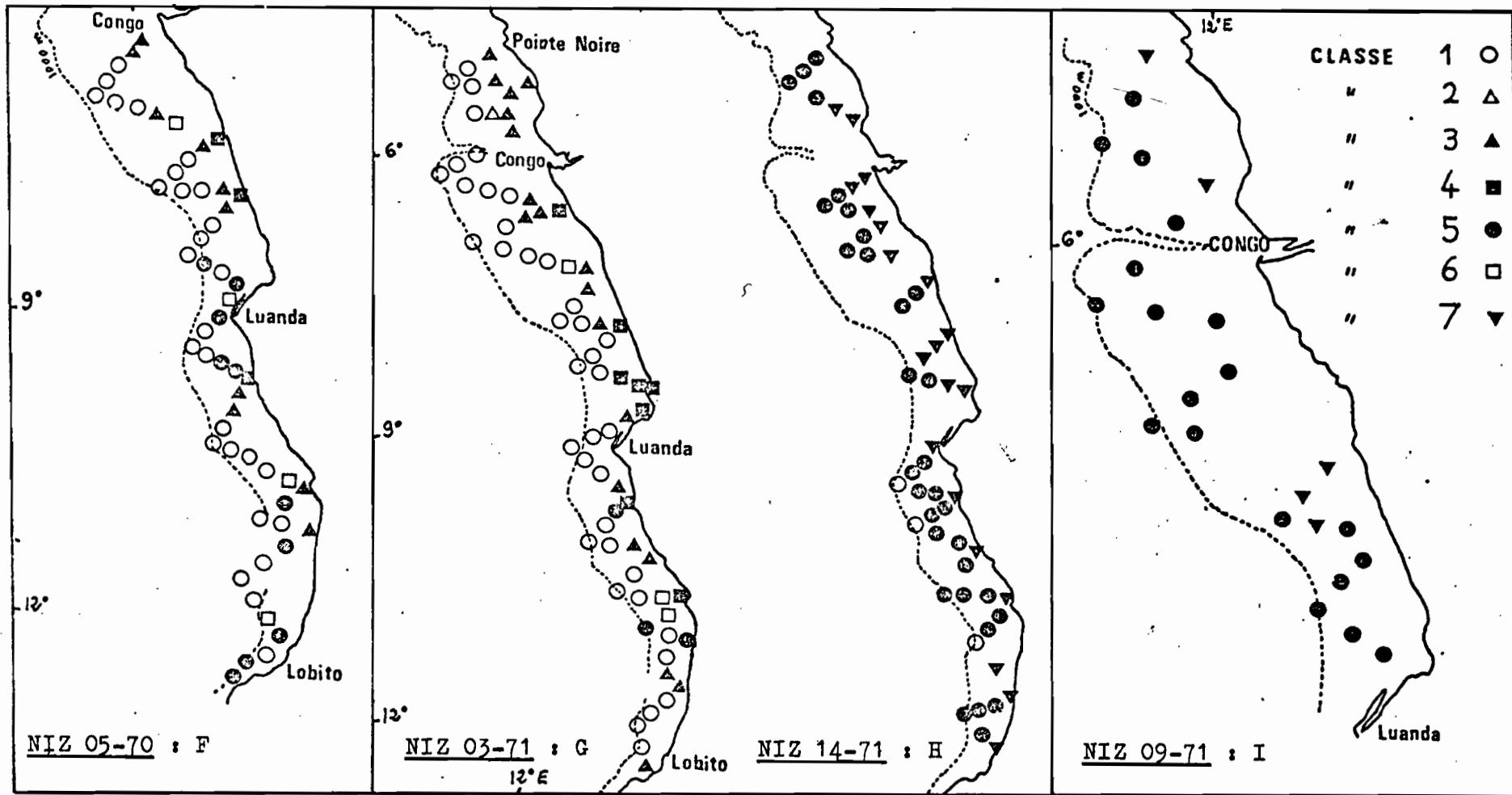


Fig. 3.26 (suite : F à I) : campagnes de l'ANDRE NIZERY : répartition géographique au cours des campagnes des 7 classes de récoltes issues de la partition par la méthode des nuées dynamiques (cf. § 3.5.2).

QUATRIÈME PARTIE : LEGENDE DES ILLUSTRATIONS

Figure 4.1. : évolution, à la station côtière, au cours de l'année moyenne 1969-1974, de la richesse spécifique des copépodes ; S : nombre total des espèces et S' : nombre des espèces présentes à plus de 1% dans les récoltes.

Figure 4.2. : évolution à la station côtière de la richesse spécifique S et S' des prélèvements hebdomadaires moyens pendant la période 10/73 - 10/74.

Figure 4.3. : évolution du nombre d'espèces de copépodes, S*, de la côte vers le large, le long de la radiale de Pointe-Noire, en 1974.

Figure 4.4. : évolution à la station côtière de l'indice de diversité de SHANNON H', au cours de l'année moyenne 1969-1974 (valeurs hebdomadaires).

Figure 4.5. : évolution de la valeur quotidienne, à la station côtière, de l'indice de diversité de SHANNON, H', durant la période 10/73-10/74.

Figure 4.6. : évolution, à la station côtière, de l'indice de diversité de SHANNON, H', d'un prélèvement hebdomadaire moyen, pendant la période 10/73-10/74.

Figure 4.7. : diagramme de dispersion des couples de points, diversité spécifique $H' - \log_2 N$ du total N des copépodes, à la station côtière.

Figure 4.8. : évolution de l'indice de diversité de SHANNON, H', le long de la radiale de Pointe-Noire, en 1974.

Figure 4.9. : spectres de diversité H' (au sens de MARGALEF) le long de la radiale de Pointe-Noire, en 1974 (cf. § 4.4.5).

Figure 4.10. : évolution quotidienne de l'"evenness", J', pendant la période 10/73-10/74.

Figure 4.11. : diagrammes de dispersion des couples de points relatifs à diverses expressions de la richesse spécifique, S, de la diversité spécifique, H', et de l'"evenness", J's (cf. tableau 4.2). Sur le diagramme A figure la relation entre H' et S ($\log_2 S$) trouvée par TRAILER (1969) chez des peuplements d'oiseaux. La courbe en pointillés du diagramme C représente la régression curvilinéaire $H' = 4,44 - 0,019D^2 - 0,0016D^2$. La signification des courbes H'max et H'min (diagramme D) est donnée dans le paragraphe 4.5.2.

Figure 4.12. : exemples de diagrammes rang-fréquence de communautés théoriques s'ajustant à divers modèles de distributions d'abondance.

A : modèle log-normal de PRESTON. B : modèle du bâton brisé de McARTHUR. C : modèle de MANDELBROT.

Figure 4.13. : diagrammes rang-fréquence des peuplements (classes 5 à 8, cf. § 3.3.4.4) de la G.S.C. 1974, à la station côtière. A : classe 5 B : classe 6 ; C : classe 7 ; D : classe 8. En tirets lois de PRESTON (courbes A et B) et lois de McARTHUR (courbes C et D). En pointillés, diagramme relatifs à la série complète des 601 récoltes. Les espèces sont identifiées dans la séquence des rangs croissants par leur code figurant dans le tableau 3.3.

Figure 4.14. : diagrammes rang-fréquence des peuplements de G.S.F. 1974 à la station côtière (classe 1 du § 3.3.4.4). A : début de la saison (juin) et B : fin de la saison (août). En tirets lois log-linéaires de MOTOMURA. En pointillés, diagramme relatif à la série complète des 601 récoltes.

Figure 4.15. : diagrammes rang-fréquence des peuplements de P.S.C. 1973. Classe 4 : courbes A et C ; classe 3 : courbe B. En tirets, lois log-normales de PRESTON.

Figure 4.16. : diagrammes rang-fréquence des peuplements de P.S.F. et de transition (P.S.F.- G.S.C., juillet et G.S.F.- P.S.C.). Classe 2 : courbe A (échelle log et log-log) ; classe 9 : courbe B. En tirets ajustements aux modèles de MANDELBROT (courbe A) et de MOTOMURA (courbe B). En pointillés, diagramme relatif à la série complète des 601 récoltes.

Figure 4.17. : diagrammes rang-fréquence de la radiale de Pointe-Noire en G.S.C. (radiale 1 du 13/05/74). A : station côtière (en tirets loi de McARTHUR, $S = 15$ et $H' = 3,39$). B : station 2 (en tirets loi de PRESTON). C : stations 4, 6 et 11 (échelles log et log-log ; en tirets de loi de PRESTON).

Figure 4.18. : diagrammes rang-fréquence des peuplements de la radiale de Pointe-Noire en G.S.C. (radiale du 13/05/74). Regroupement des observations. A : courbe a : station côtière ; courbe b : station côtière, 1 et 2 (en tirets loi de PRESTON) ; courbe c : station côtière à station 5. B : courbe a : station côtière à station 7 ; courbe b : station côtière à station 11.

Figure 4.19. : diagrammes rang-fréquence des peuplements de la radiale de Pointe-Noire en fin de G.S.F. (radiale 7 du 27/06/74). En tirets loi de McARTHUR pour $S = 15$ (stations 4 et 5) et loi de PRESTON (station 3).

Figure 4.20. : diagrammes rang-fréquence des peuplements de la radiale de Pointe-Noire en fin de G.S.F. (radiale 7 du 27/06/74). Regroupement des observations. Courbe A : station côtière (échelles log et log-log) Courbe B : station côtière et stations 1 et 2. Courbe C : station côtière à station 4. Courbe D : station côtière à station 9 (échelles log et log-log).

