Université d'AIX-MARSEILLE II
Faculté des Sciences de Luminy

THESE

présentée par
Marc PAGANO et Lucien SAINT-JEAN

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

IMPORTANCE ET ROLE DU ZOOPLANCTON DANS UNE LAGUNE TROPICALE, LA LAGUNE EBRIE (COTE D'IVOIRE): PEUPLEMENTS, BIOMASSE, PRODUCTION ET BILAN METABOLIQUE

Soutenue le 4 juillet 1988 devant la commission d'examen

MM. M. Amanieu
F. Blanc
A. Bourdillon
P. Dufour
J.R. Durand
R. Gaudy
P. Nival
R. Pourriot

A 31894 Ex1

RESUME

Le programme a été axé sur l'étude au cours de deux cycles annuels de cinq stations représentatives de l'éventail des conditions écologiques. Des analyses sur le seston permettent de caractériser l'environnement trophique. Le zooplancton est dominé par *Acartia clausi*, *Oithona brevicornis*, *Pseudodiaptomus hessei*, les rotifères et les larves de lamellibranches. En termes de biomasse les copépodes forment le groupe dominant (89%). L'importance pondérale du macroplancton dominé par les mysidacés est mise en évidence. Une étude multivariée permet d'identifier trois communautés (lagunaire, continentale, et marine) et d'analyser leur évolution spatio-temporelle. L'étude de la répartition verticale permet de distinguer les organismes migrants (mysidacés, copépodites et adultes des calanides) et non-migrants (nauplies copépodites et adultes d'*O. brevicornis*, rotifères, larves de mollusques). Des variations nycthémérales de nutrition et de ponte sont mise en évidence chez *A. clausi*. Les variations de la respiration et de l'excrétion du mesozooplancton sont peu importantes et les rapports O/N sont plus élevés lorsqu'*Acartia* est dominant (24,5 contre 10). Des modèles empiriques ont pu être établis entre certains taux d'activité et les facteurs écologiques. La production des trois principales espèces a été estimée. Chez *Acartia*, un modèle empirique d'estimation du P/B est proposé. Le temps de renouvellement de la biomasse totale est estimé à 3,6 jours. Le bilan métabolique d'*Acartia* est esquissé.

Le rôle du zooplancton, sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème, analysé de façon globale, apparait fondamentalement réduit. Ce phénomène est interprété comme étant lié à la très faible abondance des formes à forte productivité (cladocères et rotifères) et aux migrations verticales, l'importance de la limitation par les zooplanctophages n'ayant pu être estimée.

AVANT PROPOS

Le présent mémoire est l'aboutissement d'un travail de sept sans réalisé en grande partie au Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan. Avant de commencer cet exposé, nous voudrions témoigner notre gratitude aux divers responsables de ce Centre et à travers eux remercier la Côte d'Ivoire pour son hospotalité chaleureuse.

Notre reconnaissance va également à Messieurs F. Blanc et R. Gaudy qui ont bien voulu accepter de diriger cette thèse. Qu'ils soient également remerciés, ainsi que Messieurs M. Amanieu et R. Pourriot pour l'intérêt qu'ils ont porté à nos recherches, le temps et la peine qu'ils ont consacrés à la lecture de notre manuscrit "provisoire" et les conseils qu'ils nous ont prodigués.

A Messieurs A. Bourdillon, P. Nival et à nos collègues de l'ORSTOM, P. Dufour et J.R. Durand, qui ont accepté de juger ce mémoire, nous tenons à exprimer notre gratitude.

Les discussions avec nos collègues de CRO et ceux du Centre ORSTOM de Montpellier ont souvent été fructueuses. Qu'ils soient également remerciés pour le soutien amical qu'ils nous ont apporté.

A l'issue de ce travail de longue haleine, nous ne saurions oublier ceux qui nous ont accompagnés et aidés sur le terrain et au laboratoire, Messieurs P. Macouby, S. Ouattara et B. Kodjo. Pour ce dernier, qui nous a quittés l'année dernière, nous avons une pensée particulièrement émue. Nous devons également dire combien ont été précieuses les compétences de Messieurs F. Faure et F. Sanseo.

Nous remercions enfin celles et ceux qui nous ont aidés, les derniers temps surtout, dans les délicats travaux de dactylographie, d'iconographie et d'édition.

Université d'AIX-MARSEILLE II
Faculté des Sciences de Luminy

THESE

présentée par
Marc PAGANO et Lucien SAINT-JEAN

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

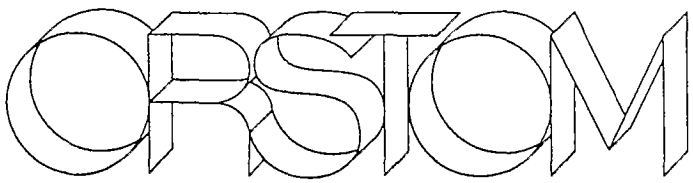
IMPORTANCE ET ROLE DU ZOOPLANCTON DANS UNE LAGUNE TROPICALE, LA LAGUNE EBRIE (COTE D'IVOIRE): PEUPLEMENTS, BIOMASSE, PRODUCTION ET BILAN METABOLIQUE

Soutenue le 4 juillet 1988 devant la commission d'examen

MM.	M.	Amanieu
	F.	Blanc
	A.	Bourdillon
	P.	Dufour
	J.R.	Durand
	R.	Gaudy
	P.	Nival
	R.	Pourriot

26 OCT. 1991
O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire
N° : 31894
Cote : A Ex1

TDM 70



Editions de l'ORSTOM
INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :
Travaux et Documents Microédités

PARIS 1991

ISBN : 2-7099-1036-5

© ORSTOM

F

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 « et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions « strictement réservées à l'usage privé du copiste et non des- « tinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les « analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et « d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, « ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses « ayants droit ayants cause, est illicite» (alinéa1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé « que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par « les articles 425 et suivants du Code pénal.»

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

1. MILIEU ET CONDITIONS ECOLOGIQUES 5
1.1. morphologie et conditions hydroclimatiques 7
1.2. Conditions trophiques 18

2. PEUPLEMENTS ET BIOMASSES 49
2.1. Echantillonnage du zooplancton. 51
2.2. Définition et évolution des communautés. 59
2.3. Biomasses 75
2.4. Discussion générale et conclusions. 124

3. REPARTITION VERTICALE DES ORGANISMES 127
3.1. Milieux non stratifiés. 129
3.2. Milieux stratifiés : cas de la station de Bietri 149
3.3. Conclusions 149

4. NUTRITION 153
4.1. Méthodes. 155
4.2. Importance des bactéries dans l'alimentation des adultes d'*A. clausi* en baie de Bietri. 159
4.3. Qualité nutritive des bactéries, des algues et de la nourriture naturelle : influence sur l'ingestion et la ponte chez *A. clausi*. 174
4.4. Rythme journalier d'alimentation chez *A. clausi* 178
4.5. Estimation de la ration chez *A. clausi* 192
4.6. Discussion et conclusions 195

5. RESPIRATION ET EXCRETION DU MESOZOOPLANCTON 201

6. PRODUCTION 225
6.1. *A. clausi* 230
6.2. *P. hessei* et *O. brevicornis* 280
6.3. Discussions, conclusions. 292

7. BILAN METABOLIQUE CHEZ A. CLAUSI 299
7.1. Méthodes 302
7.2. Variations de l'ingestion et importance relative des différents termes du bilan 303
7.3. Relation entre les termes du bilan et les facteurs environnementaux. 309
7.4. Remarques sur l'estimation du K2 par la méthode des rapports N/P 312
7.5. Conclusions 315

8 DISCUSSION GENERALE IMPORTANCE DU ZOOPLANCTON DANS L'ECOSYSTEME 317
8.1. Caractéristiques générales 319
8.2. Rôle du zooplancton dans le fonctionnement de l'écosystème : analyse globale 328
8.3. Incidence de la sélection des particules et de la structure dimensionnelle du seston 330
8.4. Incidences des migrations verticales sur les relations trophiques 334

CONCLUSIONS GENERALES 347

BIBLIOGRAPHIE 357

RESUME

Le programme a été axé sur l'étude au cours de deux cycles annuels de cinq stations représentatives de l'éventail des conditions écologiques. Des analyses sur le seston permettent de caractériser l'environnement trophique. Le zooplancton est dominé par *Acartia clausi*, *Oithona brevicornis*, *Pseudodiaptomus hessei*, les rotifères et les larves de lamellibranches. En termes de biomasse les copépodes forment le groupe dominant (89%). L'importance pondérale du macroplancton dominé par les mysidacés est mise en évidence. Une étude multivariée permet d'identifier trois communautés (lagunaire, continentale, et marine) et d'analyser leur évolution spatio-temporelle. L'étude de la répartition verticale permet de distinguer les organismes migrants (mysidacés, copépodites et adultes des calanides) et non-migrants (nauplies copépodites et adultes d'*O. brevicornis*, rotifères, larves de mollusques). Des variations nycthémérales de nutrition et de ponte sont mise en évidence chez *A. clausi*. Les variations de la respiration et de l'excrétion du mesozooplancton sont peu importantes et les rapports O/N sont plus élevés lorsqu'*Acartia* est dominant (24,5 contre 10). Des modèles empiriques ont pu être établis entre certains taux d'activité et les facteurs écologiques. La production des trois principales espèces a été estimée. Chez *Acartia*, un modèle empirique d'estimation du P/B est proposé. Le temps de renouvellement de la biomasse totale est estimé à 3,6 jours. Le bilan métabolique d'*Acartia* est esquissé.

Le rôle du zooplancton, sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème, analysé de façon globale, apparait fondamentalement réduit. Ce phénomène est interprété comme étant lié à la très faible abondance des formes à forte productivité (cladocères et rotifères) et aux migrations verticales, l'importance de la limitation par les zooplanctophages n'ayant pu être estimée.

INTRODUCTION

Les lagunes côtières ont été de tous temps des lieux d'implantation privilégiés pour les communautés humaines et le siège d'activités variées: communications, échanges commerciaux, pêche, aquaculture, tourisme.... Ces activités se sont intensifiées au cours des dernières décennies, motivant le développement de recherches sur le fonctionnement de ces écosystèmes dans le but d'en assurer la préservation ou l'exploitation plus rationnelle.

En Côte d'Ivoire, la mise en communication de la lagune Ebrié avec la mer grâce au percement, en 1950, du Canal de Vridi, a entraîné le développement du port et une concentration des populations sur le littoral. Il en a résulté une intensification de l'exploitation de la lagune et l'apparition de phénomènes de pollution. Au début des années 70, face à une situation devenue critique, les pouvoirs publics ivoiriens, alertés par les plaintes des professionnels et des populations ainsi que par les avertissements des scientifiques, confièrent au Centre de Recherches Océanographiques et à l'ORSTOM le soin d'élaborer et de réaliser une étude de ce milieu axée sur l'écologie. A la nécessité "économique" d'une telle étude, s'ajoutait, pour le scientifique, l'intérêt que présentait la lagune d'offrir, dans un périmètre relativement réduit et accessible, une grande variété de conditions écologiques permettant de la considérer comme un véritable "milieu laboratoire". Ainsi, allaient se développer, en complément des études antérieures surtout descriptives, une série d'études davantage orientées vers les aspects fonctionnels et appliqués : cycle de la matière, processus de reminéralisation par les bactéries, biomasses et productions primaire et secondaire, planctonique et benthique, production terminale et exploitation des ressources naturelles, aquaculture, incidence des pollutions urbaines. La liste des travaux réalisés figure dans la bibliographie de Charles Dominique et Durand (1982) qui doit être prochainement réactualisée. En outre, une exploitation commune de ces travaux est actuellement en cours dans le cadre d'une "synthèse" à paraître sous forme d'ouvrage.

Commencé en 1980, le travail présenté dans ce mémoire vient compléter quelques études antérieures concernant la composition faunistique (Rahm, 1964), les variations d'abondance des grands groupes d'organismes (Repelin, sous-presse), le métabolisme et la production du mesozooplancton (Le Borgne et Dufour, 1979). Il

s'intègre dans le cadre pluridisciplinaire défini ci-dessus avec pour objectif général de préciser l'importance et le rôle du zooplancton dans les transferts de matière en lagune Ebrié. Il vise également à fournir des données sur le zooplancton et le seston utilisables dans le cadre des "diagnostics rapides", en rapprochant les aspects fonctionnels et les caractéristiques globales et structurelles de l'écosystème. Ces objectifs fixent l'échelle géographique de l'étude (l'ensemble de la lagune), lui confèrent un caractère global et entraînent une certaine sélection des thèmes de recherche : biomasse et production (stock de nourriture disponible et transmissible aux consommateurs de zooplancton); respiration et excrétion (contribution du zooplancton au recyclage de la matière dissoute et estimation indirecte du broutage). D'autres éléments ont été déterminants dans l'élaboration du programme : contraintes d'ordre matériel liées à l'étendue de la lagune; dominance du calanide *Acartia clausi*; choix de la méthode des croissances cumulées pour évaluer la production de ce copépode; diversité des conditions écologiques du milieu.

Le programme adopté est fonction de ces éléments et objectifs. Il exploite en particulier la diversité écologique du milieu, la réalisation d'un réseau plus ou moins dense d'échantillonnages couvrant l'ensemble de la lagune ou un suivi d'une ou deux stations, ayant été éliminés au profit d'un petit nombre de stations représentatives des conditions écologiques les plus caractéristiques de ce milieu.

Ces stations sont au nombre de cinq (fig.1.1). La première, **Bingerville** se situe dans l'Est, une région périodiquement envahie par les eaux de crue du Comoé et dans laquelle la salinité varie saisonnièrement entre 0 et 20 environ. Les deux suivantes **Bietri** et **Boulay**, proches du canal de Vridi, se situent dans une région où les salinités atteignent 30, Bietri, eutrophe, dans l'agglomération d'Abidjan, et Boulay, plus pauvre, dans un secteur soumis à une influence marine non modifiée par la pollution. Les deux dernières stations, **Mopoyem** et **Tiegba**, se situent dans l'Ouest, région éloignée des influences marine et continentale où les salinités sont faibles et peu variables (1 à 5).

Dans une première phase (1981-82), l'étude porte uniquement sur les baies de manière à réduire le plus possible les effets des déplacements horizontaux des masses d'eau. Les stations sont en effet visitées pour des périodes de 24 heures. Les données, réparties sur un cycle annuel, ont été recueillies au cours de ces visites et au laboratoire du C.R.O. ou dans des "laboratoires de terrain" aménagés dans ces stations. Elles sont de deux types : a) des **données de terrain** (conditions environnementales et échantillons de zooplancton); b) des **données expérimentales** destinées à évaluer la production (fécondité, croissance) et les pertes métaboliques (taux de respiration et d'excrétion). Ce protocole permet de diversifier les conditions écologiques, de manière,

sinon à établir des modèles empiriques liant les facteurs environnementaux à l'abondance ou à l'activité métabolique des organismes, du moins à obtenir des valeurs moyennes et une gamme de variation des paramètres d'activité aux échelles annuelle et lagunaire. Les données expérimentales ont été obtenues *in situ* ou au laboratoire, à partir de matériel fraîchement récolté non acclimaté aux conditions artificielles. Ces données sont complétées par diverses études (poids, composition élémentaire,...), l'ensemble s'articulant suivant les modalités schématisées dans la figure A.

Il convient de signaler, qu'en marge de cette première phase, ont été réalisées diverses observations ponctuelles à caractère préliminaire, parfois incomplètes ou sans valeur réelle, mais importantes par rapport aux objectifs de l'étude. Elles portent sur la nutrition (ingestion de bactéries, mesures de fluorescence intestinales, évaluations de la ration à partir d'incubations) et la fécondité des femelles d'*A. clausi*.

Une seconde phase (1984-85) comprend quelques études essentiellement destinées à préciser certains points. Il s'agit des variations nycthémérales d'efficacité de collecte et des migrations verticales, des différences entre baies et chenaux, des variations saisonnières d'abondance et de composition du peuplement, des variations de taille liées à la salinité chez *A. clausi*.

Une troisième étape pourrait être constituée par des études ponctuelles destinées à préciser certains problèmes soulevés dans le présent mémoire, la couverture de la lagune par un réseau continu de stations dans le but de mieux estimer la biomasse à l'échelle lagunaire ou de définir des "zones écologiques", se heurtant, comme on le verra, à des problèmes d'échantillonnage pour l'instant insurmontables.

Le début de ce mémoire est consacré a la présentation du milieu et des conditions environnementales, sur la base de données recueillies antérieurement et dans le cadre du présent travail.

Les résultats des études sur le zooplancton sont présentés dans six chapitres: peuplement et biomasse, répartition verticale, ingestion, pertes métaboliques, production, bilan.

Le dernier chapitre est un essai de synthèse destiné à préciser le rôle et l'importance du zooplancton dans l'écosystème.

Le document fourni en annexe reprend de façon succincte les résultats et conclusions du présent travail, permettant une lecture rapide et synoptique. Il sert de base à l'élaboration du chapitre sur le zooplancton prévu dans l'ouvrage de synthèse sur les études lagunaires évoqué plus haut.

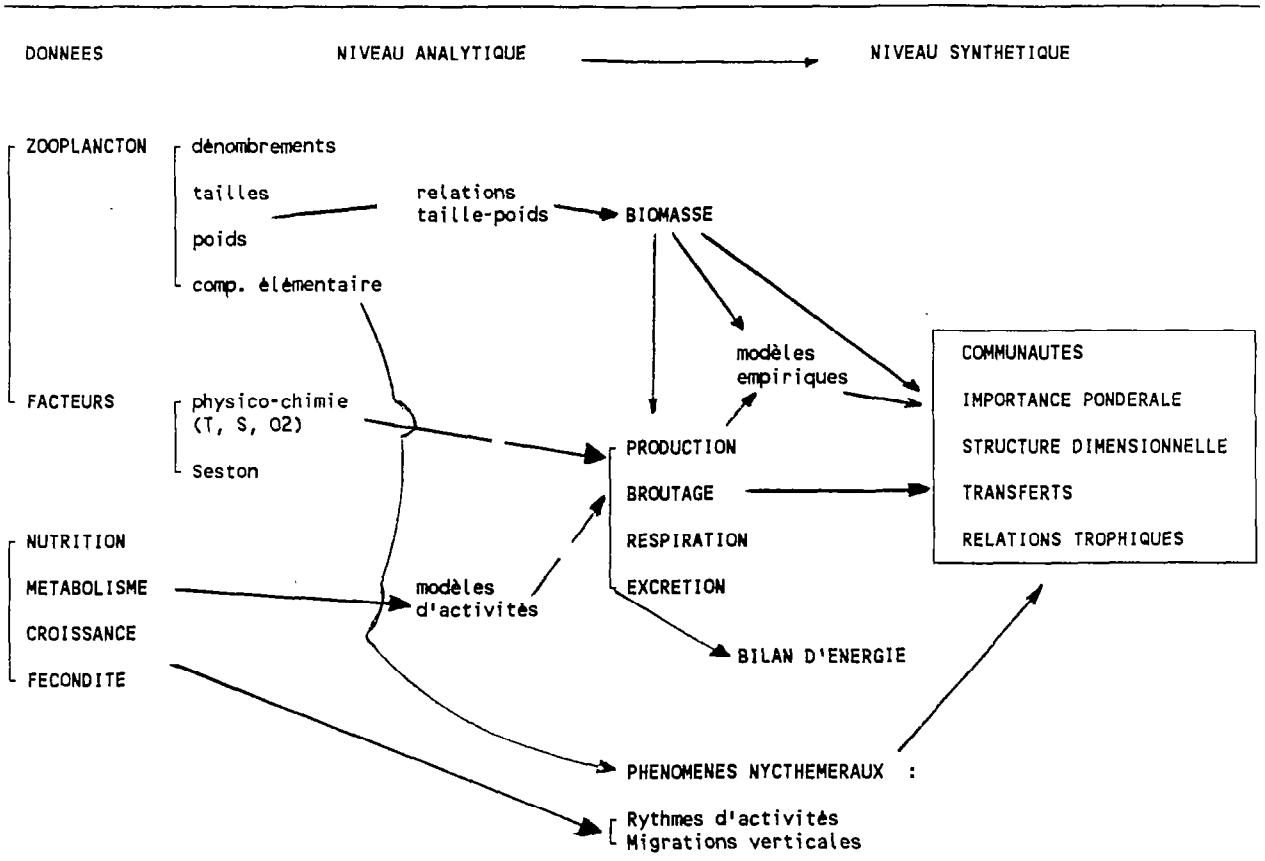


Figure A. Définition et articulation des mesures et opérations effectuées sur le terrain et en laboratoire ; type d'information et de résultats obtenus à différents stades d'analyse.

