

LA PRODUCTION PLANCTONIQUE : PHYTOPLANCTON ET ZOOPLANCTON

Alain DESSIER (1)

PHYTOPLANCTON

RÉSUMÉ

Dans le sud du golfe de Guinée et plus précisément sur la côte congolaise, les travaux concernant le phytoplancton et la production primaire sont peu nombreux. Les observations que nous utiliserons ici proviennent pour l'essentiel de la station côtière de Pointe-Noire (4°49,2 S-11°50,3 E).

Nous commençons par examiner quelques paramètres contrôlant le développement du phytoplancton et la production primaire. En estimant grossièrement la valeur du coefficient d'extinction par la relation avec la profondeur de disparition du disque de Secchi, la couche euphotique n'atteint, à la station côtière, une épaisseur de 17 m (profondeur à la station) qu'en Grande Saison Chaude. La couleur de l'eau constitue une caractéristique optique intéressante permettant, en particulier, l'identification des eaux fluviales provenant du fleuve Congo. Cette pellicule d'eaux dessalées, de quelques mètres d'épaisseur, peut s'étendre, à certaines périodes de l'année, jusqu'à plusieurs centaines de milles de la côte. Son rôle dans la réduction de la production primaire, par absorption de l'énergie lumineuse, doit être important.

Dans une année moyenne calculée sur 4 ans (1972-1976) l'évolution saisonnière de la teneur en phosphate minéral dissous suit de très près le cycle hydroclimatologique. On observe un premier minimum en janvier-février et un autre, moins marqué, en octobre-novembre. Les teneurs les plus fortes sont mesurées en Grande Saison Froide avec un maximum en août. La variabilité interannuelle de l'intensité des saisons froides retentit considérablement sur les teneurs en phosphates. Les upwellings, au sens large, constituent la principale source des enrichissements trophiques dans la région.

Au niveau de l'année moyenne, la teneur en chlorophylle a suivi une évolution saisonnière calquée, dans ses grandes lignes, sur celle des phosphates. On retrouve aussi la même liaison avec la variabilité interannuelle des mécanismes d'enrichissement.

Des mesures directes de production primaire ont été effectuées chaque semaine, entre 1969 et 1974. Elle atteint son maximum d'intensité en Grande Saison Froide. Une estimation de la production annuelle donne une valeur de 167 g de C.m⁻².an⁻¹.

ABSTRACT

There has been little work on the phytoplankton and primary production in the south of the Gulf of Guinea

(1) Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M.

and more precisely along the Congolese coast. Most of the observations we will use here, come from the coastal station of Pointe Noire (4°49,2 S-11,50,3 E).

We first look at a few parameters controlling the development of phytoplankton and primary production. The value of the extinction coefficient being roughly estimated by the depth of disappearance of the Secchi disc, the euphotic layer at the coastal station is only 17 m thick (depth at the station) during the Great Warm Season. The water color is an interesting optical criterion which allows, in particular, the identification of the waters coming from the Congo river. This layer of low salinity water is a few meters thick and can spread several hundred miles off the coast during certain periods of the year. Because of its absorption of light energy, it has certainly an important role in the lowering of primary production.

During an average year calculated over 4 years (1972-76) the seasonal evolution of the dissolved mineral phosphate content follows very closely the hydroclimatic cycle. There is a first minimum during january-february and a second, but lesser, minimum during october-november. The highest contents are found during the Great Cold Season with a maximum in August. The interannual variability of the cold season intensity has considerable repercussions upon phosphate contents. Upwellings, in a general meaning, are the main source of tropical enrichments in this region.

For an average year, the chlorophyll a content presents roughly the same seasonal variations as the phosphates. There is also the same relationship with the interannual variability of the enrichment mechanisms.

Direct measurements of primary production were done weekly from 1969 to 1974. The maximal intensity of primary production is reached during the Great Cold Season. The annual production is estimated at 167 g of C/m²/year.

ZOOPLANKTON

RÉSUMÉ

Plusieurs ensembles d'observations, représentant environ 1700 récoltes effectuées principalement entre 1968 et 1974, sont utilisés pour présenter un bilan des connaissances acquises sur le zooplancton (en insistant plus particulièrement sur les copépodes) au large des côtes congolaises et, de façon plus générale, entre l'équateur et 13° S sur les côtes du Gabon, du Congo et de l'Angola.

Ces ensembles comprennent :

- une série de 601 récoltes à la station côtière de Pointe-Noire (4°49,2 S-11°50,3 E) effectuées selon une fréquence quotidienne à hebdomadaire entre avril 1969 et décembre 1974 ;
- une radiale côte large, au niveau de Pointe-Noire (R.P.N.) visitée 11 fois entre mai et octobre 1974 ;
- une vingtaine de séries de pêches verticales au moyen d'un filet fermant ;
- une quinzaine de campagnes du N.O. André Nizery entre Benguela (13° S) et l'estuaire du Gabon ;
- sept campagnes du N.O. Ombango entre l'embouchure du fleuve Zaïre et l'estuaire du Gabon (de mai 1968 à août 1969).

On commence par examiner la répartition verticale des communautés de copépodes au large du Congo (au niveau des accores). En fonction des variations nyctémérales de cette répartition, quatre groupes peuvent être considérés. Ensuite sont envisagées les migrations verticales à long terme. Deux espèces, Calanoides carinatus et Eucalanus monachus, fournissent des exemples de migrations saisonnières : alternance d'une phase de reproduction dans les couches superficielles durant la saison froide, et d'une phase d'attente, en profondeur, à l'état de copépodites de stade V durant l'été austral. D'autres migrations ontogéniques probables sont citées.

La dynamique saisonnière des communautés zooplanctoniques est tout d'abord envisagée à travers celle de leur biomasse, estimée par des poids secs ou des biovolumes, à la station côtière de Pointe-Noire (récoltes quotidiennes entre octobre 1973 et octobre 1974) et sur le plateau congo-gabonais. A la station côtière, l'évolution de la biomasse reflète assez bien, dans ses grandes lignes, le cycle hydroclimatologique ; les périodes les plus riches correspondent aux deux saisons froides (Petite Saison Froide, et surtout, Grande Saison Froide). A l'échelle du plateau continental on retrouve la pauvreté des eaux chaudes suprathermoclines de l'été austral. Durant l'hiver les plus fortes biomasses sont observées principalement au niveau des accores (dominance de Calanoides carinatus et de Eucalanus monachus). La situation s'inverse lors de la transition menant, fin août, à la Petite Saison Chaude (dominance à la côte de Penilia avirostris, Temora turbinata et Centropages chierchiae).

L'examen des cycles saisonniers d'abondance des différents taxons et espèces de copépodes rencontrés à la station côtière (la période de récoltes quotidiennes étant prise comme référence) permet, en première approximation, un classement en une dizaine de groupes. L'interprétation de ces différents types de cycles est facilitée par les analyses

de l'évolution saisonnière de la répartition selon le gradient côte-large, le long de la radiale de Pointe-Noire et de la répartition géographique entre l'équateur et Benguela (13° S).

Les abondances spécifiques sont aussi soumises à des variations interannuelles reflétant celles du milieu. *Lucifer faxonii*, *Eucalanus pileatus* et *Temora turbinata* fournissent des exemples d'espèces dont les abondances saisonnières moyennes sont directement liées à l'intensité des saisons marines. L'absence complète de *Labidocera scotti* en 1972 et sa rareté en 1973 semblent devoir être la conséquence de phénomènes plus complexes.

L'approche synécologique à laquelle nous nous livrons ensuite fait appel aux analyses factorielles, seules susceptibles de permettre l'appréhension globale d'aussi vastes ensembles d'observations. Plusieurs variantes sont utilisées (analyse générale des correspondances et en composantes principales), selon la nature des données envisagées, qualitatives (présence-absence), semi-quantitatives (codage des abondances) et quantitatives. Il est aussi fait appel à une méthode de partition automatique (méthode des nuées dynamiques de Diday) dans un sous-espace issu des analyses factorielles. L'application conjuguée de ces méthodes nous conduit à l'identification et à la définition des peuplements zooplanctoniques, à la station côtière (9 classes de récoltes) et sur le plateau continental de l'Angola au Gabon (7 classes en envisageant seulement les copépodes).

L'analyse approfondie de la dynamique saisonnière des peuplements met en évidence l'intérêt présenté par le zooplancton en tant que révélateur de phénomènes hydrologiques d'appréhension parfois difficile (établissement des saisons marines, phénomènes associés aux transitions entre saisons, origine des différentes catégories d'eau qui se succèdent au cours de l'année...). Elle montre aussi la grande simplicité de structure du cycle saisonnier. Les premiers axes de l'analyse factorielle intègrent l'essentiel de l'information. Dans l'analyse de la station côtière, l'étroite liaison constatée entre le premier axe et la température montre le rôle essentiel joué par les processus de mélange entre les différentes catégories d'eau dans la genèse des peuplements observés. Le second facteur reflète l'action de l'hydroclimat sur l'éco-système à une échelle spatiotemporelle beaucoup plus grande et son interprétation nous conduit à mettre en évidence des phénomènes hydrologiques passés jusqu'alors inaperçus. Le troisième facteur rend compte de la contamination des peuplements néritiques par des taxons plus ou moins hauturiers et subsuperficiels lors des changements de masses d'eau.

Nous donnons en annexe un inventaire des représentants des principaux taxons (autres que les copépodes) dont l'étude fut confiée à divers spécialistes (chaetognathes, hétéropodes et ptéropodes, ostracodes, euphausiacés et tuniciers).

ABSTRACT

Several groups of observations, representing approximately 1700 samplings done mainly between 1968 and 1974, were used to present the state of our knowledge on zooplankton (with an emphasis on copepods) off the congolese coast and in a more general way between the equator and 13° S, along the coasts of Gabon, Congo and Angola.

These groups of observations can be divided into :

- a collection of 601 samplings from the coastal station of Pointe-Noire (4°49.2 S-11°50.3 E), collected at a frequency varying between a day and a week, from April 1969 to December 1974;
- a transect from the coast towards the high sea, at the level of Pointe-Noire, which was visited eleven times between May and October 1974;
- twenty sets of vertical fishing with a closing net;
- fifteen cruises with the R.V. *André Nizery* between Benguela (13° S) and the mouth of the Gabon river;
- seven cruises with the R.V. *Ombango* between the mouth of the Zaire river and the mouth of the Gabon river (from May 68 to August 69).

First, we look at the vertical distribution of the copepod communities off Congo. Four groups can be considered according to the nycthemeral variations of this distribution. Then we consider long term vertical migrations. Two species, *Calanoides carinatus* and *Eucalanus monachus*, are examples of seasonal migration. They alternate a reproductive phase in the upper layers during the cold season with a "waiting" phase at the stage of copepodite V in the deep layers during the austral summer. Other likely ontogenic migrations are mentioned.

The seasonal dynamics of zooplankton communities is at first considered by the seasonal variations of their biomass. This biomass is estimated by dryweight and biovolume at the coastal station of Pointe-Noire (daily samplings between October 73 and October 74) and on the Congo-gabonese shelf. At the coastal station the evolution of the biomass reflects fairly well the hydroclimatic cycle. The periods of highest biomass correspond to the two cold seasons (Little Cold Season and mainly Great Cold Season). The water at the scale of the continental shelf has the poverty of the supra-thermocline warm waters of the austral summer. During winter time the highest biomasses are found essentially along the coast (with mainly *Calanoides carinatus* and *Eucalanus monachus*). At the end of August, during the

transition towards the Little Cold Season the situation is reversed, and the main species along the coast are *Penilia avirostris*, *Temora turbinata* and *Centropages chierchiae*.

The investigation of the seasonal cycles of abundance of the various taxa and copepod species found at the coastal station (the period of daily samplings is taken as the reference) allows, as a first estimate, a classification into ten groups. The interpretation of these various types of cycles is made easier by the analysis of the seasonal variations of the distribution along a gradient coast-high sea, on the transect of Pointe-Noire. The geographic distribution between the equator and Benguela (13° S) helps also for this interpretation.

Species abundance shows also interannual variations in concordance with environmental variations. *Lucifer faxonii*, *Eucalanus pileatus* and *Temora turbinata* are examples of species which average seasonal abundance is directly linked to the intensity of the seasonal marine environmental variations. The complete absence of *Labidocera scotti* during 1972 and its scarcity during 1973 seem to be a consequence of more complicated phenomena.

The synecology approach which we undertake next, uses factorial analysis, the only method allowing an overall view of such wide data fields. Various forms of factorial analysis are used (general analysis, correspondence analysis and principal components), depending on the nature of the data. The data can be qualitative (presence-absence), semi quantitative (abundance code) or quantitative. We have also used a method of automatic partition (method of Diday) in a subspace derived from factorial analysis. The combined use of these methods leads us to identify and define zooplanktonic populations at the coastal station (9 classes of samplings) and on the continental shelf from Angola to Gabon (7 classes when taking into account only copepods).

The thorough analysis of the seasonal dynamics of populations reveals the importance of zooplankton as an indicator of hydrological phenomena which understanding is at times difficult (establishment of marine seasons, phenomena associated to seasonal transitions, origin of the various types of waters found along the year...). This analysis also demonstrates the great structure simplicity of the seasonal cycle. The first axis of factorial analysis integrates most of the information. The narrow link found between the first axis and the temperature, in the analysis of the coastal station, indicates the essential role played by the mixing processes of the various types of waters in the genesis of the observed populations. The second factor reveals the action of the hydroclimate upon the ecosystem at a far larger spatiotemporal scale. Its interpretation leads to hydrological phenomena so far unseen. The third factor shows during the mixing periods of water masses the contamination of the neritic populations by taxa from the high sea and from the upper water layers.

We give in the annex a list of species from the main taxa (other than copepods), the study of which was given to various specialists (chaetognaths, heteropods and pteropods, ostracods, euphausiaceae and tunicates).

Le plancton, qu'il soit animal ou végétal, microscopique ou macroscopique, se définit comme l'ensemble des organismes vivants susceptibles d'être entraînés par les déplacements des eaux. Cette définition extrêmement large est évidemment insuffisante pour cerner l'importance de ces organismes dans le domaine marin et appréhender le rôle fondamental du plancton dans la productivité des océans.

Le plancton végétal, ou phytoplancton, est capable, par photosynthèse chlorophyllienne, de synthétiser sa propre substance à partir de l'eau, du gaz carbonique, des sels minéraux et de l'énergie lumineuse. Le phytoplancton est donc, avec les algues benthiques fixées, à l'origine de la production en matière organique des mers et fait le lien entre le domaine minéral et le domaine vivant. Il va donc constituer dans la chaîne alimentaire marine, le niveau de productivité primaire. A l'exception des sargasses, grandes algues pélagiques, le phytoplancton est représenté par des algues microscopiques, isolées ou réunies en chaînes, appartenant à divers groupes où dominent cependant les diatomées.

Le plancton animal, ou zooplancton, est, quant à lui, extrêmement diversifié et très variable de taille, de forme, de comportement et il vit en grande partie aux dépens du phytoplancton. Il va donc constituer dans la chaîne alimentaire le niveau de production secondaire. Ce zooplancton joue un rôle capital dans le domaine marin, car il va conditionner le développement et l'importance du niveau tertiaire de production qui est représenté en majeure partie par les organismes marins exploités par l'homme.

PHYTOPLANCTON

Introduction

En dépit de son rôle déterminant comme point de départ de la production organique des mers, le phytoplancton n'a été, faute de spécialiste, l'objet que d'un nombre réduit de travaux dans la région sud du golfe de Guinée. L'existence de techniques relativement rapides d'estimation quantitative globale (dosage de la chlorophylle) a toutefois permis d'effectuer un nombre important de mesures qui n'ont été que partiellement exploitées. Ne pouvant nous livrer ici à une analyse exhaustive et approfondie de ces données nous les utiliserons cependant pour donner une vue d'ensemble du phytoplancton de la région.

Cette appréhension instantanée de la biomasse phytoplanctonique est cependant, d'un point de vue écologique, moins intéressante que la production de matière organique nouvelle. Diverses techniques ont été développées pour mesurer cette production primaire, et nous avons fait appel à l'une d'entre elles fondée sur l'assimilation, par photosynthèse, de gaz carbonique marqué par du carbone 14. De nombreux ouvrages ou articles traitent des aspects théoriques et pratiques de la mesure de la production primaire ; nous citerons ceux de Raymont (1963), Ryther (1963), Goldman (1966), Strickland (1965 et 1972), Parsons et Takahashi (1973) et Bougis (1974).

L'absence de spécialiste n'a pas permis d'envisager une approche qualitative de l'étude du phytoplancton. On peut toutefois raisonnablement supposer que les communautés phytoplanctoniques du sud du golfe de Guinée ne diffèrent pas sensiblement dans leur composition spécifique de celles décrites en Côte d'Ivoire par Reyssac (1970) et Dandonneau (1971), si ce n'est peut-être par les apports du courant de Benguélé. On peut aussi signaler les études limitées dans le temps et l'espace du phytoplancton des environs de l'île Annobon (Reyssac, 1967) ou celles des récoltes effectuées par l'Ombango au large de l'Angola (Reyssac, 1972). On trouvera, en particulier dans l'ouvrage collectif (Sournia, 1978) un exposé détaillé des problèmes théoriques et pratiques posés par ce type d'étude.

Tout comme pour le zooplancton, la station côtière a fourni l'essentiel des éléments de la description de l'évolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique et de la production primaire. La première année d'observations (1969-1970) a donné lieu à une étude par Dufour et Merle (1972). Les radiales et les sorties effectuées dans le cadre de l'étude du copépode *Calanoides carinatus* donnent un aperçu de la situation régnant plus au large, principalement en G.S.F. (1). La teneur en chlorophylle et la production primaire ont aussi été étudiées au niveau de structures hydrologiques particulières, telles le front thermohalin du cap Lopez (Dufour et Stretta, 1973), le dôme d'Angola (Gallardo, Voituriez et Dandonneau, 1974 et Dandonneau, 1977) et les systèmes équatoriaux (Dufour et Stretta, 1973). Signalons enfin l'évaluation de la teneur en chlorophylle et de la production primaire à l'échelle du golfe de Guinée par Herbland et Voituriez (1977).

La croissance du phytoplancton et les processus de la production primaire dépendent directement des paramètres de l'environnement marin. Nous en envisagerons deux : la lumière et la teneur en phosphate minéral dissous, le choix du phosphate ayant été essentiellement dicté par la relative facilité de son dosage.

1. Les paramètres du milieu influant sur la production primaire

1.1. L'ÉNERGIE LUMINEUSE À LA STATION CÔTIÈRE

La durée de l'éclairement quotidien varie très peu sous cette latitude. En moyenne, l'insolation mensuelle est deux fois moindre (65 heures au lieu de 143) entre juillet et octobre que durant le reste de l'année. L'incidence de cette variation saisonnière de l'ensoleillement sur la production primaire n'a pu être mise en évidence (Dufour et Merle, 1972).

Par suite de son absorption et de sa dispersion par les substances dissoutes et les particules en suspension, organiques ou non, la lumière se modifie, en qualité et en quantité, avec la profondeur. Les masses

(1) Rappel des abréviations :

G.S.C. = Grande Saison Chaude.
P.S.C. = Petite Saison Chaude.

G.S.F. = Grande Saison Froide.
P.S.F. = Petite Saison Froide.

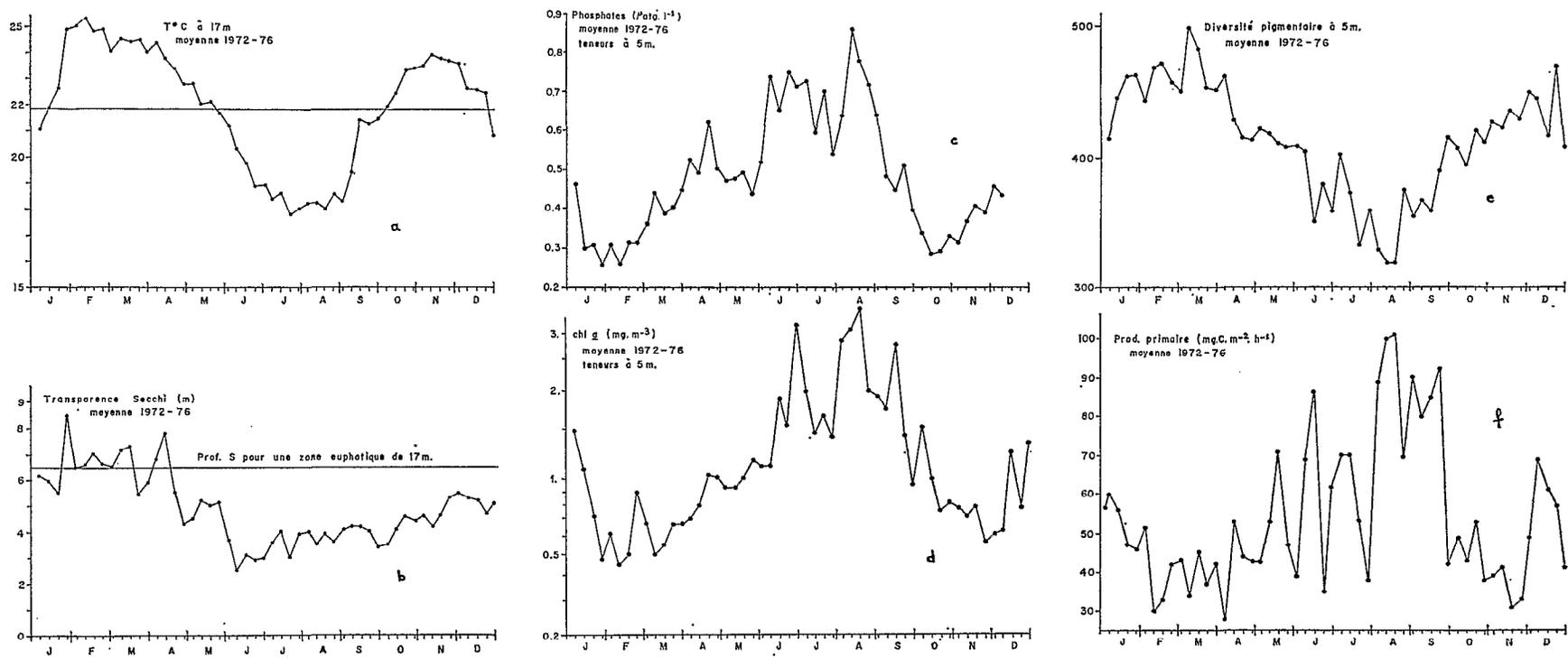


Fig. 1. — Évolution saisonnière moyenne de différents paramètres à la station côtière de Pointe-Noire (moyennes hebdomadaires pour les périodes 1972-1976 et 1969-1976 pour la production primaire) : a. Profondeur de disparition du disque de Secchi en mètres. b. Température à 17 m. c. Teneurs en phosphate minéral dissous à 5 m. d. Teneurs en chlorophylle a à 5 m. e. Diversité pigmentaire à 5 m. f. Production primaire en mg de carbone par m² et par heure (moyenne 1969-1976).

Average seasonal variations of some parameters at the coastal station of Pointe-Noire (weekly averages for 1972-1976 period and from 1969 to 1976 for primary production): a. Depth of disappearance (in m) of the Secchi disc. b. Temperature at a depth of 17 m. c. Dissolved mineral phosphate content at 5 m deep. d. Chlorophyll a content at 5 m deep. e. Pigmentary diversity at 5 m deep. f. Primary production as mg of carbon per m² per hour (1969-1976 average).

d'eau océaniques possèdent donc des propriétés optiques qui leur sont propres ; c'est ainsi que d'une manière générale les eaux du large sont plus transparentes à la lumière visible et aux radiations bleues (autour de 480 nm), tandis que dans les eaux côtières on observe une dérive vers le vert (550 nm) sous l'effet de l'atténuation provoquée par les substances dissoutes et en suspension. Chez la plupart des groupes phytoplanctoniques les diverses parties du spectre visible sont également efficaces pour la photosynthèse et ce qui importe donc essentiellement est la quantité d'énergie lumineuse disponible par unité de temps. On admet généralement que le point où la photosynthèse équilibre juste la respiration algale (*point de compensation*) correspond approximativement au niveau où l'on trouve 1 % de l'intensité lumineuse incidente en surface. La couche comprise entre ce point et la surface constitue la couche euphotique. Son épaisseur peut être mesurée par des techniques variées discutées, en particulier, dans les ouvrages de Jerlov (1968) et Jerlov et Steemann-Nielsen (1974). La proportion d'énergie lumineuse absorbée par les algues phytoplanctoniques dépend de l'épaisseur de cette couche euphotique : si celle-ci est de 10 m environ, 56 % de l'énergie lumineuse est absorbée contre seulement 1 % dans le cas où elle atteint une centaine de mètres (Lorenzen, 1976). A la station côtière, cette épaisseur a tout d'abord été calculée grossièrement à partir de la profondeur S de disparition du disque de Secchi. On en déduit le *coefficient d'extinction* k par la formule $k = 1,7/S$ qui permet de calculer l'intensité lumineuse I_d à la profondeur d par la relation $I_d = I_0 \cdot e^{-kd}$ avec I_0 = intensité incidente en surface. Nous donnons (fig. 1 b) la courbe moyenne de S pour la période 1972-76. Pour que la couche euphotique puisse atteindre une épaisseur de 17 m (profondeur à la station) il faut donc, d'après ce qui précède, que S soit égale à environ 6,5 m. On voit sur la figure 1 a que cette valeur n'est, en moyenne, observée qu'en G.S.C. Il s'agit là d'une estimation très grossière où l'on suppose que le coefficient d'extinction reste constant sur toute la couche, ce qui n'est certainement pas le cas, car, d'une part, on observe fréquemment dans la couche superficielle des eaux dessalées plus ou moins turbides et colorées, d'origine fluviale, et d'autre part, la houle peut être suffisamment forte pour provoquer la mise en suspension de particules à proximité du fond. Le photomètre sous-marin utilisé à partir de 1971 permet une mesure directe plus précise de l'épaisseur de la couche euphotique.

La couleur peut constituer aussi une caractéristique optique très intéressante des eaux côtières. Elle a été estimée par comparaison avec l'échelle colorimétrique Forel-Uhl. La coloration brunâtre des eaux du fleuve Congo permet aisément leur identification tant à la côte qu'au large. Cette

pellicule d'eaux colorées dessalées de quelques mètres d'épaisseur recouvre à certaines époques de l'année une aire océanique très étendue, jusqu'à plusieurs centaines de milles de la côte ; elle provoque une forte diminution de la transmission lumineuse vers les couches sous-jacentes et réduit l'intensité de la production primaire (Cadée, 1978). L'apparition à la station côtière de ces eaux du Congo garde un caractère toujours temporaire.

La couleur d'une masse d'eau et sa transparence sont enfin, dans une certaine mesure, liées à sa productivité. C'est ainsi que les eaux les plus bleues, relativement, s'observent en G.S.C. (indice voisin de 7) tandis qu'en G.S.F. l'indice colorimétrique atteint ses valeurs les plus élevées, si on ne tient pas compte des eaux d'origine fluviale. C'est le cas particulièrement en juin et août-septembre ; on observe en effet parfois des eaux moins colorées vers le milieu de la saison (en juillet 1972 et 1974, par exemple) que l'on peut relier à une diminution de la teneur en chlorophylle (voir plus loin) durant cette période.

1.2. LE PHOSPHATE MINÉRAL DISSOUS À LA STATION CÔTIÈRE

Comme nous l'avons dit précédemment parmi les sels minéraux indispensables à la croissance du phytoplancton, seul le phosphate minéral dissous a été dosé et on peut le considérer comme un indicateur grossier des variations des autres éléments. La concentration du milieu en phosphore au-dessous de laquelle le taux de croissance commence à baisser peut varier du simple au double selon les espèces (0,25 à 0,55 $\mu\text{atg. l}^{-1}$; Bougis, 1974). Riley (1963) admet que la production primaire dépend linéairement de la concentration en phosphate lorsque celle-ci est inférieure à 0,4 $\mu\text{atg. l}^{-1}$. On voit sur la courbe de la figure 1 c que des concentrations inférieures à cette valeur ne sont, en moyenne, observées qu'au cœur des saisons chaudes (P.S.C. et G.S.C.). La silice entrant dans la constitution de l'enveloppe des diatomées pourrait en fait être davantage un facteur limitant dans la croissance du phytoplancton.

1.2.1. Variations saisonnières

Une année moyenne (1972-1976) a été calculée sur une base hebdomadaire à partir des 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 de l'ordre de 0,94 (pour 294 couples de valeurs en 1974).

Après le minimum du début de G.S.C., en janvier-février, les teneurs augmentent tout d'abord régulièrement, en même temps que se refroidissent peu à

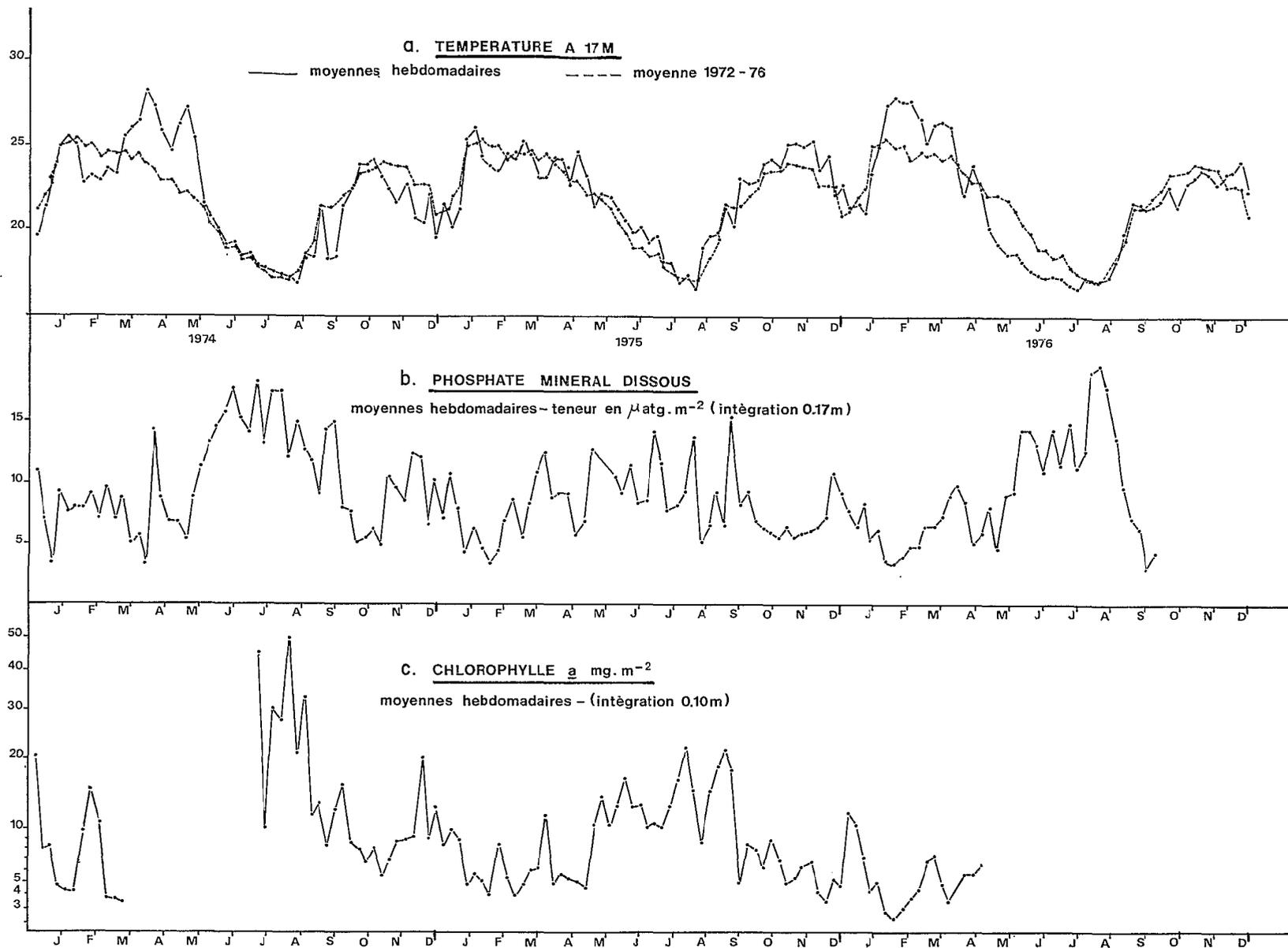


Fig. 2. — Évolution saisonnière de différents paramètres à la station côtière (moyennes hebdomadaires entre janvier 1974 et mai 1976) : a. Température à 17 m (en pointillés température moyenne pour la période 1972-1976 inclus). b. Teneur en phosphate minéral dissous sous un mètre carré. c. Teneur en chlorophylle a sous un mètre carré. Seasonal evolution of various parameters of the coastal station (weekly averages between January 1974 and May 1976) : a. Temperature at 17 m deep (the average temperature for the 1972-1976 included is given by the dotted line). b. Dissolved mineral phosphate content below a square meter. c. Chlorophyll a content below a square meter.

peu les eaux, puis, brutalement, en début de G.S.F. C'est pendant cette saison que les concentrations sont les plus élevées de l'année. On observe toutefois un léger fléchissement en juillet, avant le maximum d'août. Ce caractère bimodal de l'évolution hivernale ne se retrouve pas chez la température et peut s'interpréter comme une conséquence de l'affaiblissement de la situation d'upwelling en juillet. Notons que ce fléchissement de la teneur en phosphate au milieu de la G.S.F. apparaît mal dans les années individuelles, en 1974, 1975 et 1976 par exemple (fig. 2 b). Un second minimum se produit en P.S.C. (octobre-novembre). Il correspond au retour des eaux estivales pauvres (eaux guinéennes). Une seconde période de valeurs élevées, en décembre-janvier, signale la P.S.F.

La série des moyennes hebdomadaires de la teneur par m² de la colonne d'eau (calculées à partir des mesures aux quatre immersions 0, 5, 10 et 17 m) fait apparaître une grande variabilité interannuelle en liaison avec celle du cycle hydroclimatologique, reflétée par la température à 17 m. On voit que pendant les trois années représentées sur la figure 2 b les plus faibles concentrations sont observées en février 1976, pendant une G.S.C. sensiblement mieux marquée que la moyenne 1972-1976 prise comme référence. Mais c'est la variabilité de l'intensité des saisons froides (P.S.F. et surtout G.S.F.) qui retentit peut-être le plus sur les teneurs en phosphate. Durant la G.S.F. 1975, moins forte et plus brève que la moyenne 1972-76, les concentrations en phosphate furent presque toujours inférieures à celles enregistrées à la même époque de l'année en 1974 et 1976. On observe le même phénomène au niveau des P.S.F. 1974-75 et 1975-76. Remarquons que durant la première moitié de la G.S.F. 1976, où le refroidissement fut à la fois précoce et très fort, les teneurs sont restées plus faibles que pendant la G.S.F. 1974,

pourtant nettement moins intense. Ce phénomène peut être rapproché de l'absence à peu près complète en mai-juin 1976 d'eaux à salinité supérieure à 35,80 ‰, typiques de la transition G.S.C.-G.S.F.

La comparaison des courbes des figures 2 a et 2 b atteste donc de manière évidente que la richesse en phosphate par unité de surface est directement liée à la température de l'eau, c'est-à-dire que les upwellings, au sens large, constituent la principale source des enrichissements trophiques sur la côte congolaise. Les eaux continentales et les apports terrigènes ne semblent donc jouer qu'un rôle très limité et à caractère local. Au niveau de l'embouchure du fleuve Congo, Bennekoum Van et al. (1978) constatent que les teneurs en phosphate décroissent quand la salinité dépasse 25 ‰.

1.2.2. Teneur moyenne des différentes catégories d'eau

Le cycle de l'hydroclimat, résultant essentiellement sur la côte congolaise d'une succession de masses et catégories d'eaux, il convient d'examiner la richesse de ces eaux en phosphate. Nous prendrons comme référence les mesures à 17 m, immersion la 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 par catégorie d'eau (tabl. I) vont d'ailleurs en décroissant vers la surface. Les eaux guinéennes les plus dessalées et les plus chaudes apparaissent comme les plus pauvres avec 0,25 µatg.l⁻¹. Elles ne sont observées qu'occasionnellement et uniquement en G.S.C. (dans moins de 1 % des observations réalisées entre 1972 et 1976). La couche isotherme de quelques dizaines de mètres, limitée à sa base par une thermocline bien marquée que ces eaux forment plus au large, constitue un système à peu près fermé où les processus de régénération doivent être la source principale des sels

TABLEAU I
Teneurs moyennes en phosphates des différentes catégories d'eau

TABLE I
Average phosphate contents in the different water masses

CATÉGORIES D'EAU	n	\bar{m} µ atg. l ⁻¹	S
Eaux guinéennes (1) T > 27°C — S < 33‰ (17 m).....	15	0,25	0,14
Eaux guinéennes (2) T > 26°C — 33‰ < S < 35‰.....	96	0,38	0,25
Eaux guinéennes (3) 24 < T < 26°C — 33‰ < S < 35‰.....	124	0,40	0,18
Eaux équatoriales T > 24°C — S > 35‰.....	67	0,53	0,23
Eaux de la thermocline 18 < T < 24°C — S < 35,75‰.....	368	0,62	0,31
Eaux subtropicales 18 < T < 24°C — S > 35,75‰.....	230	0,81	0,34
Eaux benguéléennes T < 18°C — S > 35,60 — 35,75‰.....	165	0,95	0,40
Eaux de transition G.S.F. - P.S.C.....	158	0,71	0,39
Eaux superficielles (5 m) dessalées (saisons chaudes).....	25	0,23	0,26

minéraux dissous. Les eaux guinéennes dont la salinité est comprise entre 33 et 35 ‰, et qui sont rencontrées à la fois en G.S.C. et en P.S.C. (pour une température comprise entre 24 et 26°) sont sensiblement plus riches (0,38 $\mu\text{atg.l}^{-1}$). C'est évidemment dans les eaux de G.S.F. que sont observées les plus fortes concentrations, dans les eaux subtropicales du début (0,81 $\mu\text{atg.l}^{-1}$) et, surtout, dans les eaux benguéléennes, plus ou moins issues de l'Eau Centrale de l'Atlantique sud, de la seconde moitié de la saison (0,95 $\mu\text{atg.l}^{-1}$). Les eaux d'une température inférieure à 24° que l'on trouve en P.S.F. et lors des refroidissements temporaires de G.S.C. sont, quant à elles, moyennement riches (0,62 $\mu\text{atg.l}^{-1}$), légèrement plus que les eaux dites équatoriales (0,53 $\mu\text{atg.l}^{-1}$). Fin août, septembre et début octobre, on observe une richesse intermédiaire (0,71 $\mu\text{atg.l}^{-1}$) entre celle des eaux benguéléennes de fin de G.S.F. et celle de P.S.C. : ceci laisse supposer que ces eaux de la transition résultent d'un mélange des deux catégories d'eaux.

Les eaux les plus dessalées de surface (S ‰ < 30 ‰) ont des teneurs qui restent du même ordre que celles des eaux guinéennes attestant le faible rôle joué par les apports terrigènes dans l'enrichissement en phosphate des eaux côtières.

2. La biomasse phytoplanctonique

Le dosage des pigments, et plus particulièrement de la chlorophylle, donne une estimation relativement rapide de la biomasse phytoplanctonique ou, tout au moins, en fournit un index suffisamment représentatif. Nous n'envisagerons ici que la chlorophylle *a* dont la concentration varie, pour une même biomasse de phytoplancton, selon les espèces, leur âge, leur état physiologique et avec le milieu ; nous ne pouvons donc espérer obtenir par cette mesure qu'une indication de la biomasse.