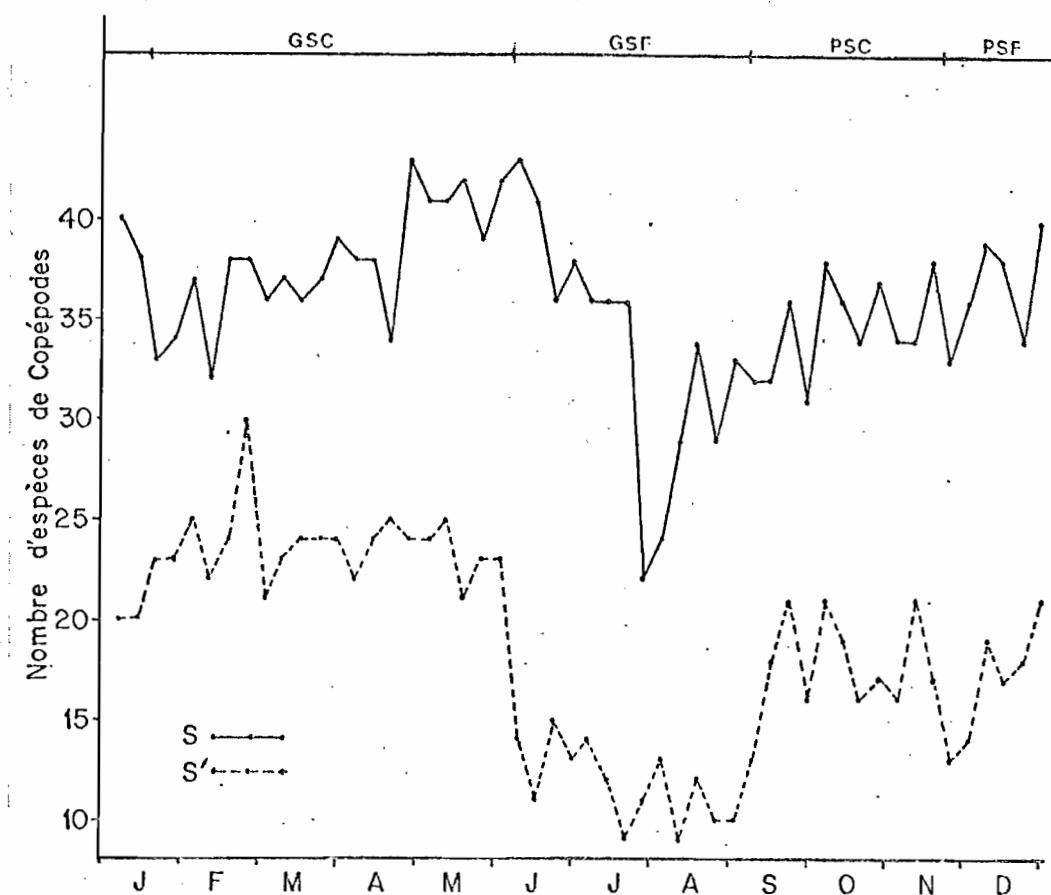


Fig. 4.1 : évolution à la station côtière, au cours de l'année moyenne 1969-1974, de la richesse spécifique des copépodes ; S : nombre total des espèces et S' : nombre des espèces présentes à plus de 1% dans les récoltes.

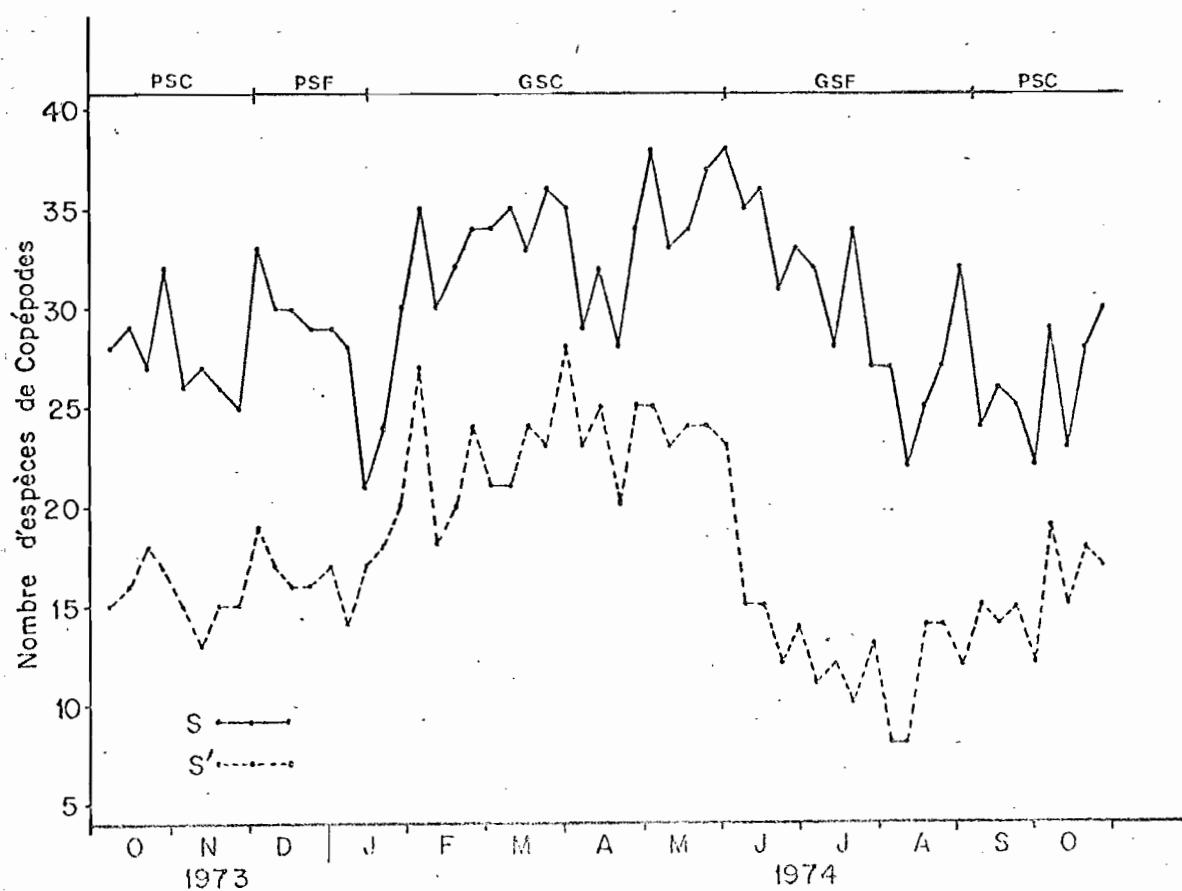


Fig. 4.2 : évolution à la station côtière de la richesse spécifique S et S' des prélèvements hebdomadaires moyens pendant la période 10/73-10/74.

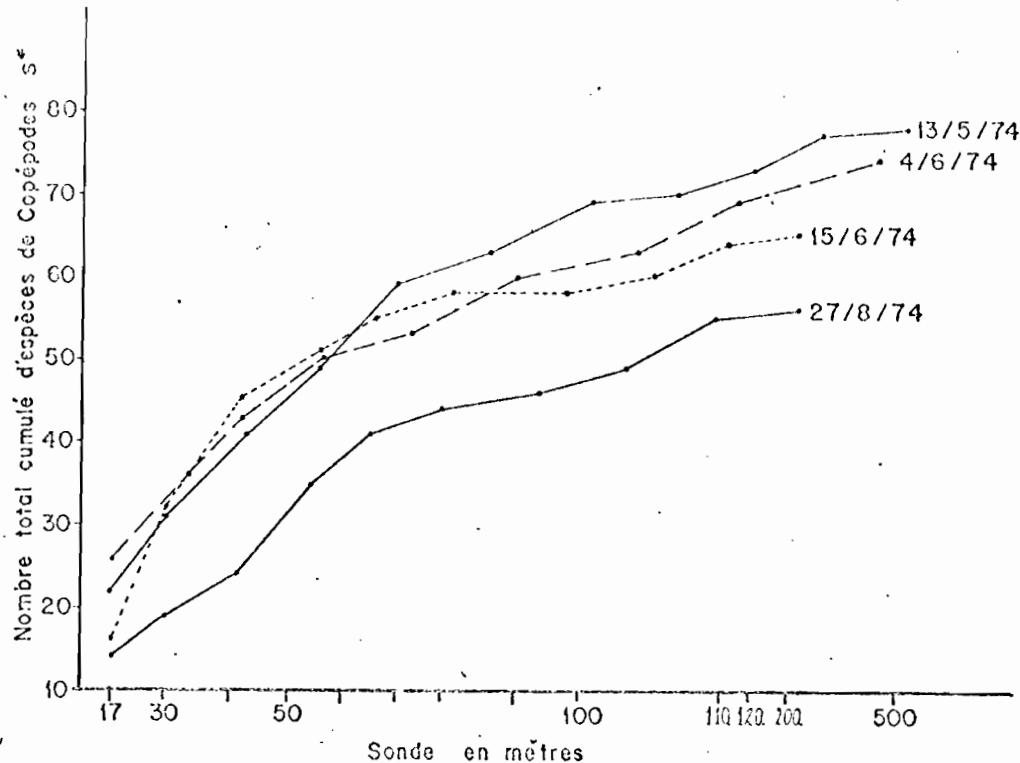


Fig. 4.3 : évolution du nombre cumulé d'espèces de copépodes, S^* , de la côte vers le large, le long de la radiale de Pointe-Noire, en 1974.

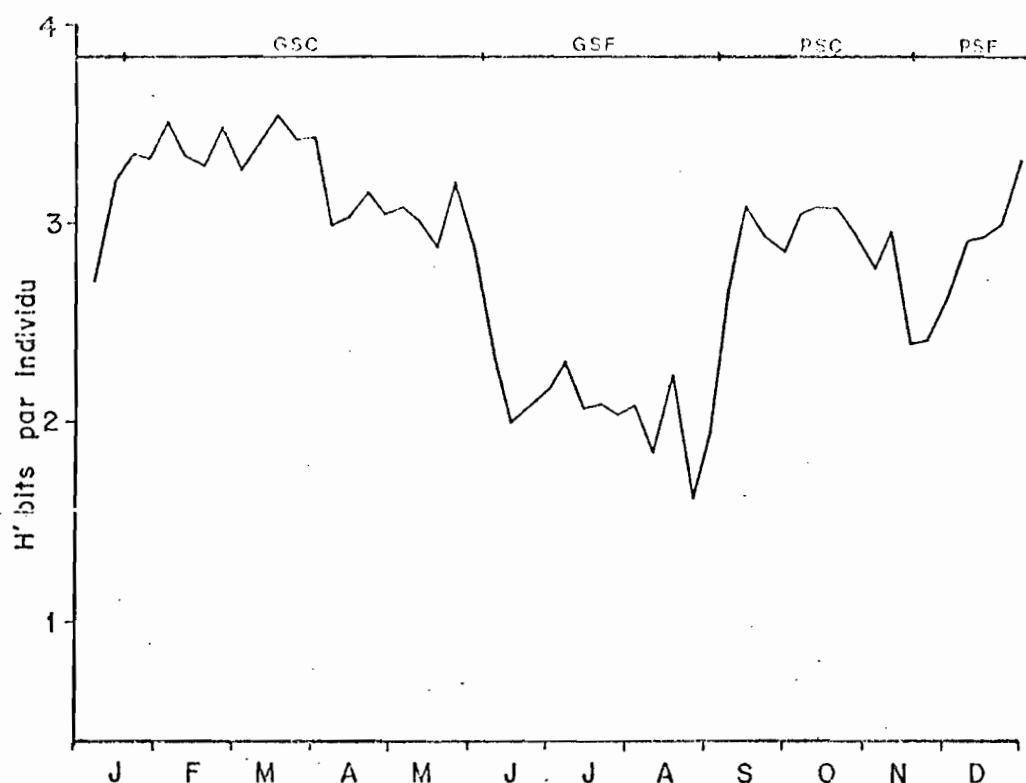


Fig. 4.4 : évolution à la station côtière de l'indice de diversité de SHANNON, H' , au cours de l'année moyenne 1959-1974 (valeurs hebdomadières).