Chapitre 1. MILIEU ET FACTEURS ECOLOGIQUES

1.1. Morphologie et conditions hydroclimatiques

- Géomorphologie et hydrologie
- Climat et hydroclimat

1.2.Conditions trophiques (étude du seston)

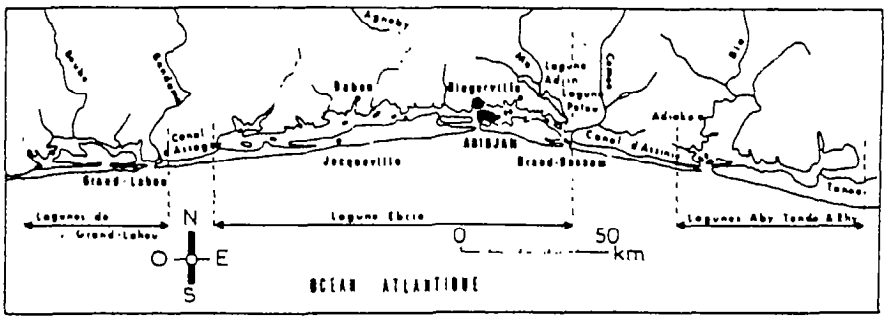
- Matériel et méthodes
- Variations journalières
- Variations spatio-temporelles d'abondance
- Influence des facteurs environnementaux sur l'abondance
- Composition élémentaire du seston et état de dégradation de la chlorophylle
- Pourcentage de carbone algal dans le seston
- Structure dimensionnelle
- Conclusions

1.1. MORPHOLOGIE ET CONDITIONS HYDROCLIMATIQUES

1.1.1. Géomorphologie et hydrologie.

La lagune Ebrié fait partie d'un ensemble de lagunes disposées le long du littoral atlantique ivoirien (fig.1.1.). Il s'agit d'un vaste plan d'eau peu profond (524 km^2 4,8 m de profondeur moyenne) qui s'étend sur 130 km de long entre 2°50' et 5°25' de longitude ouest. Elle communique avec la mer par le canal de Vridi situé dans la partie centre-orientale et reçoit trois fleuves d'inégale importance. Le plus important est le Comoé qui débouche à son extrémité est et draine en moyenne environ 74% des apports fluviaux (Varlet, 1978). C'est un fleuve à régime tropical de transition caractérisé par une seule crue annuelle (août à novembre) qui correspond aux précipitations sur la partie septentrionale de la Côte d'Ivoire (savanes, forêt claire du domaine soudanien). Les deux autres cours d'eau ,la Mé et l'Agneby, apportent à eux deux un volume d'eau cinq fois plus faible que celui du Comoé. Il s'agit de petits fleuves côtiers dont le bassin versant est entièrement situé en zone forestière (domaine Guinéen) et qui ont deux crues annuelles correspondant aux saisons des pluies de la zone sud (voir plus loin). Les données de Varlet (*ibid*) permettent de dresser un bilan hydrique annuel moyen. L' apport en eau douce est de 13 km^3 dont 90% est amené par les rivières et 10% par les précipitations. L'évaporation totale annuelle étant de l'ordre de 0,7 km^3, cela équivaut à un apport net de 12,3 km^3 par an, soit un peu plus de quatre fois le volume de la lagune. Les entrées d'eaux marines par le canal de Vridi représentent environ quatorze fois ce volume, ce qui montre l'importance de cette ouverture artificielle dans le renouvellement des eaux.

Ces diverses caractéristiques font de la lagune un milieu très diversifié, avec une partie est très instable, qui s'oppose à une partie ouest plus stable et à taux de renouvellement des eaux plus faible. Cette hétérogénéité ainsi que d'autres critères, notamment la concentration en phytoplancton et seston, ont amené Pagès *et al* (1979) à découper la lagune en six "**secteurs**" (fig. 1.1 et tabl. 1.I). De façon plus shématique on peut y distinguer essentiellement trois grandes zones: a) une zone est (=secteur II), périodiquement envahie par les eaux de crue du Comoé, dans laquelle les salinités varient de 0 à 20 environ; b) une zone estuarienne (=secteur III), où les influences marines sont prépondérantes, avec des salinités atteignant 30; c) une zone ouest (=secteurs V et VI) où les influences marine et continentale s'atténuent, avec des salinités faibles (jusqu'à 6) et relativement stables au cours de l'année. La zone estuarienne englobe l'agglomération d'Abidjan, dont les rejets domestiques ou industriels créent localement des conditions eutrophes voire dystrophes.



système lagunaire ivoirien.

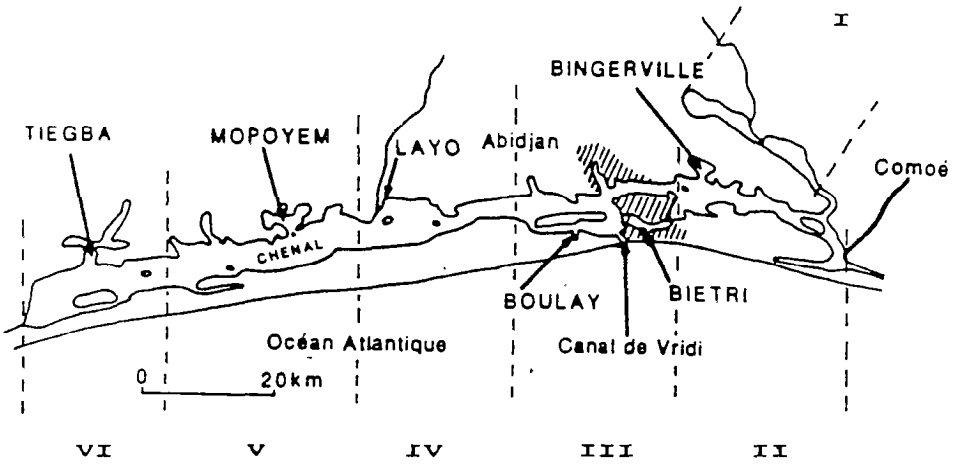


Figure 1.1. La lagune Ebrié: stations étudiées et découpage en secteurs proposée par Pagès et al (1979).

Tableau 1.I. Surface, volume, profondeur moyennes des différentes régions lagunaires et valeurs moyennes dans chacune d'elles des apports d'eau douce annuels. D'après Dufour (1984).

Région	Surface (km2)	Volume (km3)	Prof. (m)	Pluies sur le plan d'eau (km3/an)	Apports fluviaux (km3/an)	Evapo-ration (km3/an)	Taux de renouvellement (nb/an)
I Aghien	20	0.113	5.7	-	-	-	0.4
I Potou	22	0.028	1.3	-	-	-	5.6
I totale	42	0.141	3.4	0.088	1.534	0.052	11.1
II	62	0.341	5.5	0.13	7.122	0.077	25.6
III est	42	0.289	6.8	0.088	0.017	0.052	30.4
III ouest	29	0.249	8.5	0.061	0.013	0.036	5.8
III totale	71	0.539	7.6	0.149	0.03	0.107	-
IV	86	0.206	2.4	0.181	0.917	0.107	6.6
V	170	1.026	6.1	0.357	0.034	0.211	0.4
VI	135	0.464	3.4	0.284	0.069	0.168	0.4
Total- moyenne	536	2.716	4.8	1.189	9.706	0.703	-

Tableau 1.II. Découpage saisonnier de l'hydroclimat lagunaire et ses principaux facteurs. D'après Dufour (1984, modifié).(*) petit upwelling côtier, (**) grand upwelling côtier.

Frontières		Mois											
		Janv.	Fev.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
ATMOSPHERE	Température	Petite saison froide		Grande saison chaude			Grande saison froide				Petite saison chaude		
	Précipitations domaine guinéen	Grande saison sèche			tornades		Grande saison des pluies		Petite saison sèche		Petite saison des pluies		Grande saison sèche
	Précipitations domaine soudanais	Saison sèche							Saison des pluies		Saison sèche		
	Evaporation	↗				↘		min.			↗		↘
	Vents dominants	WSW 2 m/s				SW 2 m/s			WSW 2.5 m/s		SW 1 m/s		
OCEAN		Petite saison froide *		Grande saison chaude				Grande saison froide **			Petite saison chaude		
CONTINENT	Rivères guinéennes	Grande saison d'étiage				Grande saison de crues			Petite saison d'étiage		Petite saison des crues		
	Fleuve Comoé	Saison d'étiage							Saison de crues				étiage
LAGUNE		s. sèche				pluies			crues				
						"humide"							

Les données concernant le vent sont issues d'une compilation par L. Lemasson (comm. pers.) des mesures de l'Asecna à l'aéroport

1.1.2. Climat et hydroclimat.

L'hydroclimat lagunaire est déterminé par le régime des températures atmosphériques et océaniques, les précipitations et le régime des principaux fleuves (le Comoé et l'Agneby) (fig.1.2 et 1.3). Bien que ces conditions soient susceptibles de varier localement, on peut différencier trois saisons : une **saison sèche** (décembre à avril) durant laquelle les apports d'eau douce sont réduits, l'influence marine prépondérante, la température et la salinité généralement maximales; une **saison des pluies** (mai à juillet) où se produisent les minimums de température; une **saison des crues** (août à novembre), marquée par la crue du Comoé et au cours de laquelle on note, dans l'Est, des salinité nulles, et, dans l'ensemble de la lagune, une remontée des températures sensible à partir de septembre (tabl. 1.II). Cette saison englobe une **petite saison des pluies** (septembre-octobre). Par commodité, nous rassemblerons parfois les saison des pluies et des crues sous le terme de **saison humide**, notion qui ne se justifie véritablement que dans la région centre-orientale. On notera que les deux crues des fleuves côtiers qui coïncident avec les deux saisons des pluies, n'ont qu'une importance locale, dans des zones non concernées par le présent travail.

La température, la salinité, la teneur en **oxygène dissous** et **la turbidité**, caractéristiques de l'hydroclimat considérées comme facteurs d'abondance et d'activité des organismes, ont été mesurées au cours de notre étude. La périodicité des observations est à peu près bimensuelle en 1981-82 et mensuelle en 1984-85 (voir le tableau 1.IX).

Les mesures de température et de salinité ont été réalisées, soit à différentes profondeurs à l'aide d'une sonde YSI, soit "sur la colonne" à partir d'échantillons d'eau prélevés avec un tube en PVC de 4 m de long et de 4 cm de diamètre. Le tube est plongé verticalement, bouché à son extrémité supérieure lorsque son extrémité inférieure est proche du fond, puis relevé doucement, l'eau étant recueillie dans un seau. La profondeur étant de l'ordre de 4 mètres dans les cinq stations étudiées sauf Boulay (voir la fig.1.5), l'échantillon prélevé représente la colonne d'eau théoriquement habitée par le zooplancton. Les mesures de température et de salinité sont effectuées à l'aide d'un thermomètre à mercure et d'un réfractomètre immédiatement après la collecte. Les divers appareils de mesures ont été comparés et intercalibrés. L'oxygène dissous a été mesuré (en 1981/82 seulement) à différents niveaux à l'aide d'une sonde YSI. Généralement trois séries de mesures quotidiennes de ces paramètres sont effectuées : avant le lever du jour (5-6 h), à la mi-journée (12-14 h) et le soir (17-20 h). **La turbidité** a été estimée en 1981-82 par mesure de la profondeur de disparition du disque de Secchi évaluée à la mi-journée.

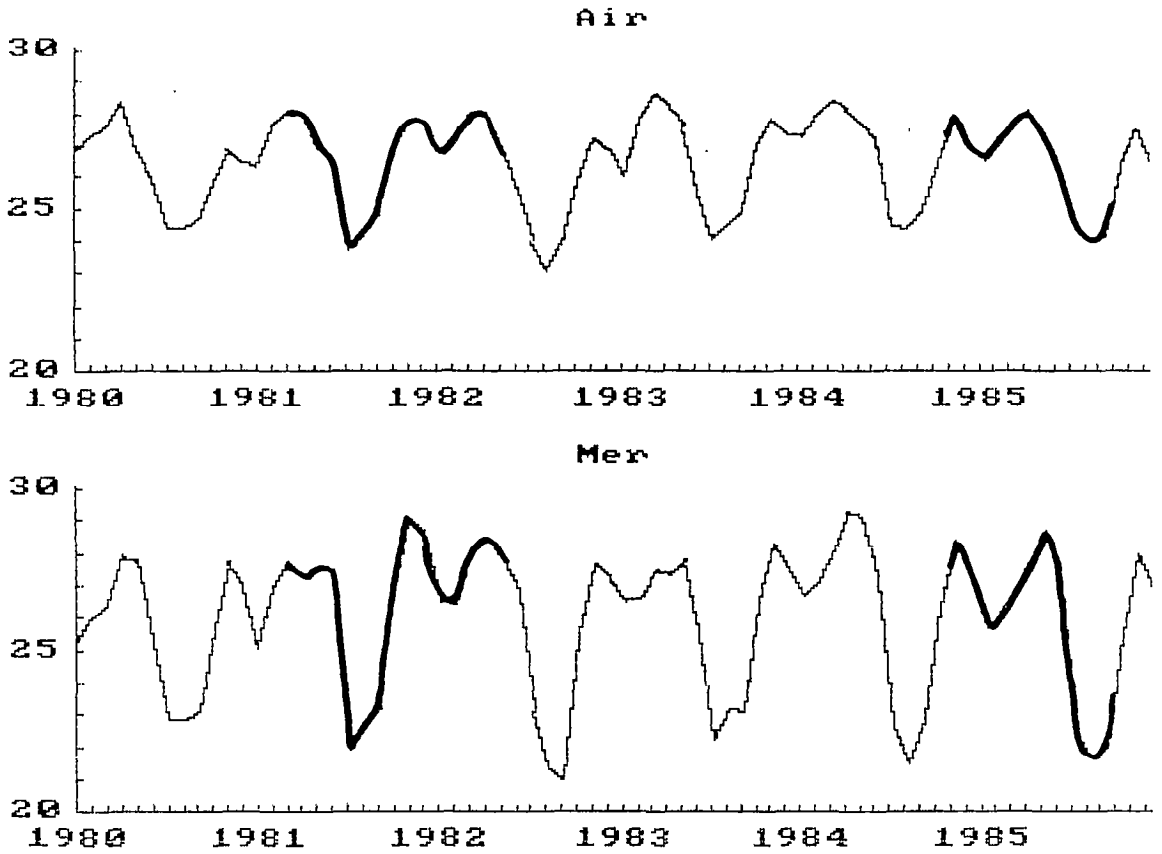


Figure 1.2. Variations saisonière et interannuelle de la température atmosphérique (Abidjan Aéroport ; source ANAM) et océanique (station côtière d'abidjan). Les traits épais matérialisent les deux périodes d'étude (1981-82 et 1984-85).

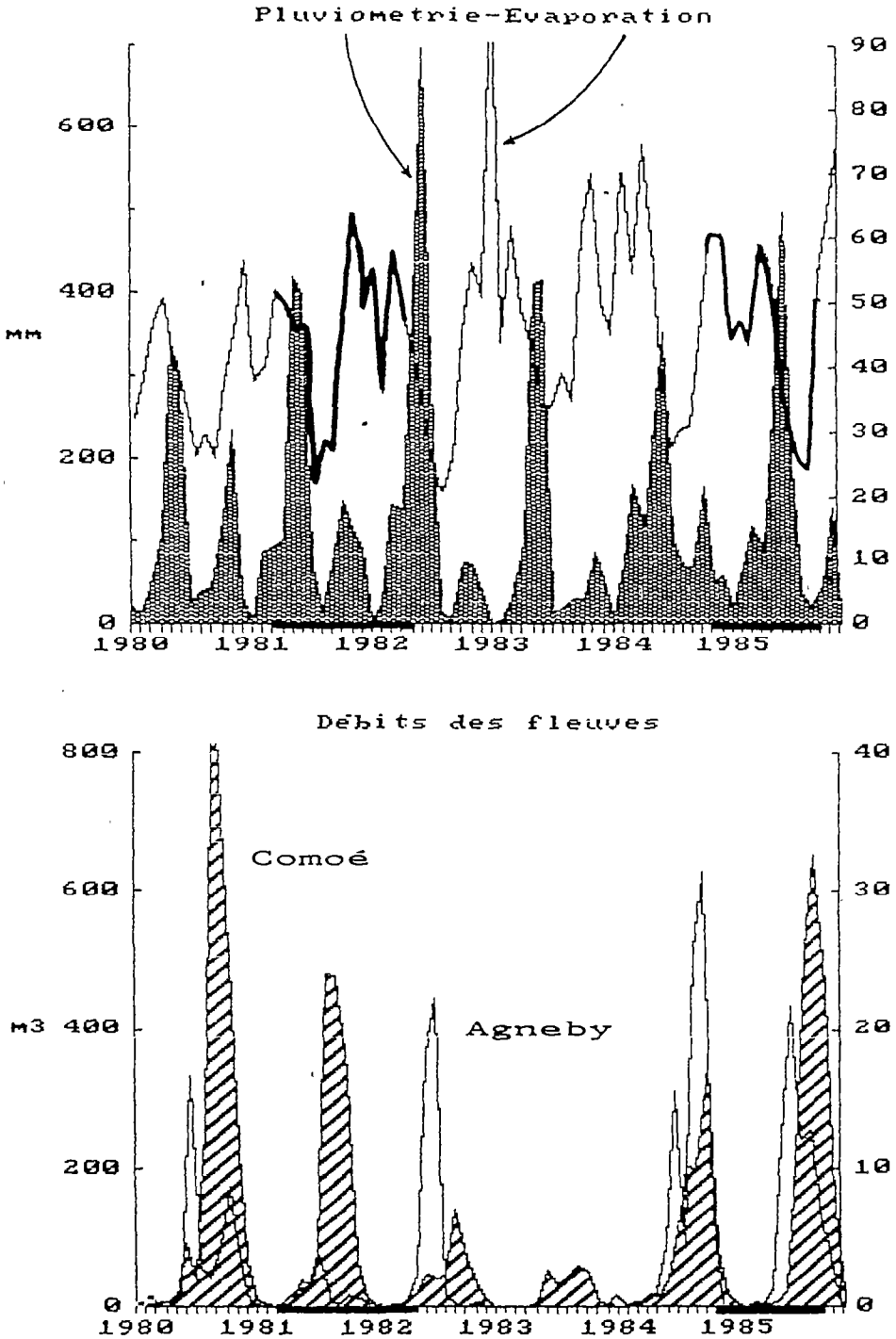


Figure 1.3. Variations saisonnière et interannuelle de la pluviométrie (moyenne des stations d'Abidjan,de Jacqueville et de Grand Lahou), de l'évaporation mesurée au Piche (Abidjan) et des débits des fleuves Comoé et Agneby. Sources : ANAM et DRES Abidjan. Les traits épais matérialisent les deux périodes d'étude (1981-82 et 1984-85).

Variations saisonnières de la température et de la salinité

La température varie entre 26 et 31°C (fig.1.4) et présente sensiblement la même évolution saisonnière dans les cinq stations, étant maximale pendant la saison sèche et minimale de juillet à septembre. Les valeurs moyennes les plus faibles (24-26°C) sont observées dans la zone estuarienne (Bietri, Boulay) pendant la période d'upwelling côtier (juillet-août), particulièrement en 1981-82. La légère chute de température notée dans les cinq stations en début de saison sèche (décembre-janvier) coïncide avec les petites saisons froides atmosphérique et océanique liées à l'harmattan et au petit upwelling côtier (tabl. 1.II.).

La salinité varie entre 0 et 30. Les variations les plus nettes s'observent à Bingerville, Boulay et Bietri, avec des valeurs élevées en saison sèche et faibles en saison humide (fig.1.4). Dans les stations de l'Ouest, la salinité varie peu mais des maxima sont cependant observés en saison sèche. Dans cette région, une variation de la salinité est notée entre les deux cycles, avec des valeurs supérieures en 1984-85. Il est intéressant de remarquer que les salinités plus élevées de 1984-85 sont précédées par deux crues du Comoé très déficitaires et par des évaporations supérieures à la moyenne (fig.1.3).

Gradients verticaux

Dans les différentes zones étudiées, il existe un gradient négatif d'oxygène dissous, mais, sauf quelques cas (Bietri), on n'observe habituellement pas de sous-saturation importante à proximité du fond (figure 1.5). Ce gradient négatif classique résulte de l'opposition entre les phénomènes d'oxygénation des eaux de surface par échange avec l'atmosphère et photosynthèse, et les phénomènes de désoxygénation (respiration, oxydations...), qui affectent toute la colonne d'eau et le sédiment. Ce gradient semble plus accentué dans les stations estuariennes et à Bingerville. Dans cette dernière station, en saison des crues, l'arrivée d'eaux fluviales semble entraîner cependant une nette augmentation du pourcentage de saturation des eaux de surface et une atténuation de la stratification.

De façon générale, les cas de Bingerville et de Mopoyem, où l'on a de faibles gradients de température et de salinité, peuvent être considérés comme représentatifs de la situation dominante en lagune. Il existe toutefois des cas de stratification plus ou moins marquée ou durable et dont l'origine varie. Les stations de Boulay et Bietri, en sont une illustration.