2.1. DOSAGE DE LA CHLOROPHYLLE *a*

Deux méthodes ont été utilisées. Tout d'abord, celle de Richards et Thomson (1952), modifiée par Greitz et Richard (1955), jusqu'en 1975. Un extrait acétonique de plancton obtenu par filtration d'un échantillon d'eau de mer de 1 à 2 litres sur filtre Millipore (pores de 0,45 μ) présente deux pics d'absorption, l'un à 400-500 nm et l'autre vers 650 nm. Ce dernier qui est dû uniquement aux chlorophylles est utilisé pour les déterminations. Les mesures sont effectuées au spectrophotomètre à trois longueurs d'onde différentes, 665, 645 et 630 nm, avec une correction de turbidité obtenue en retranchant à chaque fois la densité optique à 750 nm. Les quantités de chacune des chlorophylles *a*, *b*, *c*, sont calculées à l'aide des formules préconisées par le groupe de travail international de l'Unesco (Anonyme

1966). La précision est, d'après Strickland et Parsons (1968) pour la chlorophylle *a* de $\pm 5\%$ au niveau de 1 mg/m³.

A partir de 1975, une autre méthode fondée non plus sur l'absorption de la lumière par la chlorophylle mais sur la fluorescence de cette dernière a été utilisée (cf. Neveux, 1976). Excitée par de l'énergie lumineuse de 430 nm de longueur d'onde, une solution acétonique de chlorophylle émet en effet à 670 nm. Avec des fluorimètres extrêmement sensibles, il est devenu possible d'utiliser cette propriété pour le dosage de la chlorophylle. A côté de la chlorophylle active, on trouve une forme de dégradation, la phéophytine, dont le spectre n'est que très légèrement décalé et qui interfère donc avec la chlorophylle dans les mesures. La transformation en phéophytine est due à une acidification de la chlorophylle qui se produit en particulier dans les pelotes fécales rejetées en grande quantité par les copépodes herbivores : on peut donc effectuer une correction en mesurant la fluorescence avant et après acidification.

2.2. VARIATIONS SAISONNIÈRES À LA STATION CÔTIÈRE

Au niveau d'une année moyenne calculée sur cinq ans (1972-76), les teneurs hebdomadaires, à 5 m, en chlorophylle *a*, fluctuent selon un rythme saisonnier calqué, dans ses grandes lignes, sur celui des phosphates (fig. 1 d) : deux minimums en début de G.S.C. (janvier-février) et en P.S.C. (octobre-novembre), légèrement plus tardifs que pour les phosphates, séparent les saisons froides riches (P.S.F. et, surtout, G.S.F.). On retrouve aussi vers le milieu de la G.S.F. (juillet) un léger fléchissement des teneurs, avant le maximum absolu du mois d'août.

Tout comme pour les phosphates, la grande variabilité interannuelle du cycle hydroclimatologique se répercute sur les teneurs saisonnières des eaux en chlorophylle *a*. Celles-ci apparaissent directement liées à l'intensité des saisons marines ; c'est ainsi que durant la G.S.F. 1975, les teneurs maximales dans la couche 0-10 m sont plus de deux fois plus faibles que celles de la G.S.F. 1974. La comparaison des P.S.F. 1974-75 et 1975-76 et des G.S.C. 1975-1976 fournit aussi une autre illustration de cette variabilité liée à l'intensité des mécanismes d'enrichissement, reflétés par la température à 17 m (fig. 2 c).

Cette évolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique va de pair avec une évolution structurale des communautés. Les indices de diversité permettent de caractériser globalement cette structure et renseignent sur la maturité des communautés. Leur calcul exige une analyse systématique détaillée pigmentaire introduite par Margalef (1961), (voir aussi : Margalef, 1968 et Bougis, 1974) beaucoup plus facile à estimer. Elle s'appuie sur le fait que dans les communautés jeunes, en croissance rapide,

il existe une proportion relativement élevée de chlorophylle *a*, tandis que dans les communautés très mûres la composition des pigments est plus complexe, avec une proportion élevée de caroténoïdes. Cette diversité pigmentaire s'obtient en calculant le rapport des densités optiques à 430 et 665 nm (D_{430}/D_{665}). Nous donnons son évolution moyenne à 5 m pour la période 1972-76 (fig. 1 c). Les communautés les plus « matures » sont rencontrées en G.S.C. ; à partir d'avril leur « rajeunissement » est concomitant de la poussée hivernale. Il est maximum en août. La faible remontée de l'indice en juillet peut être le signe d'un certain vieillissement de l'écosystème que nous avons décelé, par ailleurs, chez les communautés zooplanctoniques (cf. *infra*).

2.3. VARIATIONS SAISONNIÈRES SUR LE PLATEAU CONTINENTAL

Vingt-deux radiales, de 4 à 17 stations, ont été effectuées de la côte vers le large, entre janvier 1973 et décembre 1975, avec des dosages de chlorophylle dans la couche euphotique. Elles ne couvrent qu'imparfaitement les saisons marines, particulièrement la G.S.F. La grande variabilité spatiale constatée par ailleurs à l'échelle d'un quadrillage (voir plus loin) dans les mesures de chlorophylle *a* nous a fait renoncer à utiliser ici ces données pour décrire une évolution saisonnière.

Dans le cadre du programme d'étude du copépode *Calanoides carinatus*, nous disposons, durant la G.S.F. et une partie de la P.S.C. 1976, d'une série de 16 quadrillages de 20 stations espacées chacune de 5 milles, nous fournissant une image moyenne de la teneur en chlorophylle *a* de la couche euphotique dans une aire d'environ 300 milles carrés (Petit, 1977). Comme nous le disions précédemment, ces quadrillages mettent en évidence une très grande variabilité spatiale de la teneur en chlorophylle et on peut noter la relation classique entre la moyenne et la variance des mesures.

On retrouve assez bien au cours de la G.S.F. 1976 l'évolution décrite à la station côtière : fortes biomasses en juin, esquisse d'une diminution en juillet (visible, bien que nous ne disposions que de deux points dont l'un relatif à une moyenne calculée sur une radiale de 6 stations) et remontée en août avant la chute de septembre (fig. 3). Nous avons aussi porté l'immersion moyenne de l'isotherme 16° dans chaque quadrillage. En juin la remontée, d'abord rapide puis se ralentissant sensiblement à la fin du mois et en juillet, est le signe d'une évolution du milieu où des mouvements verticaux assurent un enrichissement engendrant la poussée phytoplanctonique dans les couches superficielles. Le phénomène semble se ralentir en juillet. En août, l'isotherme 16° reste entre 30 et 40 m de profondeur et les eaux que l'on rencontre alors ont vraisemblablement une tout

autre origine que celles du début de la saison. Dès la fin du mois et en septembre, la descente de l'isotherme 16° est à relier au renouvellement des eaux marquant la fin de la G.S.F. et la transition conduisant à la P.S.C.

2.4. CONCLUSIONS

Dans la description succincte que nous venons de donner des fluctuations saisonnières de la teneur en chlorophylle *a* des eaux congolaises, ressort le rôle fondamental joué par les processus d'enrichissement en sels nutritifs. Si l'on tente d'avancer dans la compréhension des relations entre variables, on ne peut se limiter à l'étude d'effets instantanés. Par exemple, l'apparition à la station côtière d'une eau riche en phosphate favorise une photosynthèse accrue qui, par accumulation, amènera à terme une augmentation de la biomasse (et donc de la teneur en chlorophylle). Cependant, par suite du renouvellement permanent des eaux, les aspects spatiaux et temporels des phénomènes ne peuvent être dissociés. Laurec (1979) a ainsi examiné les aspects théoriques posés par une analyse fine des structures spatio-temporelles et utilise les observations de la station côtière de Pointe-Noire pour illustrer les techniques mathématiques d'analyse des séries temporelles. L'auteur a limité son étude aux variations fines, à l'exclusion des macrophénomènes dont il vient d'être question. Il est exclu que nous exposions les résultats, d'ailleurs partiels (puisque l'auteur n'a considéré que la température à 4 niveaux et la chlorophylle à 2), qui furent obtenus ; leur interprétation n'a été qu'esquissée et requerrait d'autres observations et la collaboration de spécialistes de diverses disciplines. Il est cependant probable que la série temporelle constituée par les stations quotidiennes de la station côtière, complétée par les séries effectuées en d'autres points (point F du port, plateformes pétrolières, etc.) constituerait un matériel particulièrement adapté à une étude de ce type, rendue possible en utilisant les outils mathématiques mis au point par Laurec (1979).

3. La production primaire

A la station côtière les mesures directes de production primaire ont été effectuées selon un rythme hebdomadaire de mai 1969 à décembre 1976. La méthodologie est exposée par Dufour et Merle (1972). Nous avons résumé le cycle annuel en une année moyenne 1969-1976 (fig. 1 f) des valeurs hebdomadaires exprimées en $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ après intégration sur toute la couche. L'évolution saisonnière de la production rappelle évidemment beaucoup celle de la teneur en chlorophylle. La productivité moyenne maximale est observée en août mais l'amplitude des

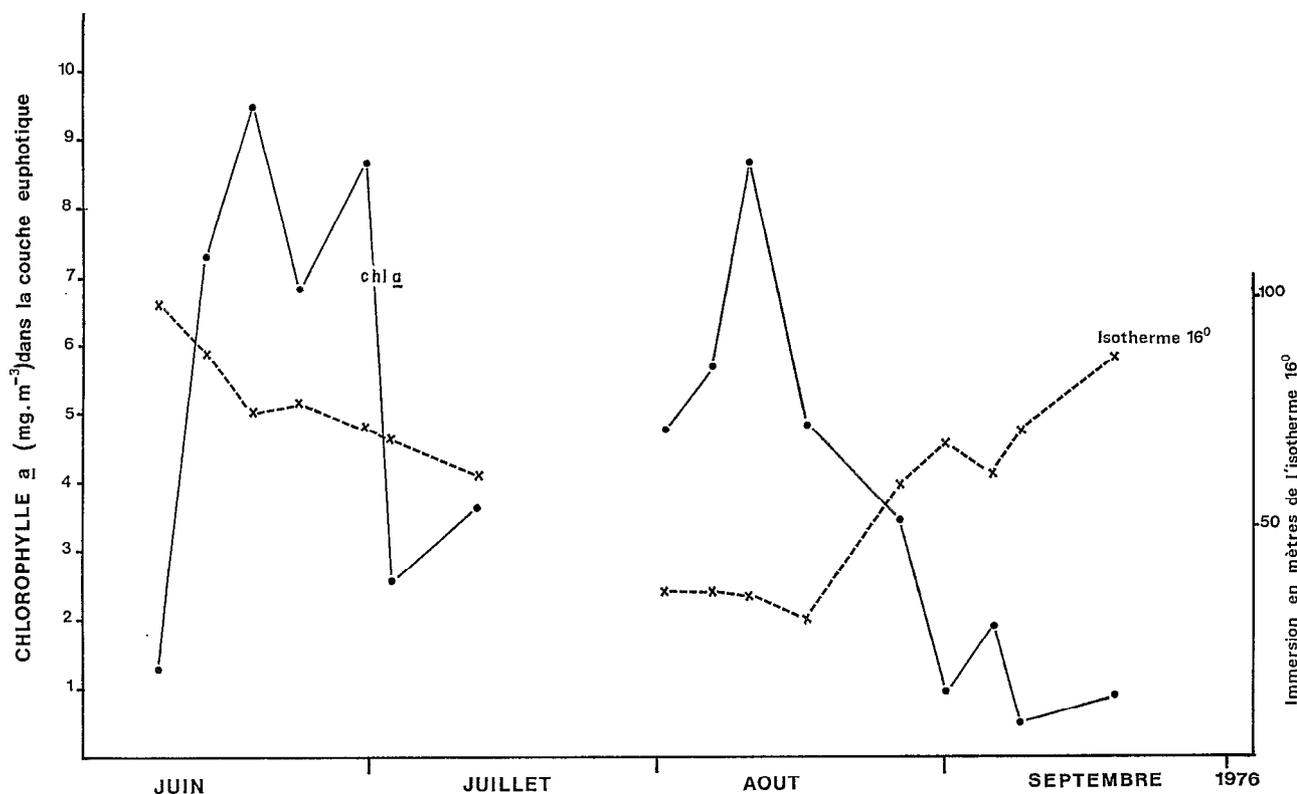


Fig. 3. — Évolution durant la G.S.F. 1976 de la teneur en chlorophylle *a*, moyenne par m³ dans la couche euphotique et de l'immersion en mètres de l'isotherme 16°C au niveau des accores (d'après Petit, 1977).

Evolution during the 1976 G.S.F. of the chlorophyll *a* content (average per m³ in the euphotic layer) and of the submersion (in meters) of the 16° C isotherm along the coast (Petit, 1977).

fluctuations des valeurs atteste la grande variabilité des mesures ; la plus forte production a été mesurée le 28 août 1969 avec 325 mg C.m⁻².h⁻¹.

L'intensité de l'assimilation aux différents niveaux de mesure est directement liée à la pénétration de l'énergie lumineuse. Elle est maximale et très élevée dans les deux ou trois premiers mètres en G.S.F. et diminue ensuite très rapidement par suite de la forte turbidité. Dans les eaux guinéennes relativement transparentes, typiques de la G.S.C., elle reste au contraire faible à tous les niveaux, avec parfois un maximum de subsurface pouvant être interprété comme la conséquence de l'effet inhibiteur d'un trop fort éclairage en surface.

La liaison entre la production primaire et la biomasse phytoplanctonique exprimée par la teneur en chlorophylle, est analysée par Dufour et Merle (1972) pour la première année de mesure. Pour toute la zone euphotique, les corrélations sont très significatives au niveau annuel et durant la G.S.F., mais non durant les saisons chaudes. En revanche, les

corrélations effectuées aux différents niveaux de pénétration de la lumière de surface sont nettement meilleures. La considération des rapports production/teneur en chlorophylle *a* permet de comparer les productivités en les dégageant de leur liaison à la biomasse qui, nous venons de voir, est presque toujours significative. Ce rapport est plus élevé en G.S.F. qu'en saison chaude, ce qui implique des taux de renouvellement plus élevés en période hivernale, pouvant être rapprochés de la maturité moindre des communautés.

Une estimation de la production annuelle nette a été tentée par Dufour et Merle (1972) pour la période mai 1969-avril 1970. En appliquant la même procédure de calcul aux observations moyennes nous obtenons une production annuelle de 153 g de C.m⁻².an⁻¹, valeur légèrement supérieure à celle trouvée pour la première année (148 g de C.m⁻²). Remarquons que si nous ne tenons pas compte des années 1975 et 1976 (les valeurs trouvées cette dernière année paraissent anormalement faibles et par suite sus-

pectes) nous obtenons une production de 167 g de C. Dandonneau (1973) chiffre à 169 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ la productivité primaire moyenne à la station côtière d'Abidjan.

4. Conclusion

L'exploitation des données concernant le phytoplancton et la production primaire dans la région congolaise n'a été qu'ébauchée. Nous n'avons pas, en particulier, examiné les observations effectuées sur la radiale de Pointe-Noire entre 1973 et 1974 (Radiales Productivité), susceptibles de donner, en

dépôt de la grande variabilité spatio-temporelle des mesures, un aperçu des évolutions saisonnières au niveau du plateau et des accores. Ces données restent disponibles et leur étude pourrait aussi contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes reliant l'hydrodynamisme à la production biologique dans la région.

L'absence de toute étude qualitative du phytoplancton constitue une lacune qui mériterait d'être comblée. Une telle étude pourrait contribuer à préciser l'interprétation du cycle saisonnier des peuplements de copépodes à la station côtière et sur la radiale de Pointe-Noire (au niveau des relations trophiques zooplancton-phytoplancton).

ZOOPLANCTON

Introduction

L'étude du zooplancton peut être envisagée de plusieurs points de vue, constituant autant d'étapes dans l'analyse du fonctionnement d'un écosystème pélagique. D'une certaine manière, ces diverses approches sont dictées par les moyens d'investigation disponibles à une époque et en un lieu donnés. On peut ainsi considérer que l'on s'est surtout livré, jusqu'à présent, à une *approche structurelle* où sont envisagés les constituants de l'écosystème, leur nature leur abondance, leur distribution, dans l'espace ou le temps, par opposition à une *approche fonctionnelle* considérant la dynamique du comportement et du développement du système (ou de sous-systèmes sélectionnés). C'est ainsi que les premiers travaux sur le zooplancton, menés dès la fin du XIX^e siècle, à la faveur des grandes expéditions océanographiques, portèrent essentiellement sur la taxonomie des groupes zoologiques principaux, en tout premier lieu les crustacés, groupe certainement le mieux représenté dans le monde pélagique. En 1894, Scott publie une étude systématique des entomostracés du golfe de Guinée où sont décrites quelques espèces nouvelles de copépodes. Il faut ensuite attendre les expéditions du Meteor (1925-1927) et celle de l'Atlantide (1945-1946) pour que soient visitées quelques stations proches de la côte atlantique africaine au sud de l'équateur. Malgré le nombre relativement réduit de ces stations, la continuité spatiale du domaine pélagique fait qu'on retrouve dans pratiquement tout l'Atlantique intertropical une faune à peu près identique, rendant utilisable tous les travaux effectués entre la Mauritanie et le sud de l'Angola. Ces deux latitudes constituent les limites approximatives de la province faunistique tropicale dans la partie est de l'Atlantique, certaines des espèces (le copépode *Calanoides carinatus*, par exemple) assurant une certaine continuité entre les faunes tempérées de l'hémisphère nord et celles de l'hémisphère sud.

Dans les années 50 et 60, les études planctoniques prennent un caractère plus régional, tandis que dans une seconde phase sont envisagées les variations quantitatives, géographiques et saisonnières, des principales populations. Citons les études descriptives de cycles annuels, portant sur le zooplancton en général ou exclusivement les copépodes, de Seguin (1966) à Dakar, Bainbridge (1960) en Sierra

Leone, Binet, Gaborit et Roux (1972) en Côte d'Ivoire, Neto et De Paiva (1966) à Baía Farta en Angola, Unteruberbacher (1964) et Stander et De Decker (1969) en Namibie et en Afrique du Sud. On trouvera une synthèse partielle dans Bainbridge (1972) et une synthèse générale de ces travaux dans Thiriot (1977).

Dans la région congolaise, les études sur le zooplancton ont été limitées presque exclusivement à certaines catégories dimensionnelles imposées par les engins de capture utilisés, mais résultant aussi de la localisation des stations et des récoltes. Pour reprendre la terminologie donnée par Bougis (1974) les organismes que nous envisagerons appartiennent dans leur grande majorité au « *petit mésoplancton* » (largeur moyenne supérieure à 200 μ et taille inférieure à 10 mm) et ont généralement été capturés dans la couche superficielle (entre 0 et 50 à 100 m de profondeur) ; ils sont pour cela qualifiés d'*épiphanctoniques*. Nous examinerons cependant succinctement la répartition verticale des populations de copépodes.

Une autre distinction, fondée sur une caractéristique biologique essentielle du zooplancton, sépare l'*holoplancton* qui comprend les organismes appartenant durant tout leur cycle vital au monde planctonique, du *méropoplancton* dont les représentants ne sont planctoniques que durant une partie de ce cycle. Il ne sera guère question ici de cette dernière catégorie si ce n'est à travers quelques taxons particuliers, larves de crustacés décapodes ou larves actinotroques, par exemple. La plupart des espèces d'intérêt économique (mollusques et poissons téléostéens) possède des stades larvaires planctoniques et des études plus ou moins approfondies ont pu leur être consacrées (Dessier et Pianet, 1971 ; Samba, 1974 ; Richards, 1969 ; Cayré, 1976 ; Caverivière *et al.*, 1976). Les principaux résultats en seront exposés, en même temps que la biologie des producteurs tertiaires, dans la deuxième partie.

Un travail très important d'un point de vue fondamental (Blache, 1977), doit être mentionné en outre ici : il concerne les larves dites leptocéphales des poissons anguilliformes (congres, murènes, etc.) du sud du golfe de Guinée. Ces larves, dont les problèmes d'identification complexes, constituent le thème principal du travail ont une croissance lente,

s'étalant, selon les espèces, sur une période de 4 à 12 mois. L'analyse de la distribution géographique ne paraît dépendre que de deux facteurs : localisation des adultes et action des courants superficiels, les conditions hydrologiques du milieu intervenant très peu. Cette forte soumission à la circulation marine, accrue par leur longue appartenance au monde planctonique, fait de ces larves un intéressant matériel d'études biogéographiques.

La grande diversité de l'holoplancton nous a obligé à accorder davantage d'attention à un groupe précis. Notre choix s'est porté sur les copépodes, taxon généralement le mieux représenté, tant par le nombre des espèces que par celui des individus. Nous n'avons pas pour autant négligé les autres taxons, mais les avons, le plus souvent, envisagés globalement, parfois jusqu'au niveau spécifique quand leur importance le justifiait (Cladocères, genre *Lucifer*). Nous donnons en annexe un inventaire faunistique aussi complet que possible.

Les campagnes du N.O. Ombango, de la baie de Biafra à l'Angola, furent mises à profit pour constituer des collections d'organismes dont l'étude, confiée à divers spécialistes, permit de compléter la description de la faune planctonique tout en fournissant des informations sur la biogéographie des espèces. Furent ainsi étudiés, plus ou moins complètement, les méduses (plus précisément une famille de scyphoméduses, les *Atollidae*) par Repelin (1962, 1964, 1965 et 1966), les annélides polychètes pélagiques par Rullier (1965), les chaetognathes par Ducret (1962, 1965), les ostracodes par Poulsen (1969), les mollusques pélagiques (ptéropodes, hétéropodes) par Frontier (1968) et les tuniciers (salpes et pyrosomes) par Godeaux et Goffinet (1968) et Godeaux (1969). L'aspect saisonnier des variations du zooplancton ne fut abordé à Pointe-Noire qu'en 1967 grâce à une série de radiales côte-océan. Ce premier suivi, axé principalement sur les copépodes, a fourni une description succincte de l'évolution saisonnière, qualitative et quantitative, du zooplancton au-dessus du plateau continental et au niveau des accores (Binet, 1970 ; Binet et Dessier, 1971 ; Binet, Dessier, Gaborit et Roux, 1972 ; Binet et Dessier, 1972). Il faut surtout retenir de cette étude un premier inventaire faunistique des copépodes, ainsi qu'une tentative de caractérisation des communautés où transparissent surtout les oppositions saison chaude-saison froide et milieu néritique-milieu océanique. La maille temporelle des radiales, au mieux mensuelle, fut cependant insuffisante pour permettre de suivre l'effet sur les peuplements d'une évolution rapide du milieu, lors des transitions inter-saisonnières, durant les petites saisons ou à l'intérieur d'une même saison (Grande Saison Froide par exemple). L'importance de certaines espèces de copépodes, largement dominantes dans les communautés néritiques, ne peut

être reconnue faute d'engin de pêche adapté à leur capture. Nous utiliserons cependant cet ensemble de récoltes à propos de l'inventaire des euphausiacés (cf. annexe).

De mai 1968 à juillet 1969 eurent lieu, dans le cadre du Projet F.A.O. de développement de la pêche pélagique côtière, UNDP/SF/217 CON (B), sept campagnes d'hydrologie et zooplancton entre l'estuaire du Gabon au nord, et celui du Congo au sud. Leur objectif était double :

— déterminer les périodes et les aires de ponte des espèces de poissons concernées par le projet, la dispersion des œufs et larves à partir de ces aires et tenter de relier les résultats obtenus aux caractéristiques dynamiques et physico-chimiques du milieu ;

— essayer de relier les stocks exploitables aux quantités d'œufs et larves recueillies. Deux filets cylindro-coniques, l'un de 1 m de diamètre à l'ouverture et à maille de 0,57 mm et l'autre de 0,50 m à maille de 0,33 mm, furent utilisés selon la technique du trait oblique simple, du fond, ou de 70 m environ, à la surface. Les volumes filtrés, estimés par un flux-mètre, étaient de l'ordre de 1 000 à 1 500 m³ pour le filet de 1 m et 300 à 400 m³ pour le filet de 0,50. Nous utiliserons ces récoltes dans le paragraphe 2.3.2. pour donner une estimation de la biomasse zooplanctonique saisonnière dans l'aire prospectée.

D'avril 1969 à fin 1974, une station située à l'extrémité d'un wharf minéralier de Pointe-Noire, à 1 600 m de la côte sur un fond moyen de 17 m, fut visitée régulièrement. Les six années de récoltes (traits verticaux fond-surface, à l'aide d'un filet WP2) effectuées selon une fréquence hebdomadaire à quotidienne (quotidienne entre le 1/10/73 et le 31/10/74) constituent une série temporelle exceptionnelle de 601 observations que nous utiliserons largement pour décrire et interpréter, d'un point de vue hydroclimatologique et écologique, le cycle saisonnier du zooplancton à Pointe-Noire.

Le zooplancton observé à la station côtière, dans un environnement directement soumis aux influences continentales et où l'existence d'une divergence permanente ou temporaire, selon la saison, est la cause d'une forte instabilité thermique, pourrait n'être que peu représentatif des peuplements de l'ensemble du plateau. Pour déterminer les effets sur la faune zooplanctonique (principalement les copépodes) du gradient côte-océan et tester ainsi la représentativité de la station côtière, une série de 11 radiales de 9 à 10 stations, ont été visitées de mai à octobre 1974, entre la côte et le talus continental.

De plus une quinzaine de campagnes (totalisant 805 récoltes) du N.O. André Nizery, effectuées dans le cadre du projet F.A.O. entre novembre 1970 et juillet 1972, ont permis de donner une dimension régionale à l'étude des variations saisonnières, la zone

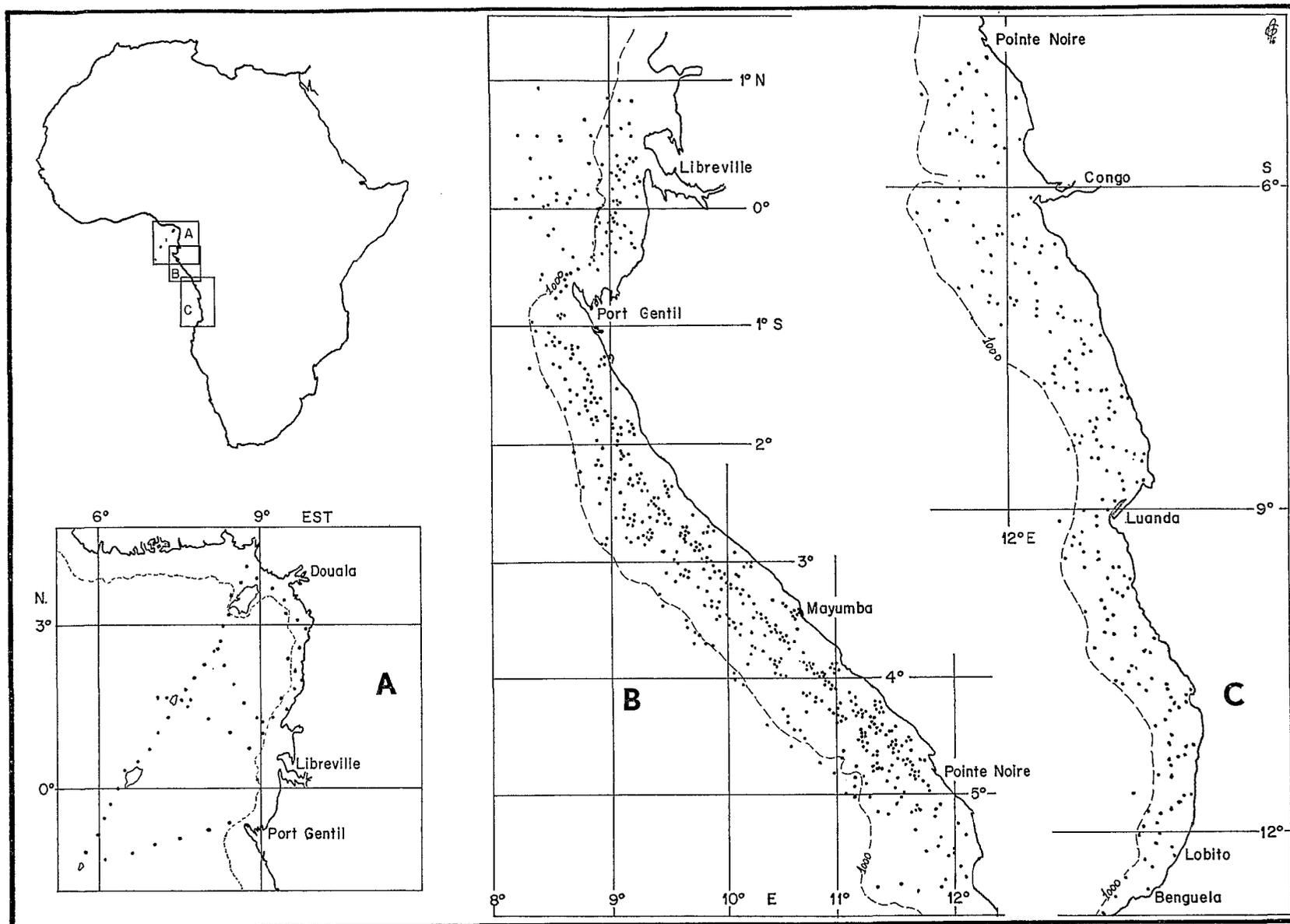


Fig. 4. — Position des pêches zooplanktoniques effectuées par le N/O André Nizery.
 Position of the zooplanktonic samples taken by the R.V. André Nizery.

prospectée s'étendant de la baie de Biafra au sud de l'Angola (fig. 4). Dans ces récoltes, les dénombrements n'ont porté que sur une vingtaine de taxons (dont 17 espèces de copépodes) tandis que le reste des communautés de copépodes était analysé d'un point de vue qualitatif (présence/absence des espèces).

Enfin, l'étude de la répartition verticale des communautés de copépodes au niveau du talus continental congolais a été envisagée lors d'une vingtaine de séries de pêches au moyen d'un filet WP 2 muni d'un dispositif de fermeture du type Hensen. Sept de ces séries constituent un cycle nycthéral les 13 et 14 mai 1974 (couches d'eau échantillonnées : 800-500, 500-300, 300-200, 200-100, 100-50 et 50-0 m).

1. Répartition verticale des communautés de copépodes

1.1. DONNÉES GÉNÉRALES — POSITION DU PROBLÈME

La répartition verticale des communautés zooplanctoniques est déterminée par le fait, évident mais souvent oublié, que le milieu marin se modifie beaucoup plus rapidement dans le sens vertical qu'horizontalement. L'intensité du gradient vertical tend à s'affaiblir avec la profondeur mais reste toujours plus élevée que dans le sens horizontal. Ce caractère s'applique à tous les paramètres de l'environnement à l'exception de la salinité (encore qu'au large du Congo les dessalures superficielles provoquées par les eaux fluviales sont parfois à l'origine d'un fort gradient halin dans les premiers mètres). Dans les régions équatoriales la température est certainement le paramètre qui varie le plus avec la profondeur, les modalités de cette évolution dessinant les structures thermiques verticales classiques (couches isothermes, thermocline).

La relation des organismes planctoniques avec leur environnement, déterminant leur répartition verticale, se traduit, chez les communautés de copépodes, par les phénomènes suivants. Tout d'abord on constate une diminution de la biomasse avec la profondeur, conséquence évidente de la localisation de la photosynthèse à la couche euphotique superficielle. La taille moyenne des individus a tendance à croître avec la profondeur en même temps qu'augmente la richesse spécifique des communautés, en liaison avec la stabilité croissante du milieu. On constate cependant que certaines caractéristiques du milieu se modifient selon un rythme quotidien et que certains individus sont susceptibles d'effectuer des migrations verticales nycthérales dont l'amplitude peut représenter 10 000 à 50 000 fois la longueur de leur corps. Remarquons que le terme de migration s'applique souvent à des déplacements horizontaux de populations cherchant à se maintenir dans des

conditions favorables. Dans le cas des migrations verticales les organismes se trouvent, au contraire, placés dans des conditions d'alternance de température, de ressources trophiques, etc. Des distorsions locales peuvent apparaître dans ces migrations, au voisinage des côtes par exemple, quand la profondeur du fond diminue ; nous illustrerons ce phénomène en comparant nos observations, au niveau du talus continental, avec celles de Bainbridge (1972) sur des fonds plus faibles. Les mouvements verticaux suffisamment intenses des masses d'eau, divergences ou convergences, peuvent aussi perturber les migrations nycthérales tout comme la disparition des variations verticales jour-nuit de certains paramètres, tel l'éclairement (dans les mers polaires, par exemple).

Outre les migrations quotidiennes, qui sont les plus anciennement connues, il en existe d'autres à beaucoup plus long terme. On en distingue généralement de deux types : les *migrations saisonnières* et les *migrations ontogéniques* qui se définissent comme le changement de localisation dans la colonne d'eau des individus au cours de leur développement. En fait ces deux types de migration interfèrent dans la mesure où existent plusieurs générations annuelles.

L'étude des migrations verticales suppose une méthodologie de l'échantillonnage particulière, mais la principale difficulté de ce genre d'étude est en fait de suivre une même population (et donc la ou les masses d'eau qu'elle occupera pendant la durée de l'étude).

On peut effectuer des séries de traits horizontaux à différentes profondeurs ; se posent alors les problèmes du contrôle de la profondeur du trait (profondeur précisée le plus souvent *a posteriori*) et celui de la contamination du prélèvement par les autres couches si le filet n'est pas doté d'un dispositif d'ouverture-fermeture. L'allongement de la durée du trait dans sa partie horizontale permet de minimiser l'importance relative de la contamination (problème discuté par Roe, 1972).

Nous avons utilisé la technique du trait vertical au moyen d'un filet WP 2 doté d'un dispositif de fermeture Hensen. Le matériel récolté est souvent insuffisant pour permettre une étude quantitative et même, dans une certaine mesure, qualitative, des communautés profondes. De plus la faible densité de ces communautés oblige à adopter une maille spatiale de l'échantillonnage très lâche alors que sur de petits fonds, quand les populations sont suffisamment denses, on peut aussi envisager des prélèvements ponctuels à diverses immersions, à l'aide de bouteilles ou d'une pompe. Actuellement le seul engin susceptible d'effectuer des récoltes de zooplancton suffisamment abondantes, jusqu'à des profondeurs de plusieurs centaines de mètres, avec un pouvoir de résolution dans le sens vertical de l'ordre de quelques mètres, tout en mesurant simul-

tanément certains paramètres de l'environnement, est le « Longhurst-Hardy Plankton Recorder » (Longhurst *et al.*, 1966). Il ne paraît pas avoir été utilisé, jusqu'à présent, ailleurs que dans les pays anglo-saxons.

Une autre approche de la biomasse peut être faite par des méthodes électro-acoustiques. Elles permettent de détecter des couches diffusantes (DSL = Deep Scattering Layer) dont l'immersion, variable entre le jour et la nuit, peut être interprétée comme résultant des migrations nycthémerales des organismes planctoniques ou nectoniques.

Les études portant sur la répartition et les migrations verticales des organismes planctoniques sont très nombreuses. Parmi les auteurs donnant un panorama synthétique de la question, nous citerons Cushing (1951), Vinogradov (1968); Corkett et McLaren (1978), à travers l'étude du genre *Pseudocalanus*, fournissent la mise au point la plus récente. Dans le golfe de Guinée, Bainbridge (1972) et Binet (1977) étudient la répartition verticale des principales espèces de copépodes, au-dessus du plateau continental guinéen et ivoirien. Sur des fonds plus importants l'étude la plus exhaustive concernant les copépodes calanoïdes paraît être celle de Roe (1972), au large des Canaries.

L'amplitude des migrations varie selon les espèces et aussi selon leur localisation géographique. Nous avons vu qu'une faible profondeur pouvait contrarier les migrations mais, en nous limitant aux régions intertropicales, la structure thermique verticale intervient aussi. D'une manière générale, on constate que l'amplitude des migrations tend à augmenter dans les eaux stratifiées où existe une couche superficielle de mélange épaisse et transparente. Cette situation est précisément celle de la G.S.C. où la thermocline est bien développée et isole en surface une couche d'eau chaude à peu près isotherme. Cette thermocline ne semble pas constituer une barrière écologique, s'opposant aux migrations, comme cela peut s'observer à des latitudes plus élevées. On retrouve une telle structure, permanente et encore plus accusée, au centre des grandes cellules de circulation anticyclonique nord et sud des océans. A l'inverse, l'amplitude des migrations diminuerait dans les zones de divergence (au niveau de l'équateur par exemple).

Afin de nous placer dans une situation aussi favorable que possible, nous avons retenu sept séries effectuées au cours d'un cycle nycthémeral en fin de G.S.C. 1974, au niveau du talus continental (fonds compris entre 1 500 et 2 000 m). Le copépode *Undinula vulgaris* illustre bien les différences régionales que l'on peut constater dans le comportement migratoire d'une même espèce; confiné en permanence dans la couche superficielle, dans le golfe de Guinée (à moins de 50 m de profondeur), on le trouve

vers 135 m (le jour) et 85 m (la nuit) dans le détroit de Floride (Roehr et Moore, 1965) où la couche de mélange est beaucoup plus épaisse. D'une manière générale, l'extension de la répartition verticale de beaucoup d'espèces est plus grande sur la bordure ouest de l'Atlantique.

1.2. RÉPARTITION VERTICALE ET MIGRATIONS NYCTHÉMERALES DES COPÉPODES

En comparant la répartition verticale, diurne et nocturne, Bainbridge (1972) est conduit à distinguer 6 groupes d'espèces de copépodes. Nous procéderons de manière identique en totalisant deux séries de jour et deux de nuit. Les effectifs ainsi obtenus seront cependant souvent insuffisants pour discerner une différence entre le jour et la nuit dans les couches échantillonnées, particulièrement en profondeur; de plus l'épaisseur, de 50 m au minimum, ne peut permettre de discerner les migrations de faible amplitude.

1.2.1. Premier groupe: absence de migrations évidentes

Plusieurs cas peuvent être distingués :

a. Présence permanente dans la couche 0-50 m. On y trouve les espèces estivales, plus ou moins inféodées à la couche de mélange suprathermoclinale des eaux guinéennes. Nos observations se situant en fin de G.S.C., cette couche est en voie de disparition, bien que subsistent encore des températures superficielles proches de 30°C. Dans cette catégorie peuvent être citées *Undinula vulgaris*, *Centropages furcatus*, *Farranula gracilis* et *Temora stylifera*. On peut faire entrer dans ce même groupe des espèces néritiques typiques rencontrées en petites quantités à cette station océanique : *Paracalanus scotti*, *Centropages chierchiai*, *Eucalanus pileatus* et *Ditrichocorycaeus africanus*.

b. Espèces ayant leur maximum d'abondance dans la couche 0-50 m mais dont une fraction de la population (de l'ordre de 20 à 40 %) pénètre dans la couche 50-100 m : *Paracalanus aculeatus* (cf. figure 2), *Mecynocera clausi*, *Paracalanus parvus*, *Onychocorycaeus giesbrechti* et *Microsetella* spp. (90 % des *Microsetella* sont capturés dans les 50 premiers mètres, la fraction restante se répartissant à peu près uniformément dans les couches sous-jacentes).

c. Espèces intermédiaires, se répartissant plus ou moins uniformément sur toute la colonne d'eau échantillonnée ou une fraction de celle-ci. Selon les couches où sont capturées ces espèces et leur extension plus ou moins grande dans la colonne on pourrait encore subdiviser cette catégorie, *Lucicutia flavicornis*, *Euaetideus giesbrechti*, *Rhincalanus cornutus*,

Eucalanus attenuatus, *E. elongatus* constituant divers exemples de ces subdivisions (fig. 5).

d. Espèces profondes se maintenant en quasi-totalité au-dessous de 200 m. Compte tenu de la raréfaction des effectifs en profondeur, l'appréciation que nous pouvons avoir de la répartition quantitative et de ses variations nycthémerales éventuelles, reste très sommaire. Nous donnerons deux exemples, *Metridia brevicauda* et *Conaea gracilis*, espèces profondes les plus abondantes après *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus*, dont nous reparlerons plus loin. Remarquons que Roe (1972) ne signale pas non plus de migration chez *M. brevicauda*. Dans le tableau II nous donnons, par ailleurs, une liste des espèces uniquement présentes en dessous de 100 m, mais toujours en effectifs très réduits.