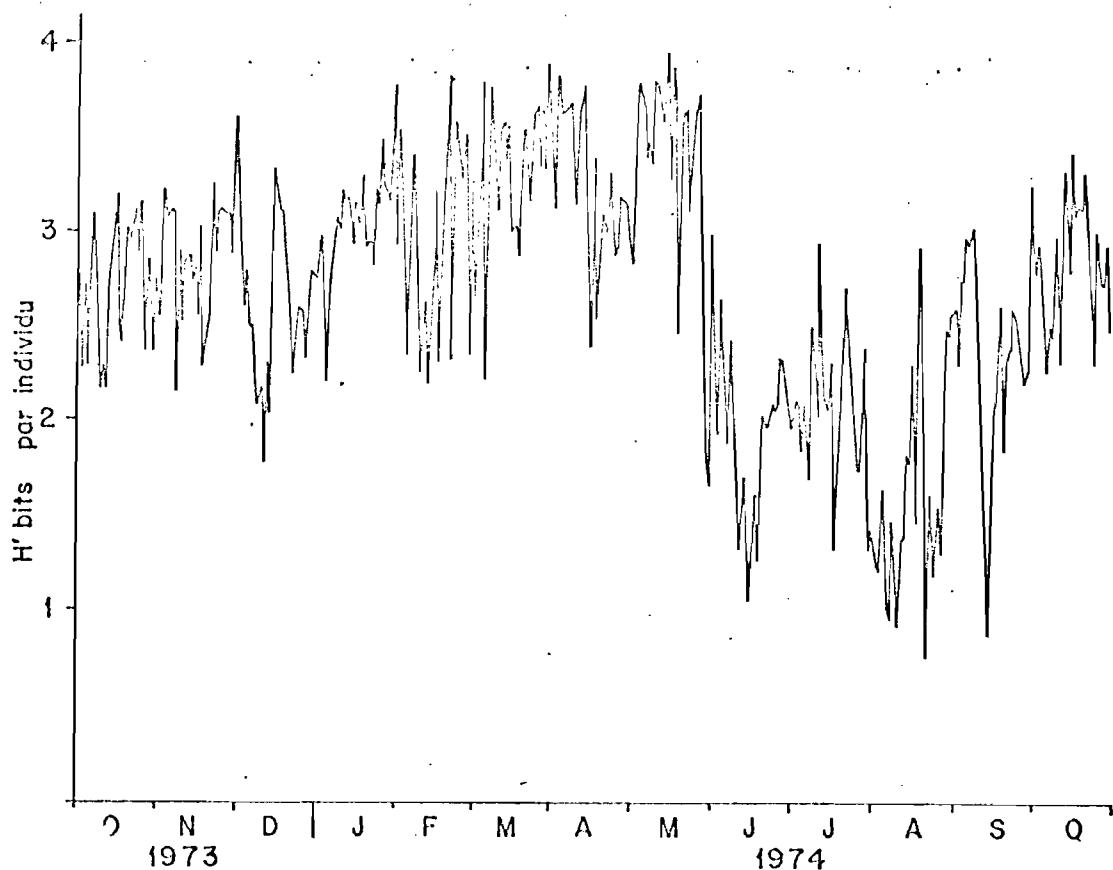


Fig. 4.5 : évolution de la valeur quotidienne, à la station côtière, de l'indice de diversité de SHANNON, H' , durant la période 10/73-10/74.

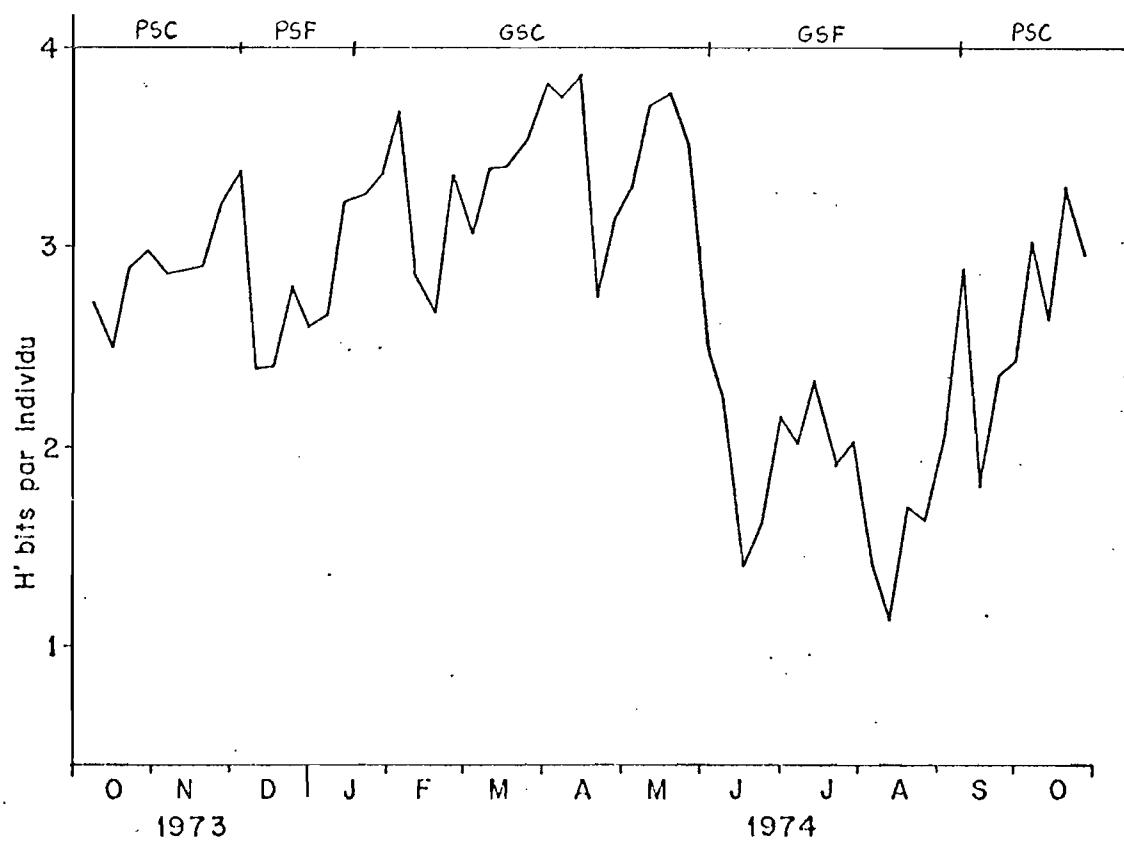
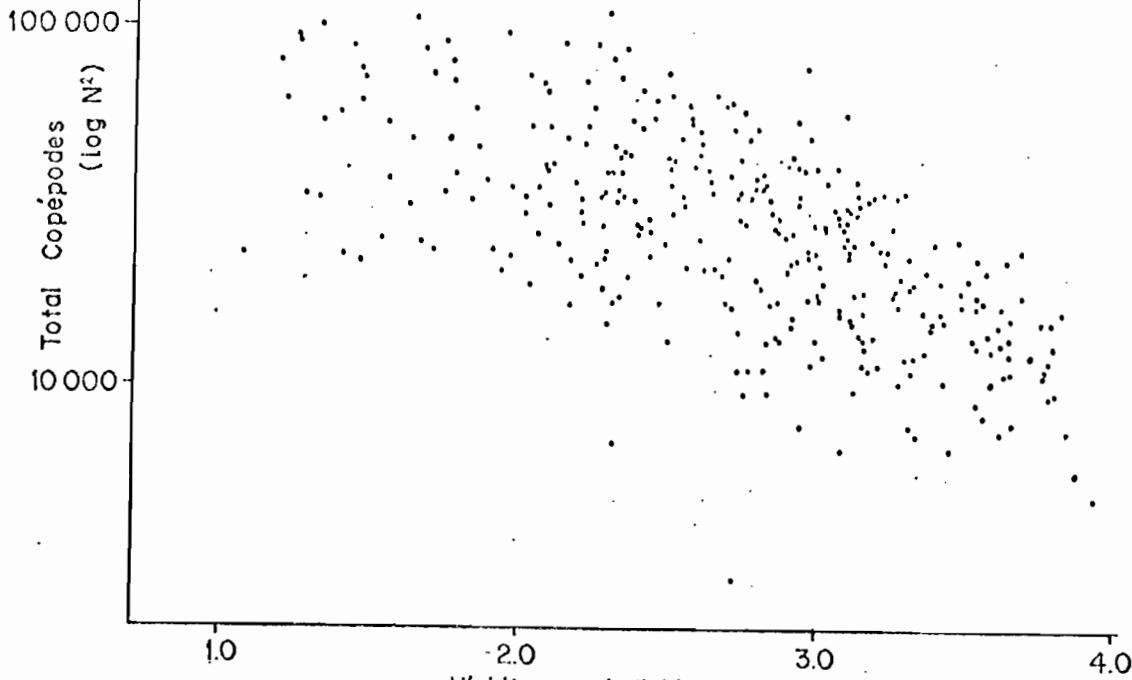
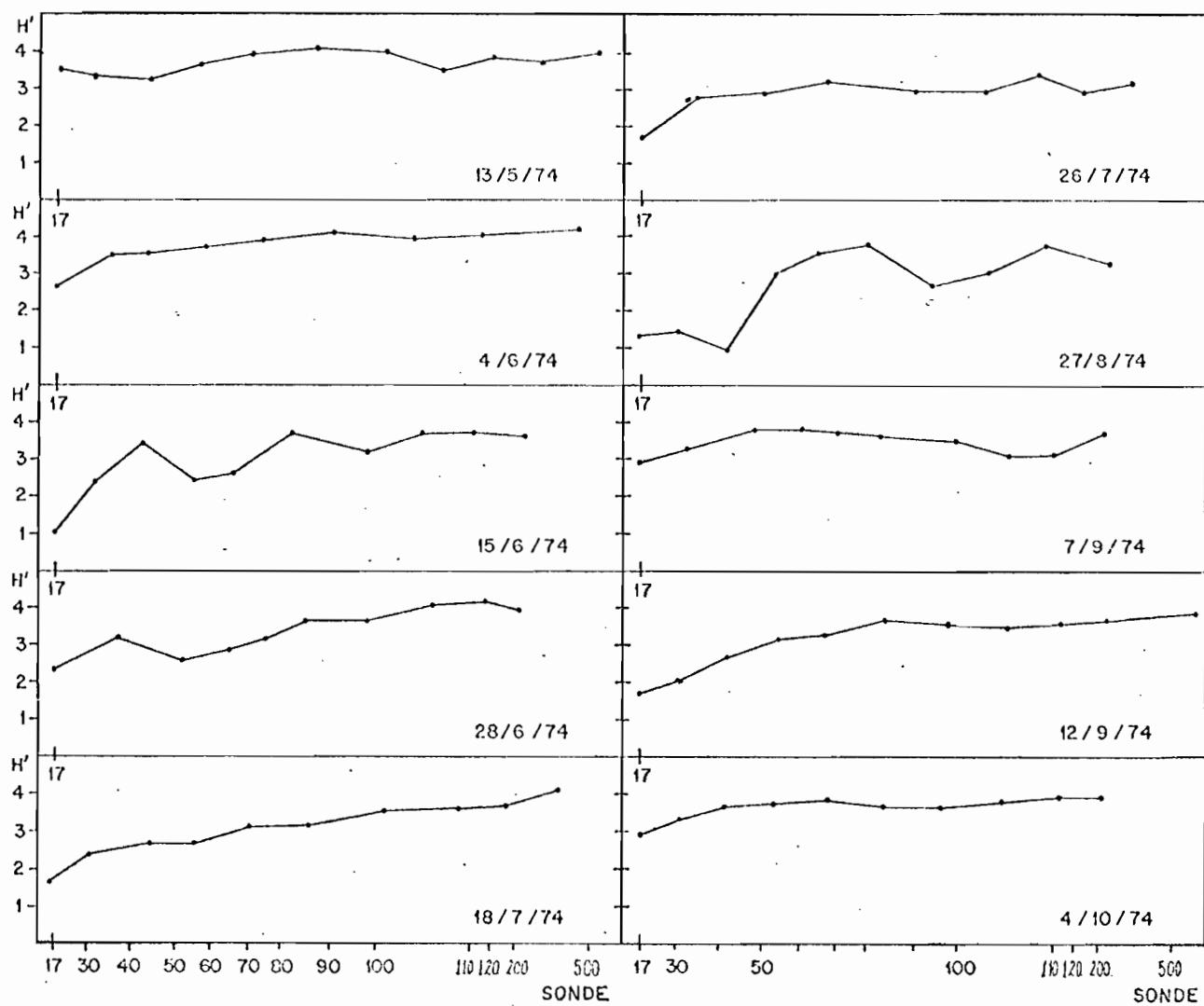