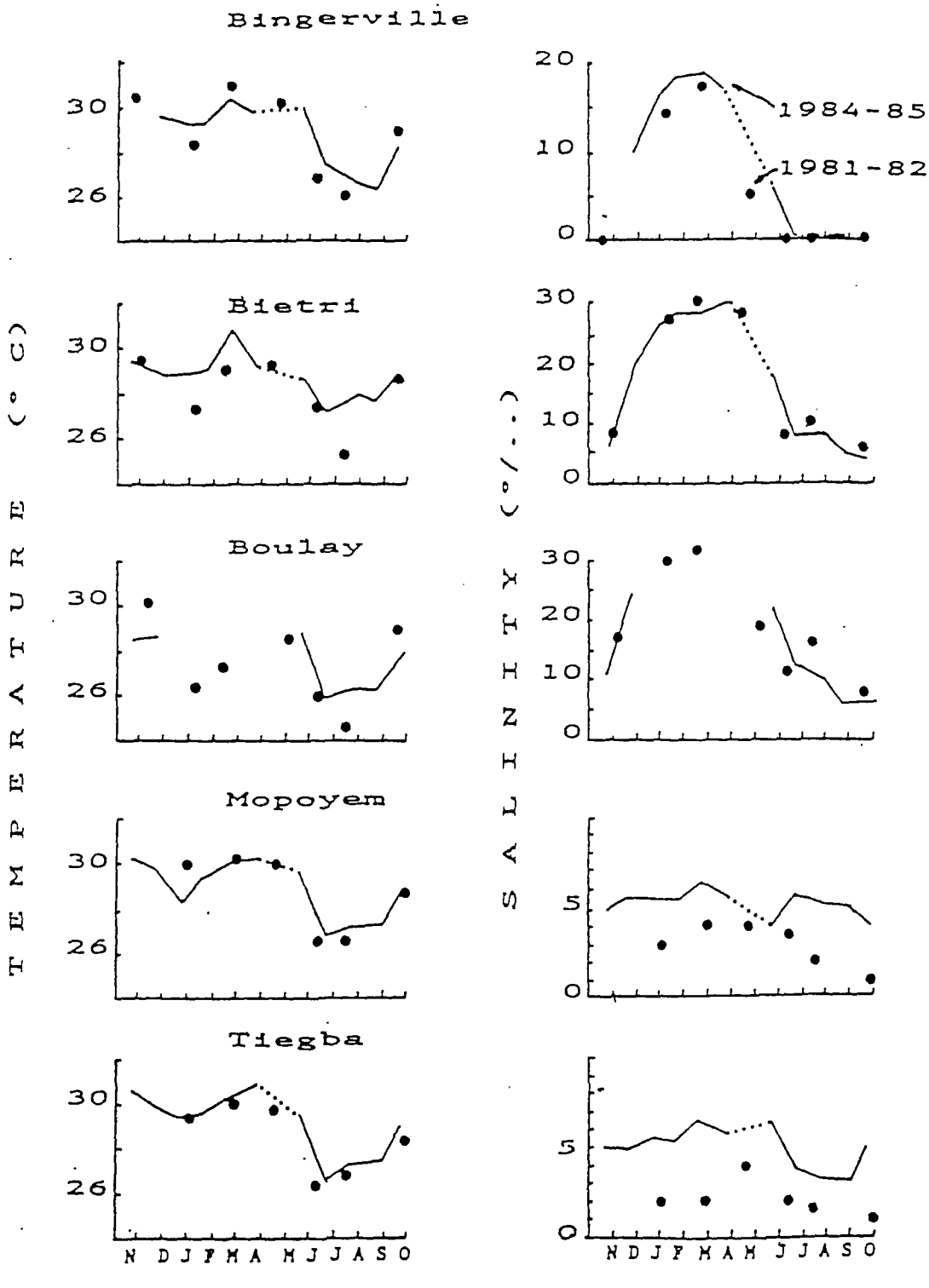


Figure 1.4. Variations de la température et de la salinité dans les cinq stations (baies) en 1981-82 et en 1984-85. Valeurs moyennes journalières sur la colonne d'eau (0-4m).

Dans ces deux stations l'état de stratification varie saisonnièrement. Il est fondamentalement lié à la circulation de type estuarien, avec des eaux océaniques qui forment un "coin d'eau salée" quasi permanent, s'écoulant en profondeur, et des eaux de surface moins salées, qui circulent en sens inverse et dont le volume augmente à partir de la saison des pluies, pour culminer en saison des crues (Dufour et Slepouka, 1975; Dufour, 1984). Entre ces deux couches subsiste une halocline particulièrement accentuée en saison des crues. A Boulay, durant cette saison, au gradient de salinité s'ajoute un gradient thermique lié à la superposition d' eaux océaniques froides (upwelling) et d'eaux de crues plus chaudes. Cette stratification thermique n'est pas aussi intense dans la station située en baie de Bietri. Cela provient en grande partie de ce que la station se situe dans un petit diverticule assez profond (10 mètres), au nom évocateur "d'anse du bidet", abrité des vents et séparé de la baie par un haut fond qui freine le renouvellement des eaux profondes. Ces caractéristiques, auxquelles s'ajoutent les rejets domestiques et industriels de l'agglomération d'Abidjan, font de la station de Bietri un milieu très eutrophe, où existe de manière quasi-permanente une couche profonde anoxique riche en sulfures. La répartition verticale des composés chimiques est en fait étroitement conditionnée par la stratification physique (température-salinité), comme le montre l'étude réalisée au même endroit et à la même époque par Caumette (1985). Les résultats de cet auteur, illustrés dans la figure 1.6., montrent en effet l'existence d'une oxycline permanente dont la profondeur varie saisonnièrement. En période de stratification (méromictique), l'oxygène est détecté jusqu'à 3,5-4 mètres par les appareils de mesure. Dans l'eau de surface, il est souvent en sursaturation en raison d'une photosynthèse intense. A partir de 1 m il est en sous-saturation et au dessous de 2 m sa concentration est toujours inférieure à 2 ppm. En période de mélange (holomictique), l'oxygène est détectable jusqu'à 6 m, mais, au dessous de 2 m, les concentrations sont très faibles. En période de stratification, l'hypolimnion anoxique est toujours très riche en sulfures et il y a parfois une légère diffusion dans l'épilimnion. Au début de la période de mélange (fin janvier - février) les sulfures peuvent gagner les eaux de surface et coexister avec l'oxygène. Cette phase est assez éphémère, les sulfures étant ensuite rapidement oxydés lorsque l'oxygène diffuse dans la colonne d'eau. Comme nous le verrons par la suite, ces caractéristiques ont des conséquences sur le plan écologique. D'une part, l'oxycline constitue une barrière pour les organismes aérobies. D'autre part, il existe, à son niveau, une prolifération de bactéries photosynthétiques qui constituent un stock de nourriture important s'ajoutant au seston de surface et qu'exploite le zooplancton (chap.4).

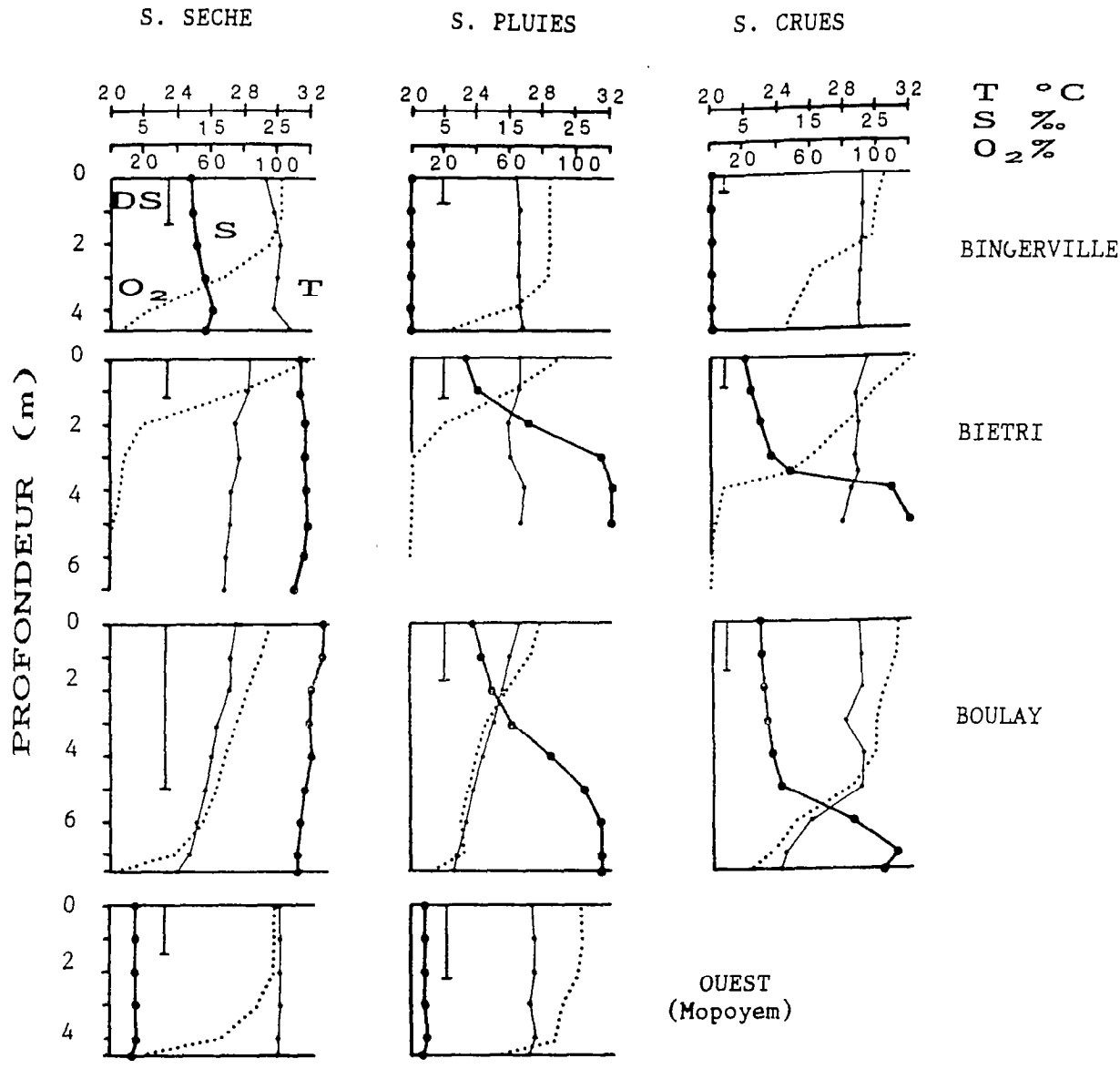


Figure 1.5. Variation verticale de la température (T), de la salinité (S) et de la concentration en oxygène dissous (O2, exprimé en % de saturation), et profondeurs moyennes de disparition du disque de Secchi (DS) en 1981-82. Valeurs moyennes journalières calculées pour les trois saisons lagunaires (voir texte).

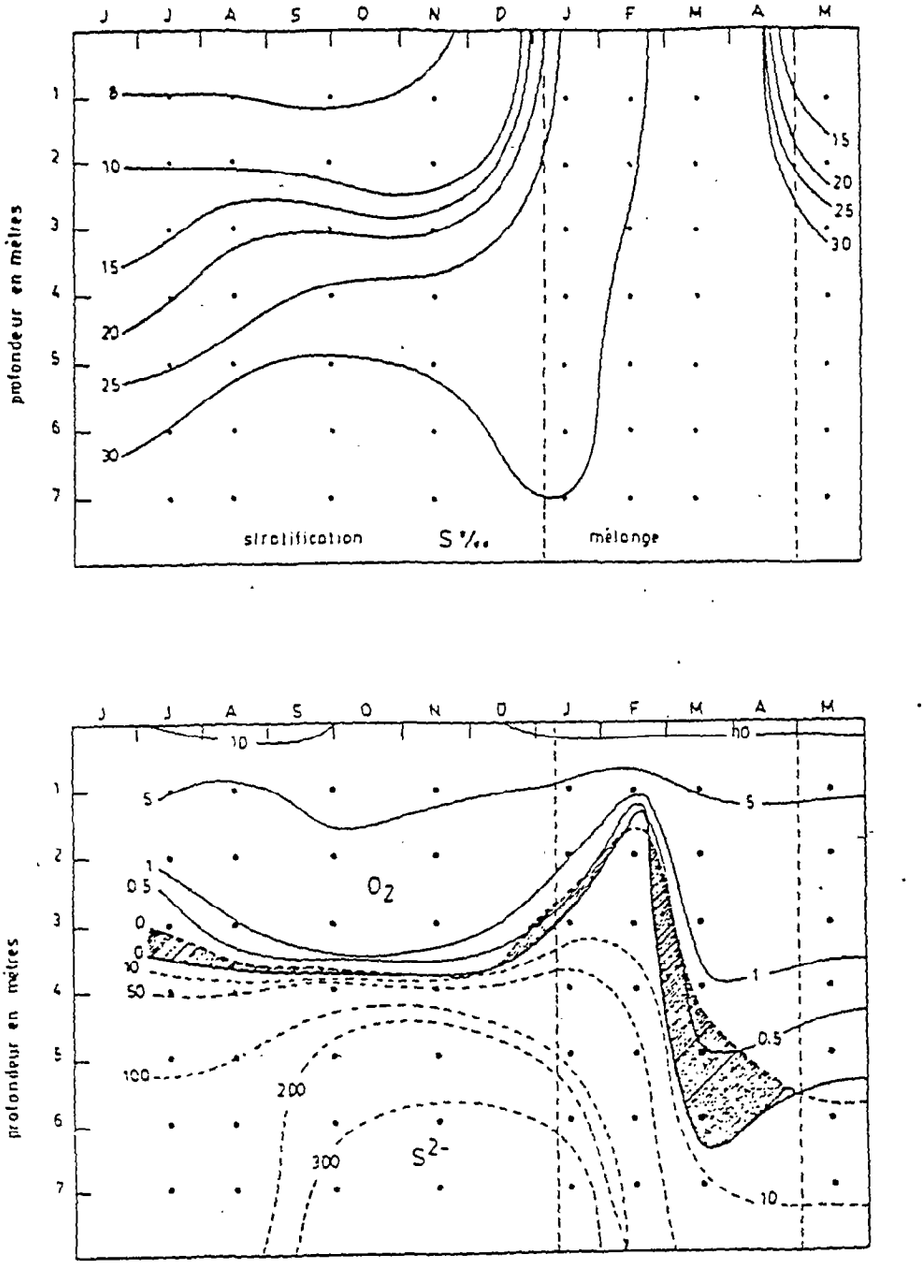


Figure 1.6. Courbes isoclines de salinité (S%.) et de concentration en oxygène dissous (O2) et en sulfure (S2-) obtenues à la station de Bietri de juin 1981 à Mai 1982 par Caumette (1985).

Turbidité

La turbidité est assez élevée, avec des profondeurs de disparition du disque de Secchi (DS) comprises entre 0,5 et 5m (fig.1.5). Le maximum est observé à Bingerville pendant la crue du Comoé (eaux très chargées en particules sédimentaires) et le minimum à Boulay en saison sèche (période de forte dominance d'eaux marines oligotrophes).

1.2. CONDITIONS TROPHIQUES (étude du seston < 60 µm)

Les conditions trophiques influent sur l'abondance et l'activité du zooplancton. Si le rôle de la matière dissoute dans l'alimentation de ces organismes est encore mal connu et l'objet de controverses (Stephen, 1980), on sait que les différentes composantes du seston, i.e., les algues, bactéries, microorganismes, détritus organiques et minéraux en suspension (Lenz 1977), sont utilisables, rendant la distinction entre herbivores, carnivores et omnivores parfois arbitraire. On sait également que la plupart des organismes zooplanctoniques sélectionnent les particules. La taille est généralement considérée comme le critère de sélection de base, mais les modalités de sélection sont en réalité très complexes, diverses, et encore l'objet de controverses, avec l'affrontement des théories "mécaniste" et "comportementaliste" (voir notamment Poulet, 1982).

De façon générale, la détermination des conditions trophiques auxquelles les organismes zooplanctoniques sont soumis dans leur environnement naturel, implique donc de connaître l'abondance du seston, sa structure dimensionnelle et sa valeur nutritive, c'est-à-dire, en première approximation, sa composition biologique (proportion d'organismes vivants -algues, bactéries et autres micro-organismes- par rapport aux détritus), et sa constitution biochimique ou élémentaire.

L'étude de la composition biologique du seston est longue et difficile, impliquant des examens directs au microscope, voire des techniques plus sophistiquées (microscopie en épifluorescence). Les techniques biochimiques qui permettraient une analyse plus précise de sa valeur nutritive sont aussi relativement sophistiquées. On se contente donc le plus souvent, surtout s'il s'agit d'études préliminaires, d'estimations plus globales telles que la biomasse, la composition élémentaire et la structure dimensionnelle.

C'est ce qui a été fait dans le présent travail, dont les principaux objectifs sont de définir l'environnement trophique du zooplancton, ses variations saisonnières, régionales ou interannuelles. Les paramètres d'abondance et de constitution utilisés sont la chlorophylle, le carbone, l'azote, le phosphore ou le poids organique. La structure

dimensionnelle a été estimée par tamisage différentiel et analyse au compteur de particules.

1.2.1. Matériel et méthodes

Prélèvement et conservation des échantillons.

Les prélèvements sont effectués à l'aide d'un tube en PVC de 4 m de longueur et de 4 cm de diamètre, selon le procédé précédemment décrit. En chaque point deux ou trois tubes sont ainsi prélevés et mélangés dans un seau. L'eau est alors tamisée sur tissu filtrant de 64 µm, et des échantillons de volume variable suivant les dosages ou la densité des particules sont prélevés puis passés sur filtre Gelman type AE ou Wathman GFC (0,3 ou 0,8 µm de porosité). Les filtres sont desséchés à l'étuve (60°C) puis conservés au congélateur pour les évaluations de poids organique (PO), carbone (C ou Cp), azote (N ou Np) et phosphore (P ou Pp), ou placés dans un dessicateur et conservés au réfrigérateur pour le dosage des pigments chlorophylliens.

Les échantillons pour analyse au compteur de particules sont formolés à 5% (formol tamponné et filtré à 0,45 µm) puis conservés à l'obscurité.

Deux échantillonnages quotidiens sont effectués l'un avant le lever du jour (5-6h) et le second à la mi-journée (12-16h). Les évaluations de PO ont été effectuées seulement en 1981-82 sur des prélèvement à la tombée du jour.

Techniques d'analyses.

Les concentrations en Chlorophylle a (Chla) et en phaeopigments (Phae) ont été déterminées par fluorimetrie en 1981-82 (méthode de Holm-Hansen *et al.*, 1965) et par spectrophotométrie en 1984 (méthode de Lorenzen, 1967). Le carbone et l'azote particulaire ont été dosés à l'autoanalyseur CHN Hewlett Packard modèle 180B en 1981-82 et Perkin Elmer modèle 240 en 1984-85, et le phosphore selon la méthode de Menzel et Corwin (1965). En 1981-82 nous avons également estimé le poids de matière organique (poids sec sans cendres) selon un protocole détaillé notamment par Lemasson *et al* (1981).

La structure en taille a été estimée en 1984-85 sur les prélèvements du matin, à la fois par dosage de la Chla, du C, de l'N et du P après filtration différentielle sur tissus filtrants de 64, 26 et 10 µm de vide de maille, et par mesure au Coulter Counter (modèle TA II). Avec cet appareil les comptages ont été effectués sur deux sondes (70 et

280 µm). Treize classes de tailles exprimées en µm d'ESD (=equivalent spherical diameter, diamètre d'une sphère de volume équivalent à celui d'une particule) ont été retenues :

1,41 - 1,78 - 2,24 - 2,84 - 3,35 - 4,5 µm (correspondant aux canaux 3 à 7 de la sonde de 70 µm) et 5,7 - 7,1 - 9,0 - 11,3 - 14,3 - 18,0 - 22,6 - 28,5 - (canaux 3 à 10 de la sonde 280 µm).

1.2.2. Variations journalières

Les différences de concentration observées entre le matin et la mi-journée ont été testées à l'aide de test t sur des valeurs appariées (méthode des couples) (tabl.1.III). Le test montre que les valeurs de la mi-journée sont significativement supérieures pour la chlorophylle, le carbone et le poids organique. L'azote varie peu, bien que la différence soit significative en 1984-85. Le phosphore ne varie de façon significative dans aucun des deux cycles. Il y a donc augmentation de la biomasse du seston et probablement du phytoplancton, doublée d'un changement de la composition élémentaire : augmentation significative du rapport C/N à la mi-journée.

Des changements journaliers de la biomasse phytoplanctonique sont couramment observés notamment en milieu marin (Platt et Conover 1971, Sournia 1974, Le Bouteiller et Herbland 1982 etc...). D'après ces auteurs, ils résulteraient des variations circadiennes de la production primaire et de la pression de prédation exercée par les organismes zooplanctoniques. En lagune Ebrié, il s'y ajoute probablement une remise en suspension des particules sous l'influence de la marée (zone estuarienne principalement) et des turbulences engendrées par les vents (zones ouvertes dans l'ensemble du milieu). Demers *et al.* (1987) ont en effet démontré l'importance que peut prendre ce phénomène dans les eaux plates, et les vents présentent, en lagune Ebrié, une périodicité très nette, naissant entre 8-10 heures, s'amplifiant jusque vers 16 h., pour décliner et cesser presque complètement la nuit.