TABLEAU II

Espèces présentes uniquement en dessous de 100 m, de jour comme de nuit, toujours en très faibles effectifs

TABLE II

Species only found deeper than 100 m, at day or night time, always scarcely

Megacalanus longicornis	Scottocalanus persecans
Eucalanus elongatus	Scottocalanus helenae
Farrania sp.	Amalothrix sp.
Aetideus armatus	Amalothrix valida
Aetideopsis rostrata	Amalothrix emarginata
Chiridiella macrodactyla	Scaphocalanus angulifrons
Chiridius armatus	Scaphocalanus magnus
Chiridius poppei	Scolecithricella profunda
Gaetanus miles	Temorites brevis
Gaetanus minor	Metridia brevicauda
Gaetanus pileatus	Metridia princeps
Gaidius affinis	Metridia venusta
Euchirella pulchra	Metridia curticauda
Euchirella rostrata	Lucicutia gemina
Euchirella splendens	Lucicutia magna
Euchirella intermedia	Euaugaptilus magnus
Undeuchaeta major	Arietellus aculeatus
Cephalophanes frigidus	Phyllopus impar
Undinella frontalis	Phyllopus bidentata
Undinella simplex	
Scottocalanus securifrons	

1.2.2. Deuxième groupe: migrations à l'intérieur de la couche 100-0 m

Selon que cette migration intéresse ou non la totalité de la population, deux modalités peuvent être distinguées, illustrées par *Nannocalanus minor* — 1^{er} cas — et *Temora turbinata* — 2^e cas — (fig. 5); on peut rapprocher *Acartia danae* et *Oncaea venusta* de ce dernier.

1.2.3. Troisième groupe: migrations à l'intérieur de la couche 200-0 m (1)

Dans cette catégorie (et la suivante) entrent des espèces congénériques ou très voisines sur le plan systématique et donc présentant vraisemblablement des exigences, trophiques ou autres, voisines. On peut supposer que les différences existant dans la répartition et les migrations verticales de ces espèces contribuent à réduire une probable compétition. Cette ségrégation spatiale est, avec la séparation saisonnière et une différence de taille (impliquant une alimentation différente), un des trois mécanismes que peuvent développer des espèces voisines pour limiter leur compétition. Le genre *Oncaea*, avec les espèces *O. conifera*, *O. mediterranea* et *O. curta* (ainsi qu'*O. venusta* citée plus haut) fournit un exemple d'une telle adaptation (fig. 5). On peut dans une certaine mesure étendre cette interprétation à *Neocalanus gracilis* et *Eucalanus subtenuis*, en rappelant que la répartition de *E. attenuatus* diffère de celle des deux espèces précédentes.

1.2.4. Migration entre la surface et une profondeur supérieure à 200 m

Le genre *Pleuromamma* (avec les trois espèces *P. abdominalis*, *P. gracilis* et *P. xiphias*) est le seul que nous plaçons dans cette catégorie. C'est chez *P. xiphias* que nous avons observé les migrations de plus grande amplitude. On retrouve, avec ces trois espèces de *Pleuromamma*, un autre exemple de mécanisme limitant la compétition interspécifique.

1.3. MIGRATIONS VERTICALES À LONG TERME

À côté des migrations à rythme circadien, que nous venons de voir, nous en avons signalé d'autres se produisant à long terme, plus ou moins en liaison avec le cycle saisonnier. Comme elles n'affectent généralement pas en même temps tous les stades de développement d'une espèce, on les qualifie aussi d'ontogéniques. Il semble que ce soit chez les *Calanidae* et les *Eucalanidae* que l'on trouve le plus d'exemples d'espèces accomplissant des migrations sur un rythme annuel entre la surface et des profondeurs pouvant dépasser 1 000 m. Deevey et Brooks (1971) en signalent toutefois aussi chez les *Metridiidae*, les *Lucicutiidae*, etc. et il se pourrait que leur mise en évidence dépende surtout de l'abondance du matériel disponible.

Dans le sud-est du golfe de Guinée, *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus*, dont l'importance est prédominante dans l'économie des communautés hivernales, fournissent deux exemples d'espèces dont

(1) Avec une éventuelle pénétration, concernant moins de 15 % de la population, au-dessous de 200 m.

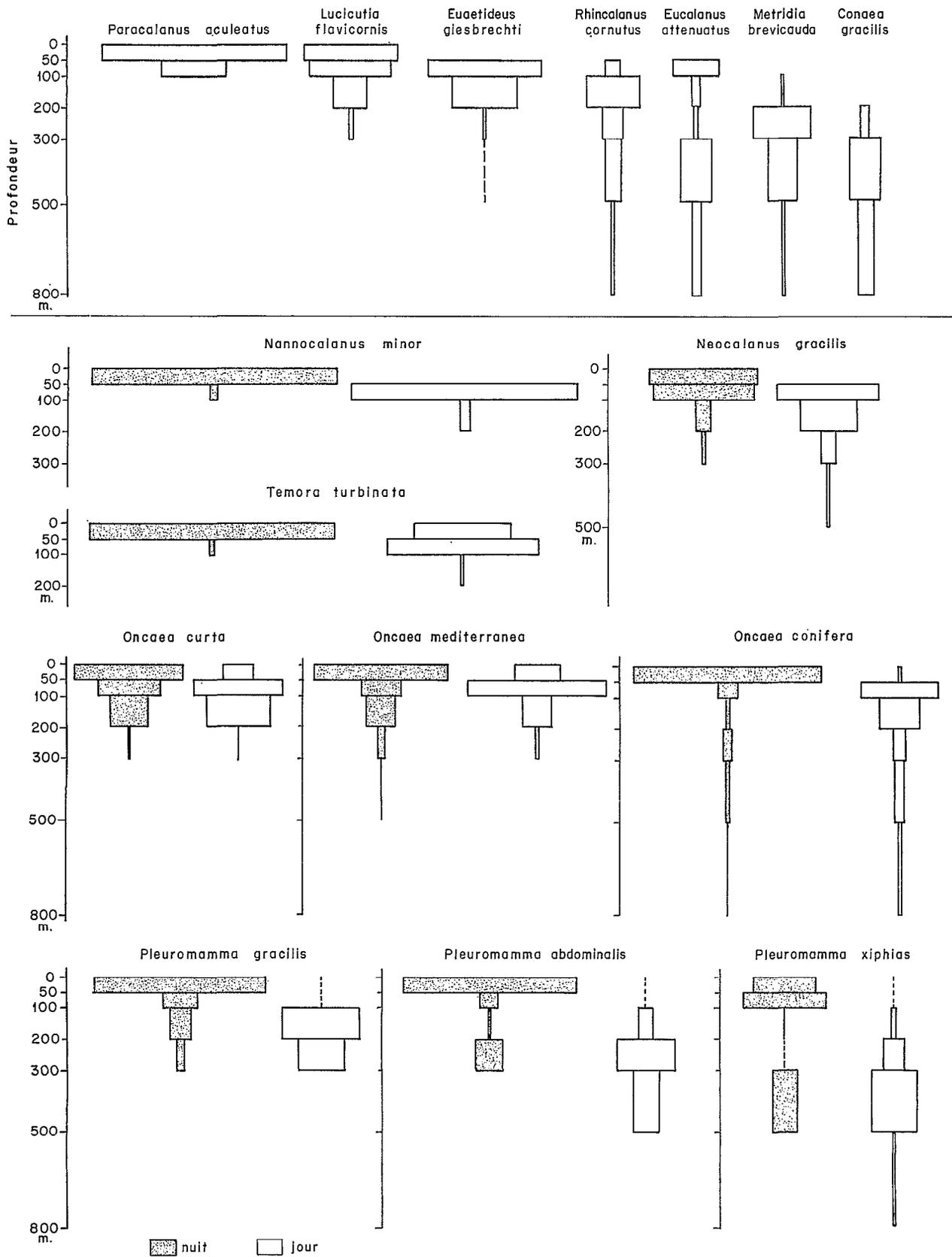


Fig. 5. — Répartition verticale de quelques espèces de copépodes au large de Pointe-Noire en mai 1974. L'aire de chaque quadrilatère est proportionnelle à la fraction de la population totale de toute la colonne, rencontrée dans la tranche d'eau considérée.

Vertical distribution of a few species of copepods off Pointe-Noire in May 1974. The surface of each quadrilateral is proportional to the part of the total population of the entire column, met in the water layer considered.

l'apparition et la disparition sur le plateau continental et les accores sont conditionnées par les fluctuations de leur répartition verticale (fig. 6).

C. carinatus a parfois été considéré comme une espèce d'eau profonde. 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.

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* se situent 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 (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'accroît 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 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 en mai, sous l'action de la branche sud-est du courant de Lomonosov et son remplacement par des populations moins abondantes venues du nord. 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 200 et 800 m (série du 21/06/74 au large de Bata) qui seraient probablement 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).

E. monachus est, en mai, 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 trouve à moins de 300 m de profondeur. En juin-juillet, la fraction superficielle devient peu à peu prédominante. Il subsistera toujours, cependant, une proportion notable de la population en dessous de 200 m, qui représentera encore près de 38 % du total fin juin. C'est en juillet que les plus forts effectifs sont capturés dans la couche 100 m-surface, bien que ceux-ci ne représentent jamais un pourcentage aussi élevé de la population totale que chez *C. carinatus*. Fin août, la population superficielle a fortement régressé tandis qu'apparaît entre 300 et 500 m une concentration d'individus, vraisemblablement de stade V, représentant 59,5 % du total. Le processus se poursuit durant le mois de septembre, plus ou moins régulièrement, pour arriver début octobre à une situation assez proche de celle de mai : 75 % de la population entre 200 et 500 m, avec comme différence le maintien d'une faible fraction près de la surface (tout comme chez *C. carinatus* d'ailleurs) et l'apparition au-dessous de 500 m d'une certaine quantité d'individus représentant 15 % du total.

Nous avons donc, chez les deux espèces envisagées, une même migration vers la surface d'une population d'individus préadultes coïncidant avec l'apparition en surface de conditions hydrologiques de saison froide favorables, tandis que par la suite un nouveau stock d'individus se reconstitue peu à peu en profondeur et perpétue l'espèce après le retour des conditions défavorables, c'est-à-dire à partir d'octobre-novembre au large du Congo. Les différences entre les deux espèces se manifestent dans l'amplitude de ces migrations. Alors que l'essentiel de la population de *E. monachus* se stabilise entre 200 et 500 m, dans des eaux dont la température est comprise entre 7 et 14° C environ, celle de *C. carinatus* descend au-dessous de 500 m où règne une température de 5 à 7° C. C'est peut-être le caractère plus superficiel de la répartition verticale des *E. monachus* qui leur confère une plus grande tolérance thermique et leur permet de profiter plus facilement de l'apparition en surface d'une situation favorable, même brève (P.S.F., upwellings temporaires de G.S.C.,...).

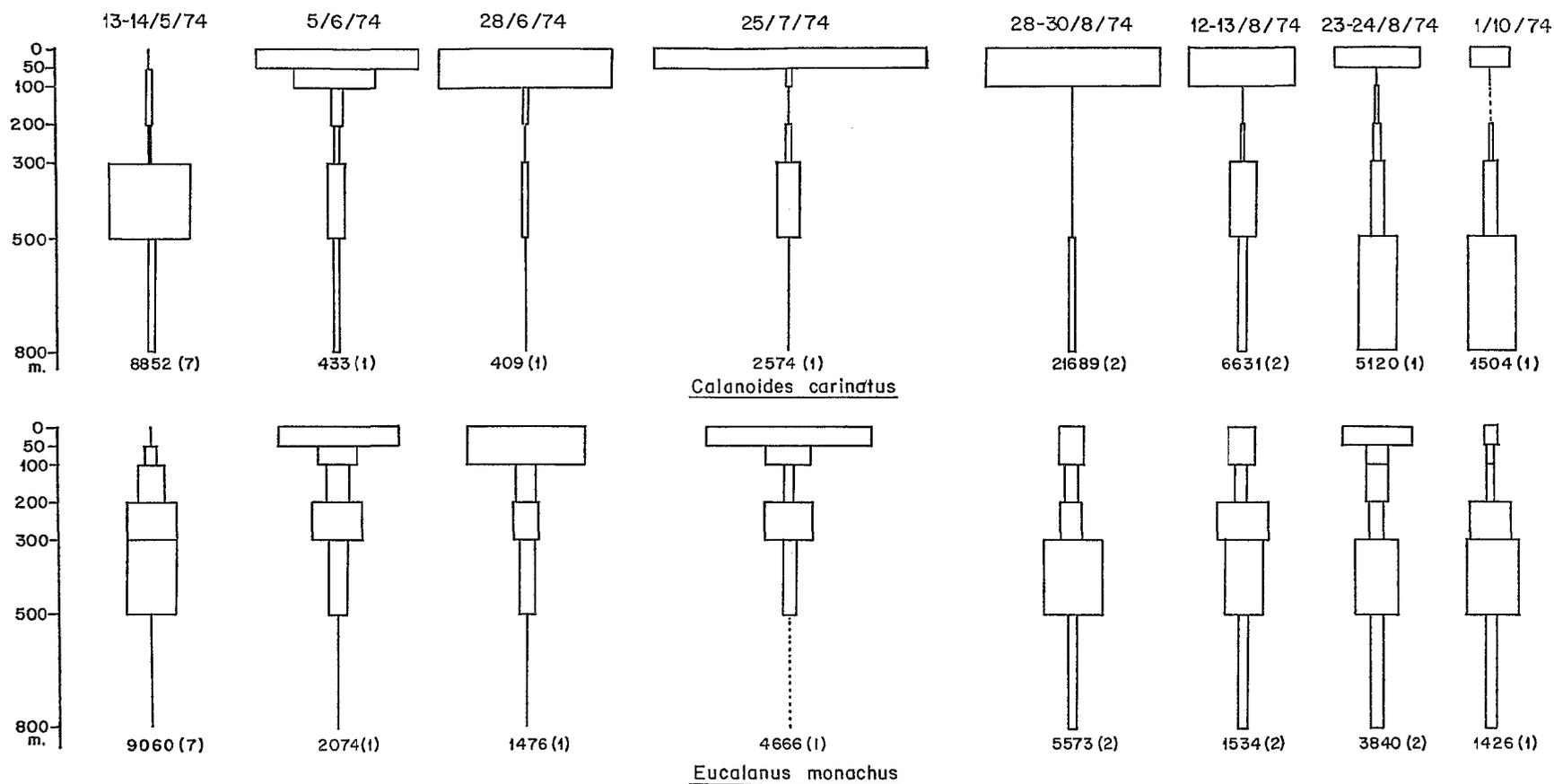


Fig. 6. — Évolution de la répartition verticale de *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus* au large de Pointe-Noire, entre mai et octobre 1974. L'aire de chaque quadrilatère est proportionnelle à la fraction de la population totale de toute la colonne, rencontrée dans la tranche d'eau considérée. Sous chaque diagramme figure le total des individus dénombrés, ainsi qu'entre parenthèses, le nombre de traits examinés.

Evolution of the vertical distribution of Calanoides carinatus and Eucalanus monachus off Pointe-Noire, between May and October 1974. The area of each quadrilateral is proportional to the part of the total population of the entire column, met in the water layer considered. Under each diagram the total of individuals counted is indicated along with, into brackets, the number of tows considered.

Il se pose toutefois le problème du déterminisme et des mécanismes de cette migration ascendante. On peut envisager chez *E. monachus* l'action combinée des migrations nycthémerales (apparaissant peu dans nos observations et, semble-t-il, limitées aux 200 premiers mètres) et de mouvements d'eau verticaux advectifs 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 (1974) d'un déterminisme interne, déclenchant 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 décrits de ce type dans le courant de Benguela au large de la Namibie.

A Baia Farta, en Angola (Neto et De Paiva, 1966), *E. monachus* devient beaucoup moins abondant que *C. carinatus* et cette tendance s'accroît ensuite vers le sud, jusqu'à 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 De Paiva. 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.

Nous venons de décrire deux exemples de migrations ontogéniques directement liées au retour saisonnier de conditions superficielles favorables. On rencontre d'autres exemples de migrations verticales ontogéniques qui, s'accomplissant dans un système différentiel de courant, permettent aux populations de maintenir leur aire de répartition géographique dans certaines limites favorables. Hardy (1953) y verrait d'ailleurs le facteur principal de l'évolution des migrations verticales. C'est à de tels mécanismes qu'on attribue la pérennité de l'aire de répartition des espèces zooplanctoniques de l'Antarctique, au sud de la convergence antarctique. Il est fort probable qu'ils interviennent aussi dans les cycles de *E. monachus* et *C. carinatus*, expliquant ainsi le décalage temporel entre les maximums d'abondance des deux espèces au large du Congo. Binet (1977) fournit une série d'exemples de migrations ontogéniques, de faible amplitude, sur le plateau continental ivoirien où les stades juvéniles sont presque toujours plus superficiels que les stades âgés. C'est d'ailleurs là

un phénomène général, connu de longue date et décrit chez de nombreux taxons ; Corkett et McLaren (1978) donnent une analyse détaillée des variantes reconnues chez le genre *Pseudocalanus*. Au large du Congo nous ne disposons que de quelques observations fragmentaires, mais cependant suffisantes, pour prouver indirectement la probable intervention d'une répartition différentielle des stades de développement dans la dynamique des espèces à la station côtière. C'est ainsi que plusieurs séries de récoltes à la bouteille, effectuées à trois niveaux, montrent que, chez le copépode *Pseudodiaptomus serricaudatus*, 46,2 % des juvéniles sont en surface contre 20,4 % à 16 m alors que chez les adultes ces proportions sont respectivement de 17,1 et 47,4 %. On constate, d'autre part, chez cette même espèce, qu'en G.S.F., où les abondances sont les plus élevées, la proportion de juvéniles demeure plus faible que durant les autres saisons. Il est possible que cette répartition verticale des différents stades soit directement liée à la répartition horizontale selon le gradient côte-océan par le jeu d'une circulation zonale stratifiée (courants de marée, divergence côtière, etc.) permettant ainsi le maintien d'une population très néritique dans un biotope favorable. On peut aussi imaginer des mécanismes identiques pour expliquer les pullulements de juvéniles responsables des forts effectifs hivernaux de *Centropages chierchiae* à la station côtière en même temps que s'observe une dominance des adultes un peu plus au large (fonds de 40-50 m).

1.4. DISCUSSION ET CONCLUSION

Longhurst (1976) fait remarquer que les migrations verticales quotidiennes des organismes planctoniques représentent une mobilisation de matériel biologique beaucoup plus importante que dans toute autre migration animale. Une telle constatation incite à en rechercher le déterminisme et la signification biologique. On trouve dans Bougis (1974) et Longhurst (1976) une analyse des facteurs externes contrôlant les migrations nycthémerales. Plus importante nous paraît la recherche des avantages que peuvent retirer les espèces de leurs migrations. La variété des modalités selon lesquelles s'effectuent ces migrations, est telle que les cas exceptionnels ont fréquemment retenu davantage l'attention et ont pu être utilisés pour illustrer des interprétations, supposées générales, parfois un peu fallacieuses. Les auteurs insistent sur la diversité des hypothèses émises sur la valeur adaptative des migrations (cf. Longhurst, 1976 ; Corkett et McLaren, 1978). En ce qui concerne les migrations à long terme, nous avons vu qu'il était relativement facile de leur trouver une signification biologique ; l'analyse de leur déterminisme peut, par contre, être l'objet de toutes les spéculations. En nous limitant aux deux espèces envisagées plus haut,

C. carinatus et *E. monachus*, il est très difficile de déterminer si la migration ascendante du stock de copépodites V en fin de G.S.C.-début de G.S.F. est passive ou non (ou les deux). La lenteur de cette migration laisse supposer que des mouvements d'eau verticaux interviennent très certainement. La reconstitution progressive, au cours de la G.S.F., de ce stock profond pose aussi des problèmes très complexes. Apparemment une fraction des individus préadultes, issue de chaque génération ou de certaines d'entre elles, va s'enfoncer progressivement et attendre plusieurs mois le retour de conditions superficielles favorables pour achever sa maturation. La biologie de ces individus est à peu près inconnue ; les basses températures et les faibles teneurs en oxygène régnant aux profondeurs d'estivage, doivent contribuer à ralentir leur métabolisme et préserver leurs réserves. Remarquons que la profondeur, de l'ordre de 300 m, de la couche du minimum d'oxygène ne coïncide pas avec celle de l'estivage de *C. carinatus* mais est proche, par contre, de celle d'*E. monachus*.

Nous n'avons envisagé ici la répartition verticale qu'au-delà du plateau continental. Nous avons cependant signalé l'existence probable de migrations ontogéniques au-dessus du plateau et les avons fait intervenir dans l'interprétation du cycle de l'abondance saisonnière de certaines espèces à la station côtière. L'incidence de la structure thermique verticale, particulièrement en G.S.C., sur la répartition verticale de certaines espèces néritiques mériterait aussi d'être étudiée. En cette saison, la quasi-disparition du copépode *Oithona nana* lors des transgressions d'eaux guinéennes et ses réapparitions brutales à la faveur des petits upwellings temporaires, laissent supposer que cette espèce trouve refuge à des profondeurs supérieures à 17 m (profondeur à la station) lors des réchauffements maximums.

L'étude des migrations verticales des organismes planctoniques n'a été qu'esquissée ici. On peut mettre en évidence des migrations nycthémerales ou saisonnières chez d'autres taxons que les copépodes. Binet (1977) distingue deux types de répartition verticale, qu'il relie aux structures thermiques saisonnières sur le plateau continental ivoirien. Bainbridge (1972) constate qu'au large de la Guinée les furcilia d'euphausiacés (essentiellement *Nyctiphanes capensis*) sont parmi les migrants les plus actifs ; il est probable qu'il en est de même sur le plateau congolais où *N. capensis* est le seul euphausiacé qu'on trouve sur toute la largeur du plateau, parfois en quantité considérable. En se limitant aux copépodes, l'appréciation que nous avons eu des phénomènes migratoires en dénombrant tous les représentants d'une espèce, sans distinction des sexes, des stades de développement (les jeunes stades n'effectuent souvent pas de migrations nycthémerales), etc. ne peut être que très sommaire. De telles

études requièrent une méthodologie d'échantillonnage particulière et de très nombreuses séries de récoltes. La température, les ressources alimentaires, les réserves énergétiques (lipides par exemple), les prédateurs doivent aussi être envisagés. De même l'analyse dimensionnelle des individus d'un même stade fait parfois apparaître plusieurs groupes de taille ayant des comportements migratoires différents (Roe, 1972). Dans la pratique on est conduit à se limiter à l'étude de quelques espèces, telles *C. carinatus* ou *E. monachus* et nous pouvons citer Corkett et McLaren (1978) : « In short, we need the sort of laborious classical work that seldom attracts the current generation of marine biologists ».

2. Dynamique saisonnière

2.1. POSITION DU PROBLÈME — DÉFINITIONS

D'une manière générale, dans les zones océaniques proches de l'équateur, la stabilité relative du milieu (faible amplitude des variations de la température, des ressources alimentaires...), permettant aux organismes planctoniques de poursuivre une activité reproductrice à peu près constante tout au long de l'année, les variations saisonnières quantitatives du zooplancton sont très amorties et la biomasse reste peu élevée. Cette situation, qui prévaut dans les régions océaniques, se modifie à proximité des continents, davantage sur les bordures est. Une pluviométrie élevée et à caractère saisonnier très accusé, peut être à l'origine d'enrichissements terrigènes plus ou moins localisés, induisant une évolution saisonnière du plancton (Frontier, 1974). Ces mécanismes semblent peu importants au Congo (malgré le débit considérable du fleuve Congo), alors qu'au large de la Côte d'Ivoire Binet (1976) attribue aux apports fluviaux un rôle essentiel dans les variations de la biomasse zooplanctonique.

Un des meilleurs indices de cette évolution saisonnière du milieu physique est constitué par la température de l'eau. L'amplitude de ses variations annuelles peut atteindre, à la côte, une quinzaine de degrés en surface ; elle s'amortit progressivement vers le large et en profondeur, et, à une distance de 150 milles de la côte, n'est plus que de 7 à 8° en surface et 3° à 50 m de profondeur. Alors qu'en milieu tempéré les fluctuations thermiques du milieu marin résultent en grande partie de la dynamique des échanges océan-atmosphère, ils sont, sur les côtes congolaises, avant tout la conséquence de la circulation marine, horizontale et verticale. L'interprétation du cycle de l'abondance saisonnière des espèces planctoniques est donc très complexe, car il est difficile de distinguer la part due aux déplacements et mélanges de masses d'eau (et des communautés qu'elles abritent) de celle due à l'impact

écologique d'une modification des facteurs de l'environnement, en premier lieu la température et, liés à celle-ci, les enrichissements trophiques, la production primaire, etc.

Nous procéderons en plusieurs étapes dans cette analyse. Tout d'abord nous examinerons rapidement les variations saisonnières de la biomasse zooplanctonique, à la station côtière et sur le plateau congolais. Ensuite nous étudierons les diverses modalités de cycles d'abondance à Pointe-Noire, et de répartition géographique saisonnière des principaux taxons. Enfin nous tenterons une approche globale, synécologique, des communautés zooplanctoniques saisonnières par les méthodes d'analyse multivariable et de classification automatique.

Outre ces variations saisonnières, il existe aussi des variations annuelles, conséquence directe de la variabilité observée dans l'intensité et la durée des saisons marines. Nous donnerons quelques exemples de telles « anomalies », constatées dans les cycles saisonniers.

La série temporelle des observations à la station côtière a malheureusement été interrompue et nous ne pouvons espérer mettre en évidence, avec six années de récoltes, une éventuelle tendance générale à long terme, comme cela a pu être fait en Mer du Nord et dans l'Atlantique du NE (Colebrook, 1978).

2.2. BIOMASSE PLANCTONIQUE

L'approche globale d'une communauté zooplanctonique, la plus simple qui puisse être imaginée, consiste à en mesurer sa biomasse, par unité de volume (ou parfois de surface) de l'océan. On peut ensuite pousser plus loin l'analyse, si on dispose des équipements nécessaires, et envisager la composition chimique élémentaire (C, N, P). En dépit de son apparente simplicité théorique, la réalisation pratique d'une telle approche pose de nombreux problèmes. Tout d'abord on a le choix entre trois expressions de cette biomasse, avec en plus, pour chacune d'elle, des variantes de détail : biovolume sédimenté, biovolume par déplacement et poids sec. Elles sont évidemment liées entre elles, mais le degré de précision relative des mesures est très variable et parfois illusoire comparé aux autres causes d'erreur (cf., par exemple, Le Borgne, 1975). On constate ainsi que plusieurs facteurs influent sur les valeurs finales (cf. Lovegrove, 1966, en ce qui concerne les poids secs), le principal étant le temps de conservation des échantillons avant les mesures (« tassement » de certains organismes et passage en solution dans le milieu de conservation d'une partie de leurs éléments constitutifs, ce qui provoquera une erreur par défaut sur les mesures de biovolume et poids sec). Bien évidemment, ces estimations sont aussi soumises aux aléas de l'échantillonnage du plancton en mer. Il est certain que la technique du trait vertical

unique, permettant de récolter ponctuellement de faibles quantités de plancton, est particulièrement peu adaptée. Le souci de capturer plus efficacement les jeunes stades et les petites espèces, surtout en milieu néritique, en utilisant des mailles très fines, a pour inconvénient de contaminer les prélèvements par du phytoplancton (chaînes de diatomées) et des particules inertes, abondantes dans les eaux côtières. Cette remarque vaut particulièrement pour notre station côtière où les fortes proliférations phytoplanctoniques peuvent, à certaines périodes, interdire toute estimation de la biomasse zooplanctonique, que ce soit par biovolume ou poids secs. Le biais introduit dans les mesures dépendra donc de l'engin de pêche utilisé (diamètre d'ouverture, maille), des modalités d'exécution du trait (durée, vitesse), mais aussi de la localisation des récoltes. Ainsi les prélèvements effectués à l'aide d'un filet à maille de 0,33 mm fournissent une estimation des biovolumes en moyenne de 4,76 (près des côtes) à 1,77 (au niveau du talus continental) fois plus élevée que celle obtenue avec un filet à maille de 0,57 mm utilisé simultanément (Dessier et Pianet, 1971).

A la station côtière de Pointe-Noire, l'évolution de la biomasse planctonique (appréciée par la série des valeurs quotidiennes de poids secs entre octobre 1973 et octobre 1974) reflète assez bien, dans ses grandes lignes, le cycle hydroclimatologique (fig. 7). On retrouve la plus grande richesse des périodes froides (G.S.F. et P.S.F., ou refroidissements estivaux) déjà signalée à propos d'autres paramètres (phosphate minéral dissous, teneur en chlorophylle). On constate, cependant, qu'à ces tendances saisonnières plus ou moins altérées par un certain bruit de fond, se superposent d'autres fluctuations beaucoup plus brutales et brèves ; elles correspondent généralement à des poussées phytoplanctoniques survenant à la faveur de mélanges d'eaux (en particulier ceux où la salinité est affectée, sans que ce soit obligatoirement lié à un refroidissement), en février et en avril 1974, par exemple. Le phytoplancton est aussi partiellement responsable des très fortes poussées observées la première quinzaine de septembre, mais de très forts effectifs de *Penilia avirostris* (atteignant 10.000 individus par m³) doivent très certainement aussi contribuer à créer ces biomasses élevées. Au cours de la G.S.F. 1974, on peut distinguer approximativement trois périodes : le mois de juin, tout d'abord, pendant lequel la biomasse reste faible, malgré les enrichissements trophiques des eaux, consécutifs à l'émergence à la côte des eaux subtropicales. Nous verrons plus loin qu'en ce début de G.S.F. les effectifs de la plupart des espèces de copépodes (y compris des espèces à affinité hivernale) subissent une chute très nette ; il faut donc certainement voir dans cette relative pauvreté des eaux côtières, en début de saison, autant la conséquence de phénomènes hydro-

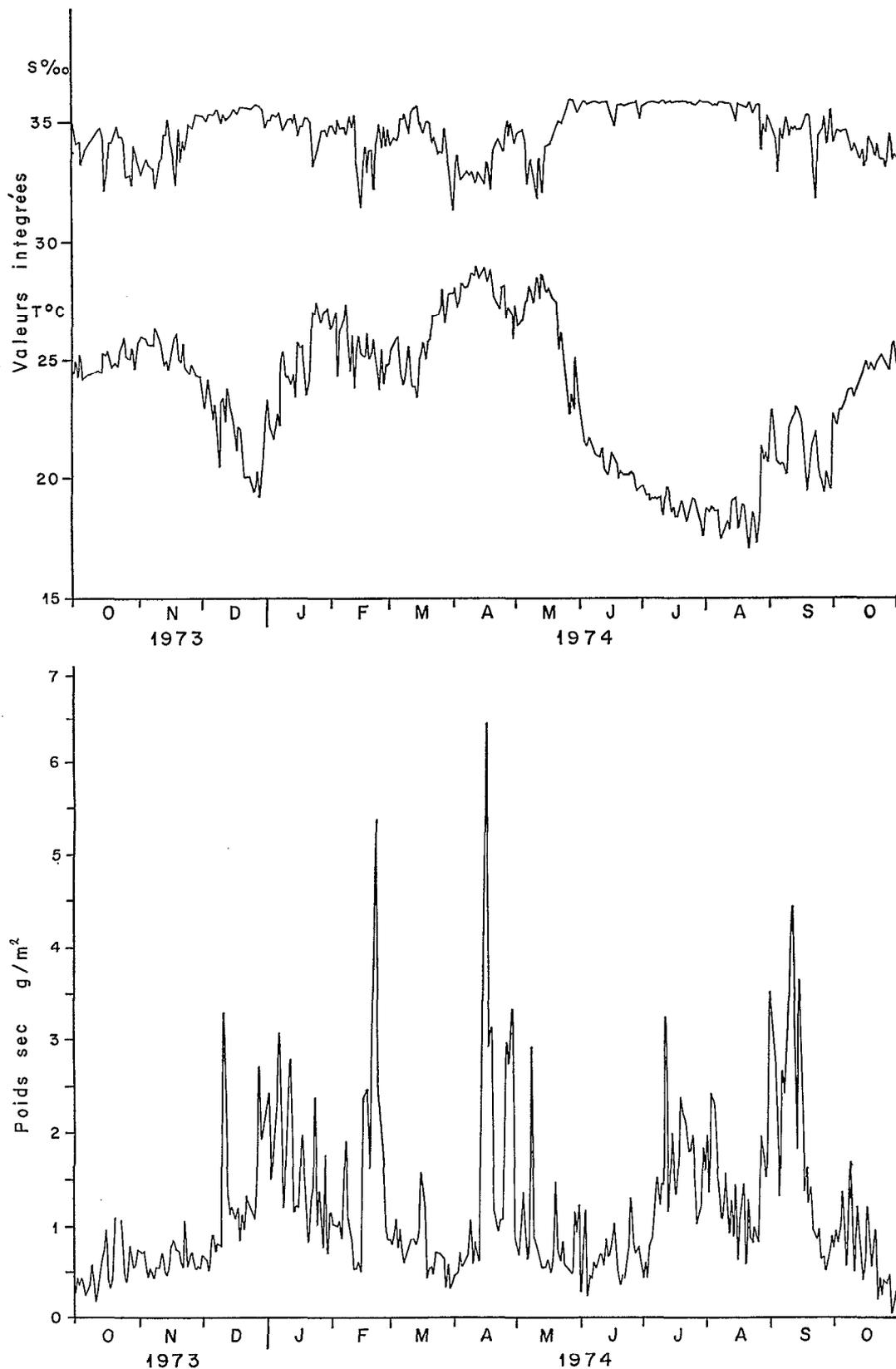


Fig. 7. — Évolution quotidienne (entre octobre 1973 et octobre 1974) de la biomasse zooplanctonique à la station côtière de Pointe-Noire. En haut, évolution des moyennes pondérées de température et salinité pendant la même période.

Daily evolution (between October 1973 and October 1974) of the zooplanktonic biomass at the coastal station of Pointe-Noire. Above, evolution of the weighted averages of temperature and salinity during the same period.

dynamiques que celle du décalage entre un enrichissement et sa manifestation à des niveaux trophiques supérieurs. C'est en juillet que le zooplancton côtier reflète finalement le mieux les enrichissements hivernaux, à une époque où leur source (les upwellings) subit pourtant une certaine récession. En août, les conditions hydrologiques diffèrent notablement de celles des deux mois précédents. Les deux communautés hivernales typiques, dont nous reparlerons plus loin, sont maintenant bien en place ; la communauté côtière est très largement dominée par quelques espèces de copépodes, en premier lieu *Oithona nana* dont la petite taille, en dépit de son abondance, ne lui permet guère de contribuer à créer des biomasses très élevées. Il est vraisemblable que celles-ci se rencontrent pourtant un peu plus au large, à proximité de la zone de contact (et de mélange) avec l'autre communauté hivernale plus hauturière, avec *C. carinatus* et *E. monachus*.

Les communautés zooplanctoniques étant très largement dominées par les copépodes, on peut s'attendre à ce que les effectifs de ce groupe soient directement liés à la biomasse (poids sec) mesurée à la station côtière. En fait, la disparité des tailles chez les copépodes (les espèces de petite taille sont généralement responsables des plus forts effectifs) et surtout l'importance du phytoplancton dans certaines récoltes, font que la corrélation entre effectif des copépodes et poids secs décroît quand ces derniers augmentent : r passe de 0,48 pour des poids secs inférieurs à 1 g/m² à -0,08 (n.s.) pour des poids secs supérieurs à 2 g.

A l'échelle du plateau continental congo-gabonais, les campagnes effectuées par le N/O Ombango, dans le cadre du projet F.A.O., fournissent quelques situations saisonnières typiques (fig. 8). Trois campagnes se sont déroulées en G.S.C. : OM 36, OM 40 et OM 41. La première se situe en fin de G.S.C. 1968 ; les températures superficielles sont encore élevées, généralement supérieures à 27°. L'immersion du sommet de la thermocline se situe aux alentours de 15-20 m, attestant la présence d'une couche d'eaux guinéennes encore notable ; fait exception une zone située à l'intérieur de l'isobathe des 100 m, au sud de la pointe Pédras, où sa remontée vers la surface annonce la fin de la saison. Les valeurs modérément élevées des biovolumes peuvent s'expliquer par le fait qu'environ les deux tiers de chaque pêche s'effectuent sous la thermocline, mais aussi, par la présence, dans les couches superficielles, de *C. carinatus* (Courties, 1978) et très certainement d'*E. monachus*, dont les migrations ascendantes de fin d'estivage sont en cours. On remarque aussi que les biovolumes les plus élevés coïncident approximativement avec la zone d'immersion minimale de la thermocline. Les récoltes des radiales XIII et XIV (au sud de l'aire prospectée), fortement contaminées

par du phytoplancton (en liaison probable avec les dessalures ou les apports fluviaux provoqués par le fleuve Congo, alors en crue), n'ont pas été figurées. Les deux autres campagnes de G.S.C. 1969, OM 40 et OM 41, montrent une pauvreté quasi-générale de toute la zone prospectée. La cartographie des structures thermiques (Dessier et Pianet, 1971) ne fait apparaître aucun de ces refroidissements, plus ou moins localisés dans le temps et l'espace, qui sont néanmoins fréquents en G.S.C. et auxquels sont liés des enrichissements notables de certaines zones côtières (cf. cycle thermique durant la G.S.C. 1974 à Pointe-Noire, par exemple) ; on remarque d'ailleurs qu'à Pointe-Noire, la température de la G.S.C. 1969 fut de 1 à 2° plus élevée que la moyenne 1953-1969. Seules quelques concentrations un peu plus fortes, mais très localisées, signalent de probables enrichissements terrigènes d'origine fluviale : fleuve Ogoué dans la baie du cap Lopez, Kouilou et autres fleuves côtiers dans la région congolaise, fleuve Congo.

Les campagnes OM 37 et OM 43 nous offrent deux situations hivernales (G.S.F. 1968 et G.S.F. 1969) où nous pouvons déceler les conséquences d'un échantillonnage biaisé (filet à mailles trop grandes) des communautés hivernales côtières. Au cours de ces deux campagnes, on observe au sud du cap Lopez un gradient côte-océan de richesse croissante, les plus fortes densités étant observées au niveau des accores. En fait, on constate que ces biovolumes élevés coïncident avec les fortes concentrations de *C. carinatus* dont la taille autorise un échantillonnage satisfaisant par le filet utilisé, contrairement à ce qui se passe dans les zones côtières où les populations de *Oithona nana* et *Paracalanus scotti* ne sont pas, ou très peu, retenues.

La situation s'inverse radicalement en septembre (OM 38) lors de la transition G.S.F.-P.S.C. Cette fois, les eaux côtières sont les plus riches. Il subsiste toutefois encore au large des biovolumes relativement élevés, restes des communautés hivernales. La thermocline, en cours de réapparition, montre une tendance à l'enfoncement à proximité de la côte, et à cette convergence est lié un flux nord-sud, transportant des populations qui appartiennent aux communautés hivernales d'un secteur situé approximativement entre le front thermohalin du cap Lopez (cf. chap. II) et 3° Sud. Nous avons vu qu'à la station côtière *Penilla avirostris* était un des éléments fondamentaux de ces communautés responsables des poids secs élevés enregistrés en septembre ; il en va de même le long de la côte congo-gabonaise durant cette campagne. A *P. avirostris* on peut ajouter, entre autres, les copépodes *Temora turbinata* et *Centropages chierchiae*. Nous ferons plus loin encore fréquemment appel à ce schéma pour interpréter les phénomènes marquant la transition G.S.F.-P.S.C.