Fig. 4.6 : évolution à la station côtière de l'indice de diversité de SHANNON, H' , d'un prélèvement hebdomadaire moyen, pendant la période 10/73-10/74.



4.7. : Diagramme de dispersion des couples de points, diversité spécifique
 H' - \log^2 du total N des copépodes, à la station côtière.



4.8. : Evolution de l'indice de diversité de SHANNON, H' , le long de la radiale de Pointe Noire, en 1974.

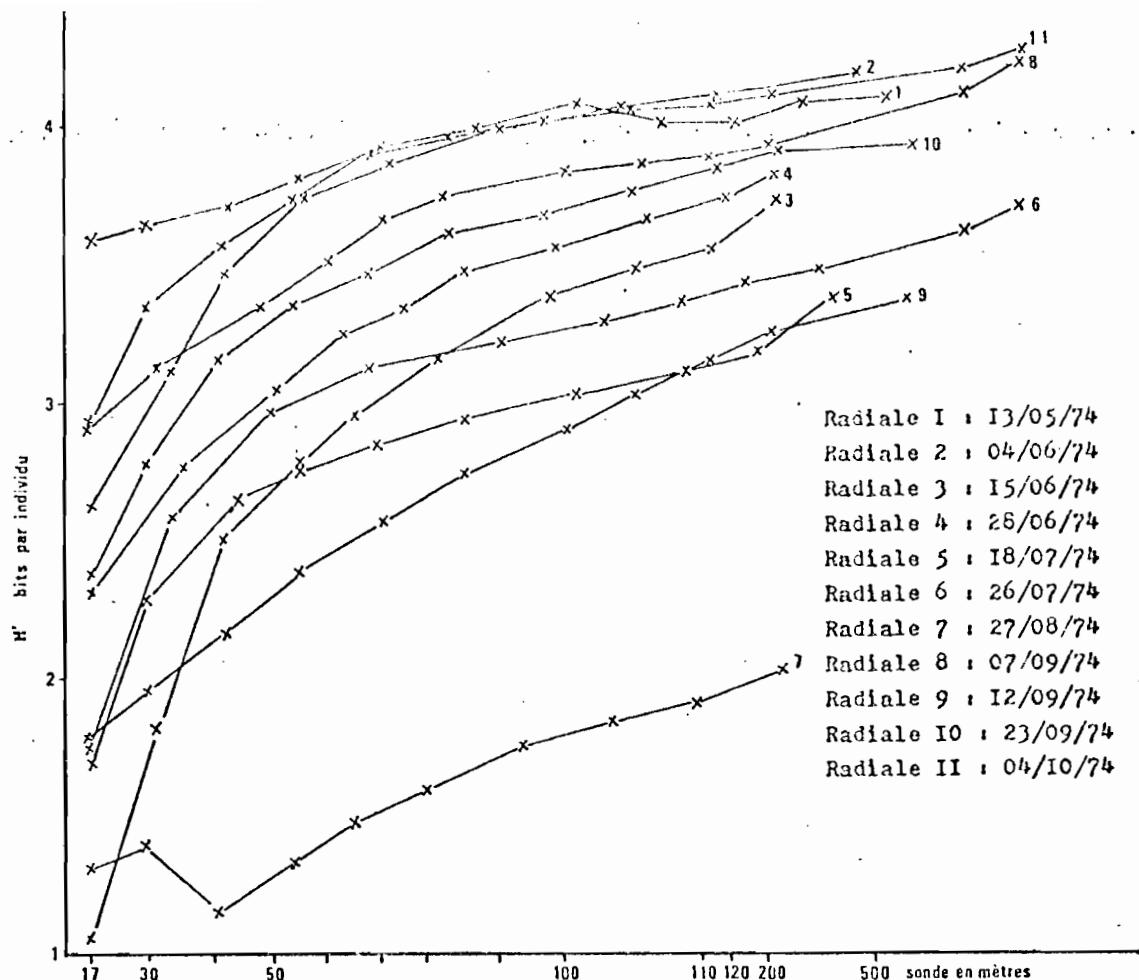
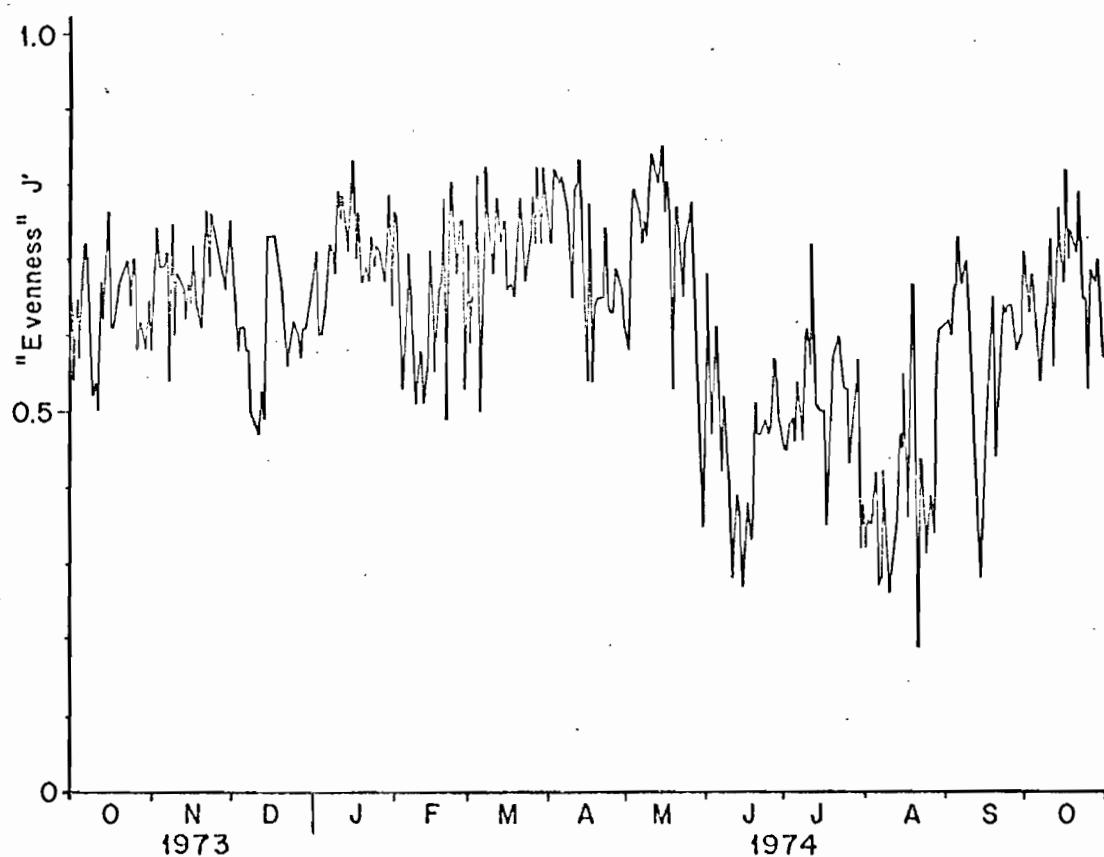


Fig. 4.9 : Spectres de diversité H' (au sens de MARGALEF) le long de la radiale de Pointe Noire, en 1974 (cf. § 4.4.5.).