Peu d'études traitent des variations journalières *in situ* de la composition biochimique du seston. On peut citer celle de Mayzaud *et al* (1984), qui met en évidence une augmentation, pendant la journée du rapport hydrates de carbone/protéines (et probablement du rapport C/N) dans le matériel particulaire de la baie de Villefranche-Sur-Mer. Un tel phénomène pourrait intervenir en lagune Ebrié, mais on ne peut exclure que le changement du rapport C/N soit aussi lié à la remontée en pleine eau de particules sédimentaires, à condition que ces particules aient une composition élémentaire sensiblement différente de celle du seston résident.

Tableau 1.III. Différences entre les mesures de biomasse du matin (Ma) et de la mi-journée (12-16h) en 1981/82 (chiffres du haut) et 1984-85 (chiffres du bas). Différences significatives à P<0,05 (*), P<0,01(**) et p<0,001(***). CV = coefficient de variation.

		n	Matin moy	(CV%)	Midi		Ma/Mi	Ma-Mi
Chla	1981-82	37	9.3	(111)	11.3	(114)	0.83 (32)	-2,62*
	1984-85	43	21.8	(70)	22.9	(66)	0.95 (35)	-2,02*
%Chla		37	63.4	(18)	65.3	(15)	0.97 (17)	-1,45ns
		43	67.2	(21)	68.6	(18)	0.99 (18)	-0,85ns
C		35	1887.0	(62)	2299.0	(59)	0.86 (25)	-4,60***
		41	1921.0	(57)	2285.0	(53)	0.84 (19)	-6,93***
N		34	341.0	(93)	360.0	(70)	0.93 (33)	-0,42ns
		41	316.0	(59)	335.0	(54)	0.93 (19)	-2,39*
P		38	25.9	(104)	26.7	(96)	1.04 (55)	0,00ns
		41	27.3	(50)	27.9	(49)	1 (24)	-0,79ns
C/N		33	7.4	(31)	7.9	(34)	0.96 (25)	-2,84*
		41	7.3	(21)	8.0	(16)	0.91 (12)	-5,66**
N/P		34	42.8	(93)	44.9	(122)	1.03 (34)	-0,54ns
		41	26.7	(46)	27.8	(44)	0.96 (22)	-1,82ns
PO		36	3572.0	(56)	4253.0	(52)	0.93 (45)	-3,19**
			ND		ND		ND	ND

Quoi qu'il en soit, l'existence et parfois l'importance des variations en cours de journée de l'abondance et de la composition du seston que nos résultats confirment, montrent que les variations nycthémérales sont à prendre en considération sur le plan de l'échantillonnage.

1.2.3.Variations spatio-temporelles d'abondance

Aucun schéma de variation saisonnière bien marqué ne se dégage, excepté à Bingerville et dans une moindre mesure à Boulay (fig.1.7). A Bingerville des concentrations beaucoup plus faibles sont notées en période de crue, celle-ci ayant été plus tardive et moins importante en 1981 (novembre) qu'en 1985 (juillet à octobre avec une influence maximale en septembre) (fig.1.3 et tabl.1.IV). La chute de la biomasse algale à cette période s'expliquerait par la forte turbidité des eaux de crue et leur pauvreté en phytoplancton (0,2 m de profondeur au disque de Secchi dans la baie de Bingerville en 1981- 82). A Boulay, il semblerait que les valeurs les plus élevées s'observent en début de saison des pluies (mai-juin) ou au cours de la saison des crues, et les valeurs minimales au milieu de la saison sèche (prédominance d'eaux marines). Dans l'ensemble, les résultats de ces deux stations recoupent les observations antérieures (Dufour, 1984), mais nos résultats se différencient de ces observations par l'absence d'un schéma général d'évolution. Il est toutefois possible qu'un tel schéma existe mais n'apparaisse pas du fait d'une fréquence de prélèvement insuffisante. Les variations sont peu importantes dans l'Ouest à l'exception d'une chute importante observée à Tiegba en septembre et octobre 1985. On notera que le même phénomène a été signalé en 1977 par Iltis (1984) pour l'extrémité occidentale de la lagune englobant notre station de Tiegba.

Les variations entre stations, dites régionales, semblent plus nettes. La station de Bietri est la plus riche (15 à 127 mg/m^3 de pigments sur les deux cycles) et les stations de Boulay et de Bingerville les plus pauvres, avec respectivement 1 à 17 et 3 à 20 mg/m^3. Les deux stations de l'Ouest ont des concentrations intermédiaires (6 à 20 mg en 1981-82 et 10 à 46 mg en 1984-85). Des différences chenal-baie semblent également exister. C'est le cas à Mopoyem, où la différence chenal-baie s'accroît à partir de juin 1985 (début de la saison des pluies), et le cas à Bingerville, où l'on observe une évolution saisonnière comparable dans le chenal et dans la baie, mais avec une chute beaucoup plus importante dans le chenal au moment de la crue. Dans l'Est des différences ont été également constatées par, Iltis (1984) avec des biomasses

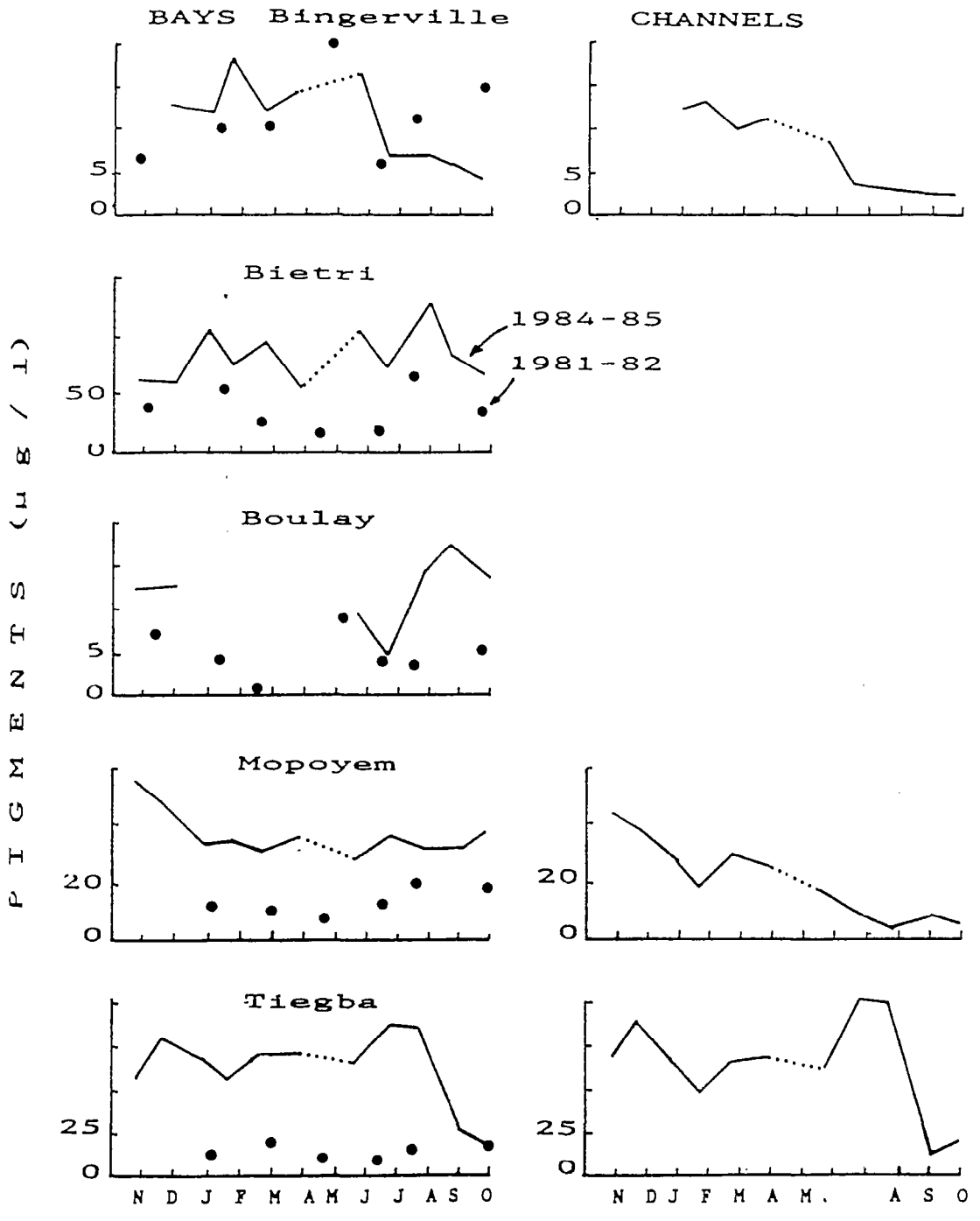


Figure 1.7. Variation de la concentration en chlorophylle a (Chla) dans les 5 stations en 1981-82 et en 1984-85 (baies et chenaux).

faibles et voisines de celles de notre étude (1 à 2 mg Chla/m^3) dans le chenal, et des biomasses plus élevées (5 à 7 mg/m^3) dans les eaux latérales (Bingerville, Abou-Abou, Koumassi).

En ce qui concerne les variations entre les deux cycles d'étude dites inter-annuelles, on constate que les concentrations sont en moyenne beaucoup plus élevées en 1984-85 qu'en 1981-82. Cela est vrai dans toutes les stations, mais la différence est moins prononcée à Bingerville (fig 1.7; tabl.1.IV et 1.V). L'augmentation des concentrations en 1984-85 est difficile à interpréter en l'absence de données sur les facteurs nutritifs susceptibles d'influer sur le développement du phytoplancton. On notera qu'à Bietri elle est associée à un accroissement de la charge polluante due à la mise en service, en 1983, d'un nouveau collecteur d'eaux usées. Dans l'Ouest, elle pourrait être en relation avec l'abondance d'une cyanophycée coloniale, *Microcystis aeruginosa*. Cette cyanophycée était particulièrement abondante en 1981-82, formant souvent des fleurs d'eau, ou tout au moins des agrégats retenus lors du tamisage de l'eau sur soie de 64 µm. La biomasse du phytoplancton est donc sous-estimée au cours de ce cycle. Par ailleurs, l'existence de fleurs d'eau aurait pu freiner le développement des algues de plus petite taille en atténuant la pénétration lumineuse ou en épuisant les ressources nutritives non azotées. En 1977, Iltis (1984) ne signale aucune fleur d'eau à *Microcystis* dans la région, cette algue ne représentant qu'un très faible pourcentage (1,2% en mars et 5,2% en septembre) du peuplement algal, dominé par des cyanophycées plus petites : *Raphidiopsis sp* en saison humide (92% en juillet et 81% en septembre) et *Lyngbya Limnetica* (38,7%) en saison sèche (mars). On notera que les salinités mentionnées par cet auteur étant de l'ordre de 4 à 5., proches de celles de 1984-85, il est possible que les faibles salinités notées en 1981-82 aient entraîné le développement de *M. aeruginosa*.

La plupart des conclusions précédentes basées sur les concentrations en pigments chlorophylliens, se retrouvent avec les autres estimateurs d'abondance, C, N, P, ou PO (tabl. 1.IV et 1.V), et notamment:

a) la plus grande richesse de Bietri au cours des 2 cycles d'étude;

b) la relative pauvreté de la zone estuarienne dite rurale (Boulay) et de la zone est;

c) l'augmentation des biomasses entre 1981-82 et 1984-85.

Tableau 1.IVa. Moyennes journalières des estimateurs de biomasse du seston et rapports de constitution observés en 1981-82 dans les baies.

Station	Date	Concentration (mg/m3) CHLA	PIG	%CHLA	PO	Pourcentages de PO C	N	P	Rapports atomiques C/N	N/P	C/P
Bietri	01/81	57.05	65.66	86.68	6135	4996	768	125	81.4	12.5	2.0	7.8	13.7	108.2
	03	17.13	23.89	71.82	3316	4880	1178	60	ND	ND	ND	5.7	42.8	211.2
	06	9.89	15.74	58.18	4449	2484	323	44	55.8	7.3	1.0	9.3	15.9	146.8
	07	39.91	61.74	64.64	6353	3438	638	81	54.1	10.0	1.3	6.3	18.2	118.3
	10	23.35	32.35	71.23	6631	2532	494	74	38.2	7.5	1.1	6.0	14.9	89.8
	11	24.71	34.91	70.75	4837	2748	487	49	56.8	10.1	1.0	6.6	22.5	150.6
	01/82	37.83	52.51	71.96	9133	6582	900	51	72.1	9.8	0.6	8.6	40.0	346.3
	03	17.06	23.18	72.27	5973	2868	661	24	48.0	11.1	0.4	5.0	65.4	323.0
	05	7.16	14.72	48.77	2397	1884	337	33	78.6	14.1	1.4	6.5	24.8	161.9
Binger-ville	03/81	5.60	7.94	70.46	4074	1986	287	18	48.7	7.0	0.4	8.4	34.9	283.9
	06	3.28	5.53	59.25	2250	1073	123	19	47.7	5.5	0.8	10.2	14.7	149.0
	07	6.00	10.59	56.61	1654	645	126	14	39.0	7.6	0.9	6.0	19.8	118.4
	10	8.20	14.19	58.07	2625	986	178	21	37.6	6.8	0.8	6.5	18.8	121.6
	11	2.53	5.93	42.71	2128	766	116	11	36.0	5.5	0.5	7.7	23.3	180.1
	01/82	6.58	9.57	69.06	4001	2316	228	20	57.9	5.7	0.5	11.0	25.8	253.9
	03	7.27	9.79	74.06	7584	2934	428	25	38.7	5.6	0.3	8.0	26.2	364.3
	05	12.30	19.61	62.75	3637	1962	272	29	54.0	7.5	0.8	8.4	21.4	180.3
Boulay	01/81	0.76	1.29	57.44	3782	1300	122	20	34.4	3.2	0.5	11.3	14.8	161.2
	03	1.17	2.40	48.54	ND	1135	295	5	ND	ND	ND	4.7	106.3	613.1
	05	8.09	11.78	68.52	2582	1465	400	22	56.7	15.5	0.9	4.2	39.7	169.6
	06	2.22	3.93	57.14	891	840	110	11	94.3	12.3	1.2	10.3	22.5	233.3
	07	1.75	3.59	48.84	2409	694	302	6	28.8	12.6	0.2	2.7	114.9	304.4
	10	3.32	5.25	62.61	1639	929	148	15	56.7	9.0	0.9	7.3	21.9	160.5
	11	4.38	7.01	62.85	3114	1698	228	15	54.5	7.3	0.5	8.7	35.5	308.7
	01/82	2.85	4.15	68.50	2105	1758	221	6	83.5	10.5	0.3	9.5	84.2	767.1
	03	0.54	0.75	72.00	2964	1746	795	7	58.9	26.8	0.2	2.8	256.6	673.1
	05	3.01	5.94	50.84	4040	1572	192	10	38.9	4.7	0.2	9.7	43.5	420.3
Mopoyem	06/81	10.09	12.75	79.17	3477	1992	221	14	57.3	6.4	0.4	10.5	41.6	436.8
	07	13.87	19.72	70.35	4213	1758	298	16	41.7	7.1	0.4	6.9	40.5	279.2
	10	11.51	17.79	64.67	4731	1770	237	16	37.4	5.0	0.3	8.7	33.0	288.3
	01/82	8.35	12.50	66.81	4717	2406	237	14	51.0	5.0	0.3	9.9	41.2	437.9
	03	7.92	10.83	73.17	4829	2286	291	5	47.3	6.0	0.1	9.3	125.6	1140.9
	05	5.12	7.98	64.50	3537	2094	221	11	59.2	6.2	0.3	11.1	44.5	490.8
Tiegba	03/81	4.08	5.83	69.23	4577	1676	231	23	36.6	5.0	0.5	8.4	23.6	198.2
	06	5.55	7.38	75.14	2282	1686	212	16	73.9	9.3	0.7	9.3	30.2	278.9
	07	6.78	12.63	54.33	2511	1125	235	13	44.8	9.4	0.5	5.5	40.0	216.7
	10	8.67	14.07	61.80	3621	1419	214	21	39.2	5.9	0.6	7.7	22.4	171.0
	01/82	6.00	10.10	59.50	2473	1602	197	14	64.8	8.0	0.6	9.5	30.4	286.9
	03	10.72	15.88	67.93	8644	3570	424	27	41.3	4.9	0.3	9.8	52.8	529.7
	05	5.44	8.54	64.75	2899	1746	274	14	60.2	9.4	0.5	7.4	45.5	333.2

Tableau 1.IVb. Moyennes journalières des estimateurs de biomasse de seston observées dans les baies en 1984-85. Le poids humide est déduit du volume particulaire mesuré au compteur de particules en supposant la densité égale à 1, et sur la base des conversions: 1 ppm = 1000000 µm3/ml = 1µg PH/ml.

Station	Date	Concentration (mg/m3)						Rapports atomiques			Poids humide
		CHLA	PIG	%CHLA	C	N	P	C/N	N/P	C/P	mg/l (ppm)
Bietri	11/84	37.73	61.77	61.1	2399	471	71	5.9	14.6	86.9	ND
	12	28.61	57.69	49.6	2733	604	83	5.3	16.2	85.1	ND
	01/85	82.56	103.24	80.0	5138	1132	95	5.3	26.5	140.2	13.1
	02	56.96	77.19	73.8	3427	805	124	5.0	14.3	71.2	9.2
	03	63.38	94.71	66.9	4792	1127	116	5.0	21.5	106.7	11.5
	04	40.60	55.78	72.8	2971	659	76	5.4	19.0	100.9	ND
	06	73.43	105.40	69.7	4001	785	93	6.0	18.8	112.5	9.8
	07	41.44	71.01	58.4	2358	479	42	5.7	25.4	145.9	9.5
	08	83.90	127.42	65.8	3442	716	69	5.6	24.3	137.7	9.6
	09	57.51	82.45	69.7	2995	641	59	5.4	24.2	132.1	9.4
	10	46.27	67.36	68.7	3111	651	44	5.6	33.3	185.7	10.2
Binger-	12/84	9.65	12.57	76.8	1006	156	21	7.5	16.8	125.9	5.7
ville	01/85	10.35	11.92	86.9	1124	176	20	7.4	19.6	145.9	7.5
	02	14.02	18.17	77.1	1798	256	29	8.2	19.7	161.4	5.7
	03	8.38	11.60	72.2	3379	287	41	13.7	15.4	211.5	11.3
	04	9.24	13.97	66.2	1979	263	23	8.7	25.8	225.0	4.4
	06	5.85	15.82	37.0	835	134	23	7.2	13.1	94.8	4.7
	07	2.66	7.14	37.2	698	99	17	8.3	13.8	112.7	8.5
	08	4.03	7.55	53.3	972	109	27	10.4	10.3	104.8	8.7
	09	2.72	5.90	46.0	1196	136	33	10.2	8.9	91.5	15.2
	10	2.57	3.81	67.5	870	140	22	7.4	14.1	101.8	6.5
Boulay	11/84	9.15	12.53	73.0	804	136	24	6.9	12.6	87.3	ND
	12	8.05	12.59	64.0	1112	201	20	6.5	21.8	140.3	2.9
	06/85	5.13	9.39	54.6	662	98	14	7.8	15.7	124.7	3.8
	07	2.08	4.87	42.6	452	78	9	6.8	20.2	137.1	3.7
	08	7.75	14.68	52.7	587	105	12.	6.5	20.1	131.5	4.1
	09	12.46	17.18	72.5	779	154	17	5.9	19.9	118.2	4.1
	10	9.58	13.64	70.2	1037	153	13	7.7	25.2	197.2	6.4
Mopoyem	11/85	46.02	55.76	82.5	2567	324	31	9.3	23.4	216.1	ND
	12	36.56	47.59	76.8	3133	448	24	8.1	41.4	336.0	12.2
	01/85	28.57	33.74	84.7	2306	354	23	7.6	33.5	254.3	5.1
	02	27.10	34.88	77.7	2553	362	23	8.2	34.9	286.8	7.8
	03	22.43	30.74	73.0	2630	391	27	7.8	31.7	248.7	6.7
	04	25.14	35.66	70.5	3139	417	29	8.8	31.7	278.4	9.4
	06	17.52	28.68	61.1	1780	279	19	7.5	31.9	237.2	8.3
	07	23.52	36.34	64.7	1924	285	12	7.9	54.4	427.5	8.3
	08	20.91	32.34	64.7	1663	278	16	7.0	39.2	273.6	5.3
	09	25.09	31.91	78.6	2269	354	17	7.5	47.0	349.9	6.8
	10	29.31	38.02	77.1	2774	432	14	7.5	67.8	508.3	8.0
Tiegba	11/85	31.32	46.32	67.6	2813	445	43	7.4	23.0	169.1	ND
	12	47.01	65.22	72.1	3558	600	54	7.0	24.5	170.0	ND
	01/85	39.84	55.03	72.4	3944	624	56	7.4	24.8	183.8	10.2
	02	33.33	45.00	74.1	4352	585	49	8.7	26.7	231.6	12.3
	03	39.75	56.53	70.3	3759	689	48	6.5	31.9	202.6	12.5
	04	39.95	56.41	70.8	4544	657	54	8.1	27.0	217.4	11.4
	06	36.64	52.80	69.4	3148	560	38	6.5	32.2	211.5	9.3
	07	48.37	70.15	68.9	2736	508	28	6.3	40.9	258.2	9.3
	08	42.77	68.34	62.6	3529	565	42	7.3	29.5	214.7	9.7
	09	14.02	21.28	65.9	1065	176	13	7.0	29.0	204.6	3.8
	10	10.61	15.31	69.3	1315	206	10	7.4	46.7	348.5	5.6