La campagne OM 39 se situe malheureusement

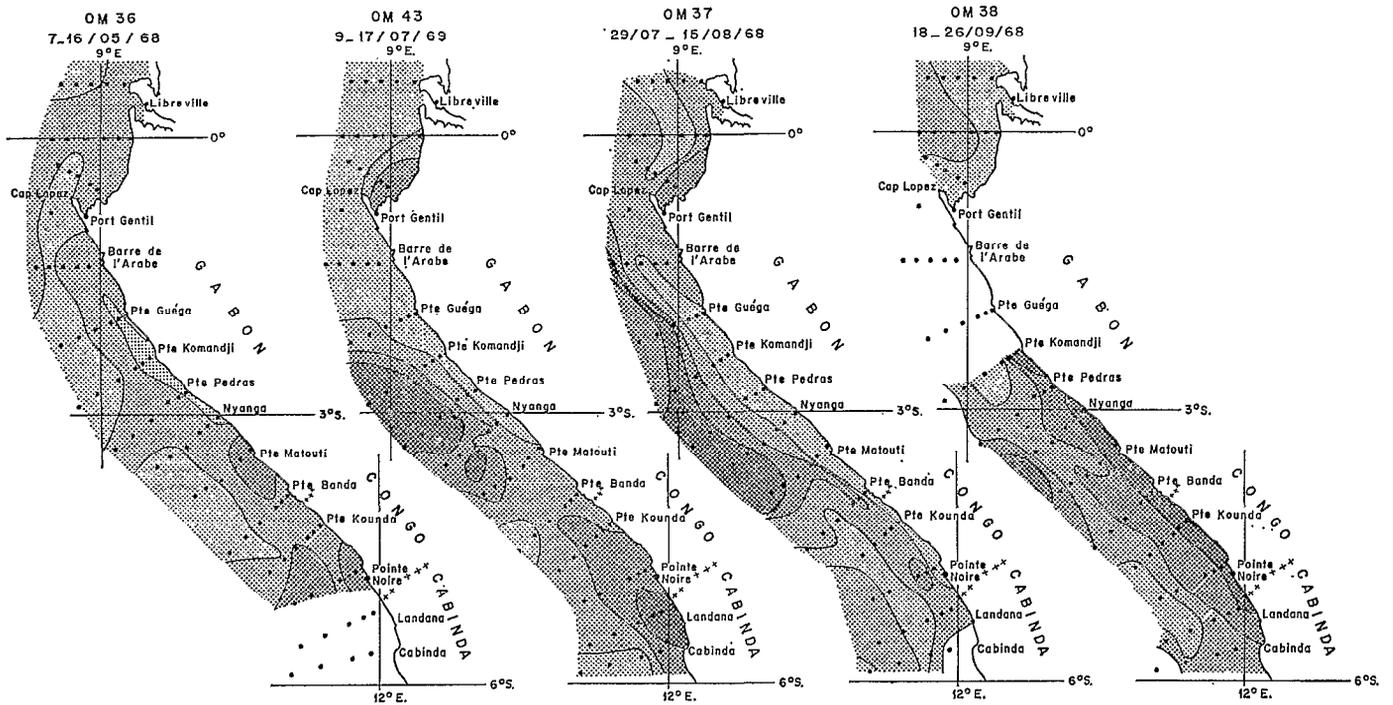
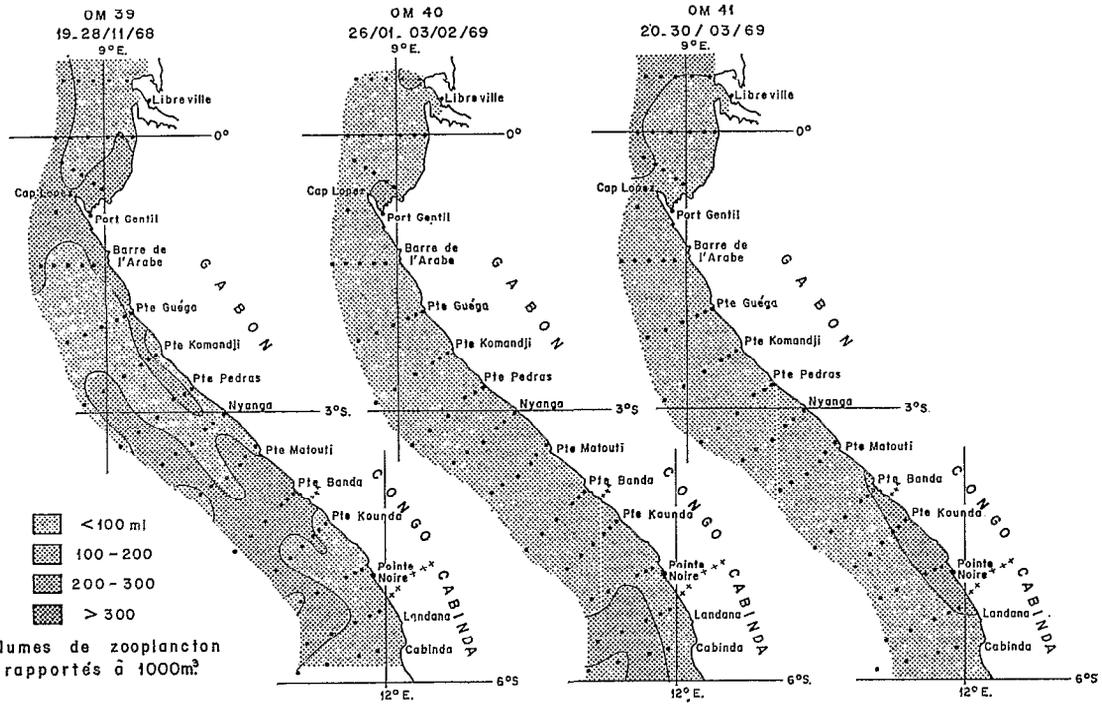


Fig. 8. — Biovolumes de plancton sur le plateau continental congo-gabonais (campagnes du N/O Ombango).
 Plankton biovolumes on the Congo-gabonese continental shelf (R.V. Ombango cruises).

entre les P.S.C. et P.S.F. La P.S.C., qui culmine, en 1968, vers la mi-octobre, apparaît en moyenne à la station côtière comme la période la plus pauvre de l'année. Vers la fin novembre 1968, un gradient côte-large de température superficielle croissante est apparu au sud de la pointe Komandji, signe manifeste d'un début de P.S.F. d'intensité légèrement supérieure à la moyenne 1953-1968, mais dont la durée n'excéda guère un mois à Pointe-Noire cette année-là. Cette situation hydrologique favorable aux enrichissements explique que nous ayons rencontré des biovolumes de valeur moyennement élevée.

2.3. APPROCHE AUTÉCOLOGIQUE (1)

L'évolution saisonnière des paramètres hydro-climatologiques détermine chez les divers éléments d'une communauté planctonique des variations d'abondance dans lesquelles nous pouvons voir, en première approximation, le reflet de leur écologie. Bien évidemment, d'autres facteurs interviennent dans ces fluctuations d'abondance (cycle biologique, caractère aléatoire de l'échantillonnage, etc.) dont l'importance peut être minimisée en accroissant, par exemple, la fréquence des observations afin que ce « bruit de fond » ne vienne pas trop interférer avec l'action des modifications du milieu. La comparaison des courbes représentant les variations du nombre d'individus chez les différentes espèces ou taxons envisagés nous permettra de reconnaître assez grossièrement leurs affinités et de définir les communautés qui se succèdent au cours du cycle annuel. Nous avons retenu la période de récoltes quotidiennes à la station côtière pour les raisons que nous venons d'évoquer. La radiale de Pointe-Noire (RPN) 1974 et les campagnes du N.O. Nizery, nous permettront d'étendre dans l'espace l'étude de ces variations et d'apprécier ainsi la représentativité des phénomènes se produisant à la station côtière.

2.3.1. Les différents types de cycles saisonniers à la station côtière

On peut d'après l'allure de la courbe représentant le cycle d'abondance des divers taxons, distinguer une dizaine de groupes :

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, quoique très caractéristique

de la période estivale, conserve un caractère sporadique et semble plutôt traduire des influences hauturières superficielles correspondant à l'arrivée jusqu'à la côte des eaux guinéennes chaudes et peu salées. Nous pouvons citer (2) : *Farranula gracilis* (fig. 9), *Undinula vulgaris*, *Acartia danae*, *Sagitta enflata*, *Nannocalanus minor*.

Groupe 2 : taxons abondants à la côte et montrant une nette préférence pour la G.S.C. En fait nous verrons plus loin que la station côtière reflète assez mal la situation sur l'ensemble du plateau (si ce n'est l'abondance planctonique relativement faible de la P.S.C. qui semble se retrouver au large du Congo). Par exemple, en ce qui concerne *Temora stylifera*, on assiste entre la G.S.C. et la G.S.F. à une simple inversion du gradient d'abondance côte-océan. On trouve aussi dans ce groupe *Oncaea venusta* et *Paracalanus aculeatus* (cette dernière espèce est certainement la plus thermophile et se rapproche donc des taxons du groupe 1 dont elle diffère par sa plus grande abondance à la côte).

Groupe 3 : taxons abondants à la côte pendant les deux saisons chaudes (P.S.C. et G.S.C.) : *Centropages furcatus*, *Lucifer faxonii*, *Onychocorycaeus giesbrechti*. Là encore la station côtière nous donne une image quelque peu déformée de la réalité à une plus vaste échelle géographique. Ainsi *C. furcatus*, par son absence presque totale au sud du front du cap Lopez 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., pouvant aller jusqu'à la disparition complète en fin de saison, mais sans effet marqué de la P.S.F. : *Eucalanus pileatus*, ostracodes, zoés de brachyours et autres larves de décapodes.

Groupe 5 : taxons plus ou moins hauturiers, apparaissant épisodiquement, surtout en G.S.F. : *Eucalanus monachus*, *Calanoides carinatus* et *Diaixis hibernica*. Nous avons vu que les deux premiers cités passaient les saisons défavorables (saisons chaudes et, dans une moindre mesure, P.S.F.) en profondeur, à un stade préadulte. Ces individus donnent naissance au niveau des accores, en début de G.S.F. favorable, à des populations superficielles très abondantes. L'arrivée à la côte de ces peuplements ne peut être

(1) Nous entendons par là une approche analytique fondée sur l'étude individuelle des différentes populations constitutives des communautés.

(2) 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.

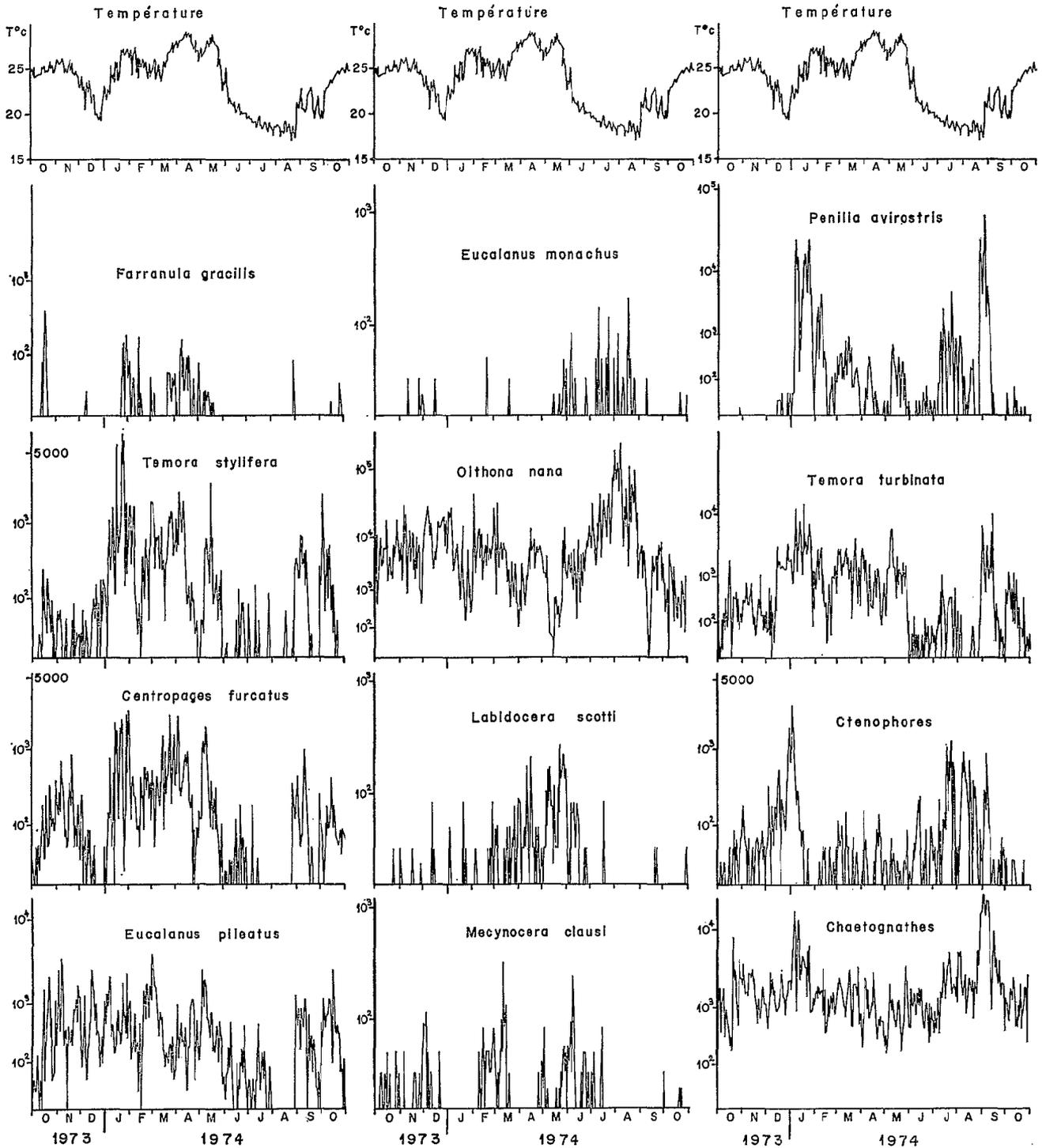


Fig. 9. — Différents types d'évolution saisonnière des abondances quotidiennes de quelques taxons à la station côtière de Pointe-Noire.
Several types of seasonal evolution of the daily abundance of some taxa at the coastal station of Pointe-Noire.

que plus ou moins sporadique et, en conséquence, leur abondance y reste faible. Les conditions hydrodynamiques régnant dans la seconde partie de la G.S.F. paraissent plus favorables à ces transgressions.

Groupe 6: taxons très néritiques, présents toute l'année, mais avec un maximum marqué en G.S.F. : *Oithona nana*, *Paracalanus scotti*, *Pseudodiaptomus serricaudatus*, *Acartia plumosa* et annélides. Cette préférence hivernale va de pair avec l'extension prise par le domaine néritique en G.S.F. Remarquons que l'arrivée à la côte des eaux tropicales en début de G.S.F. ne provoque pas ce refoulement vers le large des deux premières espèces citées, comme cela s'observe pour beaucoup de taxons.

Groupe 7: taxons présentant des pics d'abondance à la fin des saisons froides (P.S.F. et G.S.F.) ainsi que vers le milieu de la G.S.F. (juillet) et parfois même à la fin des refroidissements temporaires de G.S.C. : *Penilia avirostris* et doliolés. L'apparition ou le développement de ces taxons semblent intervenir vers la fin de l'évolution des peuplements pélagiques issus des périodes d'enrichissement. Nous verrons plus loin (paragraphe 2.3.4.) comment le pic de septembre de *P. avirostris* peut être interprété en faisant appel aux populations très denses que l'on rencontre en G.S.F. au sud du front thermohalin du cap Lopez.

Groupe 8: taxons à régime carnivore dont l'accroissement d'abondance durant les saisons froides apparaît décalé par rapport au refroidissement. Ils semblent précéder dans le temps le développement des taxons du groupe 7, mais l'absence de pic très net en septembre pourrait indiquer que leur prolifération à la station côtière est moins soumise que chez ces derniers aux déplacements de masses d'eau. On trouve dans ce groupe les cténophores, *Oncaea curta*, les siphonophores, les méduses ; malgré leur régime alimentaire, les chaetognathes se rapprochent davantage du groupe 7.

Groupe 9: taxons présentant 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 : *Temora turbinata*, *Centropages chierchiae* 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 marquée de leur abondance à la côte. Ce groupe présente certaines analogies avec le groupe 7 : les courbes d'abondance montrent 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 10: taxons traduisant des influences hauturières subsuperficielles se manifestant à diverses occasions, essentiellement lors des phénomènes hydro-

dynamiques liés aux remontées d'eau. *Labidocera scotti* semble lié à l'émergence à la côte, en fin de G.S.C.-début de G.S.F., du maximum de salinité des eaux subtropicales. *Mecynocera clausi* apparaît au début des refroidissements ; il en va de même, dans une certaine mesure, pour *Oithona sp.* et *Oncaea mediterranea*, mais le régime alimentaire carnivore de ces espèces les rapproche du groupe 8. D'autres taxons signalent par leur apparition à la côte ces mouvements d'eau verticaux (cas de *Lucicutia curta* et *L. flavicornis*, par exemple, dont nous reparlerons plus loin).

Enfin, un certain nombre de taxons présentent des fluctuations d'abondance dont les caractéristiques ne permettent pas de les rattacher à l'un ou l'autre des groupes que nous venons de définir. Cela peut être la conséquence de faibles exigences écologiques (cas probable de *Paracalanus parvus*) ou de l'insuffisance de l'analyse (confusion des espèces de *Clausocalanus* ou des deux familles d'appendiculaires par exemple).

2.3.2. Évolution selon le gradient côte-large (Radiale Pointe-Noire) (fig. 10)

Nous pourrions, tout comme à la station côtière, tenter un classement des taxons répertoriés en fonction de leurs réactions aux modifications saisonnières du gradient écologique zone néritique-zone océanique. Les observations le long de la RPN ne couvrant qu'une partie du cycle annuel, nous nous limiterons à présenter quelques situations typiques susceptibles de contribuer à l'interprétation des cycles de la station côtière :

a. Situation de fin de G.S.C. 1974. — Les conditions hydrologiques rencontrées lors de la radiale du 13/05/74 annoncent l'approche de la G.S.F. La thermocline s'est considérablement atténuée au large et, si les températures à la côte sont celles de G.S.C., la salinité à 17 m, proche de 35 ‰, sensiblement plus élevée que celle des eaux guinéennes, traduit l'influence des eaux équatoriales et subtropicales de fin de saison. Les taxons néritiques à tendance estivale (tels *Eucalanus pileatus*, du groupe 4, ou *Centropages furcatus*, du groupe 3) sont présents sur toute la radiale, avec une abondance légèrement plus élevée à la côte. Ceux à tendance hivernale (*Centropages chierchiae*, du groupe 9) disparaissent pratiquement au-delà des fonds de 50 m ; le confinement de ces taxons dans les eaux côtières en saison chaude est évidemment à relier à la persistance, près des côtes, de ressources alimentaires suffisantes. En ce qui concerne les taxons du groupe 5 (*Eucalanus monachus* et *Calanoides carinatus*) nous avons vu que leurs apparitions à la station côtière, bien que se produisant presque exclusivement en saison froide, avaient un caractère très sporadique. En effet, ces

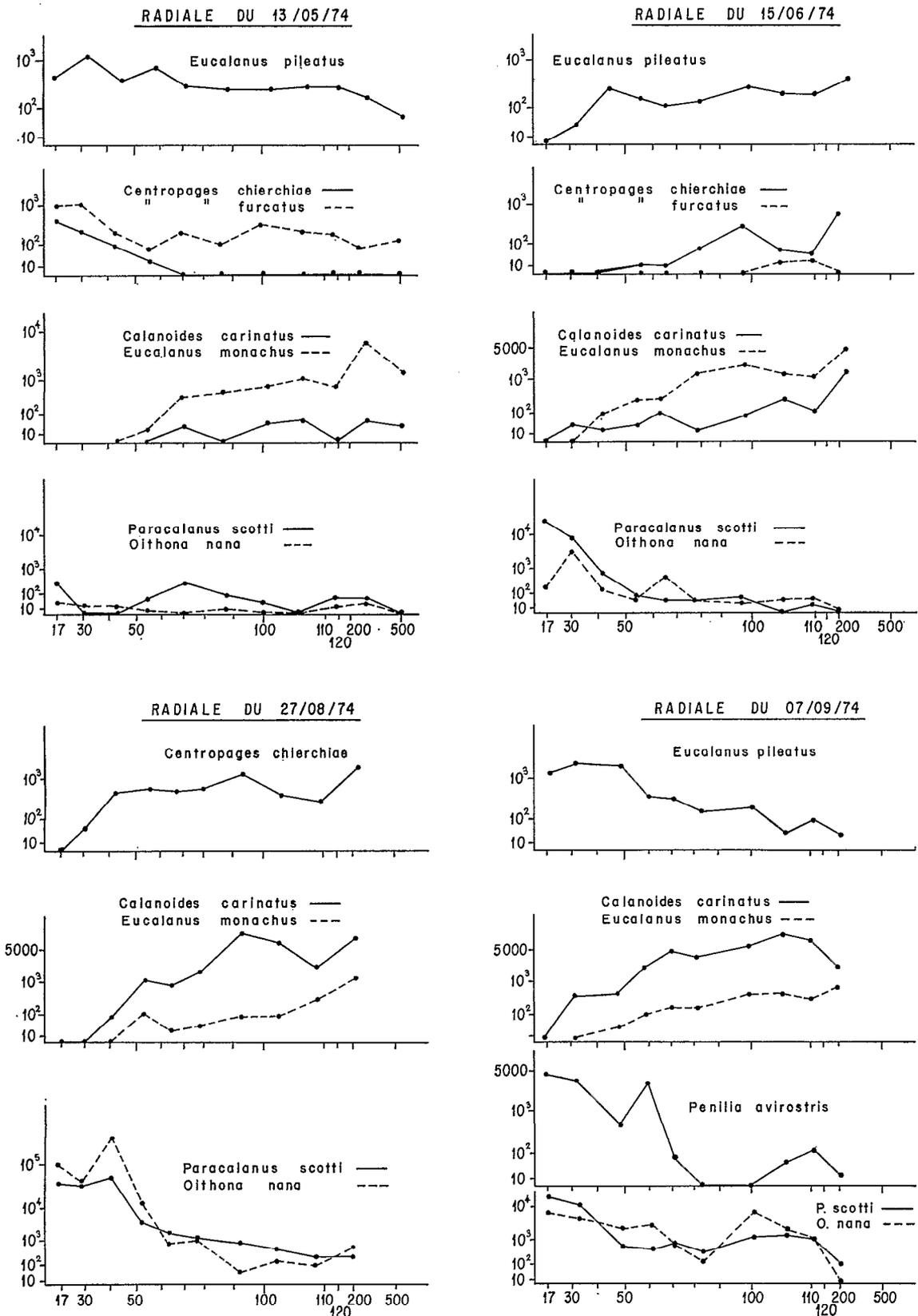


Fig. 10. — Différents types d'évolution des abondances de quelques taxons le long de la radiale de Pointe-Noire.
Several types of evolution of the abundance of some taxa along the Pointe-Noire transect.

deux populations atteignent leur plein développement au niveau des accores (conséquence de la localisation en profondeur du stock de copépodites V estivants) et leur extension vers la côte se trouve contrariée par les divergences côtières. En cette fin de G.S.C. 1974 *E. monachus* est déjà apparu en quantité notable dans les couches de surface alors que *C. carinatus*, au contraire, est en pleine migration ascendante (cf. paragraphe 2.2.3.).

b. Début de G.S.F. (radiale du 15/06/74). L'émergence à la côte des eaux à salinité proche de 36 ‰ (eaux subtropicales), liée au refroidissement de début de saison, s'accompagne d'une divergence qui provoque le refoulement vers le proche large de certaines populations côtières de taxons appartenant aux groupes 3 et 4 (*C. furcatus* et *E. pileatus*) ou au groupe 9 (*C. chierchiaie*). *E. monachus* et *C. carinatus* sont évidemment peu affectés par ces phénomènes hydrodynamiques. Les taxons du groupe 6 (tout au moins *P. scotti* et *O. nana*) voient au contraire leur abondance à la côte augmenter considérablement ; le phénomène est surtout net chez *P. scotti* dont les plus fortes abondances sont observées à la station côtière en début de G.S.F., alors qu'elles le sont en fin de saison chez *O. nana*. On peut supposer que ces espèces se réfugient à proximité du fond pendant les périodes les plus défavorables de la G.S.C. (présence d'eaux guinéennes jusqu'à la côte), d'où elles sont entraînées par les mouvements ascendants liés aux refroidissements.

c. Fin de G.S.F. (radiale du 27/08/74). Nous avons eu l'occasion de signaler (cf. chap. 2) l'évolution des conditions hydrologiques au cours de la G.S.F. A la station côtière les températures sont les plus basses de l'année, tandis que la salinité a sensiblement diminué par rapport à juin. Ces eaux, dont les caractéristiques thermohalines les apparentent sur un diagramme T-S à l'eau centrale de l'Atlantique sud, sont, selon la terminologie de Berrit, les eaux benguéléennes proprement dites. Les communautés côtières sont alors dominées par quelques espèces de copépodes, principalement *Oithona nana*, alors qu'au niveau des accores, les populations de *Calanoides carinatus* ont atteint leur développement maximum, tandis que celles de *Eucalanus monachus* ont beaucoup régressé, en même temps que s'est reconstitué le stock profond. Les espèces d'affinité estivale ont totalement disparu (*E. pileatus* et *C. furcatus*, par exemple) ou ne subsistent qu'à l'état de trace (*T. styliifera*). La radiale montre nettement la succession de ces deux communautés hivernales typiques. En ce qui concerne la communauté des accores, l'abondance d'une espèce herbivore, telle *C. carinatus*, est évidemment en rapport avec la richesse des eaux en

phytoplancton. Par contre, le pullulement d'*O. nana* dans les eaux côtières, s'accompagnant de la diminution et même de la disparition de *C. carinatus*, peut recevoir plusieurs interprétations. Tout d'abord l'extension jusqu'à la côte de *C. carinatus* peut être contrariée par la divergence côtière. L'instabilité du milieu néritique peut aussi être moins préjudiciable à de petites espèces à cycle court. Enfin, le régime alimentaire d'*O. nana* peut être aussi invoqué. Lampitt (1978) a montré l'aptitude d'*O. nana* à se nourrir de nauplii de 100 ou 200 μ appartenant à des espèces de copépodes de grande taille. L'effet de ce comportement prédateur sur les jeunes stades de *C. carinatus* (mais aussi de *C. chierchiaie*) peut être envisagé.

d. Début septembre. Transition G.S.F.-P.S.C. (radiale du 07/09/74). A la station côtière, cette transition intervient brutalement. Le réchauffement des eaux que nous avons interprété comme résultant d'un mélange entre eaux benguéléennes et eaux guinéennes de P.S.C., reste modéré. La caractérisation des communautés zooplanctoniques de cette période est faite essentiellement par des taxons du groupe 7 (mais aussi dans une certaine mesure par le groupe 9). La répartition de *Penilia avirostris* le long de la radiale montre que seule une bande côtière, relativement étroite, est en fait intéressée par les phénomènes liés à la transition. La réapparition d'espèces estivales, en quantité plus ou moins grande (*Eucalanus pileatus*, cf. fig. 9, mais aussi *Centropages furcatus*) près des côtes, tend à confirmer l'hypothèse d'un transport depuis la région du cap Lopez, par les eaux responsables du réchauffement. Les représentants principaux de la communauté côtière de fin de G.S.F. (*Oithona nana* et *Paracalanus scotti*) sont plus ou moins refoulés vers le large où persistent encore quelques temps les conditions hivernales. A la station côtière on peut d'ailleurs assister parfois (durant la seconde quinzaine de septembre 1974, par exemple) au retour temporaire de ces eaux de G.S.F.

2.3.3. Répartition géographique saisonnière (fig. 11)

Les récoltes de la RPN nous ont permis de voir comment les phénomènes hydrodynamiques responsables des mouvements verticaux ou côte-large (les deux étant indissociables), pouvaient intervenir dans l'interprétation de certaines fluctuations d'abondance observées à la station côtière (particulièrement en début de G.S.F.). L'examen de la répartition géographique saisonnière de quelques taxons, plus précisément quelques aperçus synoptiques de cette répartition, du Gabon à l'Angola, va maintenant nous permettre d'envisager le rôle des déplacements de masses d'eau parallèlement à la côte (1).

(1) La cartographie des abondances que nous donnons fig. 11 est faite en utilisant les cotations d'abondance de Frontier (1969), initialement définies pour estimer rapidement l'abondance des taxons dans des échantillons, alors qu'ici nous étudions le milieu

Durant la G.S.C., la répartition géographique des différents taxons présente peu de caractéristiques originales. On y retrouve une certaine uniformité déjà signalée à propos des biovolumes. La variabilité annuelle constatée dans l'intensité des G.S.C. 1971 et 1972 se répercute (tout du moins dans la zone où se manifeste cette variabilité, en gros au sud du 3^e parallèle) sur l'abondance et la répartition de certains taxons. Par exemple, la pauvreté en *Undinula vulgaris* du plateau au sud du cap Lopez durant la G.S.C. 1972 contraste avec la richesse relative observée en G.S.C. 1971 au large de l'Angola. Ces différences sont directement liées au faible développement vertical de la couche de mélange des eaux guinéennes en 1972, alors que son épaisseur atteint uniformément une trentaine de mètres sur tout le plateau angolais en 1971. En ce qui concerne les espèces néritiques, elles restent confinées à une frange côtière (comme nous l'avions noté sur la radiale du 13/05/74), plus ou moins étroite selon les années et la latitude (ex. *Centropages chierchiae* en 1971 et 1972, dont on note la disparition en 1972 au nord du 3^e parallèle).

Plus intéressante à ce sujet est l'étude de la G.S.F. Une espèce estivale typique des eaux guinéennes (telle *Undinula vulgaris*, du groupe 1) disparaît totalement au sud du cap Lopez (fig. 11). Le front thermohalin constitue pour cette espèce une barrière écologique (écotone) infranchissable. Il en va de même pour *Centropages furcatus*. Les taxons des autres groupes considérés comme estivaux de la station côtière, sont plus ou moins refoulés vers le large et le nord. Ce sera, par exemple, le cas de *Lucifer faxonii* (qui diffère donc légèrement de *C. furcatus* classé dans le même groupe) ou *Temora stylifera* et *Eucalanus pileatus*. Dans les deux principaux groupes de taxons à affinités hivernales (5 et 6), on retrouve la zonation côte-large signalée le long de la radiale. La campagne de la mi-juillet 1972 fournit un bon exemple de cette situation au large du Congo et du Gabon. *Oithona nana* et *Paracalanus scotti* (ce dernier étant encore dominant) voient ainsi leur abondance décroître de la côte vers le large, tandis qu'on assiste au phénomène inverse chez *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus* (fig. 11). Le front thermohalin marque la limite nord de l'extension hivernale de ces groupes à l'exception de *E. monachus* (ce qui le distingue ainsi écologiquement de *C. carinatus*). Une troisième composante des communautés hivernales se dessine dans la zone frontale, principalement du côté sud. On y retrouve

en effet des densités très élevées de *Penilia avirostris* (groupe 7), mais aussi de représentants du groupe 9 : *Temora turbinata* et *Centropages chierchiae*. Nous avons vu que les trois taxons cités, mais surtout le premier, présentaient un pic d'abondance intense et bien délimité dans le temps, début septembre. On peut interpréter ce pic comme résultant du passage à Pointe-Noire de ces populations, à la faveur d'un transport côtier par des eaux venues du nord du front (mais plus ou moins mélangées) et responsables du réchauffement, modéré mais brutal, de la transition G.S.F.-P.S.C.

Nous ne pouvons malheureusement retrouver, faute d'un nombre suffisant de campagnes, l'opposition entre le début et la fin de la saison ou saisir une période transitoire (transition G.S.F.-P.S.C. principalement). Une campagne entre Pointe-Noire et Luanda, mi-août 1971, montre toutefois la très large dominance de *Oithona nana* sur *Paracalanus scotti*.

Les petites saisons, selon leur intensité, rappelleront, très schématiquement, l'une ou l'autre des grandes saisons. Ainsi la P.S.F. 1971-72, longue et intense, provoque le refoulement, vers le nord et vers le large, des populations d'*Undinula vulgaris* dont l'extension de P.S.C. (tout au moins en 1970) se rapproche de celle de G.S.C. (1971), avec toutefois des densités plus faibles. On retrouve en P.S.C. des restes de communautés hivernales : *Calanoides carinatus* et *Penilia avirostris*, par exemple, au sud de Luanda. On peut, dans le cas de *P. avirostris*, invoquer le même transport responsable du pic de septembre à Pointe-Noire ; chez *C. carinatus* on constate que ces populations angolaises de P.S.C. sont presque exclusivement composées de stades V et ont donc cessé toute activité reproductrice. On peut y voir la fin de la migration descendante de reconstitution du stock profond de l'estivage.

2.3.4. Relations avec le milieu

Le caractère saisonnier des fluctuations d'abondance des principales populations zooplanctoniques suggère une liaison avec celles de la température, paramètre de l'environnement le mieux accessible. Compte tenu du caractère grossièrement sinusoïdal de ses fluctuations au cours de l'année, calculer la corrélation n'a guère de sens et ne fait généralement que traduire l'opposition entre saisons chaudes et saisons froides. Chez des espèces très néritiques, à tendance hivernale accusée, telles *Paracalanus scotti* ou *Oithona nana* (groupe 6), on trouve respectivement une

naturel. Nous avons cependant conservé cette échelle de cotation, mais en éliminant simplement la première classe, sans signification pour nous. En dépit d'une maille assez lâche de l'échantillonnage, ces cartes donnent des images assez cohérentes des répartitions d'abondance. Il peut arriver que, pour ne pas surcharger certaines cartes nous n'ayons pas fait figurer la classe 2 (par exemple quand les abondances présentent de forts gradients horizontaux : cas des espèces néritiques par exemple).

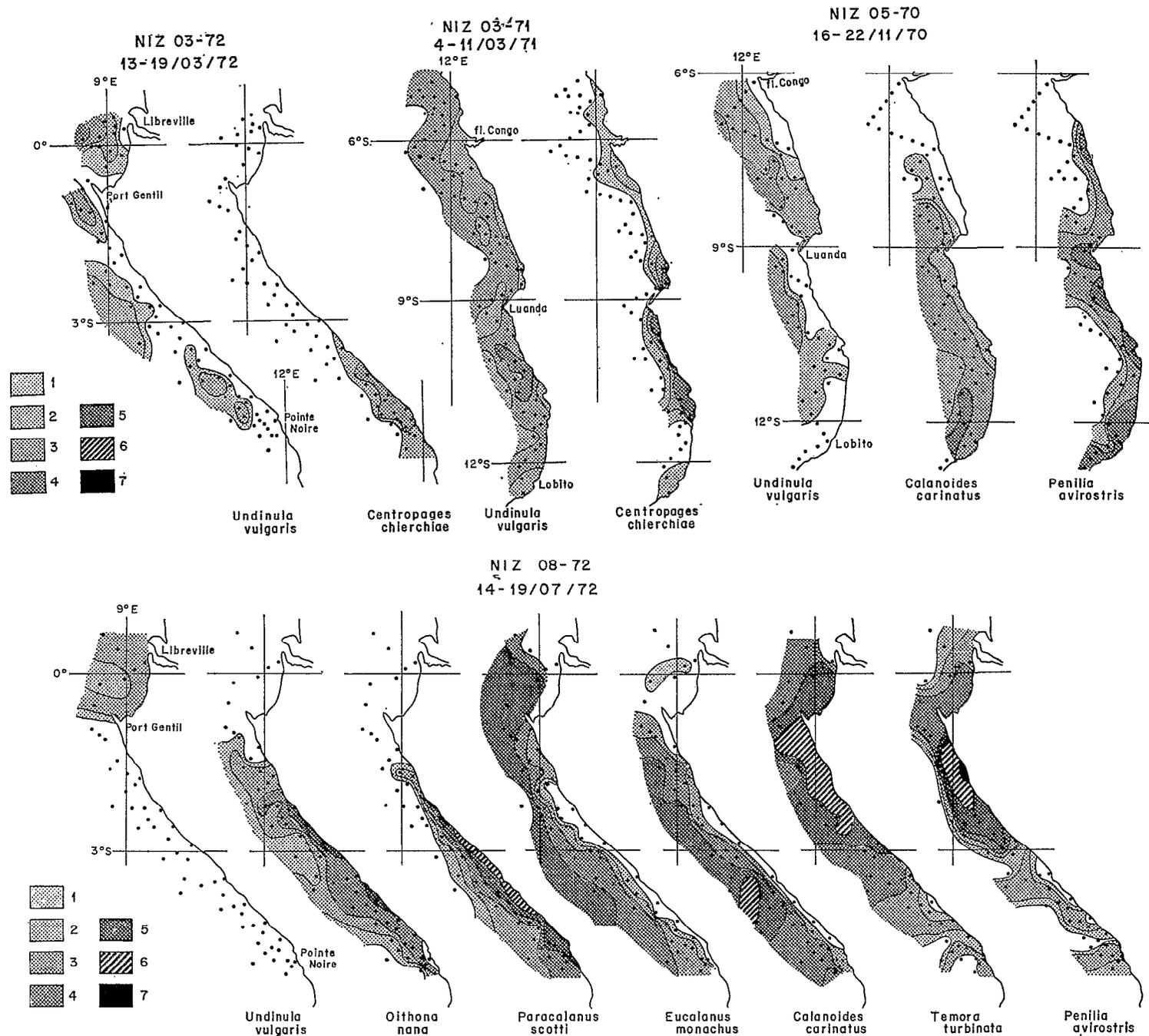


Fig. 11. — Répartition géographique des abondances de quelques taxons, entre le Gabon et l'Angola (campagnes du N/O André Nizery). Les abondances sont exprimées à l'aide des cotations d'abondance de Frontier (1969).