4.10. : Evolution quotidienne de l'"evenness" J' pendant la période 10/73-10/74

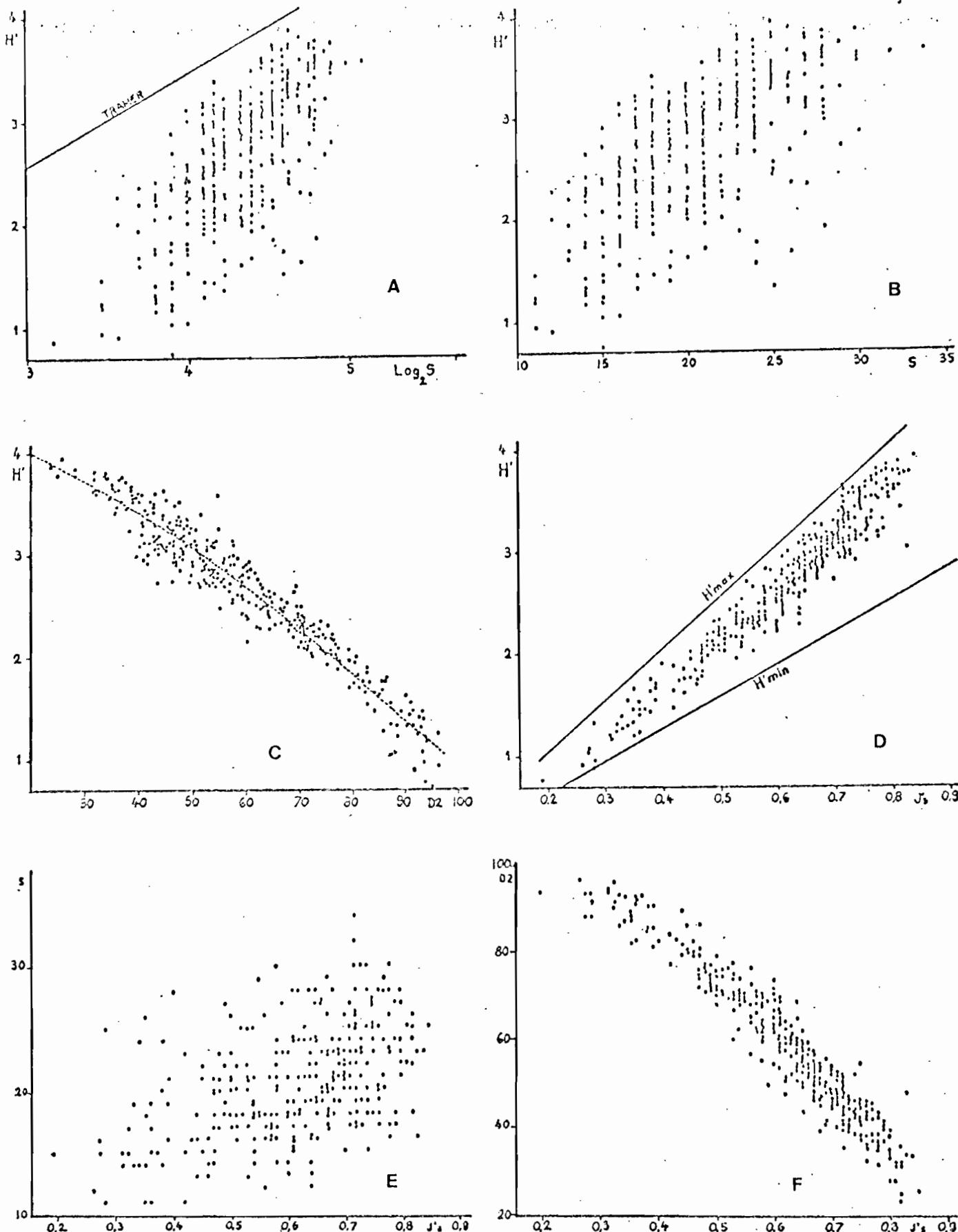
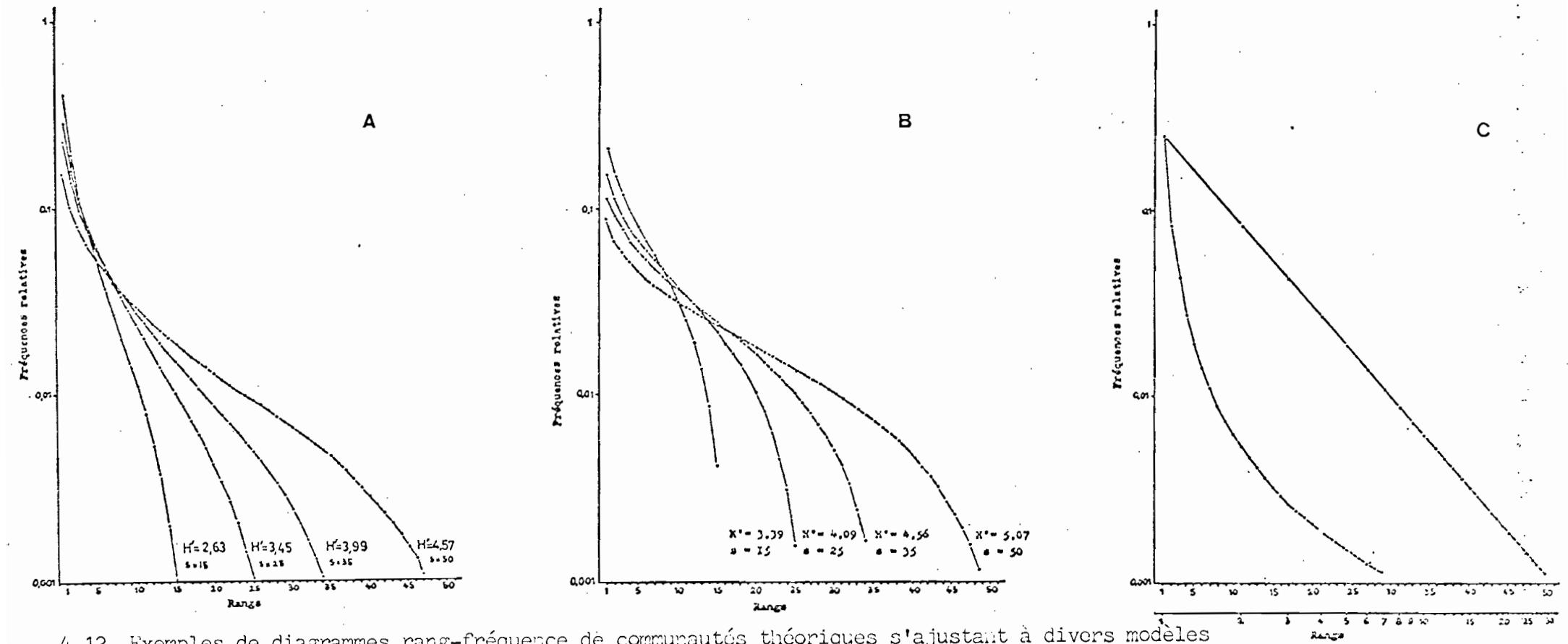


Fig. 4. 11. Diagrammes de dispersion des couples de points relatifs à diverses expressions de la richesse spécifique, S , de la diversité spécifique, H' , et de l'"evenness" J'_s (cf. tableau 4.2.). Sur le diagramme A figure la relation entre H' et S ($\log_2 S$) trouvée par TRAMER (1959) chez des peuplements d'oiseaux. La courbe en pointillé du diagramme C représente la régression curviliinéaire $H' = 4,44 - 0,019D_2 - 0,0016D_2^2$. La signification des courbes H'^{\max} et H'^{\min} (diagramme D) est donnée dans le paragraphe 4.5.2.



4.12. Exemples de diagrammes rang-fréquence de communautés théoriques s'ajustant à divers modèles de distributions d'abondance.

- A : modèle log-normal de PRESTON
- B : modèle du baton brisé de Mc ARTHUR
- C : modèle de MANDELBROT

Station côtière de Pointe-Noire

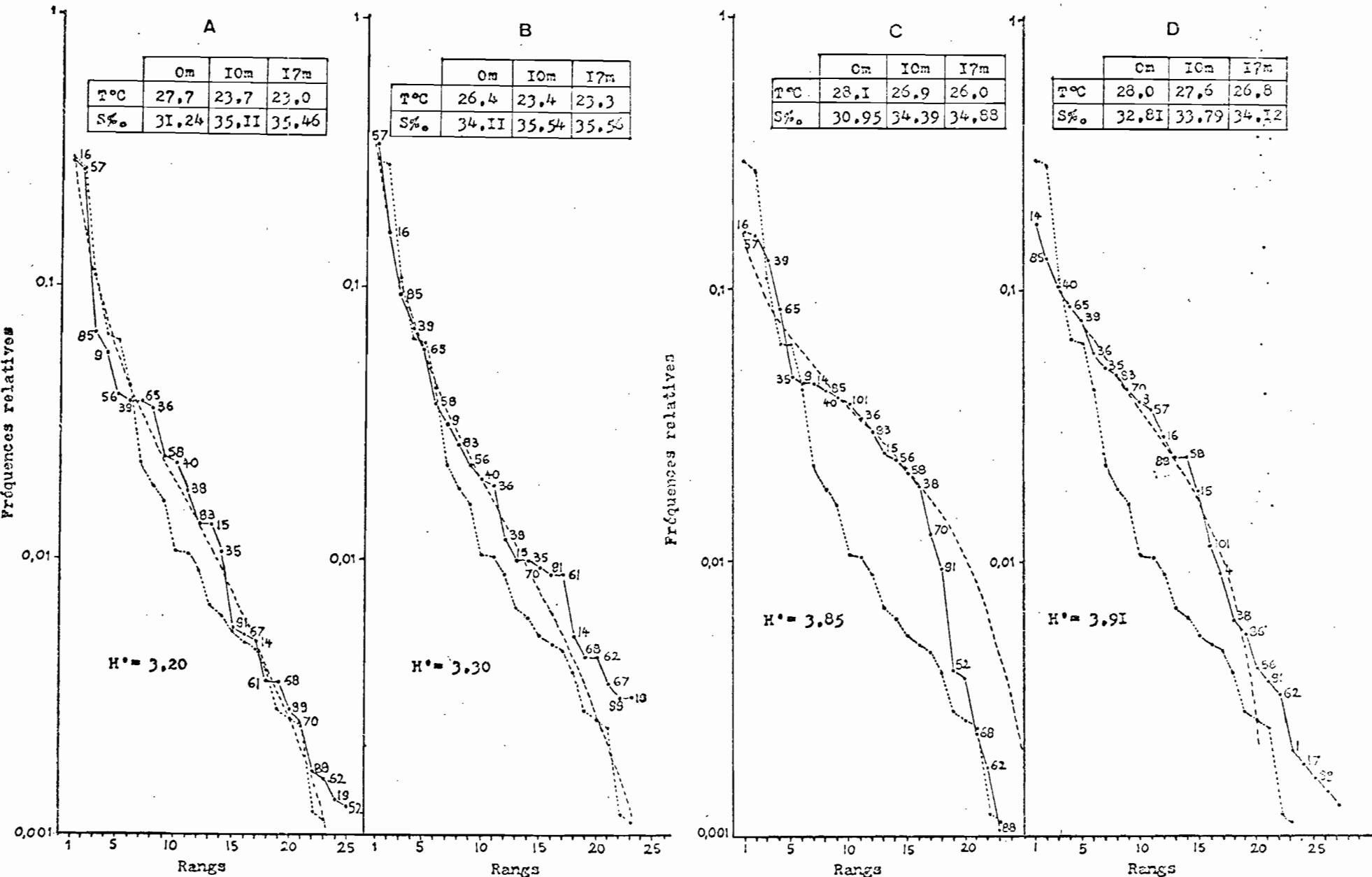


Fig. 4.13 : diagrammes rang-fréquence des peuplements (classes 5 à 8, cf. §3.3.4.4.) de la G.S.C. 1974, à la station côtière. A : classe 5 ; B : classe 6 ; C : classe 7 ; D : classe 8. En tirets lois de PRESTON (courbes A et B) et lois de McARTHUR (courbes C et D). En pointillés, diagrammes relatifs à la série complète des 601 récoltes. Les espèces sont identifiées dans la séquence des rangs croissants par leur code figurant dans le tableau 3.3.