Tableau 1.IVc. Moyennes journalières des estimateurs de biomasse de seston observées en 1984-85 dans les chenaux

Station	Date	Concentration (mg/m3)						Rapports atomiques		
		CHLA	PIG	%CHLA	C	N	P	C/N	N/P	C/P
Binger-	01/85	7.18	12.29	58.43	1040	156	17	7.8	20.3	157.6
ville	02	9.98	13.57	73.50	1119	189	21	6.9	20.2	139.1
	03	8.11	10.90	74.37	1279	160	23	9.3	15.3	142.1
	04	7.62	12.45	61.19	919	174	19	6.2	20.7	127.6
	06	9.08	11.71	77.52	604	90	5	7.8	37.9	296.0
	07	2.25	4.46	50.36	771	111	24	8.1	10.3	83.4
	08	0.63	3.42	18.28	1245	110	27	13.2	9.1	120.7
	09	1.13	1.82	62.04	870	93	28	10.9	7.5	81.5
	10	0.86	3.31	25.83	891	106	19	9.8	12.7	123.8
Mopoyem	11/85	39.61	42.59	92.99	1962	339	27	6.8	28.2	186.8
	12	23.16	37.78	61.29	1694	312	24	6.3	28.7	181.4
	01/85	21.68	28.26	76.69	1972	569	20	4.0	61.6	249.0
	02	13.61	19.93	68.28	1125	210	15	6.3	31.2	195.4
	03	15.04	26.20	57.40	1515	307	24	5.8	28.1	161.8
	04	16.89	25.27	66.81	1489	276	20	6.3	29.8	188.0
	06	11.87	19.03	62.39	778	143	12	6.3	26.2	166.3
	07	8.76	14.35	61.00	541	83	3	7.6	53.6	409.6
	08	1.75	4.06	42.98	348	41	3	10.0	32.3	322.1
	09	11.49	14.68	78.24	662	111	13	7.0	18.4	128.3
	10	2.90	6.15	47.15	429	69	3	7.3	44.5	325.3
Tiegba	11/85	37.70	53.96	69.86	2630	470	47	6.5	22.3	145.2
	12	50.58	71.28	70.96	3365	651	53	6.0	27.2	163.7
	01/85	40.07	53.27	75.21	3563	638	53	6.5	26.5	172.6
	02	30.55	43.62	70.04	3398	585	49	6.8	26.6	180.4
	03	34.84	51.31	67.90	3114	579	47	6.3	27.2	170.7
	04	41.82	54.11	77.28	3907	610	49	7.5	27.8	207.4
	06	39.26	53.54	73.31	2014	378	35	6.2	24.1	149.9
	07	63.05	83.02	75.95	2975	575	33	6.0	39.1	236.1
	08	45.86	77.57	59.11	3350	557	38	7.0	32.4	227.0
	09	8.24	18.22	45.20	512	89	7	6.7	26.4	177.6
	10	10.39	15.39	67.47	969	161	8	7.0	44.1	310.6

Tableau 1.V. Moyennes annuelles des différents estimateurs de la biomasse du seston dans les cinq stations, et valeurs observées antérieurement (1975-79) (in Dufour, 1984). Mêmes symboles que dans tableaux 1.III et 1.IV.

Station		Biomasses (mg/m3)							PH	% de PO			Rapports atomiques		
		Chla	Pig	%Chla	PO	C	N	P	(mg/l)	C	N	P	C/N	N/P	C/P
1981-82 (1) et 1984-85 (2):															
Bietri	baie (1)	26.01	36.08	68.48	5738	3442	643	60.0	-	60.6	10.3	1.1	6.9	28.7	184.0
	baie (2)	55.67	82.24	66.95	-	3397	734	79.1	10.3	-	-	-	5.5	21.7	118.6
Binger-	baie	6.47	10.39	61.62	3494	1583	220	19.7	-	44.9	6.4	0.6	8.3	23.1	206.4
ville	baie	9.26	14.58	62.01	-	1386	176	25.5	7.8	-	-	-	8.9	15.7	137.5
	chenal	5.20	8.21	55.72	-	971	132	20.2	-	-	-	-	8.9	17.1	141.3
Boulay	baie	2.81	4.61	59.73	2614	1314	281	11.6	-	56.3	11.3	0.6	7.1	74.0	381.1
	baie	7.74	12.07	61.38	-	776	132	15.7	4.2	-	-	-	6.9	19.4	133.8
Mopoyem	baie	9.48	13.59	69.78	4251	2051	250	12.7	-	49.0	5.9	0.3	9.4	54.4	512.3
	baie	27.47	36.86	73.76	-	2431	357	21.4	7.8	-	-	-	7.9	39.7	310.6
	chenal	15.16	21.51	65.02	-	1138	223	15.1	-	-	-	-	6.7	34.8	228.5
Tiegba	baie	6.75	10.63	64.67	3858	1832	255	18.4	-	51.5	7.4	0.5	8.2	35.0	287.8
	baie	34.87	50.26	69.40	-	3160	510	39.6	9.3	-	-	-	7.2	30.6	219.3
	chenal	36.58	52.32	68.39	-	2709	481	38.0	-	-	-	-	6.6	29.4	194.7
1975-79:															
Estuaire	urbain	20.1		79		996	164	27.0					7.1	13.0	94.0
Estuaire	rural	7.3		72		764	99	13.0					9.0	17.0	152.0
Est	Sect. II	6.2		65		1536	255	24.0					7.0	23.0	164.0
Ouest	Sect.V	15.8		79		5896	721	51.0					9.5	31.0	298.0

1.2.4.Influence des facteurs physico-chimiques sur l'abondance

L'étude ne concerne pas les aspects qualitatifs, les algues, bactéries et détritus n'ayant pas été identifiés dans les échantillons. Sur ce plan, on notera seulement deux faits : le développement apparemment lié à une baisse de la salinité de *M. aeruginosa* dans l'Ouest en 1981-82; la dominance de grandes diatomées dans l'Est et dans l'estuaire (Iltis, 1984).

Une analyse des corrélations entre les différents descripteurs d'abondance du seston ou du phytoplancton et les facteurs température (T), et salinité (S) a été effectuée (tabl.1.VI). Elle n'est guère probante. Globalement, la température semble avoir un effet positif, mais les corrélations positives obtenues en 1984-85 avec ce facteur ne se retrouvent pas en 1981-82, sauf pour le carbone et le poids organique. La corrélation positive entre la salinité et la biomasse (avec C et N en 1981-82 et avec N et P en 1984-85) est également discutable. Elle pourrait davantage résulter d'un "effet Bietri" (station eutrophe), que d'une influence directe de ce facteur, car la station de Boulay, dont la salinité est comparable, se caractérise par des biomasses beaucoup plus faibles (fig 1.7).

Il est intéressant de remarquer que la corrélation de la biomasse de seston avec l'azote dissous (Nd) est moins nette qu'avec le phosphore dissous (Pd). Par ailleurs le Pd est assez bien corrélé avec le phytoplancton (Chla et Pig) et avec le phosphore particulaire, cet élément pouvant ainsi être un facteur (ou un indice) déterminant de la production organique. Ce résultat rejoint les analyses de Dufour *et al* (1981 a et b), selon lesquelles la biomasse du seston est principalement limitée par l'N et le P, mais que la limitation par l'N, qui prédomine en zone estuarienne, est masquée par d'autres facteurs, alors que la limitation par le P, qui intervient principalement dans les régions dites continentales, est effective "*in situ*". Il est possible que ces phénomènes soient en partie liés à la composition du peuplement phytoplanctonique : dominance de cyanophycées, dont une partie fixerait l'N moléculaire, dans l'Ouest, et faible abondance de ces formes dans l'estuaire. Iltis (1984).

1.2.5. Composition élémentaire et état de dégradation de la chlorophylle

Composition élémentaire.

La composition en C, N, et P exprimée en pourcentage du poids organique est dans l'ensemble assez variable (tabl.1.IV). En moyenne annuelle le carbone

Tableau 1.VI. Coefficient de corrélation partielles après transformation logarithmique entre les estimateurs d'abondance du seston et la la température (T), la salinité (S), l'azote et le phosphore dissous (Nd et Pd). Rang 2 pour T et S (T ou S fixés) et rang 3 pour Nd et Pd (T et S fixés). Autres symboles dans le texte et les tableaux antérieurs.

		n	T	S	Nd	Pd
Chla	1981-82	40	0.155	-0.060	0.318	0.392 *
	1984-85	81	0.270 *	0.264 *	ND	ND
Pig		40	0.148	-0.094	0.353 *	0.432 **
		81	0.252 *	0.209	ND	ND
C		40	0.369 *	0.440 **	0.210	0.236
		81	0.383 ***	0.053	ND	ND
N		40	0.176	0.542 **	0.176	0.331 *
		81	0.330 **	0.174	ND	ND
P		40	0.130	0.116	0.412 *	0.594 ***
		81	0.282 *	0.071	ND	ND
PO	1981-82	39	0.358 *	0.224	0.046	0.153

Tableau 1.VII. Coefficients de corrélation de rang de Spearman entre les estimateurs de la biomasse du seston. n = nombre de mesures. Autres symboles, voir texte.

		n	Chla	Pig	C	N	P	PO	PH
Chla			1						
Pig	1981-82	85	0.978	1					
	1984-85	134	0.978						
C		80	0.701	0.660	1				
		133	0.844	0.832					
N		80	0.678	0.652	0.779	1			
		133	0.918	0.914	0.944				
P		83	0.672	0.684	0.595	0.520	1		
		133	0.741	0.749	0.816	0.823			
PO	1981-82	80	0.594	0.555	0.822	0.592	0.484	1	
PH	1984-85	43	0.538	0.522	0.734	0.637	0.556	ND	1

représente 45 à 61% du PO, l'azote 6 à 11% et le phosphore 0,3 à 1,1%. (tabl.1.V). Les différents estimateurs de biomasse sont dans l'ensemble bien corrélés entre eux (tabl.1.VII).

Quelques différences saisonnières, régionales ou interannuelles parfois importantes au niveau des rapports de constitution méritent d'être signalées.

C'est ainsi que des **rapports C/N** plus faibles semblent caractériser la zone estuarienne, avec quelques valeurs de l'ordre de 3, qui, selon Omori et Ikeda (1984) correspondent à la constitution des protéines du zooplancton. A Mopoyem, les rapports dans le chenal semblent être inférieurs à ceux de la baie. Enfin, à Bingerville les fluctuations saisonnières en 1984-85 sont assez nettes (tabl 1.IV) avec des valeurs plus faibles de décembre à juillet (7,2 à 8,3), si l'on excepte le mois de mars 1985 dans la baie (13,0) qui correspond, comme nous le verrons plus loin, à un bloom algal. Au début et au maximun de crue (août, septembre) le rapport augmente (>10) pour diminuer à nouveau en octobre dans la baie.

Les rapports C/N moyens du présent travail sont comparables aux rapports médians mentionnées pour la période 1975-79 par Lemasson *et al.* (1981), qui relèvent par ailleurs des rapports plus élevés dans les parties est et ouest, et une décroissance vers la zone estuarienne avec des minima dans la baie de Bietri. Ces auteurs observent également une augmentation du rapport en période de crue à Bingerville, qu'ils attribuent aux apports par le fleuve de détritus d'origine végétale à C/N élevés (>20).

La variabilité des **rapports N/P et C/P** est importante et principalement imputable au phosphore, dont la reminéralisation serait rapide, et les teneurs dans les détritus faibles (Lemasson *et al* 1981). On obtient en effet des corrélations significatives P-N/P et P- C/P, avec des coefficients de -0,316 et -0,425 en 1981-82 (n=81) et de -0,267 et -0,389 en 1984-85 (n= 133), et pas de corrélations N- N/P et C-C/P. Aucune différence régionale ou saisonnière bien nette n'apparaît, peut-être en raison de cette forte variabilité. Il semble cependant que les rapports soient plus faibles et moins variables à Bietri, Bingerville (deux cycles annuels) et Boulay (1984-85), que dans l'Ouest (deux cycles) et à Boulay (1981-82), station et cycle où l'on trouve des valeurs extrêmement fortes (tabl. 1.IV). Dans une certaine mesure ces constatations concordent avec les données antérieures (Dufour *et al*, 1981b; Lemasson *et al*, 1981). Ces données montrent en effet qu'il y a augmentation des rapports C/P et N/P à mesure que l'on s'éloigne de la zone estuarienne proche du canal de Vridi. Selon Dufour *et al* (*ibid.*) cette évolution proviendrait des limitations en éléments nutritifs précédemment évoquées (p.). Seul le cas de Boulay en 1981-82 ne s'inscrit pas dans cette évolution, avec des rapports N/P et C/P très élevés, qui résultent sans doute de pourcentages de détritus particulièrement forts (voir plus loin). Sur l'ensemble des données et pour chacune des stations, il apparaît que les rapports moyens sont plus élevés en 1981-82 qu'en 1984-85, les valeurs

de la dernière période étant les plus comparables aux données recueillies antérieurement par les auteurs précités (tabl.1.V).

Etat de dégradation de la chlorophylle.

On peut estimer que le pourcentage de Chla (dite active) par rapport à l'ensemble chlorophylle+phaeopigments est un indice de la vitalité des cellules phytoplanctoniques. Ce pourcentage est dans l'ensemble assez peu variable, avec des moyennes annuelles comprises entre 56 et 74% (tabl.1.IV et 1.V), mais les fluctuations sont moins accusées dans l'Ouest, tout au moins dans les baies, que dans les autres stations. On observe également que les valeurs de Bietri et de l'Ouest sont en moyenne supérieures à celles de Boulay et de Bingerville. Les pourcentages les plus faibles sont notés dans la dernière station en période de crue (novembre 1981 et août à octobre 1985). Ces différences régionales concordent avec les observations de Dufour (1984) qui note 79 et 76% de chlorophylle dans l'Ouest (médianes pour les secteur V et VI) et 76 et 77% à Bietri), les valeurs les plus faibles s'observent dans les régions soumises à l'influence des grandes rivières (66% en secteur IV près du débouché de l'Agneby et 65% en secteur III près du Comoé).

D'après les observations de cet auteur et les nôtres, le pourcentage de Chla augmenterait avec la concentration. Dans le présent travail, les corrélations % Chla-Chla sont en effet significatives avec r = 0,553 pour 85 mesures en 1981-82 et r = 0,421 pour 134 mesures en 1984-85. Ce résultat suggère que l'eutrophisation serait associée à des pourcentages élevés de chlorophylle active et s'accompagnerait, toutes choses égales par ailleurs, d'une amélioration de la qualité nutritive du seston. Cependant, les phénomènes en cause sont trop complexes et les données disponibles trop peu nombreuses pour qu'il soit permis de conclure. On notera par exemple que d'autres formes de chlorophylle, telles que la chlorophylle b non mesurée dans le présent travail, sont parfois abondantes (Guiral, comm. pers.).

1.2.6. Pourcentage de carbone algal

L'estimation du pourcentage de carbone algal dans le seston est indirecte et repose sur l'établissement et l'analyse des relations C-Chla (axe majeur réduit, AMR, dans le présent travail). On considère que l'ordonnée à l'origine des relations (coefficient A selon la terminologie de Banse, 1977)) représente le carbone autre que le carbone

algal vivant. On peut alors calculer le pourcentage de carbone algal (%Ca) correspondant aux concentrations en carbone total (C) rattachées à chaque relation :

% Ca = 100(C-A)/C = 100 F Chla/C, F étant la pente de la droite d'ajustement.

Ce type d'approche "chimique" est couramment utilisé mais il est critiquable car il suppose que la quantité de matériel non algal vivant reste constante. Or il est probable que cette quantité croît avec la biomasse, ne serait-ce qu'en vertu de simples phénomènes de mortalité. Banse (1977) a fait le point sur les différentes sources d'erreurs liées à cette méthode, que Wienke et Cloern (1987) ont essayé de corriger pour tenir compte des interférences liées à la présence, au sein du seston, de zooplancton et de tripton. Cette correction implique des déterminations du poids total de seston que nous n'avons pas, de sorte que seul le procédé original a été utilisé. Les résultats de l'analyse (distributions des points C-Chla; coefficients de corrélation et équations des droites d'ajustement) sont présentés dans la figure 1.8 et dans le tableau 1.VIII. En 1981-82 la forte dispersion des points n'a pas permis le calcul des droites à Boulay et Mopoyem. En 1984-85 deux points de la baie de Bingerville s'écartant assez nettement du nuage n'ont pas été pris en compte. Il s'agit des 2 points de Mars 1985 caractérisés par des rapports C/Chla très élevés. Ils correspondent au bloom algal déjà signalé et pourraient résulter d'une assimilation excessive en relation avec ce bloom (Lemasson *et al*, 1981). Les pentes des AMR sont assez variables. D'une façon générale elles sont plus élevées en 1981-82 qu'en 1984-85, et Bietri se singularise des autres stations par des pentes plus faibles. Les équations observées en 1984-85 sont assez proches des relations établies pour la période 1974-75 par Lemasson *et al* (*ibid.*), sauf dans l'ouest ou la pente et l'ordonnée à l'origine sont sensiblement plus faibles dans le présent travail. Les relations mentionnées par ces auteurs sont en effet :

C = 118,4 Chla + 753 en zone ouest,

C = 39,5 Chla + 514 en zone estuarienne,

C = 84,5 Chla + 470 dans l'Est,

C = 60,5 Chla + 403 pour l'ensemble de la lagune.

Il convient de noter que, dans les deux études, des pentes plus élevées sont observées à l'Ouest et à l'Est, c'est à dire, selon ces auteurs, dans les zones où le P et l'N sont limitants seuls ou simultanément.

Les teneurs en carbone algal trouvées sont parfois aberrantes (>100% du carbone total). Les moyennes annuelles sont peut être légèrement plus crédibles, avec 63, 95, 44, 61 et 79% respectivement à Bietri, Bingerville, Boulay, Mopoyem et Tiegba en 1981-82, et 79, 59, 74, 90 et 95% en 1984-85 pour les mêmes stations, baies et chenaux confondus. Appliquant la même méthode Lemasson *et al* (1981) estiment les pourcentages de carbone vivant à 60% en zone d'estuaire et dans l'Est, à 64% dans la baie de Bietri et à 77% dans l'Ouest (secteur VI). Cependant, ils obtiennent

Tableau 1.VIII. Evaluation du pourcentage de carbone non algal dans le seston à partir des droites d'ajustement (axe majeur réduit) aux couples Chla;carbone total (voir texte). n = nombre de couples; r = coefficient de corrélation.

station		1981-82				1984-85			
		n	r	pente	ord.orig.	n	r	pente	ord.orig.
Biétri	baie	19	0.607	87.8	1425	20	0.728	48	705
Bingerville	Baie	15	0.428	261.9	169	18	0.641	111.8	405
	Chenal		ND	ND	ND	9	0.251	ns	ns
	Ensemble		ND	ND	ND	87	0.595	100.7	497
Boulay	baie	20	0.175	ns	ns	14	0.654	75.1	195
Mopoyem	Baie	11	-0.058	ns	ns	22	0.473	69.6	518
	Chenal		ND	ND	ND	13	0.806	50.7	379
	Ensemble		ND	ND	ND	35	0.724	74	243
Tiegba	Baie	15	0.581	333.7	371	22	0.728	93.5	-101
	Chenal		ND	ND	ND	13	0.76	662	425
	Ensemble		ND	ND	ND	35	0.713	82.8	114
Estuaire		39	0.791	98	1081	34	0.93	52.7	544
Ouest		26	0.291	ns	ns	70	0.776	81.2	121
Ensemble		80	0.759	105.1	994	131	0.855	60.2	579

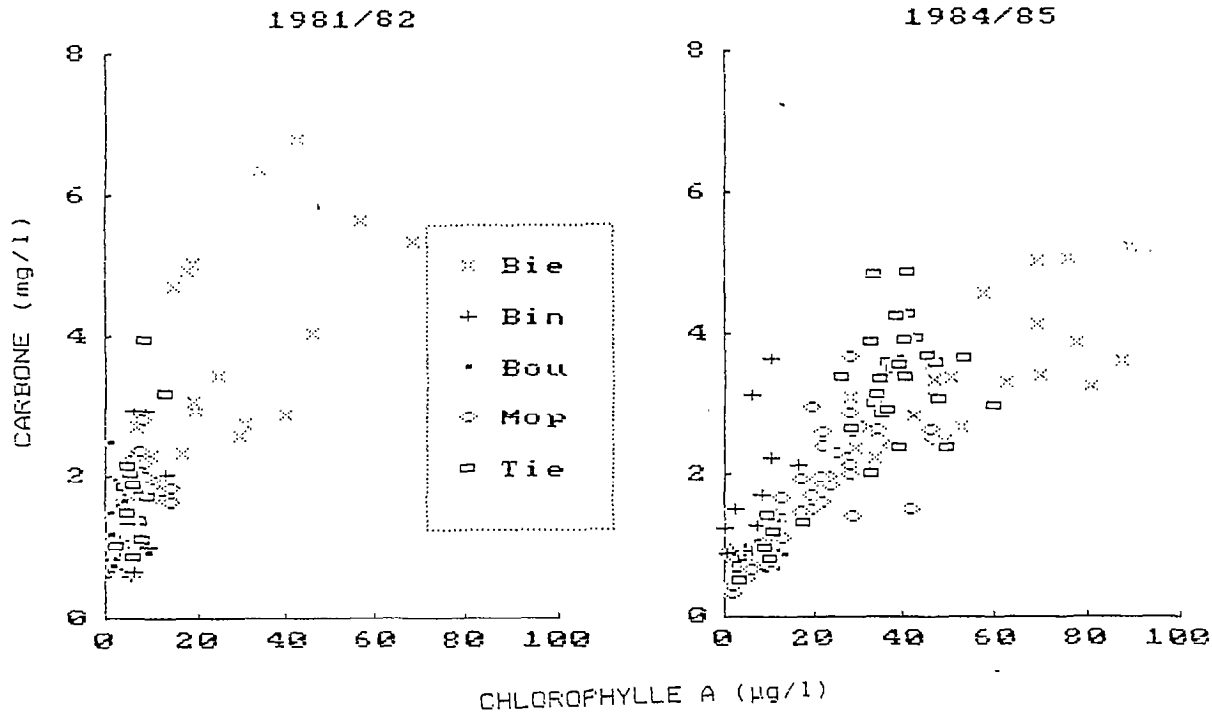


Figure 1.8. Distribution des points carbone particulaire (Cp) - Chlorophylle a (chla) en 1981-82 et en 1984-85. L'éloignement des points de Bingerville en mars et octobre 1985 est expliqué dans le texte.

des résultats très différents avec une méthode basée sur l'évolution des rapports C/P en incubations réalisées *in situ.*

Bien qu'il faille considérer l'ensemble de ces estimations avec circonspection, quelques résultats semblent pouvoir être retenus. Il s'agit :a) à Bingerville, de l'opposition entre la période de forte production (décembre à juin) et la saison des crues où l'on enregistre des pourcentages très faibles (4 à 31%); b) des forts pourcentages de carbone algal généralement observés dans l'Ouest et des faibles pourcentages notés à Boulay en 1981-82. A Boulay, ces faibles pourcentages pourraient correspondre à la présence de quantités importantes de détritus, car ils sont associés à des concentrations en phosphore et à des pourcentages de chlorophylle a active assez faibles. Quoiqu'il en soit, nous retiendrons les pourcentages de C algal ainsi obtenus dans l'étude des relations phyto-zooplancton.