Geographical distribution of the abundance of some taxa between Gabon and Angola (R.V. André Nizery cruises). The abundance is expressed according to the abundance notation by Frontier (1969)

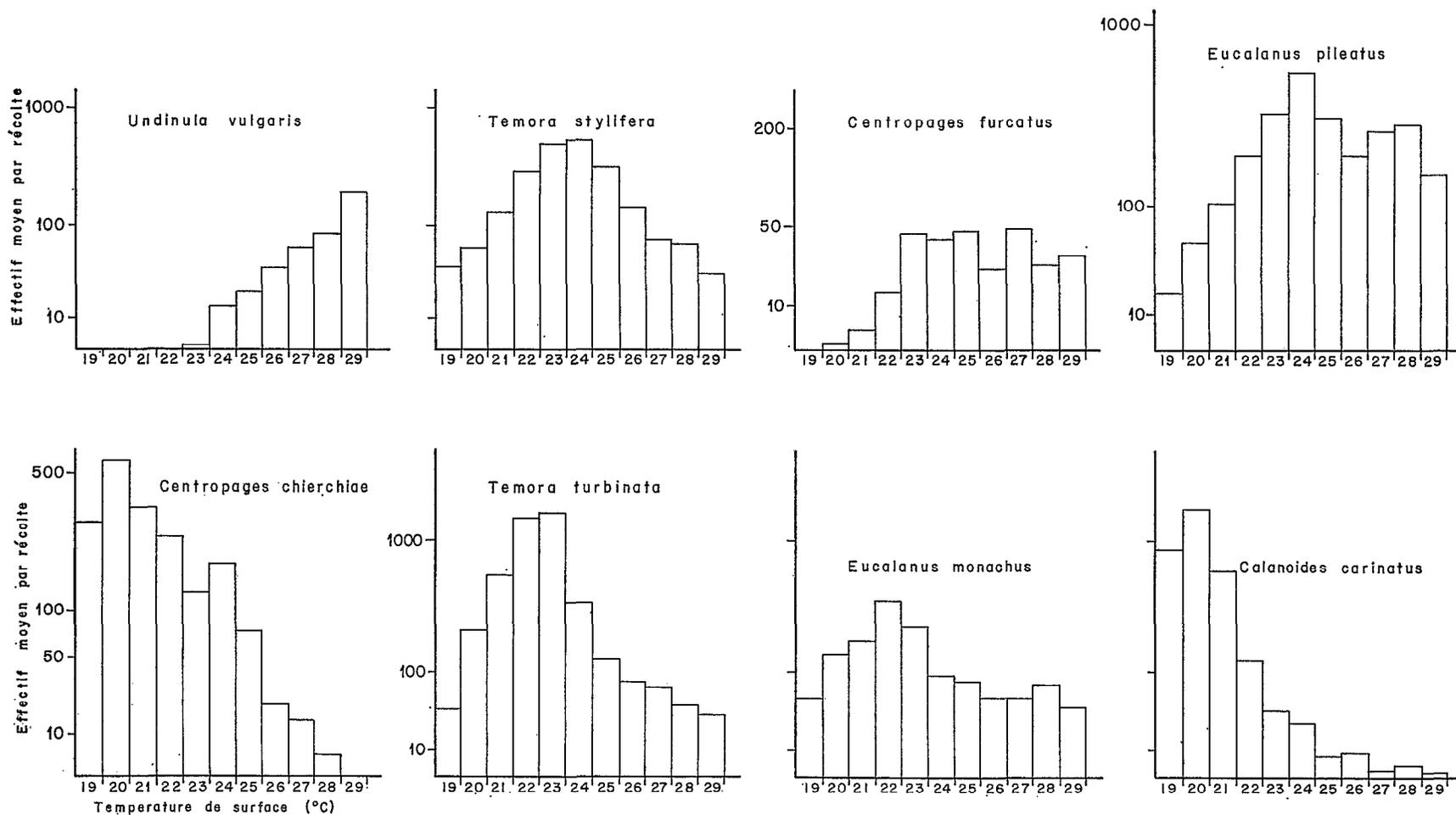


Fig. 12. — Effectif moyen de quelques taxons, par récolte du N/O André Nizery et par intervalle de 1° de la température de surface.
 Average number of individuals in some taxa, per sampling of the R.V. André Nizery and per 1°C surface temperature interval.

corrélation négative de $-0,70$ et $-0,62$ (pour 286 couples de variables) entre la température à 17 m et l'abondance quotidienne. Au contraire, chez une espèce estivale, telle *Lucifer faxonii*, cette corrélation sera positive : $r = 0,68$ entre le total de *L. faxonii* et la température à 17 m, pour 318 couples (cette corrélation tombe à 0,46 si nous éliminons les récoltes d'où l'espèce est absente).

Si on cherche à exprimer par une régression multiple l'effectif d'un taxon en fonction de divers paramètres, on constate que la corrélation partielle avec la température reste toujours de loin la plus élevée. Ces régressions rendent généralement compte d'environ 50 % de la variance du total *Lucifer faxonii*.

Les apports terrigènes peuvent parfois constituer, à certaines époques de l'année, une source non négligeable d'enrichissement du milieu marin, c'est le cas au large de la Côte d'Ivoire, par exemple (Binet, 1976). Au large du Congo, les dessalures, parfois très intenses, intéressant des couches d'épaisseur variable, qui sont observées à la station côtière, généralement en dehors de la G.S.F., peuvent avoir des origines diverses. 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 fluviaux (Loémé au sud et, surtout, Kouilou au nord de Pointe-Noire). D'autres dessalures, généralement les plus intenses, peuvent avoir une autre origine : par exemple, en février 1974, les salinités de surface inférieures à 27 ‰ semblent devoir être attribuées au refoulement sur la côte congolaise d'eaux du fleuve Congo (hypothèse confirmée par la couleur caractéristique de ces eaux dans l'échelle Forel-Uhl). A ces périodes ne correspond apparemment pas d'augmentation de *L. faxonii*, à l'encontre de ce qui est observé en Côte d'Ivoire. En fait la corrélation négative de $r = 0,54$ (pour 56 couples de valeurs hebdomadaires moyennes) entre total *L. faxonii* et salinité découle directement de la relation entre salinité et température ($r = -0,77$).

A l'échelle géographique des campagnes de l'André Nizery, il est peut-être plus facile de caractériser écologiquement un taxon par la relation existant entre son abondance et la température. Nous ne disposons que de mesures de surface, mais leur valeur assez médiocre est compensée par le nombre des observations (l'effectif moyen par récolte, calculé sur les valeurs transformées \log^2 , est exprimé par intervalle de 1° de la température de surface). Les histogrammes que nous obtenons ainsi (fig. 12) permettent d'introduire certaines nuances dans la classification du paragraphe.

La station côtière a parfaitement rendu compte de la thermophilie d'une espèce du groupe 1, telle *Undinula vulgaris* (maximum d'abondance dans les eaux les plus chaudes et disparition au-dessous de

23°). En ce qui concerne les espèces hivernales du groupe 5, leur caractère relativement hauturier nous avait empêché de bien percevoir certaines nuances importantes (dont nous avons déjà parlé dans le paragraphe 2.3.3.) dans leur écologie. Ainsi, chez *C. carinatus*, l'optimum thermique se situe vers 20° (la différence observée entre 19 et 20° provient du fait que cette espèce pénètre moins dans les eaux côtières qui sont les plus froides), alors que chez *E. monachus* il est moins accentué et proche de 22-23°. De même ce dernier persiste en effectifs moyens jusque dans les eaux les plus chaudes, alors que *C. carinatus* disparaît pratiquement au-delà de 24-25°. Il faut cependant remarquer que la profondeur d'estivage, moindre chez *E. monachus*, peut permettre certaines captures en G.S.C., lors des traits verticaux 200 m-surface. L'affaiblissement des tendances estivales des taxons des groupes 3 et 4 est bien mis en évidence par les histogrammes relatifs à *C. furcatus* et *E. pileatus*. Chez cette dernière espèce se manifestent les conséquences écologiques de la satisfaction de besoins contradictoires : affinités pour des eaux relativement chaudes et nécessité de disposer de ressources alimentaires suffisantes. Par contre, chez *Temora styliifera* on voit, comme nous l'avions annoncé, que les tendances estivales manifestées à la station côtière ne se retrouvent pas nettement à une certaine échelle géographique : l'optimum thermique se situe vers 23-24° et la décroissance des effectifs de part et d'autre est à peu près symétrique (à l'inverse de *E. pileatus*). Enfin on trouve aussi entre les taxons du groupe 9 des différences écologiques importantes, que les fluctuations d'abondance à la station côtière ne nous avaient pas fait soupçonner. Ainsi *Centropages chierchiai* présente des tendances cryophiles rappelant beaucoup plus celles de *Calanoides carinatus* que celles de *Temora turbinata* classé pourtant dans le même groupe. Si on compare l'histogramme relatif à *T. turbinata* avec celui de *T. styliifera*, on peut noter que les différences écologiques entre les deux espèces sont finalement moins accusées qu'il n'y paraissait à la station côtière.

On peut, en portant les effectifs sur un diagramme T-S, tenter de mettre en évidence le rôle écologique éventuel de la salinité. Au cours des campagnes de l'André Nizery, celle-ci, n'étant mesurée qu'en surface, est encore moins représentative que la température. Sur la fig. 13 nous avons porté les points T-S moyens de surface, ainsi que l'effectif moyen par prélèvement de *Penilia avirostris* et des *Evadne* spp. (en majorité *E. tergestina*), calculé pour chaque campagne dans sept secteurs géographiques d'une extension d'environ 1° de latitude, entre Pointe-Noire et Libreville. Ce graphique montre que *P. avirostris* atteint son maximum d'abondance au large du Congo-Gabon dans des eaux dont la température superfici-

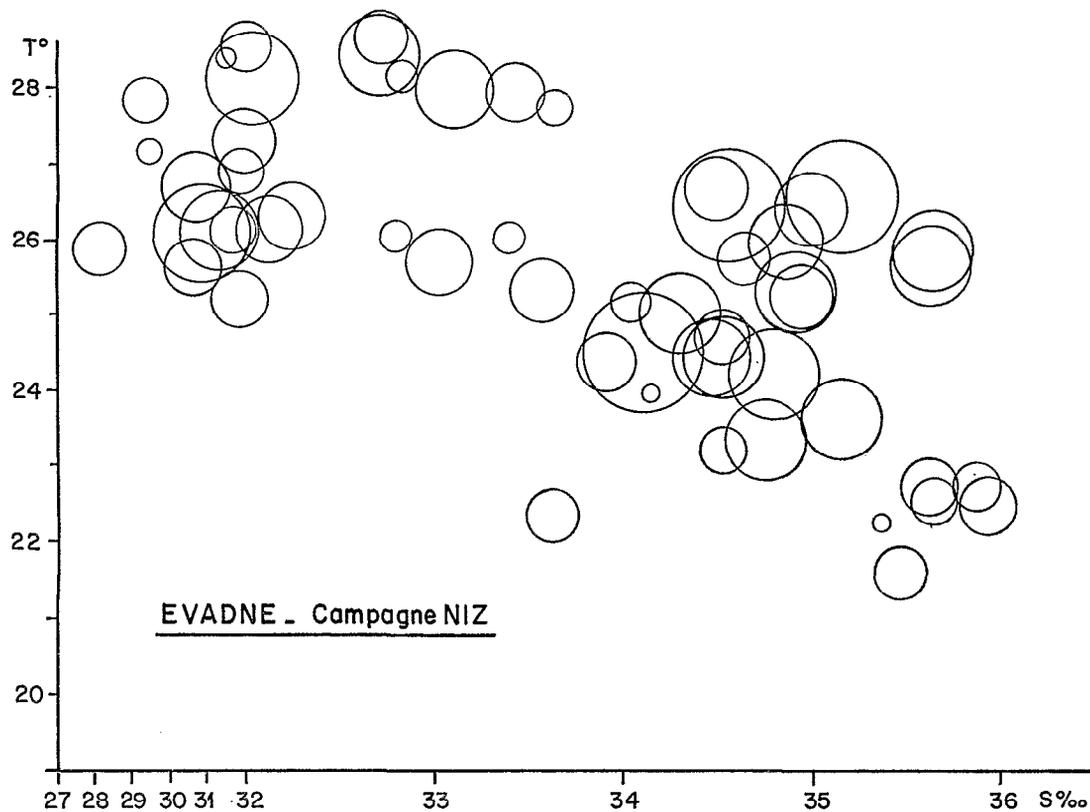
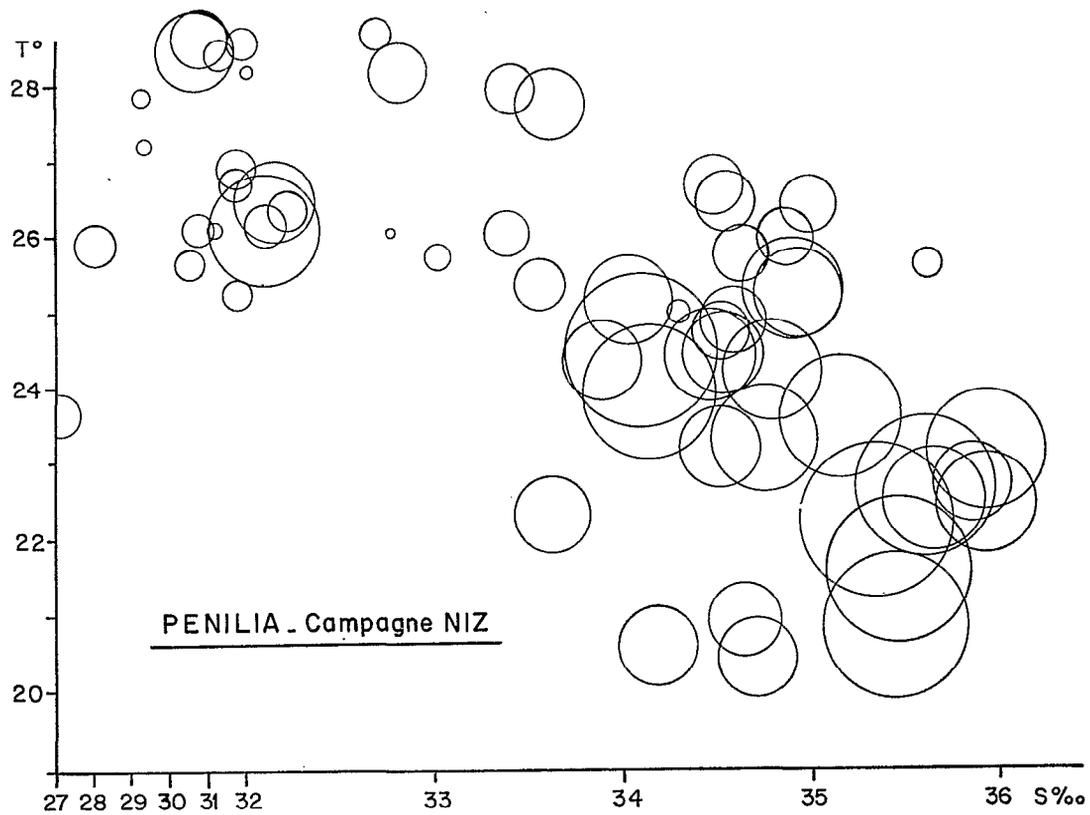


Fig. 13. — Relation entre l'abondance des cladocères (*Penilia avirostris* et *Evadne* spp.) et les conditions hydrologiques de surface, sur le plateau congo-gabonais.

Relationship between the abundance of cladocera (*Penilia avirostris* and *Evadne* spp.) and the surface hydrological conditions on the Congo-gabonese shelf.

cielle est inférieure à 25° et pour une salinité comprise entre 34 et 36 ‰. Si cette espèce a pu être parfois considérée (en Méditerranée, par exemple) comme indicateur d'eaux diluées, cela ne semble pas être le cas dans cette région. Les *Evadne* paraissent préférer des eaux plus chaudes (donc moins salées) et faire preuve d'une moindre tolérance.

Une autre relation avec le milieu est celle existant entre la taille des organismes marins et la température. Elle a été signalée chez de nombreuses espèces de copépodes (Binet et Suisse de Sainte-Claire, 1975 ; Gaudy, 1972) ; on la retrouve ici, par exemple, chez *Eucalanus pileatus* : pour 23 couples de valeurs (longueurs moyennes du céphalothorax de femelles adultes et températures moyennes, à partir des valeurs quotidiennes à 17 m, sur des périodes de 5 à 10 jours), on obtient, à la station côtière, une régression longueur du céphalothorax (en mm) = 0,016 (T° C à 17 m) + 2,19, avec $r = -0,75$. Les refroidissements amenant à la côte des eaux plus riches, on peut supposer que la croissance d'espèces herbivores s'en trouve favorisée ; on peut aussi bien envisager la possibilité d'un ralentissement du métabolisme et une croissance prolongée aux basses températures que les effets bénéfiques d'une plus grande richesse des eaux froides. La rapidité avec laquelle la taille des individus se modifie dans une population 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 chaudes et pauvres. On retrouve au cours des campagnes de l'André Nizery cette

corrélation négative entre température de surface et longueur céphalothoracique. Pour 101 couples de variables, $r = -0,84$; les températures de surface ne variant que de 24 à 29°, la pente de la droite de régression ($a = -0,042$) est plus forte que pour la station côtière. Les plus petits individus ont été capturés au cours de la campagne de mars 1971 où on a pu noter l'absence presque complète des plus jeunes stades.

2.3.5. Variations inter-annuelles

Au cours des six années de récoltes de zooplancton à la station côtière, les saisons marines ont considérablement varié, dans leur durée (particulièrement la P.S.F.), leurs dates d'installation et de disparition et leur intensité. On doit évidemment s'attendre à ce qu'une telle variabilité ait des répercussions sur le cycle saisonnier des différents taxons. Nous nous bornerons à donner ici quelques exemples.

Chez un taxon présentant un maximum d'abondance durant les saisons chaudes (P.S.C. et G.S.C.), tel *Lucifer faxonii* (groupe 3), les fluctuations annuelles d'abondance sont directement liées à l'intensité des saisons marines de chacune des années d'observation (exprimée, par exemple, par la température moyenne à 17 m). Dans le tableau ci-dessous nous donnons le nombre moyen d'individus par pêche (le calcul a porté sur les effectifs ayant subi la transformation $y = \log^2(x + 1)$; on est ensuite revenu à une valeur arithmétique par la transformation inverse ($10 \sqrt{y} - 1$) :

		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..... <i>L. faxonii</i>	—	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..... <i>L. faxonii</i>	190	130	20	40	70	—

Chez *Eucalanus pileatus*, la variabilité observée dans l'intensité des saisons chaudes aura, au contraire, peu de répercussion sur les abondances moyennes saisonnières. Par contre, 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 d'*E. pileatus*, alors que l'espèce avait disparu, tout

comme en 1974, plusieurs semaines durant les autres G.S.F. (fig. 9).

Il peut arriver que cette variabilité de l'intensité d'une saison ait un impact différé sur l'abondance saisonnière d'une espèce. Il semblerait que l'abondance en G.S.C. de *Temora turbinata* dépende de celle des petites saisons précédentes (P.S.C. et P.S.F., mais surtout cette dernière), indépendamment des caractéristiques de la G.S.C. Une relation apparaît nettement entre la température moyenne des petites

saisons et l'abondance moyenne de *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. pendant laquelle les enrichissements en sels nutritifs sont directement liés à l'intensité du refroidissement, et qu'elles se perpétuent ensuite durant la G.S.C.

Les conditions hydrologiques régnant au cours d'une saison sont loin d'être constantes et, par exemple, on assiste dans la seconde moitié de la

G.S.C. (et au début de la G.S.F.) à la succession de diverses catégories d'eau, nettement discernables sur un diagramme T-S. Nous avons vu que les taxons du groupe 10 traduisaient des influences diverses et que leur apparition à la station côtière était souvent liée à des phénomènes hydrologiques marquant telle ou telle phase du cycle saisonnier. Le copépode *Labidocera scotti*, relativement plus abondant que les autres taxons du groupe 10, culmine généralement vers la fin de la G.S.C. (avril-mai), donc à une période où les conditions saisonnières typiques

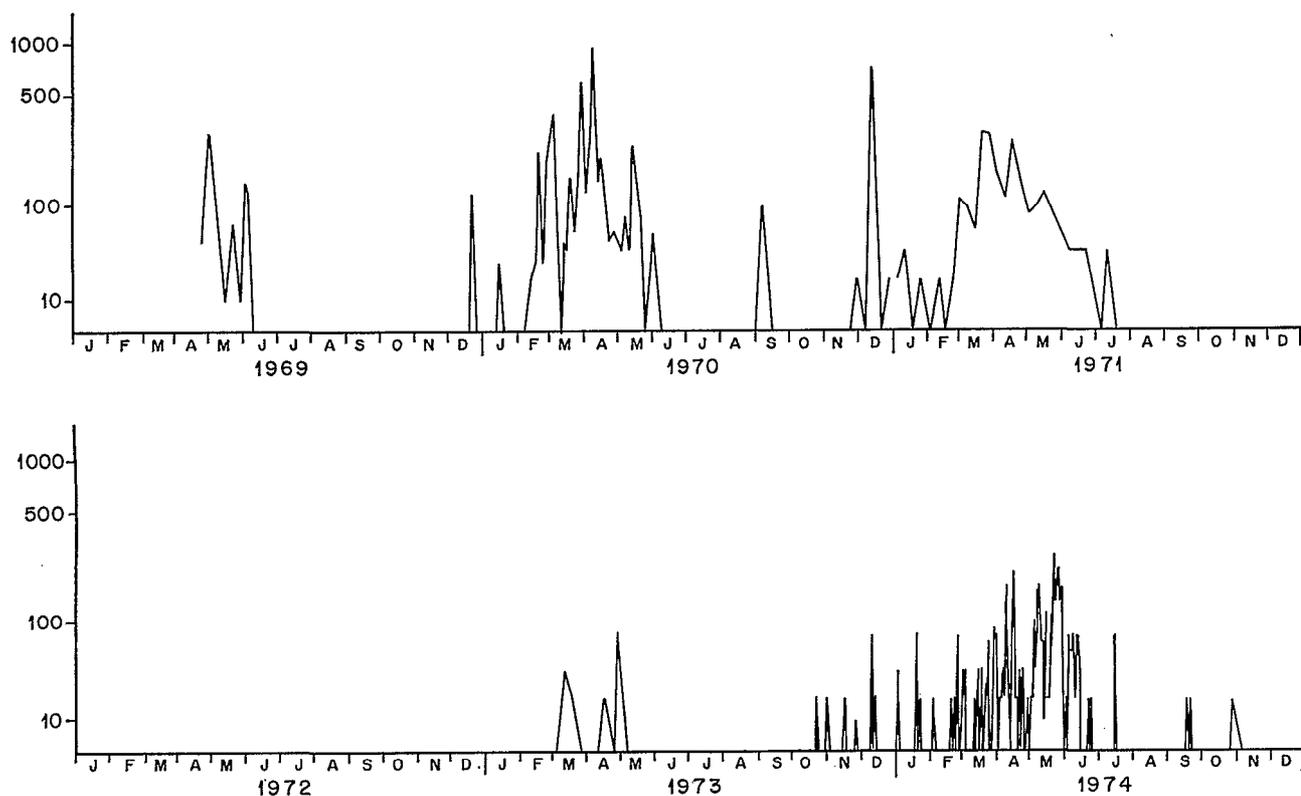


Fig. 14. — Évolution de l'abondance du copépode *Labidocera scotti* à la station côtière de Pointe-Noire, de 1969 à 1974.

Evolution of the abundance of the copepod Labidocera scotti at the coastal station of Pointe-Noire, from 1969 to 1974.

commencent déjà à s'altérer ; sa présence se prolonge même au début de la G.S.F. Sur un diagramme T-S on voit que si les températures restent élevées, la salinité dépasse alors souvent 35 ‰ et correspond aux eaux dites équatoriales. *L. scotti* est une espèce superficielle et on peut supposer que son développement dans les eaux côtières congolaises est lié aux influences que traduisent ces catégories d'eau. En 1970, 1971, 1974 (et vraisemblablement aussi en 1969) *L. scotti* présente un cycle très semblable (fig. 14). Par contre, on ne le trouve pas en 1972 et il est très

rare et très peu abondant en 1973. Si 1972 fut effectivement une année « anormale » à l'échelle du continent africain, avec une G.S.C. particulièrement fraîche, celle de 1973 fut plus proche de la moyenne 1969-1974, bien que plus froide et plus instable en profondeur. Ces phénomènes peuvent être rapprochés de l'absence ou de la rareté de *L. scotti*, mais il est très difficile, voire impossible, d'analyser l'enchaînement des mécanismes conduisant aux perturbations constatées dans le cycle de cette espèce.

2.4. APPROCHE SYNÉCOLOGIQUE

2.4.1. Position du problème. — Nécessité d'une analyse mathématique

Nous venons d'examiner comment les populations zooplanctoniques réagissaient par leurs variations d'abondance aux modifications spatio-temporelles du milieu. Une telle analyse, limitée aux taxons les plus représentatifs, a pour conséquence de négliger une fraction notable de l'information contenue dans les récoltes, en éliminant un grand nombre des éléments constitutifs de ces peuplements que nous souhaiterions maintenant appréhender globalement. La masse des données à analyser est telle que le recours à des outils mathématiques s'impose ; l'étude portant sur un ensemble de taxons, c'est à l'analyse multivariée qu'il convenait de faire appel. Les méthodes mathématiques utilisées sont essentiellement des analyses factorielles ou, selon une expression qu'on préfère actuellement, des *analyses d'inertie*. Ces méthodes sont désormais d'un usage courant en écologie ; on en trouvera une présentation mathématique dans les ouvrages relativement simples de Lebart et Fénelon (1971) et Dagnélie (1975) ou ceux, plus complexes, de Benzecri *et al.* (1973), Cailleux et Pagès (1976) et Lebart *et al.* (1977).

L'application des méthodes factorielles à l'écologie a pu parfois être critiquée. Frontier (1974), considérant les conclusions écologiques auxquelles elles aboutissent généralement, déplore le caractère souvent trivial des résultats et leur manque d'« heuristique », par suite de leur incapacité à mettre en évidence des faits nouveaux. Dans notre cas, on peut raisonnablement s'attendre à ce que le facteur thermique soit fondamental dans l'analyse du cycle saisonnier. De même le gradient côte-large devrait-il ressortir parmi les tout premiers facteurs d'une analyse de la radiale mais, dans la mesure où ce gradient représente un facteur complexe difficilement saisissable que l'on peut appeler la « nériticité » (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 donc 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 leur interprétation soit pour autant évidente.

Les analyses factorielles seront envisagées ici 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. En tant que telles, elles ne requièrent aucune hypothèse de multilinéarité. Si on met l'accent sur la structure de

l'ensemble des observations, on définira une mesure mathématique de dissemblance entre observations, qui sera ici une *distance*. Des *masses* seront données aux différentes observations et quand cette masse sera nulle les observations ne joueront pas sur les résultats des analyses et constitueront des observations témoins. On cherchera des configurations de dimension réduite rendant compte au mieux du réseau de dissemblance entre observations (les observations témoins, quand il y en a, étant exclues à ce niveau) tel qu'il est défini par la matrice des distances dans le nombre maximum de dimensions. Les configurations recherchées seront fournies par des analyses d'inertie, pratiquées à partir du barycentre des observations. 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 lesquelles on pourra, de plus, projeter les observations témoins, qui n'ont pas influé sur la détermination des axes factoriels.

Dans ces structures on définira aussi la contribution relative des variables aux axes. Cette contribution quantifie la « responsabilité » d'une variable vis-à-vis d'un axe factoriel. On peut encore définir des « facteurs » associés aux axes factoriels ; ce sont des variables abstraites, définies comme formes linéaires sur l'ensemble des observations, par rapport auxquelles on pourra décomposer les variables originelles. Cette décomposition permet de définir les coordonnées des variables par rapport aux facteurs. Ces coordonnées seront utilisées pour bâtir des *configurations variables*, dites duales des configurations observations. On peut tenter de les utiliser pour rendre compte des proximités entre variables ; en fait les configurations variables traduisent plus les liens entre variables et facteurs que les liens directs entre variables.

On peut encore vouloir 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.

2.4.2. Les méthodes mathématiques utilisées

L'utilisateur a le choix entre plusieurs variantes d'analyses factorielles. Plusieurs études ont été consacrées à l'utilisation en écologie de ces techniques particulières (Chardy *et al.*, 1976 ; Gauch *et al.*, 1977 ; Legendre et Legendre, 1979). Ce qui est important 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. On trouvera dans Dessier et Laurec (1978) ou Laurec (1979) un examen détaillé de cette question, sur laquelle nous ne pouvons nous étendre ici.

Les analyses d'inertie sont désormais d'un usage courant en écologie marine et, en ce qui concerne la variante la plus récente, l'analyse des correspon-

dances, on trouvera des exemples d'application à la zooplanctologie dans Binet *et al.* (1972), Ibanez et Seguin (1972), Binet (1978), Dessier et Laurec (1978) et Dessier (1979). Comme dans le paragraphe précédent, nous ferons appel aux trois ensembles principaux d'observations que nous avons soumis à diverses méthodes d'analyses d'inertie, comme résumé dans la tableau ci-dessous :

Ce tableau appelle quelques commentaires. En ce

Ensemble d'observations considéré	Nature des données	Variante d'analyse d'inertie utilisée
— Station côtière + année moyenne + série complète des 601 récoltes (1)	semi-quantitatif quantitatif avec transformation $\log^2 (x+1)$	correspondances composantes principales (corrélations variables)
— Radiale de Pointe- Noire	quantitatif avec transformation $\log^2 (x+1)$	composantes principales (corrélations variables)
— Campagnes de l'André Nizery	qualitatif (présence-absence)	analyse générale (indice d'OCHIAI)

qui concerne la station côtière, nous avons commencé par étudier le cycle moyen après avoir défini une année moyenne de 52 observations hebdomadaires. Le recours à une année moyenne 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...

L'information apportée par un taxon peut être d'une double nature : soit une présence ou une 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 est 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 équiprobables. Ce schéma idéal n'a pas toujours été respecté ainsi que le révèle le tableau III où les seuils choisis ont été reportés. Certains taxons sont trop rarement présents (taxon 41) ou 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 à l'absence. D'autres taxons

sont trop rarement absents pour qu'une variable logique particulière soit associée à cet événement ; trois classes d'abondance, sensiblement équiprobables, sont créées dans ce cas. Si les fluctuations d'abondance ne paraissent pas nettement liées au cycle annuel, deux classes apparaîtront (taxon 65). 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 d'un tableau de 194 colonnes (= variables) et 52 lignes (associées aux semaines d'une année moyenne définie sur une base hebdomadaire). A ce tableau de base furent adjointes des lignes supplémentaires correspondant aux années individuelles. Le tableau ainsi constitué après codage est directement apparenté à une table de contingence pour laquelle l'analyse des correspondances est un outil spécialement adapté.

Dans les récoltes du André Nizery, outre le dénombrement d'une vingtaine de taxons, les espèces de copépodes ont été identifiées. Une telle information, cette fois purement qualitative (présence ou absence) est évidemment très dégradée et le choix d'une distance appropriée prend ici toute son importance.

(1) Seuls les résultats concernant la série des 334 récoltes quotidiennes ont finalement été considérés.

TABLEAU III
Liste des taxons pris en compte dans l'analyse de la station côtière

TABLE III
Species considered in the coastal station analysis

	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	> 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 scottii.....	16	595	2 200	21 000	7 100	< 700	700-12 000	> 12 000
Paracalanus parvus.....	15	580	2 400	900	2 100	< 450	450-4 000	> 4 000
Paracalanus aculeatus.....	14	304	55	1,7	18	0	> 0-100	> 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	1	2,3	9,9	0	> 0	
Diaixis hibernica.....	34	102	0,3	20	3,1	0	> 0-30	> 30
Centropages furcatus.....	35	401	250	2,4	40	0	> 0-170	> 170
Centropages chierchiaiae.....	36	465	190	45	82	0	> 0-300	> 300
Pseudodiaptomus serricaudatus....	38	596	230	1 500	440	< 350	350-1 000	> 1 000
Temora stylifera.....	40	383	170	7,3	15	0	> 0-100	> 100
Temora turbinata.....	39	506	490	29	86	< 25	25-700	> 700
Temoropia mayumbaensis.....	41	9	0	0,4	0	0	> 0	
Lucicutia flavicornis.....	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 scottii.....	52	153	13	0,9	0,7	0	> 0-25	> 25
Acartia plumosa.....	56	587	200	1 700	800	< 450	450-1 750	> 1 750
Acartia danae.....	55	103	8,3	0	3,7	0	> 0	
Oithona nana.....	57	596	1700	25000	4900	< 1 000	1000-11 500	> 11 500
Oithona plumifera.....	58	539	230	63	210	0	> 0	
Oithona simplex.....	101	228	23	28	2,7	0	> 0-25	> 25
Oithona sp.....	61	308	45	67	7,7	0	> 0-50	> 50
Microsetella spp.....	62	274	35	7,6	2,8	0	> 0	
Macrosetella gracilis.....	63	9	0,4	0,6	0,9	0	> 0	
Euterpina acutifrons.....	65	599	3 100	3 100	2 300	< 3 000	> 3 000	
Clytemnestra sp.....	66	74	3,9	1,1	0,6	0	> 0	
Oncaea curta.....	67	386	35	75	29	0	> 0-65	< 65
Oncaea venusta.....	70	355	73	6,9	2,7	0	> 0	
Oncaea mediterranea.....	68	335	14	19	7,4	0	> 0	
Oncaea media.....	73	73	4,5	0	1,5	0	> 0	
Lubbockia squillimana.....	74	63	0,6	3,0	0,9	0	> 0	
Corycaeus speciosus.....	78	32	1,2	0	1,0	0	> 0	> 170
Onychocorycaeus giesbrechti.....	83	428	610	6,8	170	0	> 0-170	
Ditrichocorycaeus africanus.....	85	595	2 000	1 200	1 700	< 1 500	> 1 500	
Farranula gracilis.....	86	97	7,7	0,9	4,3	0	> 0	
Farranula rostrata.....	87	16	0,3	1,1	0	0	> 0	
Saphirella sp.....	91	553	330	390	370	< 50	50-600	> 600
DIVERS								
Méduses.....	102	531	89	160	78	< 50	50-600	> 600

	Code	Nombre de présences	Effectif moyen G.S.C.	Effectif moyen G.S.F.	Effectif moyen P.S.C.	Codage logique		
						1	2	3
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	1 100	1 400	750	< 1 200	> 1 200	
Larves actinotroques.....	106	68	0,5	2,3	2,9	0	> 0	
Penilia avirostris.....	95	335	150	71	2,2	< 25	25-1 000	> 1 000
Evadne 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
Lucifer faxonii (zoés).....	108	419	410	3,8	58	0	> 0-300	> 300
Lucifer faxonii (mysis).....	109	261	83	1,6	6,3	0	> 0-300	> 300
Lucifer faxonii (mastigopus).....	110	133	16	1,0	0,6	0	> 0	
Lucifer faxonii (adultes).....	111	239	27	0,9	2,9	0	> 0-25	> 25
Lucifer faxonii (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 brachyours.....	113	442	47	24,3	75	< 50	> 50	
Mégalopes de brachyours.....	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	2 900	620	2 200	< 700	700-3 400	> 3 400
Doliolés.....	116	248	12	31	1,0	25	25-300	> 300
Œufs 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	
Sagitta enflata.....	119	259	32	2,5	8,0	0	> 0	
Sagitta tenuis-friderici.....	120	582	110	270	170	< 100	100-400	> 400
Sagitta hispida.....	121	27	1,5	0,3	0	0	> 0	
Sagitta sp. juvéniles.....	122	590	830	940	540	< 300	> 300	
Krohnitta pacifica.....	123	74	3,2	0,5	2,5	0	> 0	

Ce problème a été examiné par Blanc *et al.* (1976) pour ce qui concerne les indices qualitatifs.

Le choix d'un indice de similarité dans le traitement des données qualitatives dépend du degré d'homogénéité faunistique de l'ensemble des prélèvements 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 de se ramener à l'analyse générale (Lebart et Fénelon, 1971) :

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

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 $j_2 \neq 0$.

Sur les 150 espèces de copépodes identifiées, nous n'en avons retenu que 87 présentes dans plus de 5 % des 805 récoltes. On peut généralement supposer que

l'absence d'une espèce soit moins significative que sa présence et, de plus, celles que nous avons éliminées sont, pour la plupart, subsuperficielles, voire profondes, et n'auraient fait que renforcer davantage la caractérisation des peuplements hauturiers, les moins soumis aux fluctuations saisonnières (tabl. IV).

On peut souhaiter revenir à des méthodes quantitatives et associer à chaque taxon une variable qui sera son effectif, éventuellement transformé, dans un prélèvement. Une transformation répond à un double objectif : définition d'une échelle de variation qui soit écologiquement plus significative et satisfaction d'impératifs statistiques (en fait l'utilisation des analyses factorielles comme des techniques de description d'un tableau bidimensionnel repousse au second plan les problèmes d'inférence statistique). Une erreur d'échantillonnage existe qui comporte une variance allant croissant selon l'importance des abondances réelles. 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 à les rendre indépendantes des niveaux d'abondance. Suivant Frontier (1973), nous avons utilisé une transformation

$\log^{\alpha} (x + 1)$, avec $\alpha = 2$. 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. 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.

Les données quantitatives (année moyenne et série complète des 601 récoltes) ont été traitées par la méthode d'analyse en composantes principales, toujours selon un point de vue descriptif, qui n'est pas celui des premiers travaux utilisant cette technique. Les analyses ont porté sur la matrice de corrélation entre taxons.

TABLEAU IV

Liste des taxons examinés dans les récoltes de la RPN 1974 et les campagnes du André Nizery

TABLE IV

Species considered in the Pointe-Noire transect (1974) and André Nizery cruises samplings

COPÉPODES	Code d'identification	RPN 1974			André Nizery	
		Effectif moyen par récolte	Fréquence (%) dans les 118 récoltes	Utilisation analyses	Fréquence (%) dans les 805 récoltes	Utilisation analyses
Nannocalanus minor.....	1	84,2	52,5	+	78,9	+
Calanoides carinatus.....	2	1 287,6	83,9	+	36,4	+
Neocalanus gracilis.....	3	16,7	35,6	+	37,6	+
Undinula vulgaris.....	4	16,0	16,1	+	54,4	+
Eucalanus elongatus.....	5	1,9	8,5	+	8,7	+
Eucalanus attenuatus.....	6	9,7	21,2	+	33,0	+
Eucalanus crassus.....	7	3,6	13,6	+	11,4	+
Eucalanus subtenuis.....	8	18,1	33,1	+	56,8	+
Eucalanus pileatus.....	9	576,4	86,4	+	94,3	+
Eucalanus monachus.....	10	776,3	79,7	+	72,9	+
Rhincalanus cornutus.....	11	9,4	18,6	+	38,4	+
Acrocalanus longicornis.....	12	1,7	5,9	+	30,3	+
Acrocalanus andersoni.....	13	13,6	34,7	+	48,6	+
Paracalanus aculeatus.....	14	633,8	78,8	+	85,0	+
Paracalanus parvus.....	15	276,9	95,8	+	96,5	+
Paracalanus scotti.....	16	3 811,3	85,6	+	24,7	+
Calocalanus contractus.....					3,0	
Calocalanus pavo.....	17	11,0	31,4	+	43,4	+
Ischnocalanus plumulosus.....	18				7,2	+
Mecynocera clausi.....	19	43,7	48,3	+	49,2	+
Clausocalanus spp.....	88	1 235,1	89,8	+	—	
Aetideus armatus.....	20				5,7	+
Euaetideus giesbrechti.....	21	20,6	50,0	+	39,4	+
Aetideopsis sp.....		0,5	0,8		3,0	
Chiridius armatus.....					0,4	
Chiridius poppei.....		0,1	0,8		1,2	
Gaetanus latifrons.....					0,1	
Gaetanus minor.....	22	0,8	3,4		6,2	+
Gaidius tenuis.....					0,1	
Euchirella pulchra.....		0,2	0,8		1,9	
Euchirella rostrata.....		0,2	1,7		0,2	
Euchirella curticauda.....					0,1	
Paivella inaciae.....	23	16,0	33,9	+	14,3	+
Undeuchaeta plumosa.....					0,4	
Undeuchaeta major.....					0,1	
Euchaeta paraconcinna.....	24	140,5	84,7	+	66,6	+

COPÉPODES	Code d'identification	RPN 1974			André Nizery	
		Effectif moyen par récolte	Fréquence (%) dans les 118 récoltes	Utilisation analyses	Fréquence (%) dans les 805 récoltes	Utilisation analyses
<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 profunda</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 chierchiaie</i>	36	778,2	85,6	+	63,0	+
<i>Centropages violaceus</i>	37				16,3	+
<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 flavicornis</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	

COPÉPODES	Code d'identification	RPN 1974			André Nizery	
		Effectif moyen par récolte	Fréquence (%) dans les 118 récoltes	Utilisation analyses	Fréquence (%) dans les 805 récoltes	Utilisation analyses
<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	
<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	3 129,2	83,9	+	43,7	+
<i>Oithona simplex</i>	101	1,0	3,4		1,9	
<i>Oithona plumifera</i>	58	1 753,8	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	4 900,4	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 }				79,3	
<i>Oncaea mediterranea major</i>	69 }	267,3	90,7	+	70,4	
<i>Oncaea venusta minor</i>	70 }				95,4	
<i>Oncaea venusta major</i>	71 }	692,4	83,9	+	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	29,9	67,8	+	62,7	+
<i>Lubbockia aculeata</i>					0,9	
<i>Pachos punctatum</i>					1,0	
<i>Sapphirina metallina</i>	75				5,8	+
<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 ovatoenceolata</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	

COPÉPODES	Code d'identification	RPN 1974			André Nizery	
		Effectif moyen par récolte	Fréquence (%) dans les 118 récoltes	Utilisation analyses	Fréquence (%) dans les 805 récoltes	Utilisation analyses
Corycaeus D. africanus.....	85	1 785,4	94,1	+	76,1	+
Farranula gracilis.....	86	22,4	20,3	+	68,4	+
Farranula rostrata.....	87	18,1	41,5	+	36,5	+
Saphirella sp.....	91	14,3	17,8	+	4,7	
Esp. B.....		4,5	6,8		1,9	
AUTRES TAXONS						
Nauplii de copépodes.....	92					
Lucifer faxonii (total).....	93					
Ostracodes.....	94					
Penilia avirostris.....	95					
Chaetognathes.....	96					
Appendiculaires.....	97					
Evadne spp.....	98					

2.4.3. La méthode de partition automatique des nuées dynamiques. — Exemple d'application à la série des 334 récoltes quotidiennes de la station côtière

Nous verrons plus loin (en 2.4.5.) que l'analyse de l'année moyenne permet d'établir, dans les plans factoriels, certaines coupures dans la série des observations hebdomadaires, correspondant à celles du cycle hydroclimatologique.