Station côtière de Pointe-Noire

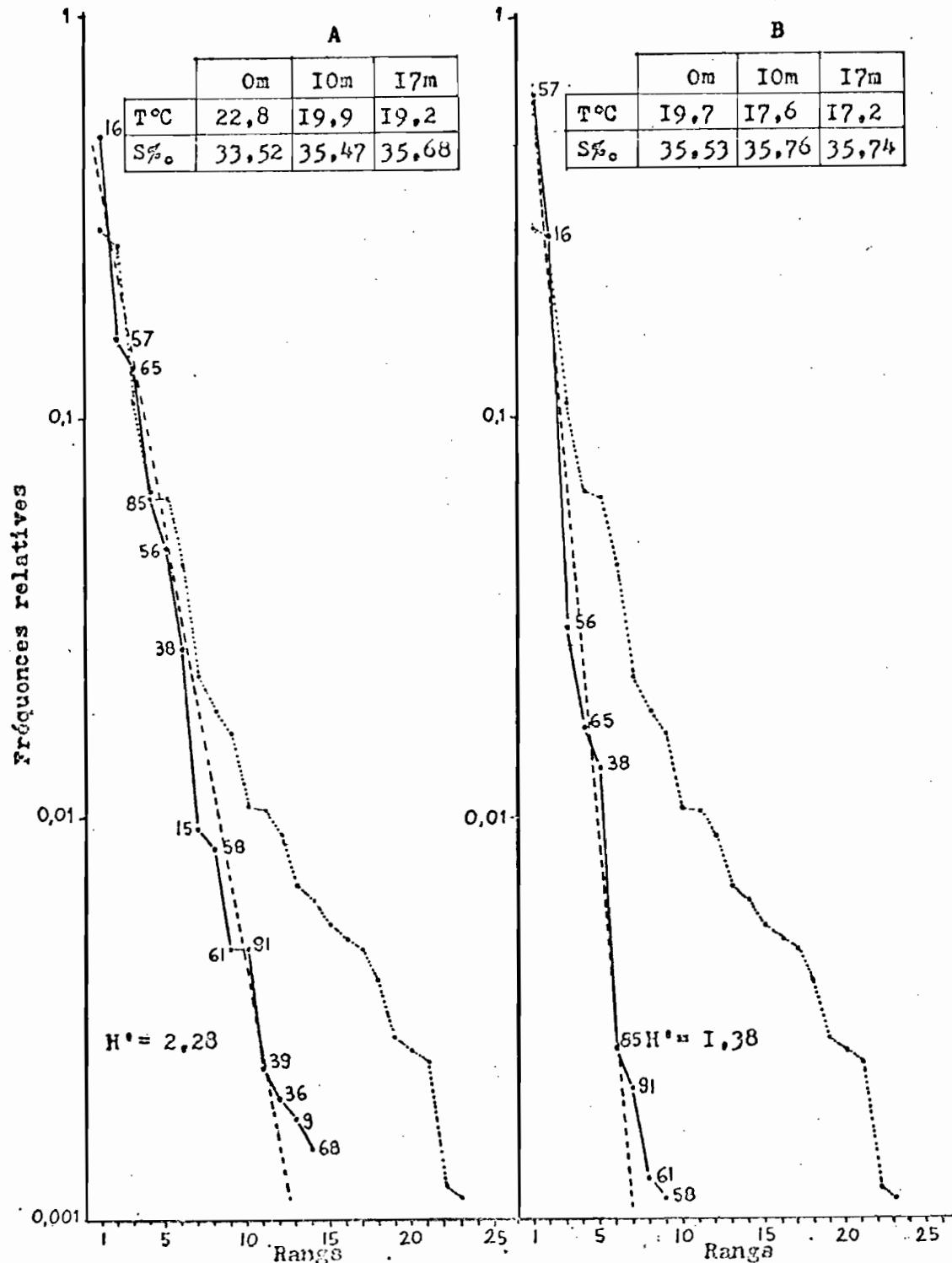


Fig. 14. : Diagrammes rang-fréquence des peuplements de G.S.F. 1974 à la station côtière (classe 1 du § 3.3.4.4.) A : début de la saison (juin) et B : fin de la saison (août). En tirets lois log-linéaires de MOTOMURA. En pointillés, diagramme relatif à la série complète des 601 récoltes.

Station côtière de Pointe-Noire

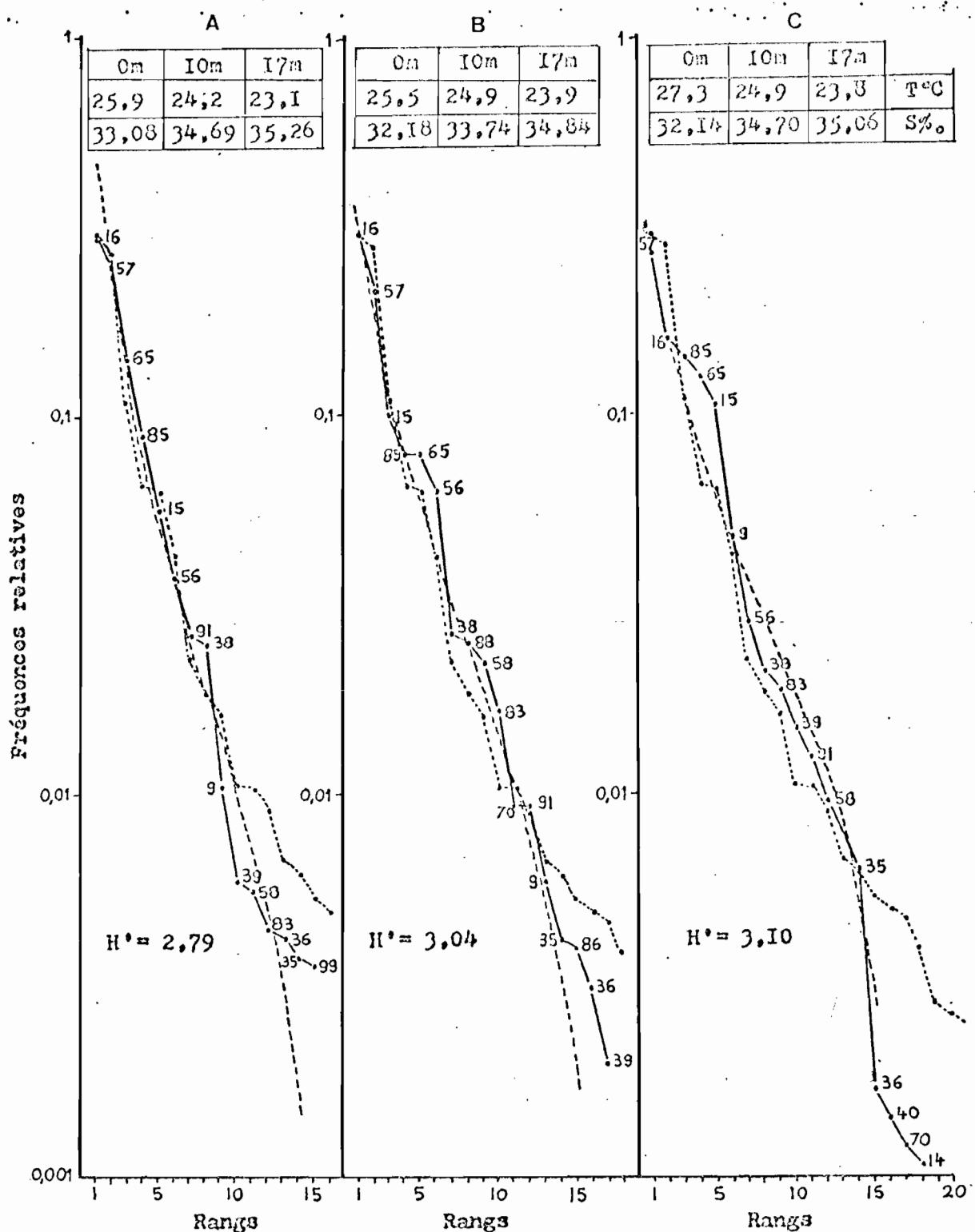


Fig. 4.15. : Diagrammes rang-fréquence des peuplements de P.S.C. 1973.
Classe 4 : courbes A et C ; classe 3 : courbe B. En tirets, lois log normales de PRESTON.