1.2.7. Structure dimensionnelle

Analyse qualitative.

Cette analyse repose sur l'examen cas par cas des spectres de taille déduits des mesures au compteur de particules (fig. 1.9), en relation, pour certains d'entre eux, avec des examens microscopiques réalisés par B. Beker. Les particules de dimensions supérieures à 30 µm d'ESD, qui représentent 0,04% du total des particules, ont été exclues de l'analyse, en raison de leur très petit nombre (estimation imprécise), et du fait qu'elles pourraient résulter de phénomènes de coïncidence (d'agrégation) au moment des mesures, phénomène bien connu dans ce type d'analyse (Loeillet, 1985).

La station de Bietri se caractérise par la prédominance des formes de petite taille et par la présence de pics variables suivant les mois, qui correspondent probablement à "l'explosion" d'espèces algales différentes et dénotent le caractère instable de cette station.

A Boulay, les profils sont plus comparables et se caractérisent par des maximums aux alentours de 10 µm. Un pic se dessine à cette valeur en juillet, août et octobre, mais il s'atténue au plus fort de la crue du Comoé qui a lieu en septembre (voir fig. 1.3 et 1.4 - salinité).

A Bingerville, deux types de profils peuvent être distingués. Le premier, que l'on retrouve dans les prélèvements effectués en saison sèche et en saison des pluies, se caractérise par une augmentation plus ou moins progressive du volume entre 1 et 10 µm, avec *in fine* des pics importants à 11 ou 14 µm en mars et juillet. Il s'apparente aux profils de Boulay. Le deuxième , observé en saison des crues (août, septembre, octobre),

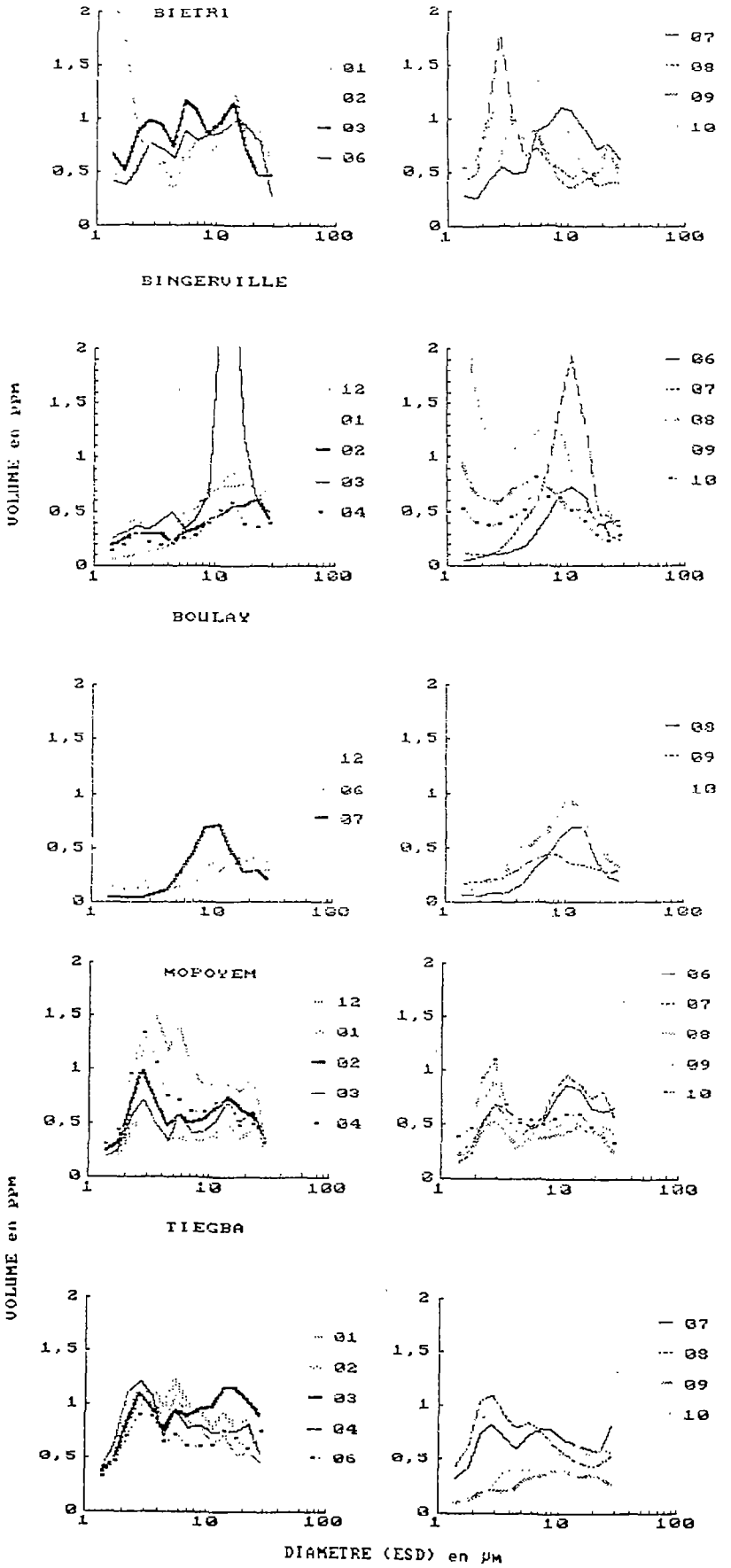


Figure 1.9. Spectre de taille du seston des particules dans les 5 stations (baies) en 1984-85. La taille est exprimée en ESD, diamètre d'une sphère de volume équivalent au volume des particules et les volumes en ppm (ml/m3).

se caractérise par un pic à 1,4 µm, une disparition des maximums à 10 µm, et coïncide avec une chute des concentrations en chlorophylle. L'apport de particules sédimentaires par le Comoé expliquerait le pic de particules voisines de 1 µm (argiles), entraînant une baisse de la transparence puis de la biomasse des algues voisines de 10 µm qui prédominent dans l'autre type de profil. La présence d'argiles et la raréfaction du phytoplancton au plus fort de la crue expliquerait l'isolement du point de septembre dans la relation volume de seston-carbone (fig. 1.10). Les pics de mars et de juillet correspondent à des blooms de Prorocentrum minimum. Il s'agit de cellules triangulaires ayant 15-18 µm de hauteur et une épaisseur de 7-8 µm. Le profil annuel de cette station représenté dans la figure 1.11. correspond donc à une moyenne entre deux situations assez différentes, l'une "marine" et l'autre dulçaquicole ou "lagunaire".

Dans l'Ouest, les profils mensuels sont comparables. Ils se caractérisent par un certain étalement avec, cependant, des maximums à 2,8 - 3,4 µm que l'on retrouve toute l'année et auxquels s'ajoute, en saison sèche, un 2ème pic à 5,7 . Ce deuxième pic est permanent à Tiegba. Dans cette station, la chute de chlorophylle notée en septembre et octobre coïncide avec la disparition complète du premier pic, qui pourrait correspondre à une ou quelques espèces dominantes (voir fig. 1.7 et 1.9).

Analyse globale.

La comparaison des concentrations de seston dans les fractions 0,4 - 64, 0,4 - 26 et 0,4 - 10 µm à l'aide d'une ANOVA à un facteur, ne laisse apparaître aucune différence significative quel que soit l'estimateur d'abondance, chlorophylle, pigments, C, N, ou P (F toujours < à 0.02). Un simple examen cas par cas des concentrations par fraction (tabl.1.IX) conduit à la même constatation, puisqu'une seule observation fait exception, celle de Bingerville en mars 1985, avec une biomasse dans la fraction 0,4-10 µm inférieure à celle des autres fractions en termes de Chla, de pigments, de C et de P. La présence d'un bloom à *Prorocentrum minimum* explique probablement cette exception car les dimensions de cette algue (voir plus haut) font qu'elle est sans doute en grande partie retenue sur la soie de 10 µm.

L'étude de la structure par filtration différentielle montre donc que la quasi totalité du seston est en fait constitué de particules inférieures à 10 µm, ou, plus exactement, de particules qui présentent des dimensions telles qu'elles ne sont pas retenues par une soie ayant ce vide de maille.

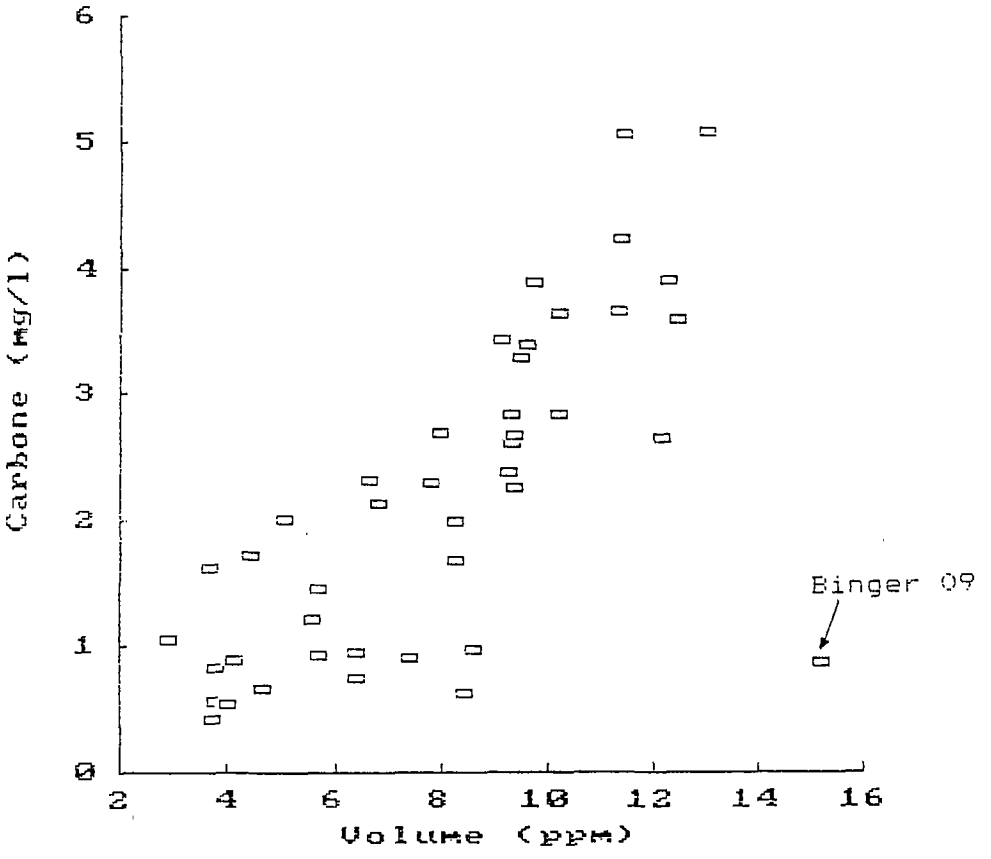


Figure 1.10. Distribution des points carbone - volume particulaire déterminations à l'analyseur CHN et au compteur de particules.

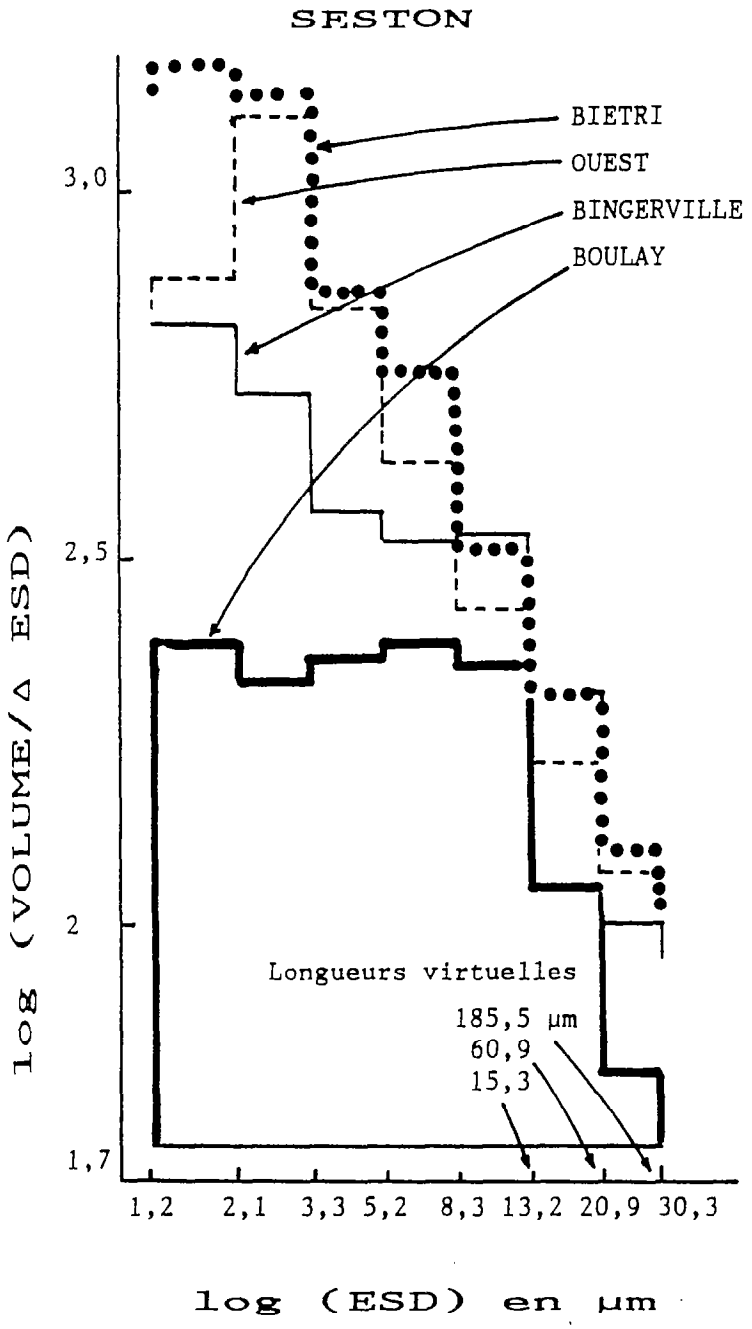


Figure 1.11. Histogramme de répartition par classe de taille (ESD) du poids moyen de seston (mg de PH/l) dans les cinq stations (baies) en 1984-85.

Tableau 1.IX. Concentrations de seston (mg/m3) dans différentes fractions séparées par filtration: 0.4-64µm (64), 0.4-26 µm (26) et 0.4-10 µm (10), observées dans les baies des stations étudiées.

Station	Date	Chlorophylle a			Pigments			Carbone			Azote			Phosphore		
		64	26	10	64	26	10	64	26	10	64	26	10	64	26	10
Bietri	12/84	29.2	31.2	28.2	50.8	50.8	49.1	2384	2259	2291	560	535	513	76.3	78.1	81.2
	01/85	89.0	79.0	91.1	107.5	104.3	114.2	5226	5302	5293	1072	1095	1099	95.2	96.7	95.2
	02	69.8	73.3	74.9	92.1	95.5	103.4	3427	3427	3622	805	782	807	124.3	130.2	131.8
	03	69.2	73.7	57.8	99.8	105.3	85.8	5029	5136	4922	1235	1214	1216	119.4	117.5	123.1
	04	46.7	45.3	48.0	63.9	62.6	64.6	3350	1560	3643	798	315	876	86.2	95.2	99.8
	06	77.9	82.5	74.8	105.0	107.3	99.8	3866	4052	3805	811	779	744	98.9	120.0	111.3
	07	33.8	40.9	42.4	58.9	63.9	63.8	2243	2185	2061	460	427	438	43.1	38.8	36.9
	08	80.7	73.5	90.8	133.4	133.1	125.7	3268	3301	3296	708	715	727	84.3	82.2	82.5
	09	52.7	50.2	51.9	76.8	70.3	75.9	2664	2460	2460	622	611	594	58.9	59.2	54.3
	10	42.4	42.3	40.6	62.5	62.6	57.9	2832	2878	2706	607	632	608	45.6	45.0	43.1
Binger-	12/84	9.1	ND	6.7	11.6	ND	11.3	920	ND	821	144	ND	130	18.0	ND	18.3
ville	01/85	9.3	5.6	8.9	10.5	11.6	11.0	896	889	956	153	167	168	19.5	19.8	20.2
	02	11.6	12.7	13.7	15.3	16.4	16.2	1454	1497	1607	207	222	255	25.7	21.4	27.0
	03	10.4	13.1	7.7	16.3	16.9	11.2	3635	3595	3310	307	337	323	43.4	43.4	32.6
	04	8.3	7.6	7.2	12.1	11.8	10.9	1722	1480	1282	255	233	190	21.1	22.0	20.5
	06	5.4	8.0	9.3	13.0	11.6	12.2	655	590	643	121	119	119	22.0	23.9	15.8
	07	3.7	3.2	3.0	8.8	4.7	4.7	619	616	616	83	95	100	20.5	16.7	16.1
	08	1.6	2.4	2.9	5.5	5.8	5.7	963	1087	923	102	110	102	36.3	26.4	36.6
	09	3.1	3.2	2.4	6.1	6.3	6.6	867	897	ND	100	93	ND	29.8	29.5	30.1
	10	2.0	2.1	0.9	2.5	2.7	1.7	942	1107	927	164	204	142	21.4	22.6	18.0
Boulay	11/84	6.8	7.9	ND	10.5	11.3	ND	693	730	530	111	121	113	21.4	18.6	31.0
	12	7.2	7.6	6.4	11.2	10.8	11.0	1047	923	957	214	186	184	19.8	19.8	22.6
	06/85	3.7	4.4	3.4	6.6	6.4	6.0	546	511	531	88	83	78	14.9	15.5	13.6
	07	1.6	1.5	1.6	4.1	3.6	3.3	409	336	311	73	49	52	8.7	7.4	9.3
	08	6.1	5.5	7.1	13.9	14.5	13.0	532	548	480	93	97	87	8.7	14.0	18.3
	09	13.5	14.9	13.1	19.4	19.8	19.0	880	891	826	176	191	179	21.1	18.9	18.9
	10	7.5	8.2	8.5	11.7	12.2	13.4	735	870	911	130	153	149	12.1	12.1	11.8
Mopoyem	11/84	45.7	45.2	44.7	55.1	52.7	52.9	2646	2818	2813	337	441	434	30.7	19.2	28.8
	12	34.6	39.1	37.4	44.1	48.7	46.6	2649	2682	2751	399	408	418	20.8	23.3	20.2
	01/85	28.5	25.9	30.6	33.1	38.4	36.3	2003	2037	2000	360	357	352	23.3	22.9	24.2
	02	25.9	24.6	25.0	33.6	30.9	32.4	2291	2176	2406	329	321	358	21.4	21.1	22.6
	03	25.4	27.4	23.7	36.1	38.4	34.4	2309	2434	2431	377	401	399	27.0	26.0	26.4
	04	21.8	22.2	23.6	30.6	33.1	31.0	2611	2691	2799	357	377	396	27.9	26.4	24.8
	06	12.8	18.0	15.5	24.2	23.6	22.1	1689	1348	1435	279	200	218	18.9	24.8	24.2
	07	23.1	24.2	24.8	38.6	33.6	33.3	1985	1856	1856	292	267	289	13.3	11.2	12.1
	08	22.1	20.8	22.3	33.4	33.9	33.6	1615	1571	ND	273	266	ND	14.3	18.6	16.7
	09	28.1	30.5	28.7	35.0	36.5	31.5	2137	2104	1820	377	370	331	16.1	17.4	17.7
	10	30.4	30.7	30.6	39.5	40.3	39.9	2682	2595	2635	430	417	430	14.3	14.6	15.5
Tiegba	11/84	28.8	30.0	21.8	46.9	47.7	56.8	2623	2688	2930	421	438	461	40.6	39.4	43.7
	12	47.2	48.8	47.0	66.3	65.6	60.7	3574	3547	3412	657	635	613	55.2	53.3	58.9
	01/85	38.5	35.2	39.2	53.4	51.2	49.5	3628	3740	3730	593	600	636	60.5	55.2	55.5
	02	33.3	27.9	30.3	42.1	38.2	39.7	3883	3794	3732	579	539	544	48.4	46.5	47.7
	03	36.7	34.5	36.3	50.8	55.9	51.1	3574	3527	3686	763	585	623	47.1	46.8	47.7
	04	38.8	42.4	36.5	53.8	55.9	53.3	4227	4363	ND	635	662	687	52.4	47.7	49.6
	06	35.5	39.4	36.5	52.5	55.5	51.2	2820	2850	2087	530	505	371	38.4	35.0	47.4
	07	49.5	46.9	52.1	69.3	67.5	73.5	2370	2463	2877	476	475	505	28.8	31.9	28.2
	08	40.6	49.7	45.0	62.1	68.9	68.1	3378	3208	3065	546	551	536	42.8	25.1	32.2
	09	10.5	8.9	9.5	17.9	15.2	19.7	811	746	569	147	136	102	13.6	14.9	15.8
	10	11.2	10.8	11.2	16.8	17.6	15.5	1202	1211	984	203	218	161	9.9	10.2	10.2
Moyenne		28.0	28.8	28.7	40.1	41.1	40.2	2214	2199	2168	399	390	401	38.0	38.0	38.6