En revanche, les regroupements de récoltes quotidiennes (série des 334 récoltes, extraite de la série complète des 601 récoltes de la station côtière) n'apparaissent pas, *a priori*, évidents dans le plan des axes 1 et 2 (fig. 15). *A fortiori*, nous nous heurtons au même problème dans l'interprétation des résultats de l'analyse générale portant sur les 805 récoltes des campagnes de l'André Nizery (fig. 16). L'utilisateur des analyses d'inertie est souvent conduit à proposer des regroupements, le plus souvent concernant les variables (taxons), où apparaît davantage la connaissance plus ou moins intuitive qu'il a de ses données que les résultats objectifs de l'analyse dont on peut alors mettre en doute l'« heuristique ». Répondant à cette critique souvent faite aux utilisateurs des analyses multivariées, Blanc et Laurec (1976) ont suggéré la combinaison de divers outils mathématiques et, dans notre cas, on peut ainsi envisager de recourir à une technique de partition automatique. Le problème qui se pose alors est d'obtenir une partition d'une population de n individus caractérisés chacun par p variables. Ces n individus pourraient, par exemple, être un ensemble quelconque de récoltes zooplanctoniques et les p variables les taxons pris en compte dans les analyses ; quand on cherche à appliquer ces techniques de partition automatique

à des masses de données de l'importance des nôtres, on se heurte très vite à des problèmes de calcul quasi insolubles. On peut aussi envisager les n observations soumises à la partition, non plus dans l'espace des p taxons ($p = 77$ à la station côtière) mais dans celui des premiers axes issus de l'analyse. Nous avons, assez arbitrairement, retenu les 8 premiers facteurs (représentant dans le cas de la série complète de la station côtière, 40,7 % de la variance totale) et les variables sont alors les coordonnées sur les p ($= 8$) premiers axes, de telle sorte que (selon Bertier et Bourouche, 1975) :

- « les classes soient les plus différentes possible 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 Bourouche, 1975). Divers auteurs ont cherché directement une

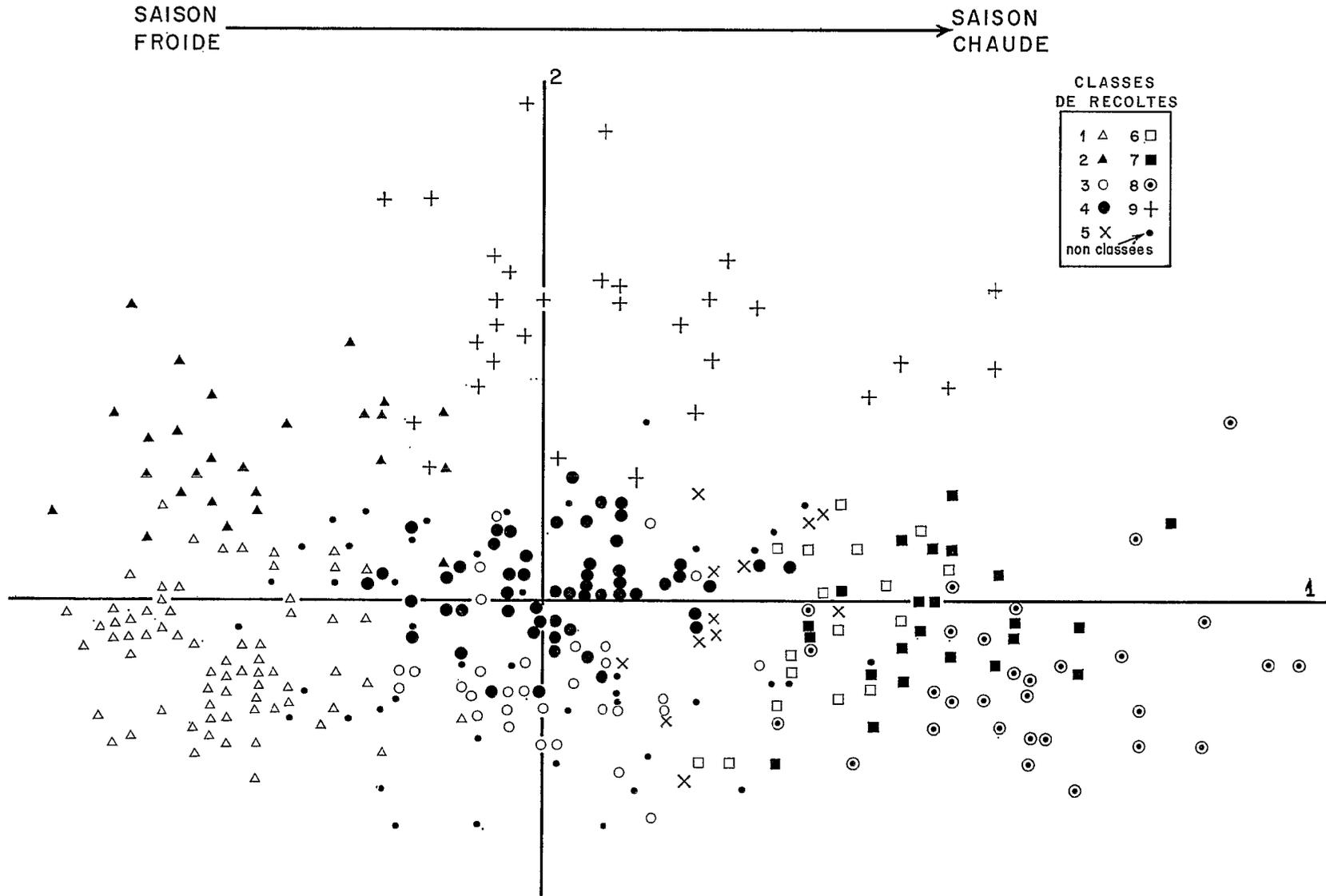


Fig. 15. — Série complète des 601 récoltes de la station côtière : analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons ; espace des observations : projection des récoltes quotidiennes dans le plan 1-2 (période 10/73 - 10/74). Les 9 classes de récoltes issues de la partition par la méthode des nuées dynamiques ont été figurées.

Complete series of the 601 samplings of the coastal station : principal component analysis of the taxa correlation matrix ; space of the observations : projection of the daily samplings on the plane 1-2 (10/73 to 10/74 period). The 9 sampling classes issued from the partitioning by the dynamic cloud method are presented.

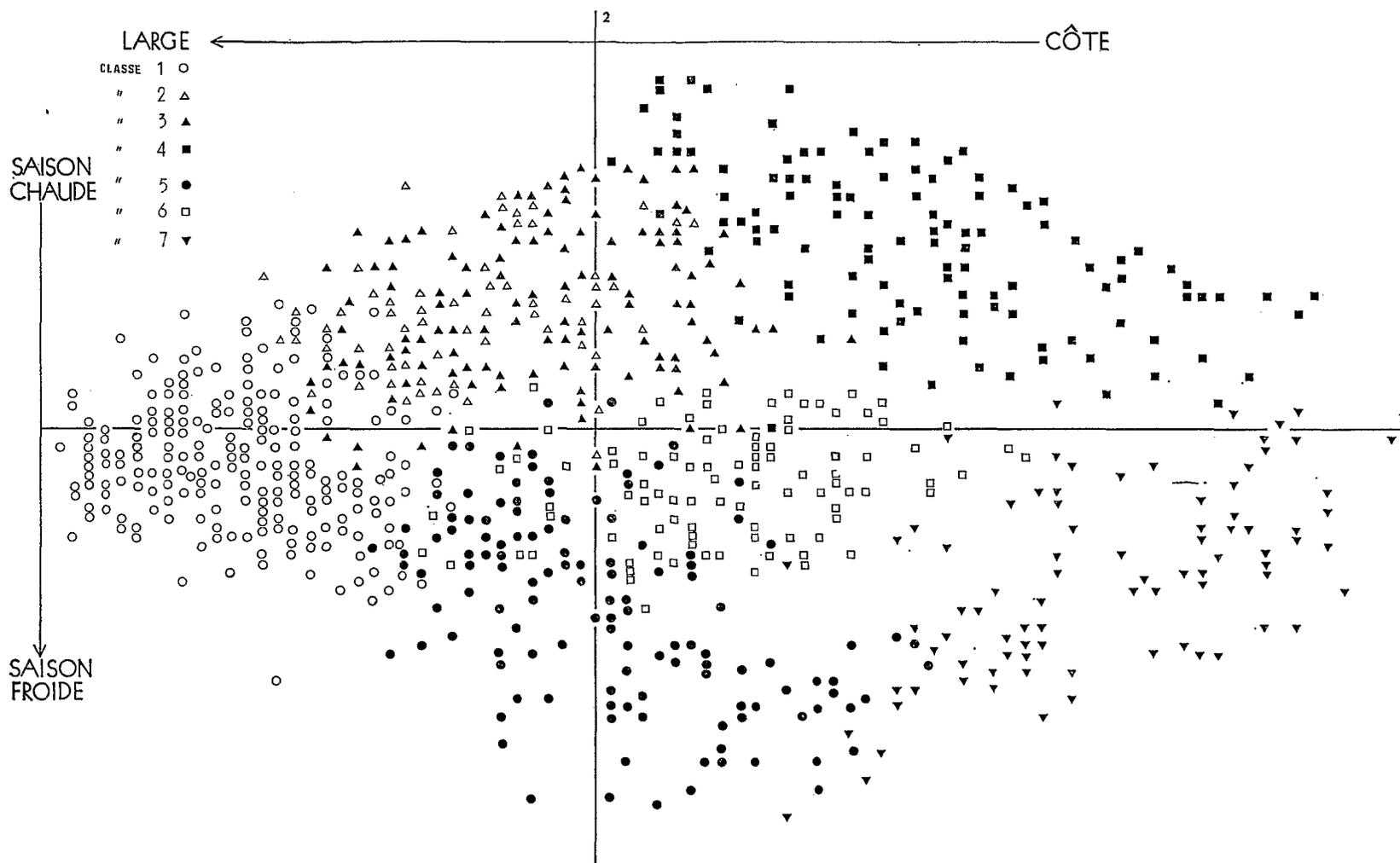


Fig. 16. — Campagnes du N/O André Nizery ; analyse d'inertie (analyse générale) de la matrice de similitude entre observations (indice d'Ochiai). Espace des observations (805 récoltes) ; projection dans le plan 1-2. La classification des observations dans l'espace des 8 premiers facteurs, par la méthode des nuées dynamiques, a été figurée.

R.V. André Nizery cruises. Inertia analysis (general analysis) of the similarity matrix between observations (Ochiai's index). Space of the observations (805 samplings). Projection on the plane 1-2. The classification of the observations in the space of the first 8 factors by the dynamic cloud method is presented.

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 Bourroche (1975) l'algorithme utilisé et ses avantages.

Afin de ne pas allonger exagérément le temps de calcul, nous nous sommes limité, pour la station côtière, à la série des 334 récoltes quotidiennes ; nous avons choisi d'effectuer des partitions en six classes dans l'espace des huit premiers facteurs. Très 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). Au début des calculs le choix de ces étalons a été réalisé de façon aléatoire. On cherche ensuite à rattacher chaque point récolte à l'une des classes, en calculant dans l'espace des p ($= 8$ facteurs, par exemple) la distance, euclidienne ou du χ^2 , de chaque point au centre des nuages sphériques représentant les classes. Quand tous les groupes sont ainsi définis, on prend dans chacun d'eux les points les plus proches du centre des nuages (toujours 15 points dans notre cas) qui serviront d'étalons pour constituer de nouveaux groupes lors d'une autre itération. Au bout d'un certain nombre d'itérations nous aboutissons à une structure stable ; l'inertie intra-classes est alors minimum et l'inertie inter-classes maximum. Nous avons limité à 10 le nombre des itérations, mais la convergence fut atteinte parfois dès la 4^e itération et toujours avant la 8^e. Nous avons répété ces opérations à six reprises (là encore pour ne pas exagérément allonger les calculs déjà très longs). On obtient ainsi un certain nombre d'ensembles de points jamais cassés au cours des six 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.

A l'issue des six tirages nous avons retenu 9 formes fortes (que nous appellerons aussi classes par la suite, mais qu'il ne faut pas confondre avec les six classes demandées par l'expérimentateur lors de l'exécution des calculs) 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 8 premiers facteurs n'apporte guère de bouleversements par rapport à ce qu'on pouvait obtenir par une partition du plan 1-2 fondée principalement sur le découpage saisonnier classique. Cependant nous verrons qu'à côté des ensembles à caractère saisonnier nous en obtenons d'autres ayant une signification beaucoup plus complexe.

2.4.4. Les peuplements zooplanctoniques : identification et définition

Nous allons maintenant examiner les résultats de la partition, par la méthode des nuées dynamiques, des récoltes quotidiennes de la station côtière et de celles du André Nizery. Chacune des classes de récoltes obtenues représente un peuplement que nous tenterons de situer dans le cadre hydroclimatique défini précédemment, ou dans l'évolution de l'écosystème.

a. Les peuplements de la station côtière

Nous aboutissons à la distinction de 9 classes (fig. 15) :

— *classe 1* : peuplements hivernaux, essentiellement de G.S.F. ; la grande homogénéité de ces peuplements transparait dans le fait que cette classe reste totalement indépendante des autres dans tous les tirages,

— *classe 2* : elle aussi est totalement définie et regroupe certaines récoltes de juillet (milieu de la G.S.F.) et de fin de P.S.F. (début janvier 1974). Ainsi, nous voyons qu'existe une similitude entre : les peuplements du milieu de la G.S.F. (apparaissant sur la figure 17 comme une période transitoire entre juin, où se fait sentir l'influence d'une branche sud du courant de Lomonosov, et août, où dominent les eaux benguéléennes venues du sud) ; les peuplements qui résultent de l'évolution, du vieillissement au sens écologique, de l'écosystème issu de la P.S.F., quand les eaux commencent à se réchauffer et que cesse l'upwelling,

— *classes 3 et 4* : peuplements de P.S.C. (octobre-novembre). La séparation entre les deux classes ne porte que sur un seul tirage et, dans le plan factoriel 1-2, la discrimination est faite par l'axe 2, la classe 4 se rapprochant dans ce plan de la classe 9,

— *classes 5 à 8* : elles représentent la G.S.C. et se succèdent approximativement le long de l'axe 1 (facteur thermique). La liaison est maximum entre les classes 6 et 7 et nulle entre les classes 5 et 8, situées aux extrémités opposées du nuage représentant les récoltes de ces quatre ensembles dans le plan 1-2. Ainsi seules les deux extrémités de ce continuum sont toujours individualisées et l'hétéro-

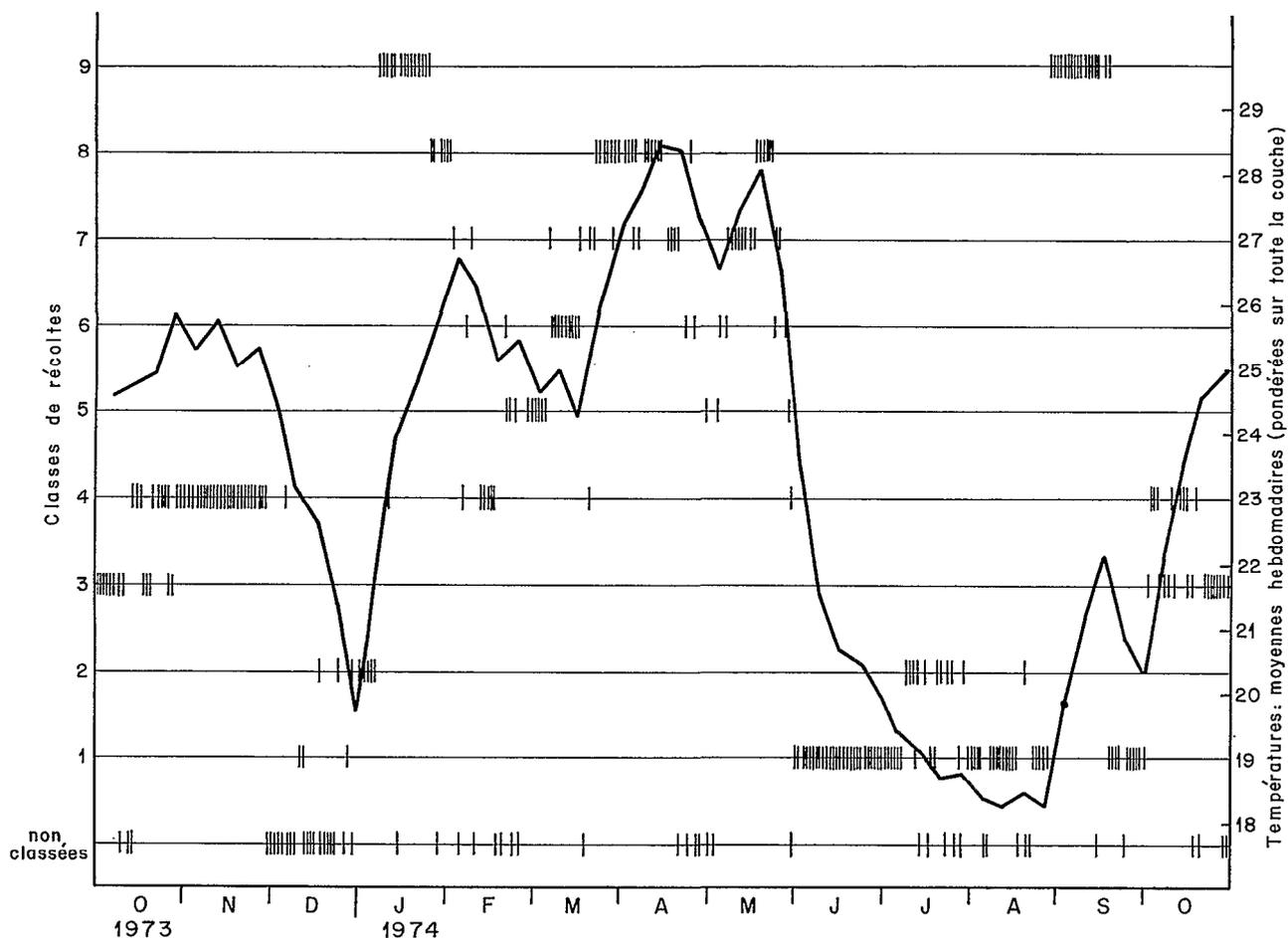


Fig. 17. — Analyse de la série complète des 601 récoltes de la station côtière. Répartition des récoltes quotidiennes à travers les 9 classes issues de la partition par la méthode des nuées dynamiques (cf. § 2. 4. 3.).

Analysis of the complete series of 601 samplings from the coastal station. Distribution of the daily samplings into the 9 classes issued from the partitioning by the dynamic cloud method.

généité des peuplements de G.S.C. par rapport à ceux de G.S.F. apparaît avec évidence,

— *classe 9*: permanente dans tous les tirages, elle est définie par les récoltes de janvier et septembre, des transitions saison froide-saison chaude. Il paraît s'agir d'un stade plus avancé dans la succession écologique des peuplements générés par une période d'enrichissement (principalement saisons froides), que celui représenté par la classe 2 à laquelle elle succède dans le temps, en janvier.

b. Les peuplements du plateau continental, du Gabon à l'Angola

Nous obtenons 7 classes (fig. 16) :

— *classe 1*: peuplements océaniques pérennes. Ces peuplements se rencontrent approximativement au-delà de l'isobathe des 100 m et sont donc soumis à des

variations saisonnières amorties. Ces communautés hauturières présentent de nettes affinités estivales et sont observées en permanence dans les zones océaniques du golfe de Guinée situées au nord du front thermohalin du cap Lopez où la stabilité écologique est la plus forte (faibles variations thermiques, couche isotherme épaisse isolée par une thermocline permanente),

— *classe 2*: peuplements estivaux de la zone néritique externe apparaissant principalement au nord du cap Lopez,

— *classe 3*: peuplements estivaux de la zone néritique externe apparaissant principalement au sud 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.,

— classe 7: peuplements hivernaux de la zone néritique interne.

2.4.5. La dynamique saisonnière des peuplements

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

A la station côtière, il ressort de l'analyse de l'année moyenne que la G.S.C. culmine entre la mi-janvier et la fin mars (fig. 18); l'examen des années individuelles fait toutefois apparaître une grande variabilité inter-annuelle qu'on retrouve au niveau de l'hydroclimat (cf. chap. 2).

La dispersion des points récoltes de la G.S.C. 1974

dans l'analyse de la série quotidienne (fig. 15) est à relier à l'instabilité des conditions de milieu au cours d'une même saison chaude. 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 qu'on peut interpréter 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

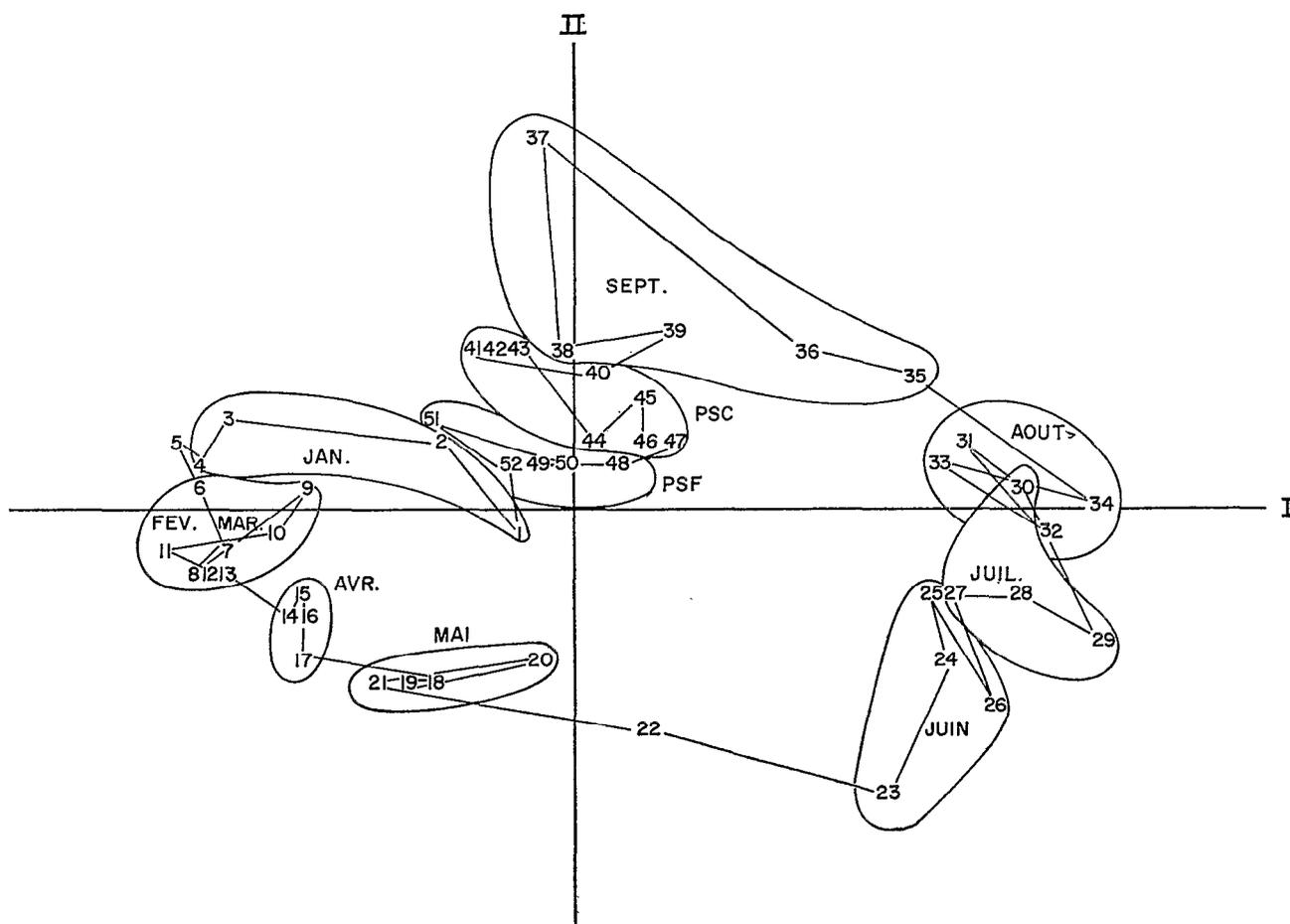


Fig. 18. Analyse de l'année moyenne (1969-1974) à la station côtière de Pointe-Noire; représentation des observations (= semaines) dans le plan des axes 1-2 issus de l'analyse des correspondances.

Analysis of the yearly average (1969-1974) at the coastal station of Pointe-Noire. Representation of the weekly observations on the plane determined by the axis 1 and 2 issued from the correspondence analysis.

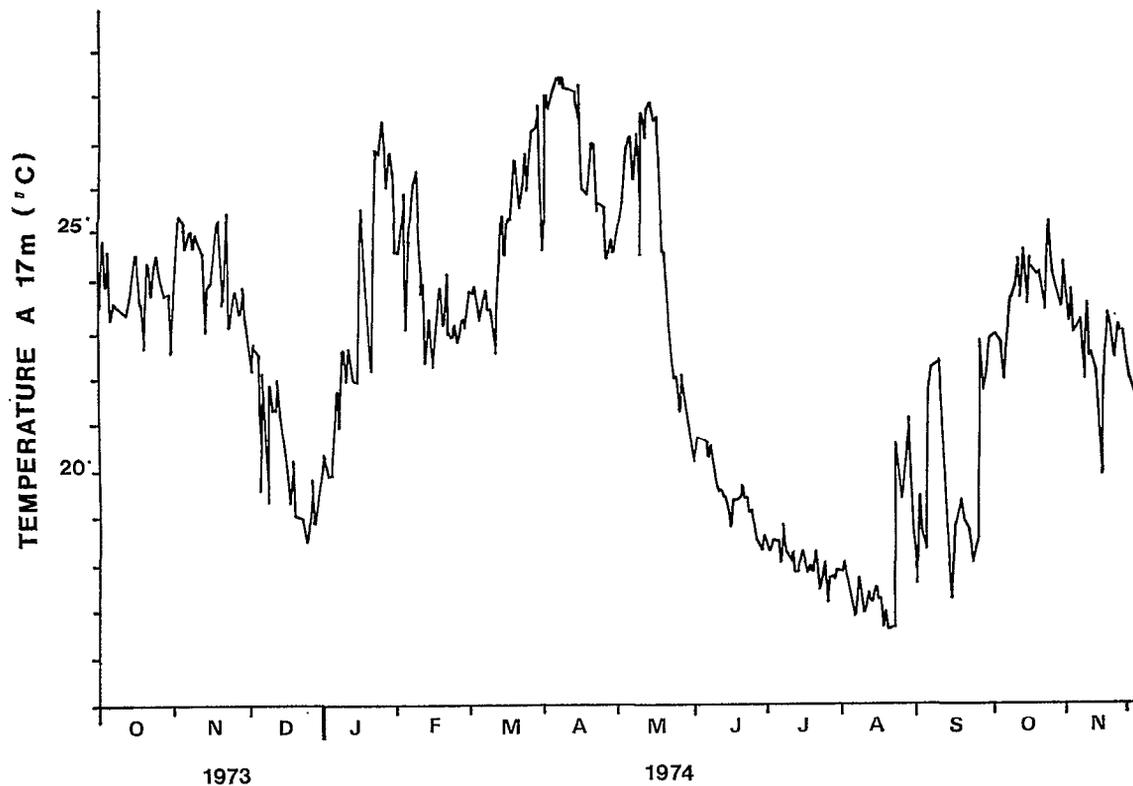
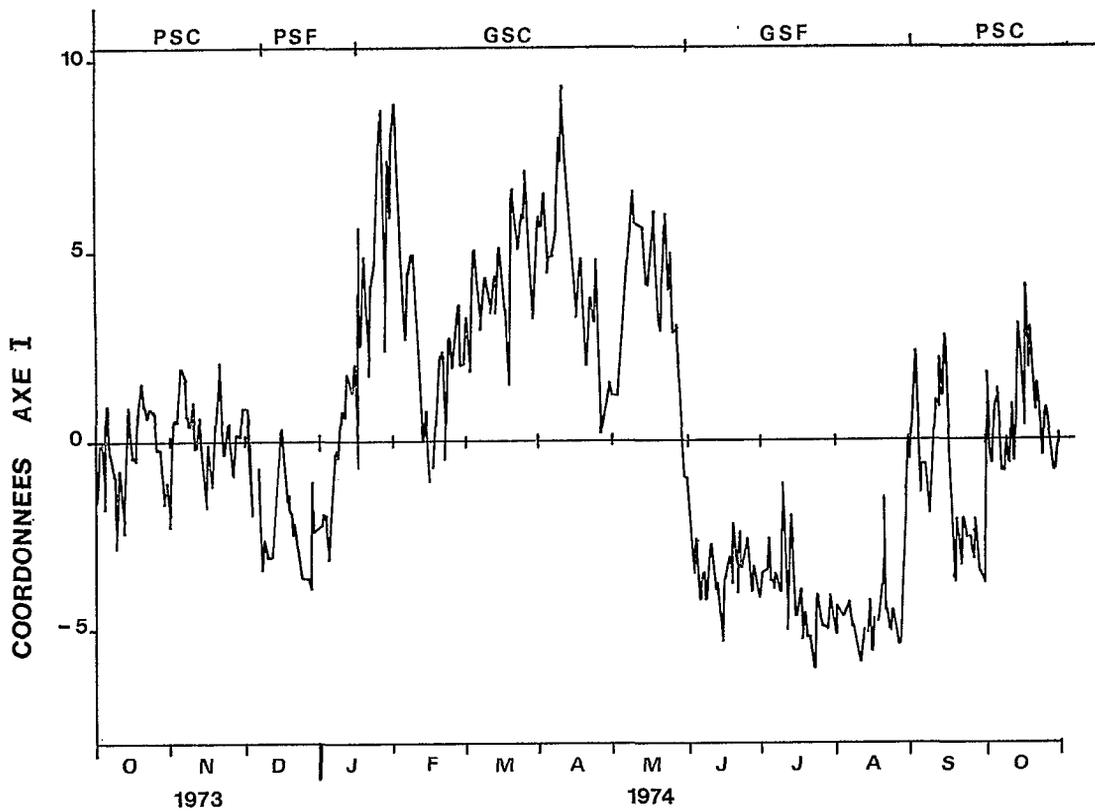


Fig. 19. Analyse de la série complète des 601 récoltes de la station côtière. Coordonnées des observations quotidiennes sur l'axe I, et température quotidienne à 17 m ; période 10/73 - 10/74.

Analysis of the complete series of 601 samplings from the coastal station. Daily observations coordinates on the first axis and daily temperatures at 17 m deep. 10/73 to 10/74 period.

la température et les coordonnées des points « récoltes quotidiennes » sur l'axe 1 (correspondant aux classes 5, 6 et 7) apparaît presque linéaire lors des oscillations thermiques se produisant entre février et avril-mai 1974. Cette linéarité, qui évoque un mélange continu entre les différentes catégories d'eau (et leurs peuplements), tend à disparaître quand les eaux guinéennes chaudes envahissent toute la couche, provoquant un renouvellement prononcé des peuplements et non plus seulement un apport, d'importance variable, de peuplements exogènes (fig. 19).

Les apports terrigènes, bien que maximaux en saison chaude, ne paraissent pas, comme nous l'avons déjà dit, contribuer autant que sur la côte ivoirienne (Binet, 1976) 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 (espace des variables dans les analyses d'inertie) montre 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. L'analyse en quantitatif de l'année moyenne et celle de la série complète (fig. 10) fait ressortir un regroupement de ces espèces au pôle estival de l'axe 1 (facteur thermique) : *Centropages furcatus*, *Onychocorycaeus giesbrechti*, *Temora stylifera*, *Paracalanus aculeatus*, *Oncaea venusta*, *Lucifer faxonii*, etc. (groupes 2 et 3 du paragraphe 2.3.1.). Un second ensemble (correspondant au groupe 1) 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 l'analyse en semi-quantitatif), qui apparaissent au pôle estival de l'axe 1, 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 codées en trois états).

Sur la radiale de Pointe-Noire, 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 R.P.N., quant à la radiale 1 de mai 1974 (fig. 21), année pour laquelle nous avons observé la persistance de conditions estivales tardives. A l'exception des trois stations les

plus côtières, on n'observe pas d'ordination des stations 4 à 10 le long du gradient côte-océan représenté par le premier axe.

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 V). Notons que l'absence de *Undinula vulgaris* ou de *Corycaeus speciosus*, tend à confirmer le caractère fugitif des transgressions d'eaux guinéennes pures jusqu'à la côte durant la G.S.C. 1974; nous n'avons d'ailleurs observé, à la station côtière, la présence des peuplements typiques des eaux guinéennes (classe 8 du paragraphe 2.4.4.) que dans une trentaine de récoltes (réparties en trois périodes) sur les 110 que comportait la saison. En fait, les populations de saison chaude les mieux caractérisées (classe 3) se rencontrent plutôt entre 50 et 100 m, zone que nous pouvons qualifier de « néritique externe » par opposition à une zone « néritique interne » où nous trouvons les peuplements de la classe 4 (fig. 22 D). 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 (fig. 22 G), 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 (fig. 22 G).

TABLEAU V

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 André-Nizery (classements selon les valeurs décroissantes de cette différence)

TABLE V

Species of copepods whose occurrence frequency in each sampling class determined by the dynamic cloud method exceeds, at least by 10 %, its frequency among the 805 samplings of the R. V. André Nizery (list according to decreasing values of this difference)

Classe 1: 206 prélèvements ; 146 espèces	
<i>Scaphocalanus curtus</i>	84,0 %
<i>Scolecithrix danae</i>	84,0
<i>Rhincalanus cornutus</i>	80,1
<i>Pleuromamma gracilis</i>	83,5
<i>Temoropia mayumbaensis</i>	81,6
<i>Euaetideus giesbrechti</i>	77,2

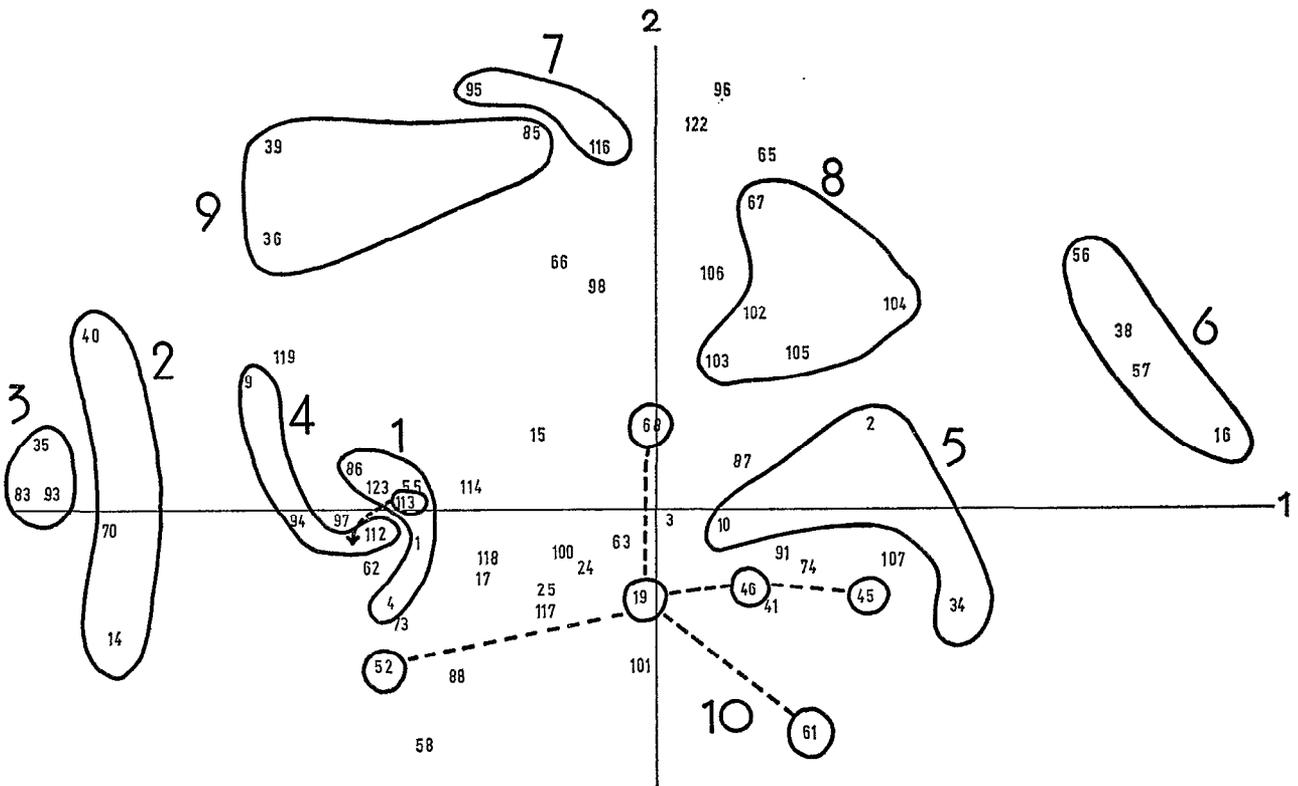


Fig. 20. — Analyse de la série complète des 601 récoltes de la station côtière. Représentation des variables (= taxons) dans le plan des axes 1-2 (pour les codes d'identification, cf. tableau 2). Les groupes de taxons définis dans le § 2.3.1. ont été figurés.
Analysis of the complete series of 601 samplings from the coastal station. Representation of the variables (= taxa) on the plane determined by the axis 1 and 2 (see table 2 for the identification codes). The taxa groups defined in paragraph 2.3.1. are presented.