Station côtière de Pointe-Noire

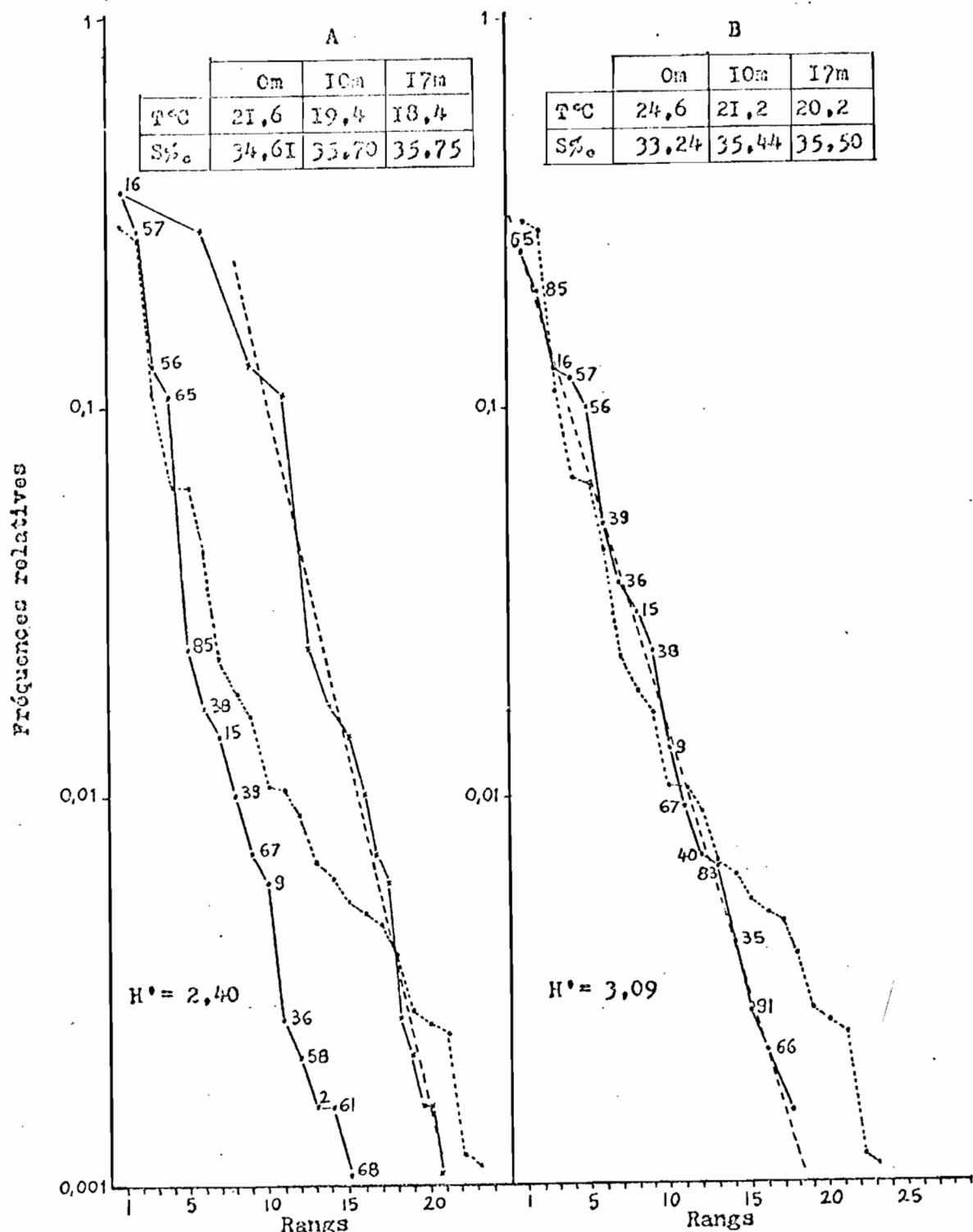


Fig. 4.16. : Diagrammes rang-fréquence des peoplements de P.S.F. et de transition (P.S.F.-G.S.C., juillet, G.S.F.-P.S.C.). Classe 2 : courbe A (échelles log et log-log) ; classe 9 : courbe B. En tirets ajustements aux modèles de MANDELBROT (courbe A) et de MOTOMURA (courbe B). En pointillés, diagramme relatif à la série complète des 601 récoltes.

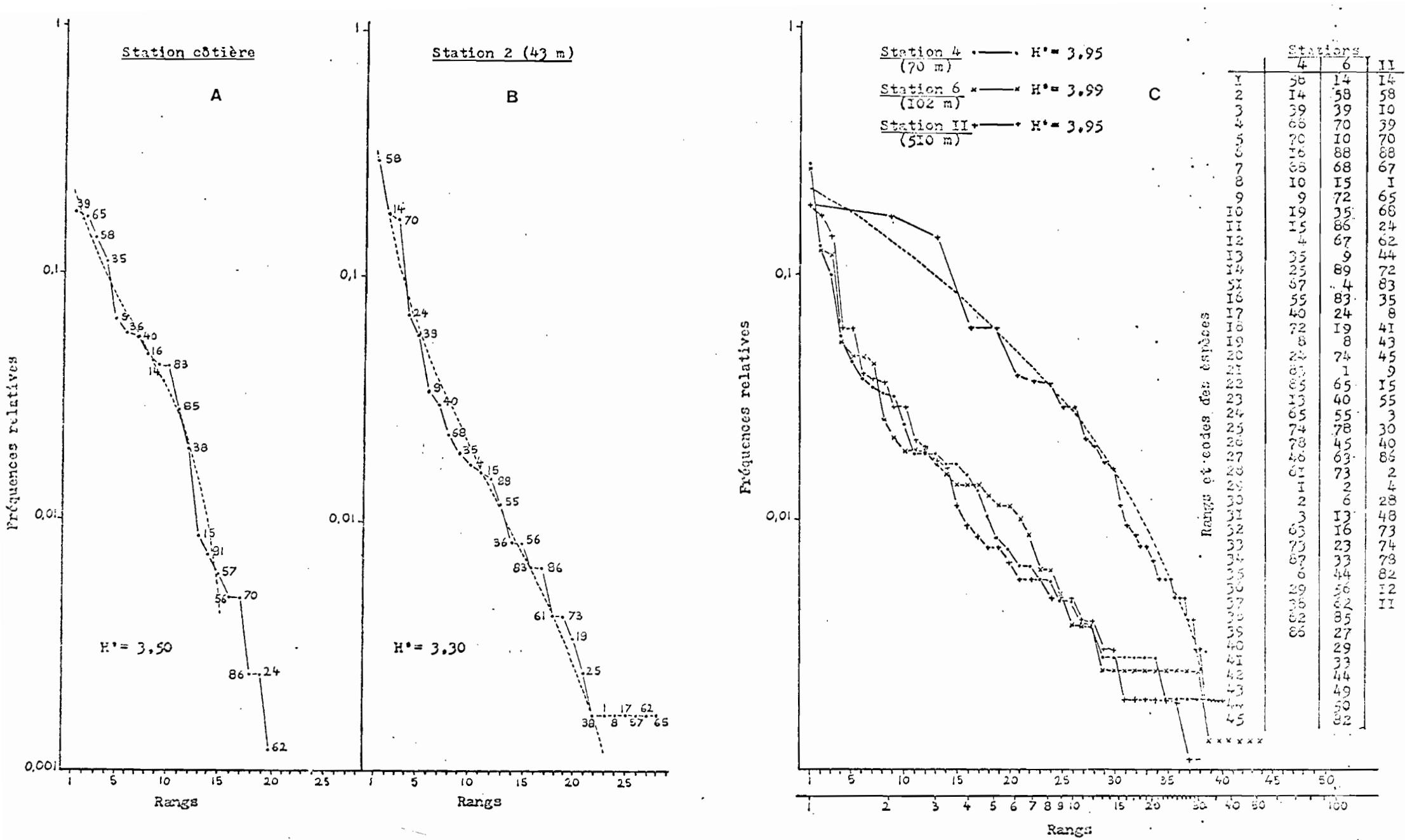


Fig. 4.17 : diagrammes rang-fréquence de la radiale de Pointe-Noire en G.S.C. (radiale 1 du 13/05/74).

A : station côtière (en tirets loi de McARTHUR, $S = 15$ et $H' = 3.39$). B : Station 2 (en tirets loi de PRESTON). C : stations 4, 6 et II (échelles log et log-log ; en tirets loi de PRESTON).