L'étude de la structure au compteur de particules corrobore dans une certaine mesure ce résultat. Si l'on exclut les particules de dimensions supérieures à 30 µm d'ESD, la quasi totalité (99% du nombre de particules et environ 70% de la biomasse) du seston est en effet constituée de particules ayant moins de 10-13 µm d'ESD, soit 523-1150 μm^3. Parmi ces particules, l'ultrananoseston (particules inférieures à 5 µm) domine en moyenne dans toutes les stations sauf à Boulay. C'est ce que montrent les histogrammes de répartition du poids humide, assimilé au volume particulaire moyen en fonction de la taille obtenus après regroupement des volumes cellulaires correspondant aux canaux d'origine (voir méthodes), (fig.1.11).

On peut considérer que les observations sur le phytoplancton d'Iltis (1984) et de Maurer (1978) confortent ce résultat, bien que les critères dimensionnels adoptés par ces auteurs, qui considèrent par exemple le volume des cellules coloniales et non celui des colonies, soient parfois très éloignés des critères correspondant aux deux méthodes d'analyse ci-dessus. Les observations de ces deux auteurs montrent en effet que les formes de faible (< 200 μm^3, soit 7,3 µm d'ESD) et de moyen volume (200 à 2000 μm^3 ou 7,3 à 15,6 µm) prédominent dans la plupart des régions et saisons. Maurer signale pour sa part la dominance des cellules inférieures à 3 µm dans la baie de Bietri.

Bien qu'il soit possible que des particules détritiques organiques ou minérales dominent dans certaines classes de taille, l'existence d'une assez bonne corrélation entre le volume et le carbone particulaire ou la chlorophylle (fig.1.10 et tabl.1.VII), valide dans une certaine mesure les structures observées au compteur et permet d'admettre, en première approximation, l'identité des distributions dimensionnelles du phytoplancton et du seston.

La comparaison des résultats obtenus par filtration et par analyse au compteur de particules, suggère qu'une fraction non négligeable des particules d'ESD supérieur à 10 µm passe au travers du tamis de 10 µm, probablement en raison de leur forme allongée. Leur longueur, estimée en supposant qu'elles sont cylindriques et ont un diamètre de 10 µm, est présentée à titre indicatif sous le terme de "longueur virtuelle" dans la figure 1.11.

Les particules de très grand volume exclues de l'analyse(> à 30 µm d'ESD, soit 14000 μm^3), représentent des pourcentages non négligeables en termes de biomasse (16,5% en moyenne). Comme on l'a dit, elles pourraient résulter de phénomènes d'agrégation au moment des mesures. Cependant de telles particules existent réellement en lagune. Parmi elles figurent, d'une part les grosses colonies de *Microcystis aeruginosa* abondantes dans l'Ouest en 1981-82 (fleurs d'eau), mais *a priori* plus rares en 1984-85, et, d'autre part, des diatomées, dont certaines sont retenues sur soie de 64 µm et qui dominent dans les zones est et estuarienne en saison des crues (Iltis, 1984).

Le poids humide de seston déduit des mesures de volume au compteur de particules va de 4,8 à 15,3 mg/l (tabl. 1.X). Ces poids diffèrent très sensiblement de ceux calculés à partir des volumes algaux par Iltis (*ibid.*): 1,9 à 3,2 mg/l. Il est possible que la différence provienne de la présence de détritus, de bactéries et autres microorganismes non recensés par cet auteur, mais on ne peut exclure qu'elle soit aussi d'ordre méthodologique et liée à la présence de détritus minéraux. On constate par ailleurs que les pourcentages de carbone par rapport aux poids humide de seston sont très élevés. Ils sont cependant du même ordre de grandeur que les valeurs reportées pour l'étang de Berre (13,6%) par Gaudy et Pagano (1987).

Sur un plan général, l'examen des histogrammes correspondant aux différentes stations (fig.1.11), suggère qu'il existe une évolution de la structure dimensionnelle du seston. Cette évolution se caractériserait par une augmentation du pourcentage des particules de très petite taille (< à 3 µm) avec le poids de seston entre Boulay, Bingerville, l'Ouest et Bietri (voir également le tableau 1.X). Tout se passe comme si l'augmentation de biomasse entre ces stations se faisait principalement par augmentation de la biomasse de ces particules. Ce résultat se traduit par l'existence d'une corrélation négative entre la biomasse totale de seston et le volume moyen (ou la taille en ESD) des particules (fig 1.12). Le meilleur coefficient obtenu est r = 0,560 pour n=40, après exclusion du couple de valeurs de septembre à Bingerville. Ce couple s'écartait déjà du nuage de points de la relation entre le volume particulaire-carbone (fig 1.10), pour des raisons signalées dans l'analyse qualitative. Le profil de répartition de la biomasse particulaire de Boulay, s'apparente dans une certaine mesure à ceux mentionnés par Sheldon *et al.* (1972, 1973) en milieu marin subtropical. On peut ainsi voir dans l' évolution précédente une double signification. D'une part, si l'on considère Boulay comme représentatif de conditions "de base" marquées par une prépondérance de l'influence marine, l'évolution vers des conditions plus "lagunaires" se traduirait par une augmentation de l'ultraseston. D'autre part, si l'on considère la concentration en seston (ou en chlorophylle) comme indice trophique, l'eutrophisation en lagune se traduirait par une augmentation de la proportion d'ultraparticules. Cette supposition est corroborée par le fait que la station de Bietri présente la proportion d'ultraseston la plus forte, mais elle est dans une certaine mesure en contradiction avec certaines observations (Hillbricht-Ilkowska, 1977; Capblancq, in Pourriot *et al.*, 1982), selon lesquelles l'eutrophisation se traduirait plutôt par l'augmentation des algues de grande taille (net plancton) par rapport au nannoseston. Il faut toutefois signaler que ces observations ne prennent pas en compte la structure à l'intérieur du nannoseston considérée dans le cas présent.

Ces remarques mériteraient d'être approfondies par une analyse cas par cas

Tableau 1.X. Poids humide (PH en mg/l, déduit des mesures au coulter counter), concentration en carbone (mg/l) et chlorophylle a (µg/l) dans les 5 stations étudiées (baies) en 1984-85. S1 = particules de 1,2 à 3,3 µm d'ESD; S2=3,3 à 13,2µm; S3 > 13,2µm.

Station	Estimateur	mois 12	1	2	3	4	6	7	8	9	10	moyennes (mg/l) Total	S1	%	S2	%	S3	%
Binger-	PH	5.71	7.46	5.72	11.35	4.43	4.70	8.51	8.69	15.24	6.46	7.83	1.19	17	3.37	48	2.45	35
ville	C	1.01	1.12	1.80	3.38	1.98	0.84	0.70	0.97	1.20	0.87	1.39						
	Chla	9.65	10.35	14.02	8.38	9.24	5.85	2.66	4.03	2.72	2.57							
Bietri	PH		13.06	9.18	11.49		9.78	9.45	9.57	9.42	10.24	10.28	2.89	28	4.70	46	2.68	26
	C	2.73	5.14	3.43	4.79	2.79	4.00	2.36	3.44	3.00	3.11	3.40						
	Chla	28.61	82.56	56.96	63.38	40.60	73.43	41.44	83.90	57.51	46.27							
Boulay	PH	2.92					3.78	3.74	4.06	4.15	6.42	4.18	0.46	11	2.26	54	1.46	2
	C	1.11					0.66	0.45	0.59	0.78	1.04	0.78						
	Chla	8.05					5.13	2.08	7.75	12.46	9.58							
Ouest	PH	12.18	7.66	10.06	9.57	10.36	8.83	8.81	7.48	5.29	6.83	8.71	2.19	26	3.96	46	2.38	28
	C		3.13	3.45	3.19	3.84	2.46	2.33	2.60	1.67	2.04	2.75						
	Chla		34.21	30.22	31.09	32.55	27.08	35.95	31.84	19.56	19.96	29.16						

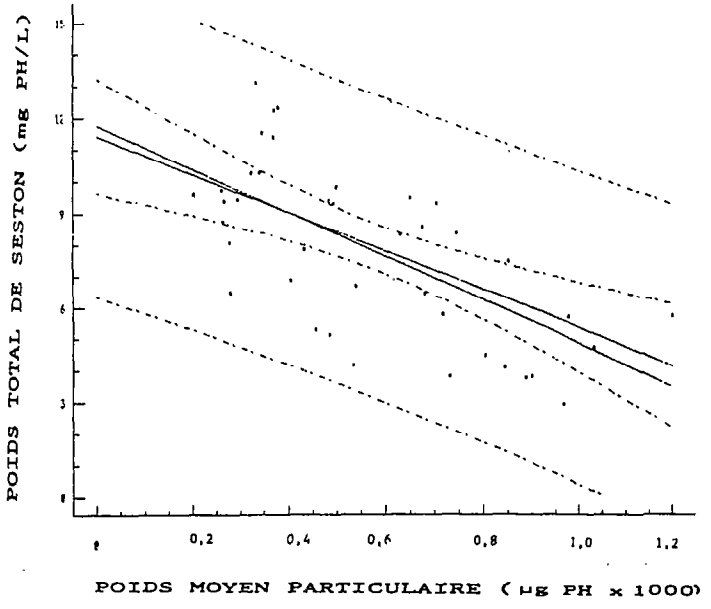


Figure 1.12. Variation du poids total de seston et du poids individuel particulaire moyen (moyenne pondérée en fonction de la répartition par classe de taille du poids total de particules), en 1984-85 dans les stations. Chaque point correspond à un échantillon.

des structures dimensionnelles en relation avec l'abondance du seston. Une telle analyse est envisagée.

1.2.8. Conclusions

Sur un plan méthodologique, les analyses microscopiques de contrôle effectuées dans quelques cas et expliquant l'apparition ou la disparition de tel ou tel pic dans les profils, (voir l'analyse qualitative précédente), ainsi que la corrélation observée entre le volume et le carbone particulaire (fig.1.10), montrent que l'analyse au compteur de particules est assez satisfaisante, même développée à partir d'échantillons formolés.

Les résultats obtenus permettent par ailleurs de caractériser l'environnement trophique du zooplancton.

Dans les 5 stations étudiées, le seston est en majeure partie constitué de particules de taille réduite (<10 µm). Si l'on se réfère à Margaleff (1969), il s'agirait d'une caractéristique générale des milieux lagunaires. Compte tenu des connaissances acquises sur les dimensions des particules ingérées par les organismes planctoniques (voir notamment Pourriot *et al.*,1982), la quasi totalité du seston lagunaire serait ainsi consommable par le zooplancton. C'est le cas notamment pour une partie des particules allongées non retenues sur soie de 10 µm, parmi lesquelles se trouvent des cyanophycées (voir Infante et Edmondson, 1985 ou Gras *et al.*, 1971).

Il existe une augmentation diurne de l'abondance du seston et du rapport C/N, dont nous verrons plus loin l'incidence sur l'ingestion et la ponte chez A. clausi.

La fréquence trop faible des échantillonnages ne nous a pas permis de mettre en évidence des variations saisonnières, excepté la chute de biomasse algale qu'entraîne l'arrivée des eaux de crue du Comoé dans l'Est.

Il existe par contre des variations régionales relativement importantes de l'abondance, de la composition élémentaire et de la structure dimensionnelle. D'une façon générale on peut opposer les stations de l'Ouest où le seston est abondant, riche en phytoplancton actif et composé principalement de particules de taille réduite (3 à 6 µm), aux stations de l'Est (Bingerville) et de la zone estuarienne rurale (Boulay), plus pauvres, avec un pourcentage de détritus plus élevé et des particules sensiblement plus grosses (maximum vers 10 µm). La station de Bietri, située en zone urbaine polluée, est la plus riche et se distingue des autres par son instabilité. Les particules de taille réduite y dominent encore plus que dans l'Ouest. Les données récoltées par Iltis (1984) montrent qu'à ces éléments s'ajoutent des variations majeures d'ordre systématique, notamment la dominance des cyanophycées dans l'Ouest.

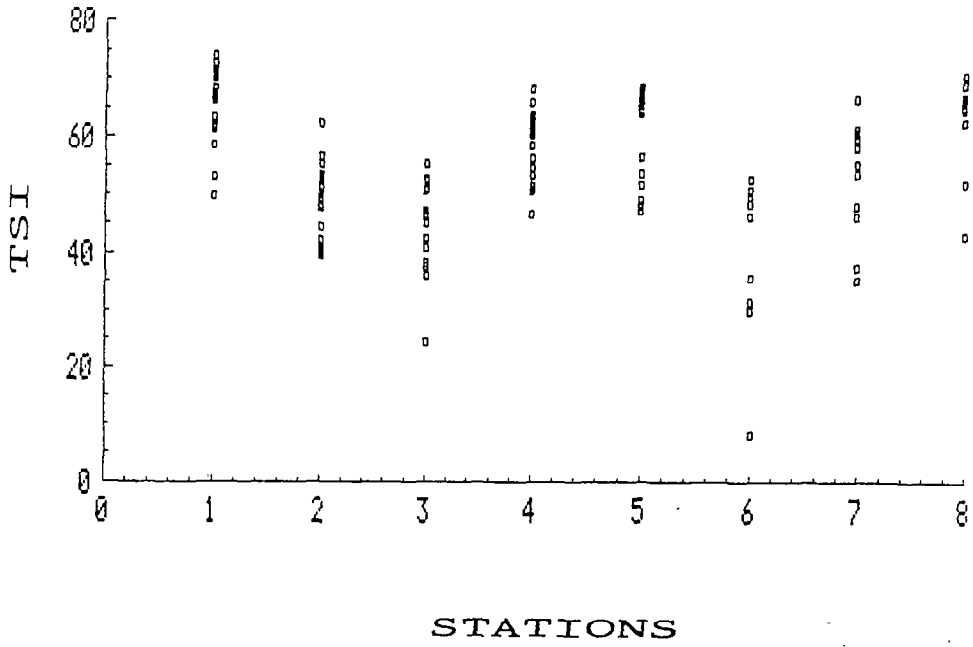


Figure 1.13. Niveau d'eutrophisation des diverses stations, défini par l'indice de Carlson établi sur la base des concentrations en chlorophylle a dans les échantillons (ensemble des données). 1=Bietri; 2=Bingerville; 3=Boulay; 4=Mopoyem; 5=Tiegba; 6=chenal de Bingerville; 7=chenal de Mopoyem; 8=chenal de Tiegba.

Des changements apparaissent également entre les deux cycles d'étude. On remarque ainsi que, en 1984-1985, les concentrations en pigments chlorophylliens et en phosphore augmentent et que les teneurs en détritus semblent diminuer dans toutes les stations. Les rapports C/Chla, C/P, N/P sont également plus faibles. Dans l'Ouest, il y a raréfaction de *Microcystis*, cyanophycée qui formait fréquemment des fleurs d'eau en 1981-82, et dont les colonies entières et de grande taille ne sont probablement pas consommables par la plupart des organismes du zooplancton. On peut en conclure que, hormis le cas de Bingerville où ces changements sont moins importants, les conditions de nutrition du zooplancton ont été plus favorables en 1984-85 qu'en 1981-82.

Ces conditions sont cependant globalement favorables. C'est ce que traduit l'indice d'eutrophisation de Carlson (1977) basé sur les concentrations en chlorophylle (fig. 1.13). Cet indice permet de situer le niveau moyen d'eutrophisation des stations entre la mesotrophie (Boulay) et l'eutrophie, dont le degré le plus élevé d'évolution s'observe à Bietri (indice > 80). Il existe toutefois des conditions d'oligotrophie, notamment à Boulay en saison sèche (influence marine maximale). Il convient également d'ajouter que les organismes qui, comme on le verra, migrent en profondeur pourraient exploiter les particules qui constituent la pellicule superficielle des sédiments : phytobenthos, phytoplancton ayant sédimenté, détritus et bactéries associées. L'étude effectuée par Plante Cuny (1977) a révélé l'importance de ce stock. Selon cet auteur la biomasse de phytobenthos et sa production équivalent en effet à celles du phytoplancton sus-jaçant sur le fonds de moins de deux mètres, Dufour (1984) estimant pour sa part que la production annuelle du phytobenthos équivaut à 10% de celle du phytoplancton sur l'ensemble de la lagune.

CHAPITRE 2. PEUPLEMENTS ET BIOMASSES

2.1. Echantillonnage du zooplancton

2.2. Définition et évolution des communautés

2.3. Biomasses

- Taille et poids individuel des principaux taxons
- Poids individuel des autres organismes
- Composition élémentaire du mesozooplancton
- Evaluation par pesée de la biomasse du peuplement
- Biomasses moyennes; répartition par espèce ou par groupe d'organismes
- Répartition de la biomasse par classe de taille
- Variations spatio-temporelles
- Influence des conditions environnementales

2.4. Discussion générale et conclusions

Le peuplement zooplanctonique de la lagune Ebrié est très diversifié. Rahm (1964), peu après l'ouverture du canal de Vridi (1950-51) a ainsi identifié 57 taxons, la plupart d'origine marine. Les 36 groupes faunistiques répertoriés dans le tableau 2.I ne reflètent pas exactement la composition et la diversité de la faune actuelle car de nombreuses espèces y ont été regroupées (Dumont et Mas, sous presse, estiment par exemple qu'il y a au moins 30 espèces de copépodes). L'inventaire complet de cette faune reste à faire. Les études les plus récentes portent sur les copépodes des zones oligo et mesohalines (Dumont et Maas, *ibid.*), sur les Chaetognathes (Furnestin, en prép.) et sur les rotifères (Pourriot, comm. pers.).

Les premières informations sur la répartition et l'abondance numérique des principaux groupes ont été recueillies par Rahm. Des données plus globales (non différenciation des espèces de copépodes) existent également pour la période 1974-75 (Repelin, sous presse).

Les résultats obtenus au cours du présent travail complètent ces informations sur la composition et l'évolution des communautés et sur celui des variations de la biomasse du peuplement et de ses principales composantes.

Ils seront successivement exposés après une brève présentation des modalités d'échantillonnage retenues.

2.1. ECHANTILLONNAGE DU ZOOPLANCTON

Les prélèvements ont été faits au filet la nuit (20-22h.) de manière à améliorer l'efficacité de collecte (voir chap.3). Les filets sont cylindro-coniques, ont 40 cm de diamètre d'ouverture, 64 µm de vide de maille et un rapport de filtration (surface de vides du tissus filtrant/surface de l'ouverture) égal à 5,1. Les prélèvements se font par traction verticale depuis un niveau situé à environ 20 cm du fond jusqu'en surface, d'un couple de filets montés sur un bâti métallique. Ce montage met la corde de traction hors du champ de prélèvement. Le volume d'eau filtré par échantillon (1300 à 2000 l) est estimé à partir de la longueur du trait et de la surface de l'ouverture.