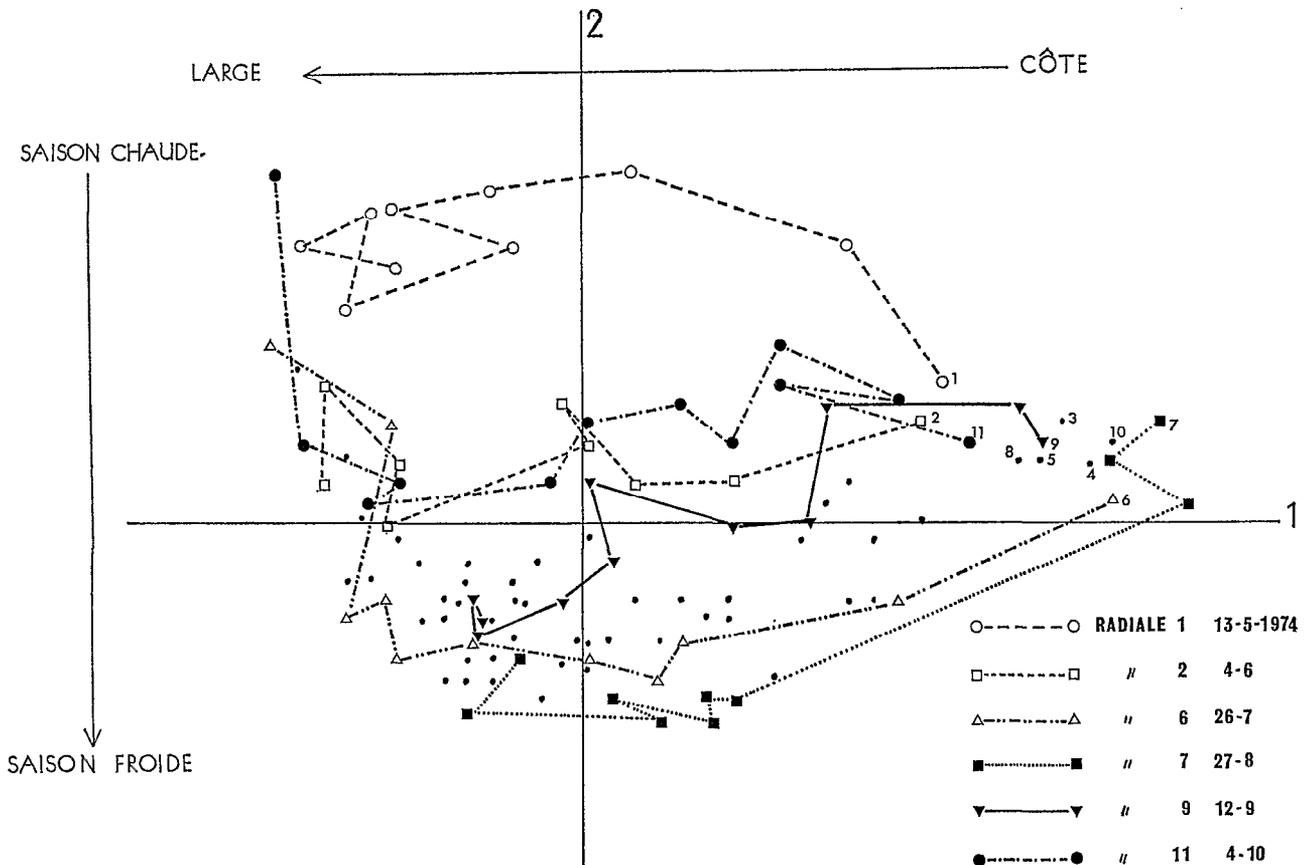


Fig. 21. — Analyse de la radiale de Pointe-Noire 1974 (n° 1 à 11). Projection des points observations dans le plan des axes 1 et 2 issus de l'analyse en composantes principales de la matrice de corrélation entre taxons.
Analysis of the 1974 Pointe-Noire transect (n° 1 to 11). Projection of the observation points on the plane determined by the axis 1 and 2 issued from the principal component analysis of the taxa correlation matrix.

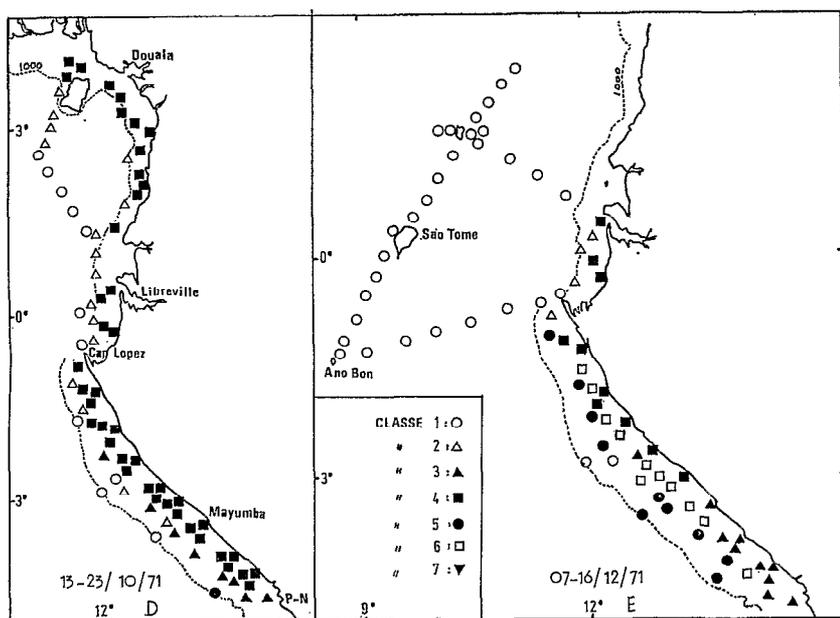
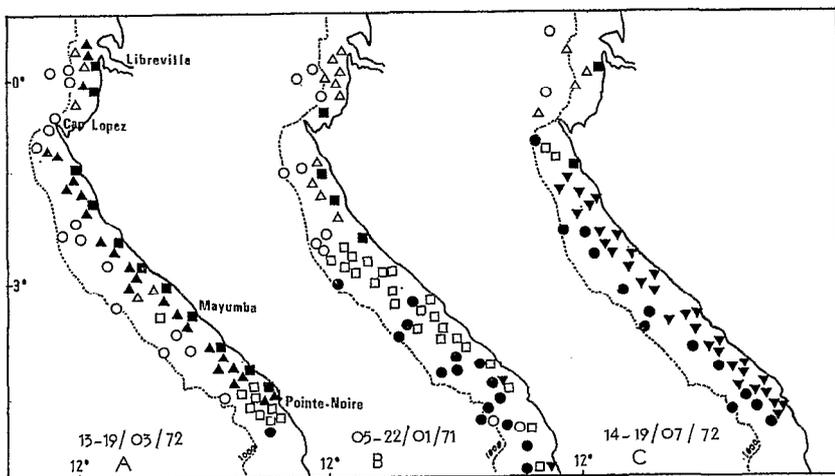
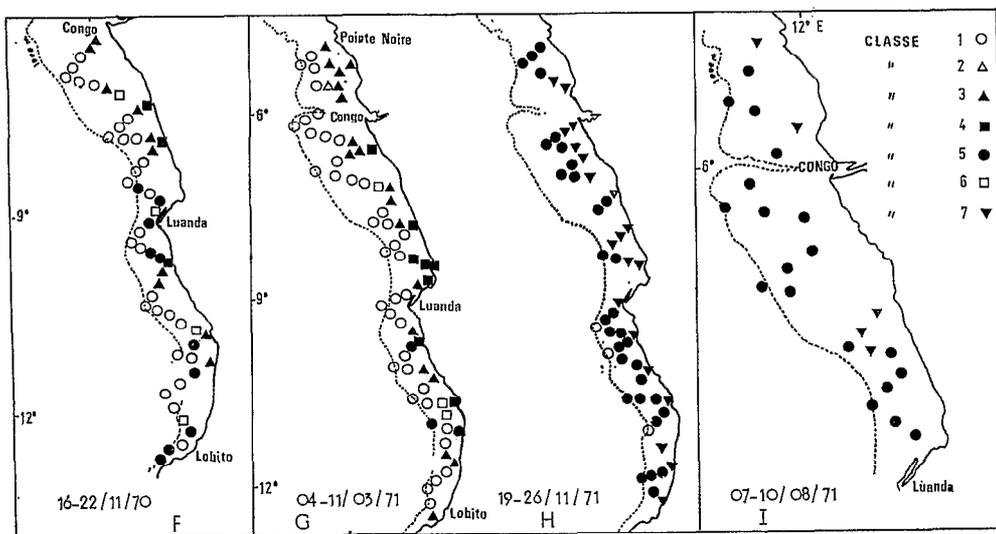


Fig. 22. — Répartition géographique au cours des campagnes de l'André Nizery des 7 classes de récoltes par la méthode des nuées dynamiques.

Geographical distribution during the R.V. André Nizery campaigns of the 7 sampling classes issued from the partitioning of the 805 samplings by the dynamic cloud method.



Neocalanus gracilis.....	70,1 %
Scaphocalanus curtus.....	73,2
Pleuromamma gracilis.....	74,0
Euchaeta hebes.....	64,6
Centropages chierchiae.....	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 curta.....	90,5
C. Ditrichocorycaeus africanus.....	92,9
Pleuromamma abdominalis.....	34,6
Heterorhabdus papilliger.....	40,2
Oncaea venusta f. major.....	42,5
Eucalanus crassus.....	23,6
Scolecithrix bradyi.....	33,1
Lucicutia flavicornis.....	75,6
Oncaea curta.....	89,0
Oncaea mediterranea f. major.....	87,4

Classe 6: 94 prélèvements ; 101 espèces

Diaixis hibernica.....	67,0
Lucicutia clausi.....	79,8
Mecynocera clausi.....	77,7
Eucalanus monachus.....	100,0
Centropages chierchiae.....	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 flavicornis.....	77,7
C. Corycaeus clausi.....	24,5
Oithona sp.....	21,3
Eucalanus subtenuis.....	67,0
C. Agetus flaccus.....	23,4

Classe 7: 84 prélèvements ; 85 espèces

Pseudodiaptomus serricaudatus.....	75,0
Paracalanus scotti.....	77,4
Oithona nana.....	92,0
Acartia plumosa.....	90,5
Calanoides carinatus.....	76,2
Centropages chierchiae.....	92,9
Euterpina acutifrons.....	96,4
Diaixis hibernica.....	43,1
C. Ditrichocorycaeus africanus.....	98,8
Sapphirella sp.....	21,4
Temora turbinata.....	92,9

La région du cap Lopez, où le front thermohalin qui s'établit en G.S.F., constitue un écotone, conserve partiellement, 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 (fig. 20 D) ; notons que les points récoltes appartenant à ces classes ne sont pas discriminés dans le plan factoriel 1-2 (fig. 16) 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 20 espèces de la classe 2, 10 sont connues pour avoir un régime carnivore (elles appartiennent aux genres *Euchaeta*, *Candacia*, *Oncaea* et *Corycaeus*) contre 4 des 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 2, 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 ($T^{\circ} \geq 25^{\circ} C$) de 30 à 40 m d'épaisseur, l'amplitude des variations saisonnières est très amortie et les conditions hydrologiques sont très stables.

b. Transition G.S.C.-G.S.F.

A la *station côtière*, bien que la répercussion sur le zooplancton de l'affaiblissement progressif des conditions estivales soit déjà sensible dès avril (fig. 18), la transition G.S.C.-G.S.F. intervient généralement très brutalement entre la 21^e et la 23^e semaine (fin mai). Du point de vue hydrologique, l'analyse du cycle moyen révèle une transition plus progressive et légèrement plus tardive (semaines 23-24, Dessier, 1979). 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), se rapproche à la fois de la côte et de la surface. Rappelons que ces eaux, vraisemblablement venues du nord et issues du sous-courant de Lomonosov (Hisard et Morlière, 1973), apportent à la côte des espèces sub-superficielles du proche large, telles *Mecynocera clausi*, *Lucicutia flavicornis*, *L. clausi*, *Lubbockia squillimana* et *Farranula rostrata*. Leur abondance reste faible mais leur présence est très caractéristique de l'établissement de la G.S.F. On remarque que la partition par la méthode des nuées dynamiques répartit les récoltes de la transition dans les mêmes classes que celles des refroidissements de la G.S.C. 1974 (classes 5 à 8 ; cf. fig. 17).

Radiale de Pointe-Noire. — La transition G.S.C.-G.S.F. étant, à la station côtière, un phénomène très fugitif, nous n'avons pu la saisir à l'échelle du plateau continental, compte tenu de la fréquence des sorties. Seule la radiale n° 2, du 04/06/74, se situe approximativement à l'époque de la transition. Celle-ci paraît alors intéresser toute la largeur du plateau, avec une intensité maximum au niveau des stations moyennes (fonds de 50-100 m, fig. 21).

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

A la *station côtière*, dans l'année moyenne, la G.S.F. débute la 23^e semaine (1^{re} de juin) et se prolonge jusqu'à la 34^e (fin août). La tentative de partition des récoltes quotidiennes de la G.S.F. 1974 se heurte à une grande homogénéité, comparée à la G.S.C., de ces peuplements hivernaux. Cependant les analyses de l'année moyenne, tant des conditions de milieu (figure 7) que des peuplements zooplanctoniques, ont nettement mis en évidence l'existence d'une évolution au cours du déroulement de la saison. La discrimination entre le début et la fin (mois de juin et d'août) est faite 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 le mieux ressortir, dans l'année moyenne, les différences faunistiques entre juin et août. Dans les peuplements les plus néritiques de toute la G.S.F., dominant très largement *Paracalanus scotti* (plutôt en début de saison), *Pseudodiaptomus serricaudatus*, *Acartia plumosa* et *Oithona nana* (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 un minimum d'abondance, des principales espèces de saison chaude : *Eucalanus pileatus*, *Centropages furcatus*, *Onychocorycaeus giesbrechti* et *Lucifer faxonii*. L'homogénéité, tant des conditions de milieu que des peuplements de ce mois, transparait dans la faible dispersion des points observations (semaines 30 à 35) dans le plan factoriel 1-2 (fig. 18). Juillet, et plus précisément les semaines 27 à 30, apparaissent dans ce schéma comme une période de transition entre juin, où le flux dominant apporte les eaux subtropicales et la faune subsuperficielle 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. Le changement de direction du flux dominant vers le milieu de la saison, paraît s'accompagner 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 (l'upwelling) se tarissent. Il en va de même pour les peuplements de P.S.F. vers la fin

de la saison et c'est à la méthode des nuées dynamiques que nous devons d'avoir pu les isoler en une classe (la classe 2) indépendante.

Radiale de Pointe-Noire. — Au large des côtes congolaises, la G.S.F. se manifeste tout d'abord 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 R.P.N. (radiale n° 6 du 26/07/74, par exemple), situées au niveau du talus et au-delà, restent proches dans le plan factoriel 1-2 des stations de G.S.C. (radiale n° 1 du 13/05/74). En fin de saison (radiale n° 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 n° 7) et ceux situés plus au large.

Cette zonation, parallèlement à la côte, des peuplements néritiques hivernaux, se retrouve partout en G.S.F. au sud du cap Lopez (fig. 22 C). 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 la station côtière : *Paracalanus scotti*, *Pseudodiaptomus serricaudatus*, *Acartia plumosa* et *Oithona nana*. Dans la zone externe *Calanoides carinatus* est le plus caractéristique. 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.

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

A la *station côtière*, des quatre transitions intersaisonnières, 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 des six années d'observations. Elle culmine généralement aux alentours de la 37^e semaine (1^{er} quinzaine de septembre). L'analyse des années individuelles, 1969 à 1974, par la technique des points témoins, fait apparaître la grande régularité dans le temps du phénomène et on retrouve cette 37^e semaine, nettement mise en évidence, en 1969, 1971, 1972 et 1973. C'est seulement par l'analyse factorielle qu'il nous aura été possible de retrouver dans le cycle moyen des conditions de milieu, la singularité de cette 37^e semaine (Dessier, 1979). D'un point de vue hydrologique nous interprétons 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 en particulier).

L'analyse de la *radiale* atteste le caractère relativement côtier de ce phénomène (radiale n° 9 du 12/09/74) ; en effet, les populations hivernales subsistent aux stations du large. Le fait qu'il s'agisse d'un renouvellement des eaux relativement localisé

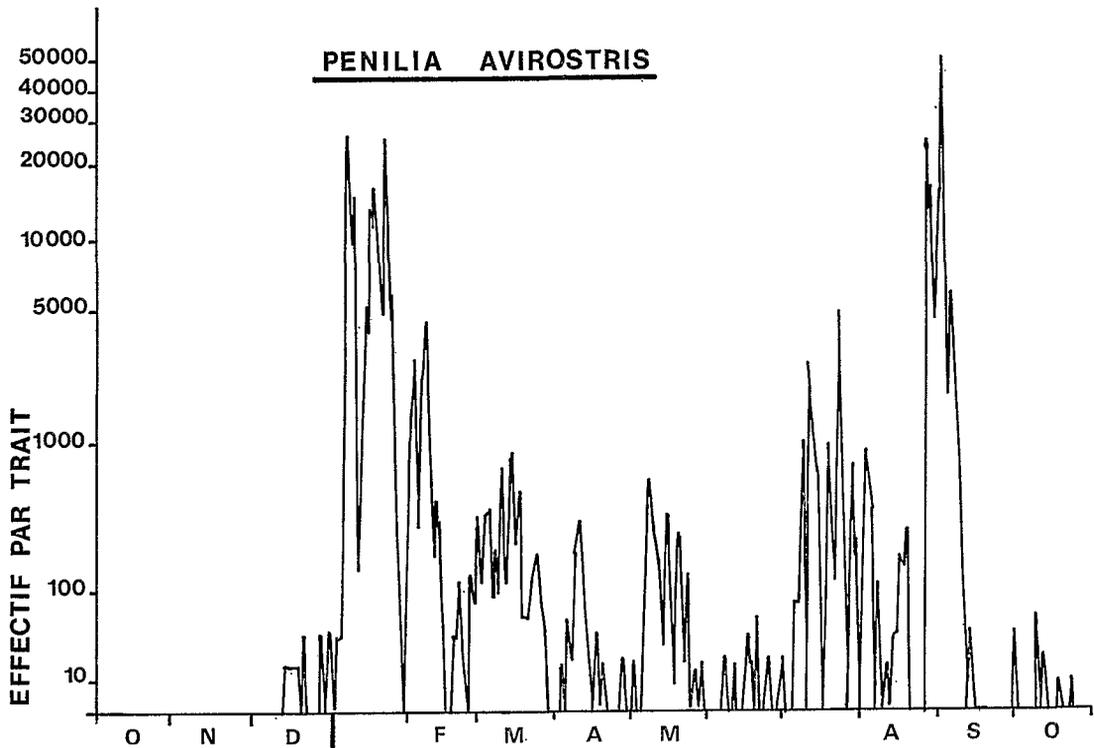
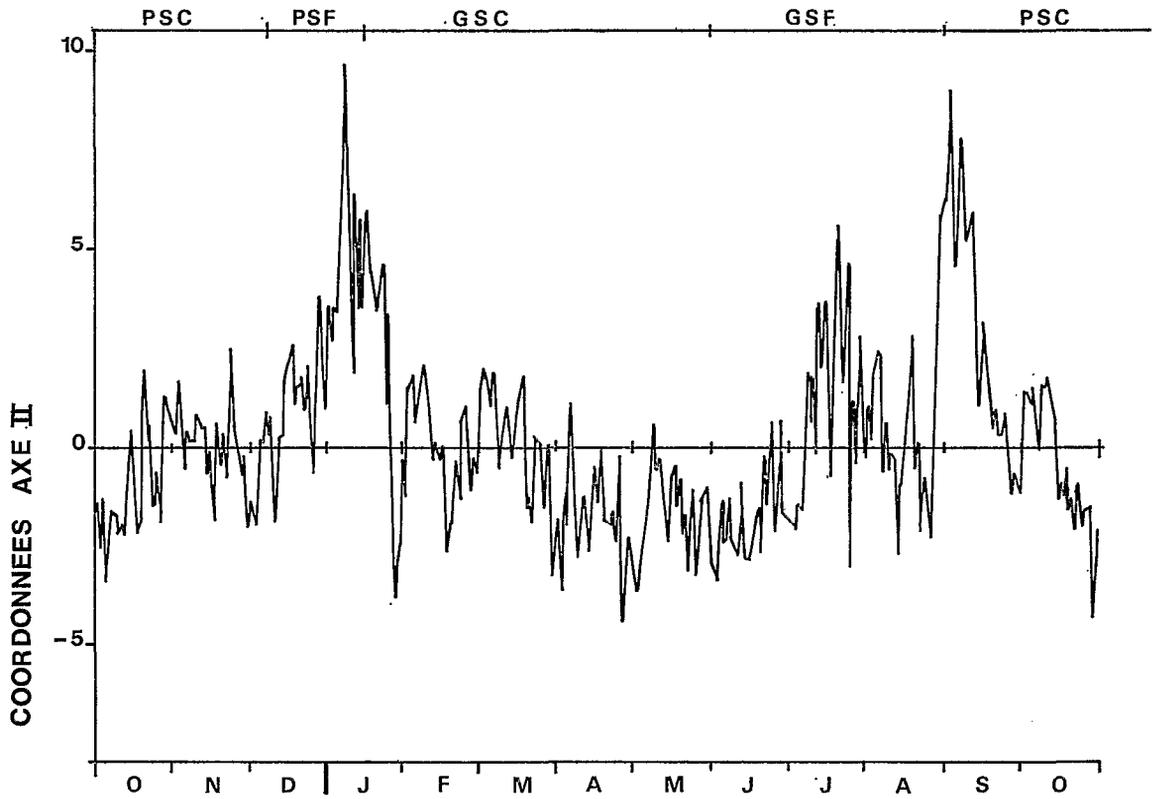


Fig. 23. — Analyse de la série complète des 601 récoltes de la station côtière. Coordonnées des observations quotidiennes sur l'axe 2 et abondance de *Penilia avirostris*.

Analysis of the complete series of 601 samplings from the coastal station. Coordinates of the daily observations on the axis 2 and abundance of *Penilia avirostris*.

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).

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 (numéro 9) que ceux de la transition P.S.F.-G.S.C., sans qu'ils soient précédés, comme pour cette dernière, par les récoltes de la classe 2. Nous pouvons d'autre part noter la similitude existant entre la série chronologique des saturations sur le second axe (série quotidienne) et les courbes d'abondance de certains taxons, parmi lesquels nous trouvons le copépode *Temora turbinata*, le cladocère *Penilia avirostris*, les chaetognathes et les doliolles (fig. 23). Nous avons vu que 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 pauvres 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 benguéennes 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'eau. Mais, alors qu'en janvier ils provenaient vraisemblablement de l'évolution plus ou moins locale de l'écosystème généré 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.

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

Hydrologiquement bien individualisée par les analyses d'inertie, la P.S.C. apparaît cependant, dans l'année moyenne, moins homogène que la G.S.C. ; elle culmine vers la 43-44^e semaine (fin octobre-début novembre). Sa caractérisation par les peuplements zooplanctoniques, moins nette, n'est opérée que par le 3^e facteur et la classification des récoltes quoti-

diennes aboutit à deux ensembles, très proches, 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 N/O André 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 diffèrent assez peu de celles d'une campagne de G.S.C. On y observe cependant une plus grande extension vers le large des peuplements de la classe 4 (néritique interne), certainement en relation avec la plus grande stabilité des conditions de P.S.C. constatée à la station côtière.

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

L'intensité et la durée de la P.S.F. ont considérablement fluctué au cours des six années d'observations à la station côtière. Hydrologiquement elle semble correspondre à une oscillation verticale de la thermocline qui, en se rapprochant de la surface, chasserait les eaux guinéennes chaudes.

Nous ne sommes pas parvenus 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. 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). Il nous semble pourtant un peu trop schématique 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 de peuplements constaté localement 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 impossibles à dissocier dans la pratique.

Les campagnes de l'André Nizery confirment l'irrégularité de la P.S.F. et en montrent le caractère souvent local. En janvier 1971, les conditions de P.S.F., reflétées par les peuplements de copépodes de la classe 6, ne s'étendent guère vers le nord au-delà de 3° 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. Encore plus au sud, sur la côte angolaise, 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) 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*, *L. flavicornis*, *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.F. ou de G.S.F.). Notons que les espèces néritiques, telles *Pseudodiaptomus serricaudatus* ou *Paracalanus scotti*, sont absentes de la classe 6 (tableau V) parce que vraisemblablement chassées dans un premier temps sous l'effet de l'upwelling. Les observations des campagnes de l'André Nizery illustrent le caractère spatio-temporel des phénomènes liés à la P.S.F.

2.5. CONCLUSIONS

La complexité de l'hydroclimatologie dans la région congolaise est telle qu'il eût été impossible, sans le recours aux méthodes mathématiques d'analyse factorielle (complétée, bien sûr, 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.

Grâce à la combinaison d'analyses d'inertie et d'une méthode de classification automatique (nuées dynamiques), il nous a été possible d'analyser globalement de vastes ensembles d'observations totalement inextricables en l'absence d'une telle méthode : série chronologique de 601 prélèvements à la station côtière, 805 récoltes des campagnes de l'André 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.

Outre l'intérêt présenté par le zooplancton en tant que révélateur de phénomènes hydrologiques (éta-

blissement des conditions saisonnières, intensité des saisons marines, phénomènes transitoires entre saisons, origine des catégories d'eau, ...), 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'observations quasi quotidiennes. Les premiers axes intègrent l'essentiel de l'information et nous avons vu l'excellente liaison ($r = 0,87$) de l'axe 1 avec la température (fig. 19), 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, les « accidents » sur l'axe 1 peuvent être immédiatement rapprochés de variations 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 que nous observons. Toute perturbation du milieu se traduit ainsi par l'arrivée de populations exogènes venues se substituer, ou plus généralement se mêler, aux populations préexistantes. La quasi-simultanéité de ces perturbations de l'environnement physico-chimiques 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). Un réchauffement généralisé de toute la couche pourra par contre être attribué à l'arrivée jusqu'à la côte d'eau guinéenne, avec sa 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 le premier facteur traduisait une action physique quasi-instantanée du milieu sur la composition des peuplements, car liée aux mélanges d'eaux, le second facteur est le résultat d'une action de l'hydroclimat sur l'écosystème à une échelle spatio-temporelle beaucoup plus grande. 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-saisonnières (P.S.F.-G.S.C. et, surtout, G.S.F.-P.S.C.) ou de l'arrivée des eaux benguéloises vers le milieu de la G.S.F., que l'action sur l'écosystème des modifications sur milieu, dont rend compte le deuxième facteur, soit la plus intense.

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 peuplement (individualisées par la méthode des nuées dynamiques) se succédant 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 factorielles 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 artefact, 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, lors de la transition G.S.F.-P.S.C., et des peuplements qu'elles abritent ; 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 limitées 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.F. 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'aborder 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 indicateurs de la composante perpendiculaire à la côte des mouvements d'eau (oscillations verticales de la thermocline, transgressions d'eaux guinéennes... de la thermocline, transgressions d'eaux guinéennes, ...). C'est de ces peuplements que rendent compte le troisième facteur et les taxons du groupe 10 du paragraphe 2.3.1.

Si on considère l'ensemble du plateau continental, les variations saisonnières des peuplements zooplanctoniques s'accompagnent de modifications dans

la 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 écologique de la discrimination opérée par les analyses entre ces deux communautés hivernales n'apparaît pas encore clairement.

Un dernier résultat des analyses est 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. Conclusion générale

L'orientation des travaux concernant le zooplancton marin qui furent menés depuis le Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire fut la conséquence, à la fois, de la méconnaissance à peu près totale de ce domaine dans le golfe de Guinée et de la modestie des moyens matériels dont nous pouvions disposer. C'est à une approche essentiellement structurelle des communautés zooplanctoniques, fondée sur la faunistique (principalement celle des copépodes), que nous nous sommes livrés. Nous nous sommes ainsi efforcés de définir les diverses communautés et de dégager les facteurs, tant internes qu'externes, assurant leur évolution, dans le temps et l'espace.

Ce domaine de recherche est cependant loin d'avoir été totalement exploré. C'est ainsi que l'étude des phénomènes se produisant au niveau de l'interface entre deux écosystèmes (cf. Frontier, 1978) n'a été qu'esquissée à propos du front thermohalin du cap Lopez. On pourrait aussi envisager l'interface constituée par la thermocline isolant, en G.S.C., la couche de mélange superficielle où nous rencontrons les espèces du groupe 1 (cf. paragraphe 2.3.) ou celle qui apparaît en fin de G.S.F. entre les communautés côtières, où domine *Oithona nana*, et celles, plus hauturières, avec les grands herbivores, tels *Calanoides carinalus* ou *Eucalanus monachus*. Ces études débouchent naturellement sur l'analyse des échanges de matière et d'énergie au niveau des contacts entre ces écosystèmes, et donc sur leur fonctionnement. En fait, nous pensons que pour avoir quelque chance de succès ces études requièrent une méthodologie complexe, particulièrement en ce qui concerne l'échantillonnage où l'utilisation d'un appareil tel le « plankton recorder » apparaît très recommandable.

Quelques tentatives, pouvant déboucher sur une approche plus fonctionnelle de l'écosystème, ont aussi été faites à travers la dynamique de certaines espèces de copépodes : *Eucalanus pileatus* et surtout

Calanoides carinatus. La méthodologie utilisée, fondée sur celle de la dynamique des populations, s'est avérée difficilement applicable à des organismes marins vivant dans un milieu très perturbé. Il n'a pas été possible d'obtenir une estimation de la productivité de ces espèces comme cela se fait couramment pour des espèces lacustres. En dépit des difficultés rencontrées, nous pensons que ce type d'étude mériterait d'être tenté à nouveau. Le choix d'espèces plus côtières, la poursuite de l'étude de *Eucalanus pileatus*, mais aussi de *Centropages chierchiae*, *Pseudodiaptomus serricaudatus*, etc., et ce, en dépit de la forte instabilité du milieu néritique, pourrait être conseillé. *Nyctiphanes capensis*, l'unique espèce d'euphausiacé rencontrée sur le plateau continental, devrait être aussi un bon matériel pour ce type d'étude.

Une tout autre approche, très globale, de l'éco-

système pélagique mériterait d'être explorée. Elle se fonderait, non plus sur la systématique des espèces, mais sur la structure dimensionnelle des organismes, information infiniment plus rapide et aisée à obtenir, à condition, bien évidemment de disposer des équipements nécessaires (cf. Steele et Frost, 1977).

De nombreux travaux (Smith, 1978, par exemple) tentent de relier la variabilité des propriétés physiques et biologiques du milieu marin, dans le temps et l'espace, aux processus de reproduction d'espèces exploitées. La station côtière du wharf aurait pu constituer une série chronologique particulièrement intéressante de ce point de vue. L'interruption en 1976 des récoltes de zooplancton illustre malheureusement les obstacles, plus humains que matériels, qu'il faut affronter pour maintenir de tels suivis sur de longues périodes...

ANNEXE

Composition du zooplancton ; inventaire faunistique

Dans l'introduction nous avons fait état d'un certain nombre de travaux, à caractère surtout taxinomique, qui furent réalisés avant 1970, à partir du matériel récolté dans le sud du golfe de Guinée, lors de campagnes effectuées par le N/O Ombango. Nous nous proposons maintenant de reprendre brièvement ces travaux, en y adjoignant quelques données originales, pour compléter l'analyse faunistique des peuplements zooplanctoniques de la région. Nous ne reviendrons pas sur les copépodes dont on trouvera une liste complète des espèces identifiées dans les tableaux II et IV.

Une grande partie de ce matériel provenait des pêches planctoniques effectuées lors des campagnes 12 à 15 de l'Ombango entre l'équateur et 18° S et entre la côte africaine et 6° E. Les dates de ces campagnes sont les suivantes :

- campagne 12, du 30 avril au 5 mai 1960 (fin de G.S.C. et transition),
- campagne 13, du 15 au 21 juin 1960 (G.S.F.),
- campagne 14, du 23 février au 15 avril 1961 (G.S.C.),
- campagne 15, du 11 au 12 mai 1961 (transition G.S.C.-G.S.F.).

Les récoltes ont été faites, à des immersions comprises entre 10 et 850 m, au moyen d'un filet « Grand Schmidt », non fermant (4 m² d'ouverture et

vide de maille de 1 mm). L'engin était filé verticalement, navire arrêté, jusqu'à la longueur de fune devant lui permettre, en traction, de se stabiliser à l'immersion désirée. Le filet était ensuite traîné à une vitesse moyenne de 2,5 nœuds pendant 15 minutes. Puis, navire stoppé, le filet était remonté à une vitesse d'environ un nœud, en continuant donc à pêcher. Cinq masses et catégories d'eau ont pu ainsi être échantillonnées :

- dans la couche superficielle (0-50 m), trois catégories d'eaux :
 - l'eau guinéenne ($T^{\circ} > 24$ et $S \text{ ‰} < 35$),
 - l'eau tropicale ($T^{\circ} > 24$ et $S \text{ ‰} > 35$),
 - eau froide ($T^{\circ} < 24$ et $S \text{ ‰} > 35$),
- l'eau centrale sud atlantique (50-500 m) ;
- l'eau intermédiaire antarctique (500-1 200 m).

Connaissant la profondeur du trait (en fonction de l'angle du câble et de la longueur filée), sa durée, la vitesse du navire, la vitesse de remontée, on peut théoriquement estimer le parcours effectué par le filet dans les différentes couches. En fait, le filet ne décrit pas, au cours de sa remontée, un trajet rigoureusement superposé au profil du câble en traction à 2,5 nœuds et, d'autre part, on ignore la variation de rendement du filet lorsque la vitesse de traction passe de 2,5 à 1 nœud. Ce raisonnement conduisit Frontier (1968) à regrouper l'eau centrale sud atlantique et l'eau intermédiaire antarctique en

TABLEAU VI
Chaetognathes des campagnes du André Nizery

TABLE VI
Chaetognaths from R.V. André Nizery cruises

ESPÈCES IDENTIFIÉES	RÉGIONS CONSIDÉRÉES (1)										ZONES (GRADIENT NÉRITIQUE-OCÉANIQUE) (2)							
	1		2		3		4		5		1		2		3		4	
	Fré- quence occu- rence %	Pro- por- tion dans les récol- tes (3)	Fré- quence occu- rence %	Pro- por- tion dans les récol- tes (3)	Fré- quence occu- rence %	Pro- por- tion dans les récol- tes (3)	Fré- quence occu- rence %	Pro- por- tion dans les récol- tes (3)	Fré- quence occu- rence %	Pro- por- tion dans les récol- tes (3)								
— <i>Sagitta bierii</i> Alvarino, 1961.....	15,4	0,6	19,0	0,7	32,8	1,8	29,9	1,3	21,7	1,0	4,0	0,1	14,5	0,7	38,5	1,6	51,2	2,8
— <i>Sagitta decipiens</i> Fowler, 190;.....	0	0	0	0	1,0	+	3,1	+	1,2	+	0	0	0,3	+	2,3	+	0,6	0,1
— <i>Sagitta inflata</i> Grassi, 1881.....	98,9	50,2	99,5	55,2	96,2	56,8	95,9	35,8	98,8	43,3	92,9	40,9	98,0	52,4	98,6	52,1	100	49,5
— <i>Sagitta hispida</i> Conant, 1895.....	76,9	6,6	76,6	8,4	65,2	4,6	64,9	3,4	66,3	3,0	40,4	4,6	77,4	6,7	75,1	6,3	62,9	2,7
— <i>Sagitta lyra</i> Krohn, 1853.....	20,9	1,0	12,5	0,3	19,1	0,5	32,0	1,5	38,6	1,5	7,1	0,2	8,1	0,2	29,0	0,7	54,1	2,0
— <i>Sagitta megalophthalma</i> Dalot et Ducret, 1969 ..	2,2	+	3,3	0,1	4,8	0,1	5,2	0,1	0	0	1,0	+	1,0	0,1	10,0	0,2	1,2	+
— <i>Sagitta minima</i> Grassi 1891.....	56,0	14,4	68,5	8,9	77,5	15,7	75,3	19,2	79,5	25,1	21,2	3,4	70,7	11,5	91,0	18,6	86,5	19,6
— <i>Sagitta planctonis</i> Steinhau 1896.....	4,4	+	2,7	+	2,0	+	4,1	+	7,2	0,1	1,0	+	1,0	+	3,2	+	10,0	0,1
— <i>Sagitta serratodentata</i> Krohn, 1853.....	20,9	1,1	23,9	1,1	12,3	0,8	19,6	0,5	24,1	0,6	2,0	0,1	11,1	0,4	26,7	0,9	47,1	4,2
— <i>Sagitta tasmanica</i> (Thomson, 1947).....	0	0	1,6	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,9	+	0,6	+
— <i>Sagitta tenuis</i> Conant, 1826.....	69,2	11,4	69,0	12,8	54,9	11,9	50,5	31,0	47,0	22,8	85,9	43,9	72,7	20,2	46,6	11,1	30,8	4,4
— <i>Sagitta friderici</i> Ritter-Zahony, 1911.....																		
— <i>Pterosagitta draco</i> (Krohn, 1853).....	25,3	1,0	44,0	3,0	36,5	2,7	40,2	2,2	26,5	0,5	5,1	0,1	32,0	1,3	48,9	3,0	38,8	3,3
— <i>Krohnitta pacifica</i> (Aida, 1897).....	92,3	11,4	91,3	8,2	62,1	3,7	55,7	2,5	32,5	1,0	63,6	6,7	68,0	5,8	72,9	4,4	72,9	6,3
— <i>Krohnitta subtilis</i> (Grassi, 1881).....	34,1	2,1	33,7	1,1	27,3	1,3	45,4	2,5	42,2	1,2	1,0	0	18,9	0,6	45,7	1,1	74,1	4,9

(1) Régions considérées = répartition géographique N-S : Région 1 : au nord du cap Lopez (0°30'S). Région 2 : entre 0°30'S et 3°S (Nyanga). Région 3 : entre 3°S et 6°S (embouchure du Congo). Région 4 : entre 6°S et 9°S (Luanda). Région 5 : entre 9°S et 12°30'S (Benguéla).

(2) Zonation néritique-océanique : Zone 1 : entre la côte et 30-40 m (néritique interne). Zone 2 : entre 30-40 m et 90 m (néritique externe). Zone 3 : entre 90 m et 250 m (accores). Zone 4 : au delà de 250 m.

(3) Seuls les individus identifiés jusqu'au niveau spécifique ont été comptabilisés.

une seule catégorie, l'« eau profonde » (cf. tableau VIII, relatif aux mollusques pélagiques).

1. CHAETOGNATHES

Ce groupe, exclusivement carnivore, est toujours bien représenté. A la station côtière domine très largement *Sagitta tenuis-friderici* (les deux espèces, *S. tenuis* et *S. friderici* diffèrent essentiellement par la taille et n'ont pas été distinguées) représentant 91,6 % des individus identifiés. Environ 75 % des organismes, juvéniles et immatures, n'ont toutefois pas été déterminés.

Les chaetognathes sont entrés dans l'analyse des peuplements de la station côtière (tableau III) et ont d'autre part fait l'objet d'une étude approfondie par Issanga-N'Gamissimi. Cet auteur, à qui ont été données une clé de détermination des espèces de la région (Issanga-N'Gamissimi, 1975), a aussi analysé les récoltes des campagnes de l'André Nizery et nous avons utilisé ses données originales dans le tableau VI.

Le matériel récolté par l'Ombango a été étudié par Ducret (1962, 1965, 1968) et vient fournir des informations sur la répartition verticale et géographique au-delà du plateau continental, en complétant ainsi les observations de l'André Nizery sur le plateau et les accores. Remarquons que la maille du filet « Grand Schmidt » est très mal adaptée à la capture des petites espèces et il est à peu près impossible de comparer les récoltes effectuées à l'aide de ce filet avec celles faites au filet WP 2. Nous empruntons à Ducret (1968) le tableau VII. Nous y voyons apparaître les espèces méso-, infra- et bathy-pélagiques, non identifiées dans les récoltes de l'André Nizery, du genre *Eukrohnia*, *Sagitta hexaptera*, *Sagitta zetesios* (morphologiquement voisine de *S. planctonis*, avec laquelle elle a pu être confondue, et plus méridionale que cette dernière), *S. neodecipiens* (très voisine de *S. decipiens*), *S. macrocephala* (bathy-pélagique), *S. bipunctata* (très rare) et *S. bedoti* (très exceptionnelle et méridionale).

TABLEAU VII

Les chaetognathes des campagnes OM 12, 13 et 14 du N/O Ombango (d'après Ducret, 1968).