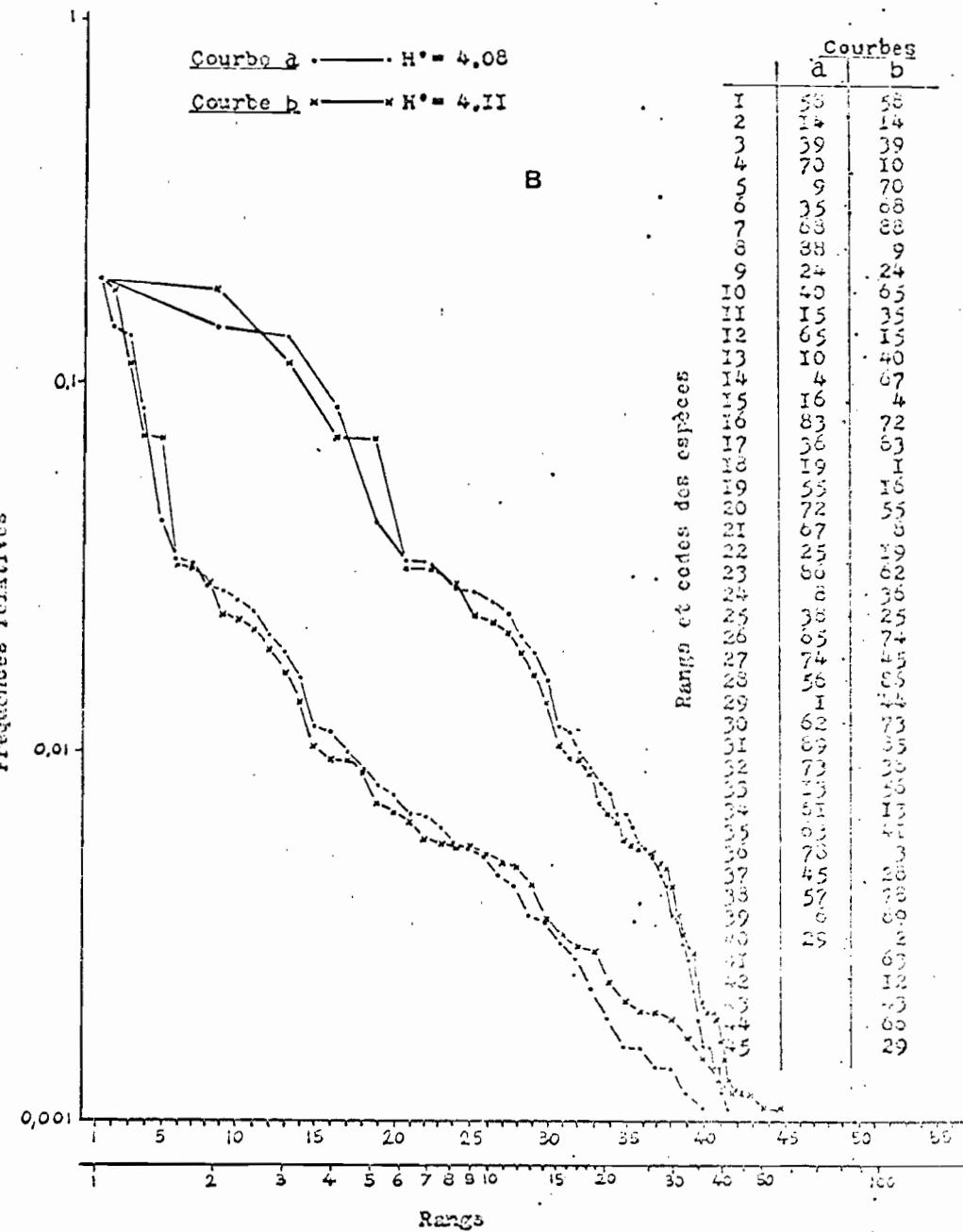
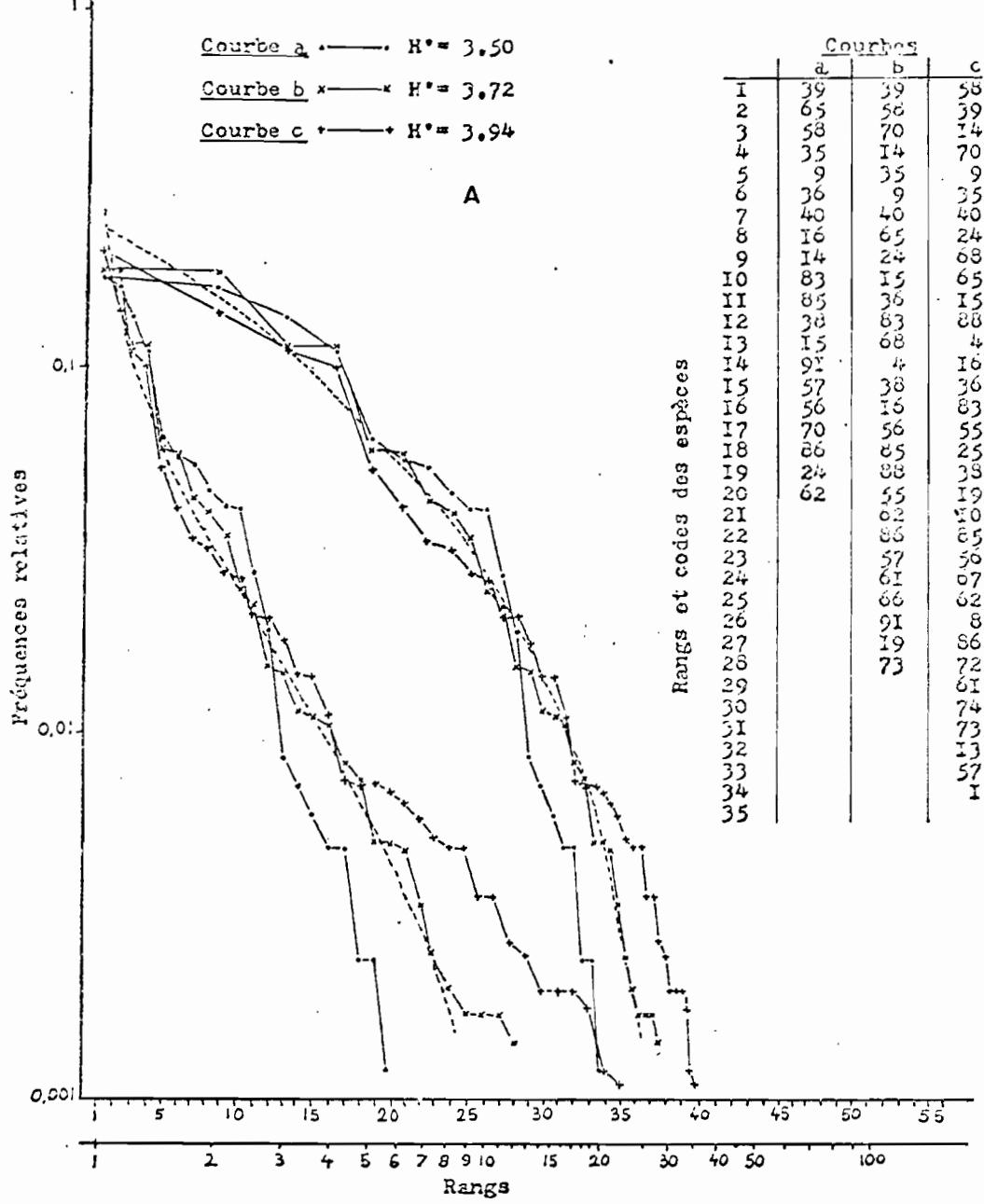
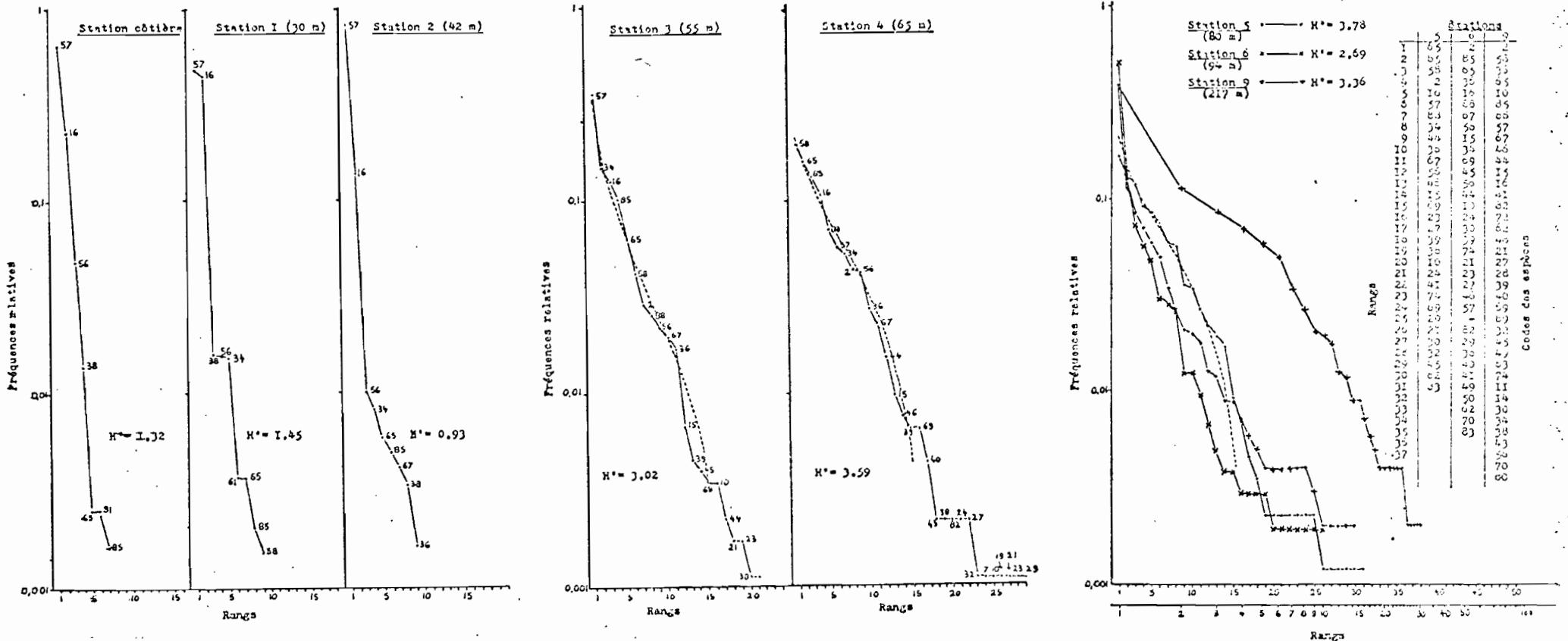


Fig. 4.18 : diagrammes rang-fréquence des peuplements de la radiale de Pointe-Noire en G.S.C. (radiale 1 du 13/05/74).
 Regroupement des observations. A : courbe a : station côtière ; courbe b : station côtière, 1 et 2 (en tirets loi de PRESTON) ; courbe c : station côtière à station 5. B : courbe a : station côtière à station 7 ; courbe b : station côtière à station 11.



4.19. : Diagrammes rang-fréquence des peuplements de la radiale de Pointe Noire en fin de G.S.F. (radiale 7 du 27/08/74)
En tirets loi de Mc ARTHUR pour $S = 15$ (stations 4 et 5) et loi de PRESTON (station 3).

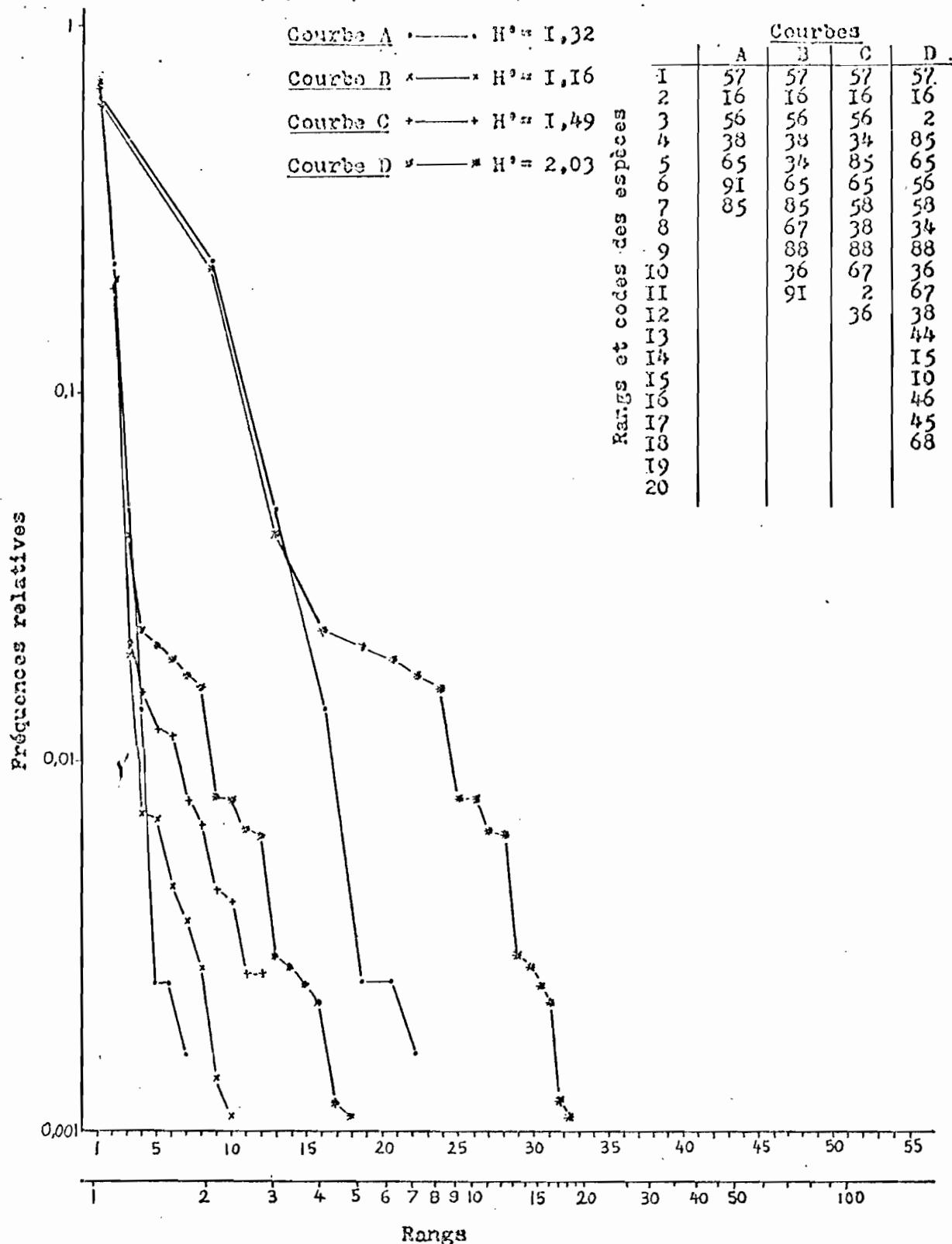


Fig. 4.20. : Diagrammes rang-fréquence des peuplements de la raidale de Pointe Noire en finde G.S.F. (radiale 7 du 27/08/74).
Regroupement des observations.

Courbe A : station côtière (échelles log et log-log)

Courbe B : station côtière et stations 1 et 2.

Courbe C : station côtière à station 4

Courbe D : station côtière à station 9 (échelles log et log-log)