TABLE VII

Chaetognaths from R. V. Ombango cruises OM 12, 13 and 14 (after Ducret, 1968)

<i>Sagitta enflata</i> Grassi.....	49,85
<i>Sagitta hexaptera</i> d'Orbigny.....	20,53
<i>Sagitta lyra</i> Krohn.....	5,03
<i>Eukrohnia hamata</i> (Mobius).....	4,88
<i>Pterosagitta draco</i> (Krohn).....	4,65
<i>Krohniitta subtilis</i> (Grassi).....	3,76
<i>Sagitta planctonis</i> Steinhaus.....	2,86
<i>Sagitta serratodentata</i> Krohn.....	2,22
<i>Sagitta zetesios</i> Fowler.....	1,81
<i>Sagitta bierii</i> Alvarino.....	1,17
<i>Eukrohnia fowleri</i> Ritter-Zahony.....	1,10

<i>Eukrohnia bathypelagica</i> Alvarino.....	0,78
<i>Sagitta tasmanica</i> (Thomson).....	0,58
<i>Sagitta neodecipiens</i> Tokioka.....	0,49
<i>Sagitta macrocephala</i> Fowler.....	0,13
<i>Sagitta decipiens</i> Fowler.....	0,08
<i>Sagitta minima</i> Grassi.....	0,07
<i>Krohniitta pacifica</i> (Aida).....	0,05
<i>Sagitta bipunctata</i> Quoy et Gaimard.....	0,05
<i>Eukrohnia proboscida</i> Ducret et Furnestin.....	0,05
<i>Sagitta bedoti</i> Beraneck.....	0,02
<i>Sagitta hispida</i> Conant.....	(1)
<i>Sagitta friderici</i> Ritter-Zahony.....	(1)

(1) Pourcentage non calculé pour les espèces épiplanctoniques néritiques, négligées dans cette étude.

2. HÉTÉROPODES ET PTÉROPODES

Une étude des mollusques pélagiques du S-E du golfe de Guinée a été réalisée par Frontier (1968), à partir du matériel récolté au cours des campagnes 12, 13 et 14 du N.O. Ombango. Au total 9 266 hétéropodes (13 espèces) et environ 250 000 ptéropodes (24 genres et espèces) ont été déterminés et dénombrés. Le tableau VIII résume ces résultats en indiquant l'effectif moyen de chaque espèce (quand celui-ci est supérieur à 1) dans chacune des quatre catégories d'eau considérées (avec l'approximation exposée plus haut), rapporté à une récolte de 15 minutes à 2,5 nœuds, soit un parcours de 1 160 m.

3. OSTRACODES

A la station côtière, les ostracodes peuvent atteindre des densités comparables à celles des copépodes (30 000 individus, par exemple, dans une récolte de janvier 1970). Leurs affinités estivales nous les ont fait classer dans le groupe 4. En dépit de son abondance, ce groupe ne comprend vraisemblablement qu'un nombre très réduit d'espèces, comme c'est le cas à Baia Farta (Neto et De Paiva, 1966), où domine très largement *Euconchoecia chierchiai*, principalement durant les saisons chaudes. Ces auteurs signalent aussi la présence de *Halocypris brevisrostris*. Il est possible que la faible profondeur du fond à la station côtière permette à des espèces benthiques d'apparaître dans les pêches planctoniques.

Les campagnes de l'Ombango, principalement les numéros 12 à 15, ont fourni un matériel important qui fut étudié par Poulsen (1969). Au total 45 espèces ont été identifiées, 2 de cyprinoformes et 43 de halocyprinoformes. Ce travail décrit la distribution verticale et horizontale des espèces ainsi que leurs mouvements verticaux. Nous empruntons à Poulsen (1969) le tableau IX donnant les fréquences d'occurrence de ces espèces dans les différentes catégories et masses d'eau définies dans le paragraphe 1, en y ajoutant l'eau profonde au-dessous de 1 000 m.

TABLEAU VIII

Mollusques pélagiques (Ptéropodes et Hétéropodes) des campagnes OM 12, 13 et 14 du N.O. Ombango (d'après Frontier, 1968)

TABLE VIII

Pelagic molluscs (Pteropods and Heteropods) from R.V. Ombango cruises OM 12, 13 and 14 (after Frontier, 1968)

	Eau guinéenne	Eau tropicale	Eau froide	Eau profonde
HÉTÉROPODES				
— <i>Oxygyrus keraudreni</i> (Lesueur).....		+		+
— <i>Protatlanta souleyeti</i> (E. A. Smith).....	+	13,74	12,80	+
— <i>Atlanta gaudichaudi</i> Souleyet.....	4,90	8,85	9,06	3,46
— <i>Atlanta lesueuri</i> Souleyet.....	3,71	169,5	48,85	4,57
— <i>Atlanta inclinata</i> Souleyet.....	2,40	15,09	6,17	4,14
— <i>Atlanta helicoides</i> Souleyet.....		38,20		
— <i>Atlanta fusca</i> Souleyet.....		5,55		
— <i>Atlanta turriculata</i> d'Orbigny.....		+		
— <i>Carinaria lamarcki</i> Peron et Lesueur...				+
— <i>Cardiopoda placenta</i> (Lesson).....	+	+	+	
— <i>Pterotrachaea coronata</i> Forskål.....				+
— <i>Pterotrachaea scutata</i> Gegenbaur.....				+
— <i>Firoloida demaresti</i> Lesueur.....	4,06	86,6	2,06	
PTÉROPODES				
— <i>Spiratella inflata</i> (d'Orbigny).....		+		
— <i>Spiratella bulimoides</i> (d'Orbigny).....				+
— <i>Spiratella trochiformis</i> (d'Orbigny).....	+	+		
— <i>Spiratella rangii</i> (d'Orbigny).....		+		
— <i>Creseis acicula</i> Rang.....	40,45		2,22	1,89
— <i>Creseis virgula</i> Rang.....	16,05	112,8	334	174
— <i>Hyalocylis striata</i> (Rang).....	2,17	13,42	36,70	4,98
— <i>Cuirerina calumnella</i> (Rang).....			+	+
— <i>Euclio pyramidata</i> (Linné).....	+		1,28	2,90
— <i>Euclio cuspidata</i> (Bosc).....				+
— <i>Euclio balantium</i> (Rang).....				+
— <i>Euclio poliita</i> Pelseneer.....				+
— <i>Diacria quadridentata</i> (Lesueur).....	8 250	5,61	6 510	174,2
— <i>Diacria trispinosa</i> (Lesueur).....		2,28		1,34
— <i>Carolinia longirostris</i> (Lesueur).....	35,90	100,3	52,6	4,52
— <i>Carolinia inflecta</i> (Rang).....	3,08	90,4	94,3	7,69
— <i>Carolinia uncinata</i> (Rang).....	4,25	1,87	13,88	3,71
— <i>Carolinia tridentata</i> Forskål.....			+	+
— <i>Peraclis</i> spp.....				+
— <i>Cymbulia</i> spp.....	1,33			3,49
— <i>Corolla</i> spp.....	5,43	129	13,55	+
— <i>Desmopterus papilio</i> Chun.....		+		+
— <i>Pneumoderma atlanticum</i> (Oken).....	1,33			
— <i>Pneumoderma pygmaeum</i> (Tesch).....	+			

TABLEAU IX
Ostracodes des campagnes OM 12 à OM 15 du N.O. Ombango (d'après Poulsen, 1969)

TABLE IX
Ostracods from R.V. Ombango cruises OM 12 to 15 (after Poulsen, 1969)

Catégories d'eau.....	Pourcentage de traits, par catégorie d'eau, où l'espèce est observée						
	f	t	g	f+t+g	C	I	D
Profondeur approximative en m.....	4-50	4-50	4-50	4-50	50-500	600-900	1 000-2 500
Nombre de traits.....	15	15	17	47	66	43	5
Gigantocypris muelleri.....						56	80
Macrocypridina castanea.....					23	70	100
Euconchoecia chierchiai.....			6	2			
Bathyconchoecia crosnieri.....					3		
— darcythompsoni.....						2	
Halocypris brevisrostris.....	13	53	35	34	39	42	100
Fellia cornuta.....						14	20
Conchoecia spinifera.....					3		20
— oblonga.....			6	2	6	2	
— aquiseta.....						12	
— echinata.....					2	9	
— inermis.....						9	
— dorsotuberculata.....							20
— reticulata.....							40
— elegans.....		7	6	4	2	2	
— curta.....		7		2			
— acuminata.....	7	7	18	11	24	16	
— giesbrechti.....	7		6	4	53	47	
— parthenoda.....					23	7	
— hispinosa.....	20	27	35	28	72	86	80
— striola.....					6		
— haddoni.....							20
— orthotrichota.....					2		
— atlantica.....	20	30	53	32	71	70	100
— incisa.....							20
— gaussi.....						2	20
— congolensis.....					2		
— concentrica.....		7		2	4		
— magna.....	7			2	29	26	
— parvidentata.....						37	40
— lophura.....					3	21	80
— macrocheira.....					9	28	100
— spinirostris.....		13	6	6	15	7	20
— mollis.....					2	30	60
— amblypostha.....						21	
— tyloda.....						2	
— dichotoma.....							20
— rhynchena.....							40
— plinthina.....						5	40
— symmetrica.....					3	14	20
— ametra.....					2	23	80
— imbricata.....						2	
— alata.....			6	6	16	47	
— leptothrix.....							20
— valdiviae.....						91	80
Nombre d'espèces.....	6	8	10	13	24	30	24

Catégories d'eau :

- f. eaux froides $T < 24^{\circ}\text{C}$; $S > 35 \text{‰}$
g. eaux guinéennes $T > 24^{\circ}\text{C}$; $S < 35 \text{‰}$
t. eaux tropicales $T > 24^{\circ}\text{C}$; $S > 35 \text{‰}$
C. eau centrale Atlantique sud $T = 10-18^{\circ}\text{C}$; $S = 35,0-35,8 \text{‰}$
I. eau antarctique intermédiaire $T = 5,5^{\circ}\text{C}$; $S = 34,58 \text{‰}$
D. eau profonde $T \neq 4^{\circ}\text{C}$; $S \neq 34,8 \text{‰}$

4. LES EUPHAUSIACÉS

De par leur taille les euphausiacés se classent dans le grand méso-zooplancton et le macro-zooplancton. Leur rôle essentiel dans l'économie des océans a été reconnu depuis longtemps, particulièrement comme dernier maillon des chaînes alimentaires conduisant aux grands cétacés et aux poissons pélagiques commerciaux ; dans le golfe de Guinée l'examen de contenus stomacaux a montré leur importance dans l'alimentation des thons.

Les grandes expéditions océanographiques fournissent des inventaires du groupe dans l'Atlantique

sud. Cinq des espèces que nous avons identifiées ont été décrites par Sars (1885) à partir du matériel recueilli par le « Challenger » tandis que la « Valdivia » (Illig, 1930) a effectué lors de son périple africain quelques stations dans les parages de Sao Tomé, au large du cap Lopez et de Benguéla. Ce sont cependant les côtes de Namibie et d'Afrique du Sud qui ont été le mieux prospectées et nous avons trouvé dans les travaux de Tattersall (1925), Boden (1954, 1955) et Neppen (1957) l'essentiel des informations nécessaires à l'identification des individus examinés. Enfin Mauchline et Fisher (1969) dans leur mono-

TABLEAU X

Euphausiacés de la RPN 1967-1968. Proportion dans l'ensemble des récoltes (H : pêches horizontales en surface et à 15 m V : pêches verticales fond-surface ou 200 m-surface). Les stations sont numérotées de 1 à 6 avec, entre parenthèses, la profondeur en mètres, puis la distance à la côte en milles.

TABLE X

Euphausiids along the Pointe-Noire transect 1967-1968. Species ratio in the whole samplings (H : horizontal sampling at the surface and at 15 m deep ; V : vertical sampling from the bottom to the surface or from 200 m deep to the surface). Station number from 1 to 6 with, between brackets, the depth in metres and the distance off the coast in miles)

Stations de la RPN 1967-68	1 (33 ; 6)		2 (75 ; 13,5)		3 (200 ; 31 m)		4 (1 500 ; 45)		5 (> 1 500 ; 110)		6 (> 1 500 ; 160)	
	H	V	H	V	H	V	H	V	H	V	H	V
<i>Thysanopoda monacantha</i> Ortmann, 1893.....	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,11	0	0,15
<i>Thysanopoda tricuspadata</i> Milne-Edwards, 1837.....	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,09	0
<i>Nyctiphanes capensis</i> Hansen, 1911.....	100	100	100	100	0,18	4,2	0,06	0	0	0	0	0
<i>Euphausia mutica</i> Hansen, 1905.....	0	0	0	0	98,4	83,9	86,6	46,3	84,8	49,4	67,1	41,7
<i>Euphausia tenera</i> Hansen, 1905.....	0	0	0	0	0	0	2,7	17,0	8,1	7,1	13,0	9,9
<i>Euphausia americana</i> Hansen, 1911.....	0	0	0	0	0	0	0	0	3,1	3,4	17,8	8,7
<i>Euphausia pseudogibba</i> Ortmann, 1893.....	0	0	0	0	0	0	0,51	5,1	0,63	3,4	1,3	8,1
<i>Euphausia hansenii</i> Zimmer, 1915.....	0	0	0	0	1,3	0,35	9,9	1,2	3,2	2,1	0,09	2,9
<i>Euphausia gibboides</i> Ortmann, 1893.....	0	0	0	0	0,02	0,35	0,18	13,3	0,08	18,1	0,03	11,3
<i>Nematoscelis microps</i> G.O. Sars, 1883.....	0	0	0	0	0	2,8	0	6,0	0	5,1	0	1,8
<i>Nematobrachion flexipes</i> (Ortmann, 1893).....	0	0	0	0	0	0	0	0,23	0	0,23	0	0,6
<i>Stylocheiron abbreviatum</i> G.O. Sars, 1883.....	0	0	0	0	0	2,1	0	3,7	0	5,0	0,03	4,4
<i>Stylocheiron longicorne</i> G.O. Sars, 1883.....	0	0	0	0	0	2,1	0,03	5,1	0	2,6	0	5,7
<i>Stylocheiron suhmii</i> G.O. Sars, 1883.....	0	0	0	0	0,02	2,5	0	2,1	0,03	1,5	0,18	0,9
<i>Stylocheiron carinatum</i> G.O. Sars, 1883.....	0	0	0	0	0,02	1,8	0	0,23	0	2,0	0,40	3,9

graphie du groupe offrent un panorama complet de sa biologie.

Le filet WP 2 est évidemment mal adapté à la capture de tels organismes, à l'exception peut-être des formes juvéniles, aussi avons nous utilisé pour l'étude de ce groupe les récoltes effectuées, de nuit sur la R.P.N. en 1967 et 1968 (cf. Binet et Dessier, 1971) à l'aide d'un filet Icita (diamètre de un mètre et maille de 0,28 mm) permettant une capture plus efficace d'organismes relativement vagiles tels les euphausiacés (il est probable que les récoltes effectuées au cours des campagnes OM 12 à 15 et 36 à 43 auraient constitués un matériel encore plus propice). Nous avons reconnu une quinzaine d'espèces dont les représentants, adultes et jeunes dès l'apparition des caractères sexuels secondaires, ont été dénombrés. Le tableau X donne l'importance relative de chaque espèce en fonction de la distance à la côte et selon la modalité de pêche (horizontale, en regroupant les traits en surface et à 15 m, et verticale).

Nyctiphanes capensis est la seule espèce présente sur le plateau continental où son abondance, particulièrement sur les fonds de 30-75 m, doit très certainement lui faire jouer un rôle fondamental dans l'alimentation des sardinelles et mériterait

pour cette raison d'être l'objet d'une étude particulière (dynamique, production). Elle disparaît brutalement au-delà des fonds de 105-120 m où elle est remplacée, du point de vue abondance, par *Euphausia mutica*. Cette dernière, bien que restant très largement dominante, en particulier dans les couches superficielles, voit ensuite son importance relative (et absolue) diminuer vers le large, tandis que d'autres espèces d'*Euphausia* deviennent progressivement plus abondantes dans les traits de surface (*E. tenera* et *E. americana*) ou verticaux (*E. gibboides*). Les autres genres ne sont que très faiblement représentés et sont surtout observés dans les pêches verticales, vraisemblablement à la faveur de leur migration nocturne vers la surface.

Notre échantillonnage n'a pu permettre une étude des fluctuations saisonnières d'abondance. Tout au plus note-t-on un minimum en G.S.C., chez les espèces les mieux représentées.

5. TUNICIERS

Les tuniciers planctoniques comprennent quatre groupes, les pyrosomes, les doliolles, les salpes et les appendiculaires.

TABLEAU XI

Salpes des campagnes OM 12 à 15 du N/O Ombango (d'après Godeaux et Goffinet, 1968)

TABLE XI

Salps from R.V. Ombango cruises 12 to 15 (after Godeaux and Goffinet, 1968)

	Valeur totale des captures par 10 m de profondeur		
	Eau froide	Eau guinéenne	Eau tropicale
<i>Brooksia rostrata</i> Transtedt, 1893.....	8	11	1
<i>Iasis zonaria</i> Pallas, 1774.....	31	13	3
<i>Thetys vagina</i> Tilesius, 1802.....	33	14	0
<i>Pegae confederata</i> Forskal, 1775.....	51	0	1
<i>Transtedtia multitentaculata</i> Quoy et Gaimard, 1826-1834....	30	0	1
<i>Ihlea punctata</i> Forskal, 1775.....	0	0	64
<i>Cyclosalpa floridana</i> Apstein, 1894.....	6	1	1
<i>Cyclosalpa pinnata</i> Forskal, 1775.....	0	0	139
<i>Cyclosalpa bakeri</i> Ritter, 1905.....	0	0	2
<i>Cyclosalpa affinis</i> Chamisso, 1819.....	0	0	9
<i>Cyclosalpa virgula</i> Vogt, 1854.....	0	0	28
<i>Salpa maxima</i> Forskal, 1775.....	123	1	322
	Valeur moyenne par station des captures à 10 m de profondeur		
<i>Thalia democratica</i> Forskal, 1775.....	77	101	1 000
<i>Salpa fusiformis</i> Cuvier, 1804.....	4	20	100
<i>Salpa cylindrica</i> Cuvier, 1804.....	15	50	22

Les doliolles et les appendiculaires apparaissent parfois en effectif élevé (jusqu'à 10 000 individus dans une récolte) à la station côtière où nous les avons envisagés globalement. Nous avons vu que les fluctuations d'abondance très accusées des doliolles étaient proches de celles de *Penilia avirostris* avec lequel elles constituaient le groupe 7 (paragraphe 2.3.1.). Notons qu'à Baia Farta, Neto et De Paiva (1966) signalent deux espèces, *Doliolum nationalis* et *Doliolletta tritonis* ; ce dernier qui entre pour 88 % dans le total des doliolles, présente des fluctuations d'abondance très proches de celles observées à la station côtière. Les variations saisonnières de l'abondance des appendiculaires sont beaucoup moins nettes et nous n'avons pu faire entrer ce groupe dans notre classification. En fait, on observe une baisse sensible de son abondance en saison froide (P.S.F. et surtout G.S.F.), ce que confirme d'ailleurs sa position, très proche du groupe 7, dans le plan factoriel 1-2 de la fig. 17. Les appendi-

culaires ne comprennent que deux genres, *Fritillaria* et *Oikopleura* ; c'est ce dernier qui domine dans les récoltes de la station côtière.

Les deux autres groupes n'apparaissent jamais (pyrosomes) ou que très rarement (salpes) à la côte. Une étude des salpes récoltées au cours des campagnes 12 à 15 de l'Ombango a été réalisée par Godeaux et Goffinet (1968). Ces auteurs ont reconnu une quinzaine d'espèces, dont trois communes, que nous avons observées assez régulièrement sur la R.P.N. 1967-68. Ces résultats sont résumés dans le tableau XI où l'eau tropicale apparaît plus riche en espèces et en individus, tandis que l'eau guinéenne l'est surtout en individus et l'eau froide en espèces. Les pyrosomes de ces mêmes campagnes ont été examinés par Godeaux (1969). Deux espèces ont été observées : *Pyrosoma atlantica*, espèce ubiquiste dont les colonies sont relativement grandes et *Pyrosoma aherniosum*, espèce naine à sexualité précoce.

BIBLIOGRAPHIE

Phytoplancton

- Anon., 1966. — Determination of photosynthetic pigments in seawater. *Monogr. Oceanogr. Methodol.*, UNESCO, 2, 174 p.
- BENNEKOM Van (A. J.), BERGER (G. W.), HELDER (W.), DE VRIES (R. T. P.), 1978. — Nutrient distribution in the Zaire estuary and river plume. *Neth. Jour. Sea Res.*, 12 (3-4) : 296-323.
- BOUGIS (P.), 1974. — Écologie du plancton marin. I. Le phytoplancton. *Coll. d'Écologie* 2, 196 p. Masson & C^{ie}, Paris.
- CADEE (G. C.), 1979. — Primary production and chlorophyll in the Zaire river, estuary and plume. *Neth. Jour. Sea Res.*, 12 (3-4) : 368-381.
- DANDONNEAU (Y.), 1971. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. I. Groupes d'espèces associées. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 9 (2) : 247-265.
- DANDONNEAU (Y.), 1973. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III. Facteurs dynamiques et variations spatiotemporelles. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 10 (3) : 431-454.
- DANDONNEAU (Y.), 1977. — Variations nycthémerales de la profondeur du maximum de chlorophylle dans le dôme d'Angola (février-mars 1971). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 15 (1) : 27-37.
- DUFOUR (P.), MERLE (J.), 1972. — Station côtière en Atlantique tropical. Hydroclimat et production primaire. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, N.S., 25, 48 p., 21 fig.
- DUFOUR (P.), STRETTA (J. M.), 1973. — Fronts thermiques et thermohalins dans la région du cap Lopez (golfe de Guinée), juin et juillet 1972 : phytoplancton, zoo-
- plancton, micronecton et pêche thonière. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 4 (3) : 99-142.
- GALLARDO (Y.), VOITURIEZ (B.), DANDONNEAU (Y.), 1974. — Variabilité, circulation et chlorophylle dans la région du dôme d'Angola en février-mars 1971. *Doc. scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 5 (1-2) : 1-51.
- GOLDMAN (C. R.), 1966. — Primary productivity in aquatic environments. *Univ. of California Press*, Berkeley, 464 p.
- GREITZ (G. L.), RICHARDS (F. A.), 1955. — The estimation and characterization of plankton population by pigments analysis. *J. mar. Res.*, 14 : 211-216.
- HERBLAND (A.), VOITURIEZ (B.), 1977. — Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. I. Distribution du nitrate et production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 15 (1) : 47-55.
- JERLOV (N. G.), 1968. — Optical oceanography. Elsevier, Amsterdam, 194 p.
- JERLOV (N. G.), STEEMANN-NIELSEN E., 1974. — Optical aspects of oceanography. *Academic Press*, New-York, 494 p.
- LAUREC (A.), 1979. — Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine. Thèse de doctorat d'État ; Université d'Aix-Marseille.
- LORENZEN (C. J.), 1976. — Primary production in the sea. *In Ecology of the Seas*, Cushing D. H. et Walsh J. J. ed., Blackwell Scientific Publications.
- MARGALEF (R.), 1961. — Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton. *Hydrobiologia*, 18 : 155-164.

- MARGALEF (R.), 1968. — Perspectives in ecological theory. *London University of Chicago Press*, 120 p.
- NEVEUX (J.), 1976. — Dosage de la chlorophylle *a* et de la phéophytine *a* par fluorimétrie. *Ann. Inst. Océanogr.*, 53 (2) : 165-174.
- PARSONS (T. R.), TAKAHASHI M., 1973. — Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 511-515.
- PETIT (D.), 1977. — Structure thermique, courantométrie, teneur en pigments en saison froide 1976 devant Pointe-Noire (République Populaire du Congo). *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, N.S., 52.
- RAYMONT (J. E. G.), 1963. — Plankton and productivity in the oceans. *Pergamon Press*, Oxford, 660 p.
- REYSSAC (J.), 1967. — Diatomées et dinoflagellés récoltés par le navire « Ombango » dans les parages de l'île Annonobon. *Doc. Centre de Rech. océanogr. Abidjan*, 1, 14 p.
- REYSSAC (J.), 1970. — Phytoplankton et production primaire au large de la Côte d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, 32, sér.A: 869-981.
- REYSSAC (J.), 1972. — Phytoplankton récolté par le navire « Ombango » au large de l'Angola (10-27 novembre 1965). *Bull. I.F.A.N.*, 34, sér. A (4) : 796-808.
- RICHARDS (F. A.), THOMPSON (T. G.), 1952. — The estimation and characterization of plankton populations by pigments analysis. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *J. mar. Res.*, 11 : 156-172.
- RYTHER (J. H.), 1963. — Geographic variations in productivity. *In The sea*, vol. 2 : 347-380.
- SOURNIA (A.), ed., 1978. — Phytoplankton manual. Monogr. *Oceanogr. Methodol.*, UNESCO, 6, 337 p.
- STRICKLAND (J. D. H.), 1965. — Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain : 477-610. *In Chemical Oceanography*, vol. 1, ed. Riley J. P. et Skirrow G., Academic Press, London and New-York, 712 p.
- STRICKLAND (J. D. H.), 1972. — Research on the marine planktonic food web at the Institute of marine Resources : A review of the past seven years of work. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 10 : 349-414.
- STRICKLAND (J. D. H.), PARSONS (T. R.), 1968. — A practical handbook of seawater analysis. *Fish Res. Bd Can. Bull.*, 167 : 311.

Zooplankton

- BAINBRIDGE (V.), 1960. — 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 : 61-97.
- BENZECRI (J. P.) et coll., 1973. — L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris, 619 p.
- BERTIER (P.) et BOUROCHE (J.-M.), 1975. — Analyse des données multidimensionnelles. P.U.F., Paris, 270 p.
- BINET (D.), 1970. — Aperçu sur les variations saisonnières du zooplankton et particulièrement sur les copépodes du plateau continental de Pointe-Noire (Congo). *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, N.S., 8, 107 p.
- BINET (D.), 1976. — Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique au-dessus du plateau ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 14 (4) : 303-328.
- BINET (D.), 1977. — Cycles biologiques et migrations ontologiques chez quelques copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 15 (2) : 111-138.
- BINET (D.), 1977. — Contribution à la connaissance du zooplankton néritique ivoirien. Écologie descriptive et dynamique. Thèse de Doctorat d'État, Paris VI.
- BINET (D.), DESSIER (A.), 1971. — Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. I. Liste des espèces et notes écologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 9 (4) : 411-457.
- BINET (D.), DESSIER (A.), 1972. — Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. III. Diversité spécifique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 10 (3) : 243-250.
- BINET (D.), DESSIER (A.), GABORIT (M.), ROUX (M.), 1972. — Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 10 (2) : 125-137.
- BINET (D.), GABORIT (M.), ROUX (M.), 1972. — 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.), SUISSÉ DE SAINTE-CLAIRE (E.), 1975. — Le copépode pélagique *Calanoides carinatus*. Répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 13 (1) : 15-30.
- BLACHE (J.), 1977. — Leptocephales des poissons anguilliformes dans la zone sud du golfe de Guinée. Coll. Faune Tropicale, n° XX, 381 p., 116 fig. *O.R.S.T.O.M.*, Paris.
- BLANC (F.), LAUREC (A.), 1976. — De l'heuristique au thau-maturgique en traitement des données d'écologie marine. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 14 (2) : 101-107.
- BLANC (F.), CHARDY (P.), LAUREC (A.), REYSS (J.-P.), 1976. — Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie implications en écologie marine benthique. *Mar. Biol.*, 35 (1) : 49-67.
- BODEN (B. P.), 1954. — The euphausiid crustaceans of southern African waters. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 34 : 181-243.

- BODEN (B. P.), 1955. — Euphausiacea of the Benguela current. *Discovery Rep.*, 27 : 337-376.
- BOUGIS (P.), 1974. — Écologie du plancton marin. II. Le zooplancton. Collection d'écologie n° 3. Masson, Paris, 200 p.
- CAILLEZ (F.), PAGES (J.-P.), 1976. — Introduction à l'analyse des données. SMASH, 616 p.
- CAVERIVIÈRE (A.), CONAND (F.), SUISSSE DE SAINTE-CLAIRE (E.), 1976. — Distribution et abondance des larves de thonidés dans l'Atlantique tropico-oriental. Étude des données de 1963 à 1974. *Doc. scient. C.R.O. Abidjan*, 7 (2) : 49-70.
- CAYRE (P.), 1976. — Étude de la moule *Perna perna* et de l'huître *Gryphea gasar*. Étude des possibilités de conchyliculture en République Populaire du Congo. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, N.S., 45, 21 p.
- CHARDY (P.), GLEMAREC (M.), LAUREC (A.), 1976. — Application of inertia methods to benthic marine ecology : practical implications of the basic options. *Estuar. & Coast. mar. Sciences*, 4 (2) : 179-205.
- COLEBROOK (J. M.), 1978. — Continuous plankton records : zooplankton and environment, North East Atlantic and North Sea, 1848-1975. *Oceanol. Acta*, 1 (1) : 9-23.
- CORKETT (C. J.), McLAREN (I. A.), 1978. — The biology of *Pseudocalanus*. *Adv. mar. Biol.*, 15 : 1-231.
- CUSHING (D. H.), 1951. — The vertical migration of planktonic crustacea. *Biol. Rev.*, 26 : 158-192.
- DAGNELIE (P.), 1975. — Analyse statistique à plusieurs variables. Presses Agronomiques, Gembloux : 362 p.
- DEEVEY (G. B.), 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. Oceanogr.*, 16 (6) : 927-943.
- DESSIER (A.), 1979. — Écologie dynamique des peuplements zooplanctoniques côtiers et plus particulièrement des copépodes, du Sud du golfe de Guinée (Côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola). Thèse de Doctorat d'État, Paris VI, 273 p.
- DESSIER (A.), LAUREC (A.), 1978. — Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (R. P. Congo). Description mathématique. *Oceanol. Acta*, 1 (3) : 285-304.
- DESSIER (A.), PLANET (R.), 1971. — Répartition et abondance des œufs et larves de *Clupeidae* et *Engraulidae* des côtes du Congo et du Gabon en 1968-69. Aperçu sur les conditions physico-chimiques et biologiques du milieu. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, N.S., 15, 59 p.
- DUCRET (F.), 1962. — Chaetognathes des campagnes de l'« Ombango » dans la zone équatoriale africaine (1959-60). *Bull. IFAN*, 24 (2) : 331-353.
- DUCRET (F.), 1965. — Les espèces du genre *Eukrohnia* dans les eaux équatoriales et tropicales africaines. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 3 (2) : 63-78.
- DUCRET (F.), 1968. — Chaetognathes des eaux superficielles et profondes de la zone équatoriale et tropicale africaine. Thèse, Faculté des Sciences de Marseille, multigr., 99 p.
- FRONTIER (S.), 1968. — Données sur la faune pélagique vivant au large des côtes du Gabon, du Congo et de l'Angola. 0° à 18° S, 6° E à la côte. Hétéropodes et Ptéropodes. *Doc. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, S.R., 417, 11 p.
- FRONTIER (S.), 1969. — Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 3 (1) : 18-26.
- FRONTIER (S.), 1974. — Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nosy Bé (Madagascar). Thèse de Doctorat d'État, Aix-Marseille, 268 p.
- FRONTIER (S.), 1974. — L'analyse factorielle est-elle heuristique en écologie du plancton ? *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 12 (1) : 77-81.
- FRONTIER (S.), 1978. — Interface entre deux écosystèmes : exemple dans le domaine pélagique. *Ann. Inst. Océanogr.*, 54 (2) : 95-106.
- GAUCH (H. G.), WHITTAKER (R. H.), WENTWORTH (T. R.), 1977. — A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *J. Ecol.*, 65 (1) : 157-174.
- GAUDY (R.), 1972. — Contribution à la connaissance du cycle biologique des copépodes du golfe de Marseille. 2. Étude du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. *Téthys*, 4 (1) : 175-242.
- GODEAUX (J.), 1969. — Données sur la faune pélagique vivant au large des côtes du Gabon, du Congo et de l'Angola (0 — 18° S et 5 — 12° E). Tuniciers pélagiques. II. Pyrosomidae. *Ann. Soc. Roy. Zool. de Belgique*, 99 (3-4) : 153-167.
- GODEAUX (J.), GOFFINET (G.), 1968. — Données sur la faune pélagique vivant au large des côtes du Gabon, du Congo et de l'Angola (0 — 18° S et 5 — 12° E). Salpidae. *Ann. Soc. Roy. Zool. de Belgique*, 98 (1) : 49-86.
- HARDY (A. C.), 1953. — Some problems of pelagic life. In *Essays in Marine Biology* (Richard Elmhirst Memorial Lectures), Oliver et Boyd, Edinburgh : 101-121.
- HART (J. T.), CURRIE (R. I.), 1960. — The Benguela current. *Discovery Rep.* 31 : 123-298, 96 fig.
- HISARD (P.), MORLIÈRE (A.), 1973. — La terminaison du contre-courant équatorial subsuperficiel atlantique (courant de Lomonosov) dans le golfe de Guinée. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 11 (4) : 455-464.
- IBANEZ (F.), SEGUIN (G.), 1972. — Étude du cycle annuel du zooplancton d'Abidjan. Comparaison de plusieurs méthodes d'analyse multivariable : composantes principales, correspondances, coordonnées principales. *Inv. Pesq.*, 36 (1) : 81-108.
- ILLIG (G.), 1930. — Die Schizopoden der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Rep. Valvidia Exped.*, 22 : 397-625.
- ISSANGA-N'GAMISSINI (M.), 1975. — Clé de détermination des chaetognathes planctoniques de l'Atlantique équatorial et tropical africain. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire*, N.S., 38, 46 p.
- LAMPITT (R. S.), 1978. — Carnivorous feeding by a small marine copepod (*Oithona nana*). *Limnol. Oceanogr.*, 23 (6) : 1228-1231.

- LEBART (L.), FÉNELON (J.-P.), 1971. — Statistique et informatique appliquées. Dunod, Paris, 432 p., 37 fig.
- LEBART (L.), MORINEAU (A.), TABARD (N.), 1977. — Techniques de la description statistique. Dunod, Paris, 352 p.
- LE BORGNE (R.), 1975. — Équivalence entre les mesures de biovolumes, poids secs, poids secs sans cendre, carbone, azote et phosphore du mésozooplancton de l'Atlantique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 13 (3), 179-196.
- LEGENBRE (L.), LEGENDRE (P.), 1979. — Écologie numérique. I. Le traitement multiple des données écologiques. Collection d'Écologie n° 12. Masson et Presses de l'Université du Québec, 197 p.; II. La structure des données écologiques. *Ibid.*, n° 13. *Ibid.*, 247 p.
- LONGHURST (A. R.), 1976. — Vertical migrations. In : The Ecology of the Seas. Cushing D. H. & Walsh J. J. ed., part II, chap. 6, 116-137.
- LONGHURST (A. R.), REITH (A. D.), BOWER (R. E.), SEIBERT (D. L. R.), 1966. — A new system for the collection of multiple serial plankton samples. *Deep Sea Res.*, 13 : 213-222.
- LOVEGROVE (T.), 1966. — The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. In : Some contemporary studies in marine science, H. Barnes ed., 429-467.
- MAUCHLINE (J.), FISHER (L.), 1969. — The biology of Euphausiids. *Adv. mar. Biol.*, vol. 7, 454 p.
- MENSAH (M. A.), 1974. — The reproduction and feeding of the marine copepod *Calanoides carinatus* (Krøyer) in Ghanaian waters. *Ghana J. Sci.*, 14 (2) : 167-191.
- MERLE (J.), 1978. — Atlas hydrologique saisonnier de l'Océan Atlantique intertropical. Travaux et Documents de l'O.R.S.T.O.M., 82, O.R.S.T.O.M., Paris.
- NEPGEN (C. S. de V.), 1957. — The euphausiids of the west coast of S. Africa. *Invest. Rep. Div. Fish. Un. S. Afr.*, 28 : 1-30.
- NETO (T. S.), DE PAIVA (I.), 1966. — Ciclo annual do zooplâncton colhido na Baía Farta em 1960. Notas mimeogr., Centro Biol. aquat. trop., Lisboa, n° 2, 61 p.
- PETIT (D.), 1973. — Zooplankton 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. Océanogr.*, 11 (3) : 373-385.
- PETTIT (D.), COURTIES (C.), 1976. — *Calanoides carinatus* (copépode planctonique) sur le plateau continental congolais. I. Aperçu sur la répartition bathymétrique, géographique et biométrique des stades; générations durant la saison froide 1974. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 14 (4) : 177-199.
- POULSEN (E. M.), 1969. — Ostracoda, Mydocalopa from the eastern tropical Atlantic. *Vidensk. meddr. dansk naturh. Foren.*, 132 : 129-197.
- REPÉLIN (R.), 1962. — Scyphoméduses de la famille des *Atollidae* dans le bassin d'Angola. *Bull. I.R.S.C.*, 1 : 89-99.
- REPÉLIN (R.), 1964. — Scyphoméduses de la famille des *Atollidae* dans le golfe de Guinée. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 2 (3) : 13-30.
- REPÉLIN (R.), 1965. — Sur quelques méduses de l'île Annobon (golfe de Guinée). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 3 (1) : 73-79.
- REPÉLIN (R.), 1966. — Scyphoméduses *Atollidae* du bassin de Guinée. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 4 (4) : 21-33.
- RICHARDS (W. S.), 1969. — An hypothesis on yellowfin tuna migrations in the eastern gulf of Guinea. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 7 (3) : 3-7.
- 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. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52 (2) : 277-314; II. Systematic account : familles *Calanidae* up to and including the *Actideidae*. *Ibid.*, 52 (2) : 315-343; III. Systematic account : familles *Euchaetidae* up to and including the *Metridiidae*. *Ibid.*, 52 (3) : 525-552; IV. Systematic account of familles *Lucicutiidae* to *Candaciidae*. The relative abundance of the numerically most important genera. *Ibid.*, 52 (4) : 1021-1044.
- ROEHR (M. G.), MOORE (H. B.), 1965. — The vertical distribution of some common copepods in the strait of Florida. *Bull. mar. Sci. of the Gulf and Caribbean*. 15 (3) : 565-570.
- RULLIER (F.), 1965. — Quelques annélides polychètes pélagiques d'Annobon (golfe de Guinée). *Bull. IFAN, sér. A*, 27 (3) : 866-875.
- SALBA (G.), 1974. — Contribution à l'étude de la biologie et de la dynamique d'un *Polynemidae* ouest-africain, *Galeoides decadaetylus* (Bloch). Thèse de 3^e cycle, Université de Bordeaux I.
- SARS (G. O.), 1885. — Report on the Schizopoda collected by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-1876. *The Voyage of H.M.S. « Challenger »*, 13 (37) : 1-228.
- STANDER (G. H.), DE DECKER (A. H. B.), 1969. — Some physical and biological aspects of an oceanographic anomaly off S-W Africa in 1963. *Invest. Rep. Div. Fish Un. S. Afr.*, 81 : 1-46.
- SCOTT (T.), 1894. — Report on Entomostracea from the gulf of Guinea. *Trans. Linn. Soc. London, Zool.*, 6, 161 p.
- SEGUIN (G.), 1966. — Contribution à l'étude de la biologie du plancton de surface de la baie de Dakar. Étude quantitative, qualitative et observations écologiques au cours d'un cycle annuel. *Bull. IFAN, sér. A*, 23 (1) : 1-90.
- SMITH (P. E.), 1978. — Biological effects of ocean variability : time and space scales of biological response. *Rapp. P.v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer*, 173 : 117-127.
- STEELE (J. H.), FROST (B. W.), 1977. — The structure of plankton communities. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B*, 280 : 485-534.
- TATTERSALL (W. M.), 1925. — Mysidacea and Euphausiacea of marine survey, South Africa. *Rep. Fish. mar. biol. Surv. Un. S. Afr.*, 4 (1924), *Spec. Rep.*, 5 : 1-12.
- THIRIOT (A.), 1977. — Peuplements zooplanctoniques dans les régions de remontées d'eau du littoral atlantique africain. *Doc. scient. C.R.O. Abidjan*, 8 (1) : 1-72.
- UNTERUBERBACHER (H. K.), 1964. — The Pilchard of South Africa (*Sardinops ocellata*). Zooplankton studies in the waters off Walvis Bay with special reference to the Copepoda. *Invest. Rep. Div. Fish. Un. S. Afr.*, n° 11, 42 p.
- VINOGRADOV (M. E.), 1968. — Vertical distribution of the oceanic zooplankton. Nauka Publishing House, Moscow, 316 p.