Les dénombrements sont faits, suivant l'abondance des organismes, sur la totalité de l'échantillon ou sur un sous- échantillon de volume variable prélevé avec une pipette Eppendorf de 1 ml munie d'un embout à ouverture élargie. Les effectifs obtenus sont multipliés par 1,46 pour tenir compte du fait que les prises au filet sous-estiment systématiquement l'abondance. Ce coefficient est déduit d'une comparaison entre des prises effectuées au filet avec celles réalisées à l'aide d'une trappe de Schindler, dont les résultats sont présentés dans l'article suivant paru dans *Hydrobiologia*.

Tableau 2.I. Principaux groupes faunistiques rencontrés, avec leur répartition régionale approximative.
* = significativement présente toute l'année; *,S saisonnièrement abondante; ED = formes d'eau douce.

Espèces ou groupes	Aire de répartition			Remarques
	Est	Estuaire	Ouest	
Acartia clausi	*; S	*, S	*	plage de salinité allant de 1 à 30%. et plus
Pseudodiaptomus hessei	*, S		*	plage de salinité allant de 0 à 20%. environ
Paracalanus		*		salinités moyennes et élevées; abondante à Boulay
Temora		*, S		Boulay principalement
autres calanides		*, S		Boulay principalement
Oithona brevicornis	*, S	*	*, S	plage de salinité allant de 2-3 à 30%. et plus
Oncea, Coryceus,		*		Boulay principalement
Mesocyclops ogunnus	*, S (ED)			oligohaline (crue du Comoé à Bingerville)
autres cyclopides	*	*	*	eaux oligo et mesohalines (Dumont et Mas; Rahm)
harpacticoïdes	*	*	*	Dumont et Mas
Penilia, Evadne		*, S		Boulay principalement
Moina, Diaphanosoma	*, S (ED)			oligohaline (crue du Comoé à Bingerville)
autres cladocères	*, S (ED)			oligohalines; Bosmina, chydoridae
Ostracodes				
Brachionus plicatilis	*, S	*, S	*	présente ou abondante jusqu'à des salinités de
autres rotifères	*, S (ED)			essentiellement des formes d'eau douce (Bingerville)
Tintinides		*, S		Boulay, saison sèche
zoé de crabes		*		principalement à Boulay
l. de lamellibranches	*	*	*	
l. de gastéropodes	*	*	*	
l. de polychètes	*			abondantes à Bietri
Méduses	*	*		
Chaetognathes		*, S		Boulay et Bietri principalement
Appendiculaires		*, S		Boulay principalement
Dolioles et salpes		*, S		Boulay principalement
Mysidacés	*, S	*, S	*	absente à Bietri
Isopodes, amphipodes				
Lucifer		*, S		
Autres crustacés				
l. de poissons	*	*	*	abondantes dans l'estuaire
oeufs de poissons	*			abondants dans l'estuaire et la nuit

Hydrobiologia 173: 167–172, 1989
© 1989 Kluwer Academic Publishers. Printed in Belgium

Comparaison de deux techniques de prélèvement du zooplancton, le filet et la trappe de Schindler, en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire)

Marc Pagano[1] & Lucien Saint-Jean[2]
[1]*Centre d'Océanologie, Faculté de Luminy, route Léon Lachamp, F-13288, Marseille, France*; [2]*Centre ORSTOM, 2051 Av. du Val de Montferrand, F-34032 Montpellier, France*

Received 21 April 1987; in revised form 5 February 1987; accepted 29 February 1988

Key words: Ivory Coast, tropical lagoon, zooplancton, comparison trap vs net

Abstract

The analysis of net (bottom to surface vertical hauls) and trap samples taken at night shows that net hauls underestimate abundance of all planktonic organisms from nauplii and mollusc larvae to adult calanids. There is no obvious explanation for this. The underestimation probably results from low net filtering efficiency. The mean ratio between trap and net observed densities is 1.46 (1.2 to 1.9) and does not change significantly according to the organisms.

Introduction

L'utilisation de filets tractés verticalement depuis le fond jusqu'en surface est une méthode classique de récolte du zooplancton. De façon générale, elle présente en puissance les biais inhérents aux filets, *i.e.* échappement par les vides du tissus filtrant, évitement de l'engin, refoulement, colmatage (Anonyme, 1968; Downing & Rigler, 1984). Elle a l'avantage de permettre la récolte rapide d'échantillons de grande taille et d'intégrer les variations verticales d'abondance.

Cette méthode a été utilisée de façon courante au cours d'études sur le zooplancton de la Lagune Ebrié, et le présent travail a pour but de la tester en la comparant à des prélèvements effectués à la trappe, engin qui est généralement considéré comme très performant (Downing & Rigler, *ibid.*). Ce travail est complémentaire d'une étude sur les variations nycthémérales de la répartition verticale et de l'efficacité de collecte des organismes (Saint-Jean & Pagano, *en prép.*).

Méthodes

L'étude a été effectuée dans deux stations, Mopoyem et Bingerville, dont les principales caractéristiques sont: a) une profondeur voisine de 4 m; b) des gradients verticaux de température, de salinité et de concentration en particules peu prononcés; c) un relatif isolement par rapport aux grands déplacements des masses d'eau.

Dix séries d'observations (cinq dans chaque station) ont été effectuées, chacune comportant des prélèvements au filet (deux filets montés sur un bâti métallique) et à la trappe (modèle de Schindler modifié, Redfield, 1984), réalisés alternativement en trois points distants de 50 à 100 m. Les prélèvements sont effectués la nuit (20–22 heures), de manière à minimiser l'erreur d'échantillonnage et optimiser les performances des deux engins ('homogénéité' des répartitions verticales, évitement visuel *a priori* réduit,...) (Saint-Jean & Pagano, *Ibid.*).

Les filets (cylindro-coniques, 64 μm de vide de

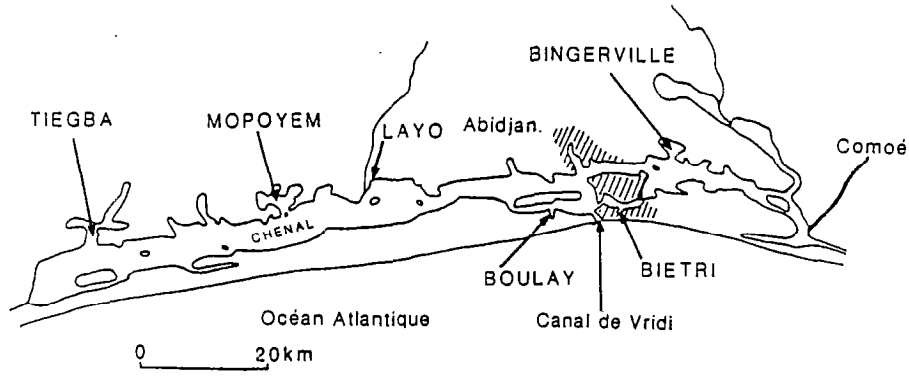


Fig. 1. La lagune Ebrié: stations étudiées.

maille; 40 cm de diamètre; rapport de filtration égal à 5,1) sont immergés jusqu'à 20 cm du fond puis tirés verticalement jusqu'en surface. Le volume d'eau filtré par échantillon est estimé d'après la longueur filée et la surface de l'ouverture. Les échantillons récoltés aux trois points de prélèvement sont mélangés en fin d'opération.

La trappe (20 l; 64 μm; 20 cm de côté) a été munie de plaquettes de plexiglas aux quatre coins de son extrémité inférieure pour limiter son enfoncement dans le sédiment. A chaque point d'échantillonnage, trois ou quatre prélèvements sont effectués à 3 ou 4 profondeurs: 0,5 m, 2 m, au-dessus du fond et sur le fond. Généralement les trois prélèvements d'une même profondeur sont mélangés en fin d'opération. L'intégration des variations de densité jusqu'à la profondeur d'immersion du filet (Saint-Jean & Pagano, *en prép.*), permet de calculer une densité moyenne sur la colonne d'eau, qui sera comparée à la densité obtenue au filet.

Résultats et discussion

L'analyse s'appuie principalement sur l'hypothèse que les densités obtenues à la trappe (DTR) et au filet (DFI) doivent, si elles ne diffèrent pas de façon systématique, tendre à se distribuer suivant une droite de pente 1 passant par l'origine. Deux types de droites d'ajustement ont été utilisées: la droite de régression (DR) et l'axe majeur réduit (AMR). Théoriquement, le second décrit le mieux la relation entre les variables puisqu'il n'établit aucune hiérarchie entre-elles. La DR permet de réaliser des tests statistiques tels que la signification des ordonnées à l'origine et la comparaison de plusieurs droites qui, à notre connaissance, n'existent pas pour l'AMR, mais que l'on peut extrapoler à ce type de droite lorsque les coefficients de corrélation sont élevés, ce qui est le cas dans notre étude à l'exception des mysidacés (Tabl. 1).

La quasi totalité des ordonnées à l'origine des DR ne diffèrent pas significativement de 0, et les pentes et rapports DTR/DFI sont toujours supérieurs à 1 sauf chez les mysidacés. L'hypothèse pente = 1 (DR et AMR) est rejetée dans tous les cas sauf quatre, et, dans deux de ces quatre exceptions (copépodites et adultes de *Pseudodiaptomus* et larves de mollusques), les moyennes à la trappe et au filet diffèrent (test t de comparaison des moyennes appariées réalisé sur les données transformées ($\log(x + 1)$). Le filet sous-évalue donc l'abondance de tous les organismes sauf les mysidacés, où l'inverse se produit.

La sous-évaluation varie assez peu (dans une proportion de 1 à 2) suivant les organismes. Toutefois, certaines des différences sont *statistiquement* significatives, comme le montre un test de comparaison (test de Reeve, 1940) effectué sur les DR: pentes et ordonnées à l'origine significativement différentes aux risques 1‰. ($F = 7,5$) et 1% ($F = 2,7$). Les pentes et rapports varient sans relation particulière avec la taille ou la nature des organismes: pente très élevée chez les nauplies de *Pseudodiaptomus* et très faibles chez les copépodi-

Tableau 1. Comparaison des densités (nombre d'individus par litre) estimées à la trappe (DTR) et au filet (DFI) sur dix séries de prélèvements effectués à Mopoyem et à Bingerville. n = nombre de couples (DTR–DFI); r = coefficient de corrélation; AMR et DR = axe majeur réduit et droite de régression de DTR en DFI. Test de signification sur les pentes (a) et les ordonnées à l'origine (b) des droites d'ajustement: hypothèse acceptée (A) ou rejetée (R). Les résultats des tests t de comparaison de moyennes appariées relatifs aux cas où l'hypothèse a = 1 est acceptée, sont mentionnés entre parenthèses dans la colonne 9: ns et s = moyennes non significativement ou significativement différentes. Risques de 5% (*), 1% (**) et 1‰ (***).(1): densité en nombre/m^3.

Organismes	n	Densité moyenne		DTR/DFI	r	A.M.R.			D.R.			
		Trappe	Filet			Pente (a)	Ordon. or. (b)	Hyp. a = 1	Pente (a)	Ordon. or. (b)	Hyp. a = 1	Hyp. b = 0
Acartia												
N	10	43,43	32,21	1,35	0,951***	1,18	5,44	A(ns)	1,12	73,17	A	A
C1	–	4,34	2,96	1,47	0,990***	1,58	−0,33	R***	1,56	−0,28	R***	A
C2	–	4,18	3,33	1,26	0,967***	1,22	0,11	A(ns)	1,18	0,24	A	A
C3	–	3,38	2,26	1,50	0,980***	1,56	−0,13	R***	1,52	−0,06	R**	A
C4	–	2,63	1,70	1,54	0,929***	1,93	−0,66	R***	1,79	−0,42	R**	A
C5	–	1,36	1,08	1,25	0,971***	1,42	−0,18	R**	1,38	−0,14	R*	A
A	–	3,38	2,20	1,54	0,877***	2,31	−1,70	R***	2,03	−1,08	R*	A
Pseudodiaptomus												
N	–	2,27	1,25	1,82	0,905***	2,48	−0,82	R***	2,25	−0,53	R**	A
CA	–	1,29	1,01	1,27	0,950***	1,18	0,09	A(s)	1,13	0,15	A	A
Oithona												
N	8	32,24	16,87	1,91	0,989***	1,63	4,69	R***	1,61	5,00	R***	R**
CA	–	40,98	30,18	1,36	0,999***	1,36	−0,18	R***	1,36	−0,12	R***	A
Rotifères	10	38,03	31,63	1,20	0,997***	1,12	2,48	R**	1,12	2,60	R**	R*
l. Mollusques	–	10,78	7,32	1,47	0,832**	1,38	0,66	R(s)	1,15	2,36	A	A
Mysidacès (1)	–	64	77	0,83	ns							

Tableau 2. Analyse de variance (modèle mixte) sur les données transformées (log(x + 1), destinée à tester la part des facteurs époque, organismes et engin, dans la variabilité totale (voir texte). ddl = nombre de degrés de liberté. Les risques sont symbolisés comme dans le tableau 1.

Source et type de variation	d.d.l.	Carrés moyens	F
Série (S); aléatoire	9	4,75 E + 09	144,8***
Organismes (O); fixe	12	4,42 E + 09	2.5**
Engin (E); fixe	1	1,13 E + 09	14,7**
Interaction S x O	108	1,79 E + 09	53,7***
Interaction S x E	9	7,68 E + 07	2,3*
Interaction O x E	12	1,30 E + 08	4,0***
Résidu	108	3,28 E + 07	

tes et adultes de cette même espèce ou chez les nauplies d'*Acartia*. Par ailleurs, une analyse de variance à trois facteurs (organisme, engin, série) montre que les variations temporelles (série) entrent, au même titre que les deux autres facteurs, pour une part hautement significative dans la variabilité totale (Tabl. 2). Les interactions entre les facteurs sont également significatives. On peut ainsi estimer, en première analyse, que les différences d'efficacité de collecte entre organismes (excepté les mysidacés) ne sont ni biologiquement explicables ni *réellement* significatives, et calculer un coefficient moyen qui exprime le rapport d'efficacité de capture des deux engins et permette de corriger les densités obtenues au filet. Ce coefficient, qui représente des situations très diverses sur le plan des conditions écologiques, de l'abondance et de la composition du peuplement, est égal à 1,46 ($\pm$ 0,47).

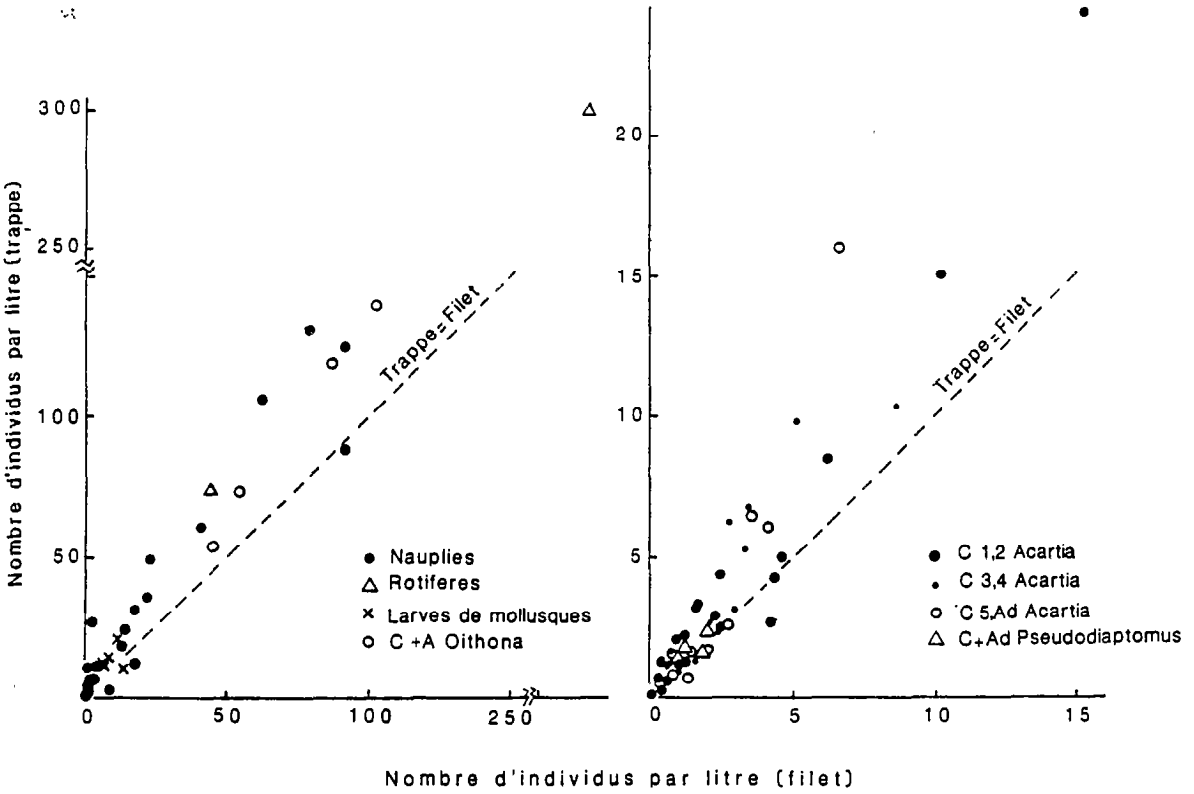


Fig. 2. Distribution des points (DTR-DFI) observés pour les diverses catégories d'organismes. Les stades copépodites d'*Acartia* n'ont pas été différenciés.

Les présents résultats confirment la conclusion généralement admise selon laquelle les trappe, bouteille ou tube permettent souvent d'aboutir à des estimations d'abondance plus représentatives que les filets. Les rapports DTR/DFI observés sont relativement faibles et peu variables en comparaison des quelques valeurs de la littérature relatives à des milieux et conditions d'utilisation comparables: rapports de 2,6 à 8 cités par Bottrell *et al.* (1976) pour les comparaisons trappe de Patalas – filet réalisées sur des cladocères et des copépodes par divers auteurs; rapports de 2 à 4 mentionnés par Landry (1978) pour un tube de sa construction, comparé à divers filets et à la bouteille Van Dorn (différents stades d'*Acartia clausi*). Aucune explication claire ou générale de ces différences 'systématiques' n'est cependant proposée.

Dans le cas présent la première explication qui vienne à l'esprit est que l'efficience de filtration du filet est inférieure à 100%. Cette efficience est évaluable à 68% (1/1,46) si l'on prend pour référence les densités à la trappe et que toute la différence trappe-filet est attribuée à ce phénomène. A notre connaissance, aucune donnée comparable n'existe dans la littérature pour savoir s'il s'agit ou non d'une efficience vraisemblable. On notera que les modalités de prélèvement et les caractéristiques du filet sont favorables à l'existence d'efficiences élevées: rapport de filtration égal à 5,1: forme tronconique; trait court; densités généralement faibles. Il est difficile de savoir comment a joué la vitesse de traction (estimée à 0,25–0,5 m/sec.), car il s'agit d'un paramètre mal contrôlé, dont l'effet, complexe, est peu connu à des vitesses et pour des vides de maille aussi faibles (Tranter & Smith, Anonyme, 1968). Parmi les autres explications possibles, certaines peuvent être éliminées: a) une surestimation de l'abondance à la trappe par contamination lors de la descente de l'engin (Redfield, 1984); b) une erreur sur la longueur filée, car elle devrait plutôt tendre à surestimer la densité en cas de trait oblique ou non linéaire; c) un biais systématique dans l'estimation de la densité sur la colonne (intégration) à la trappe. Deux autres facteur seraient en revanche susceptibles d'intervenir: a) un échappement à travers le tissus filtrant plus important au filet qu'à la trappe (filtration plus douce?) pour les formes de très petite taille (premiers stades naupliens d'*Acartia* ou d'*Oithona*; premiers stades larvaires de mollusques); b) un évitement des grandes formes (derniers stades de développement des deux calanides) plus important au filet, en raison de la présence possible d'une onde de refoulement au-dessus de l'engin et d'une perturbation du milieu lors de sa descente. Cependant, rien ne permet d'affirmer que ces facteurs interviennent (et se combinent?) de façon sensible. En particulier, on ne constate pas l'augmentation du rapport DTR/DFI avec la taille des organismes (par exemple entre les stades C1 et adultes d'*Acartia*), qui devrait exister dans ce cas.

L'explication de la différence d'efficacité de collecte entre trappe et filet reste donc à trouver. Mais il s'agit, à notre sens, d'un problème moins prioritaire que l'analyse plus précise des différences interspécifiques (si elles existent) dans le but d'aboutir à des relations DTR = f (DFI) plus fiables ou qui s'appliquent à d'autres conditions (échantillonnages diurnes par exemple). Les prélèvements au filet par trait vertical restent en effet, ne serait-ce que pour des raisons de commodité ou de gain de temps, préférables voire inévitables dans de nombreux cas. De façon plus générale, il est donc souhaitable que se poursuivent les comparaisons de ces deux types d'engins qui semblent, avec les tubes (cf. Landry, 1978), les mieux adaptés aux eaux plates.

References

Anonyme, 1968. Zooplancton Sampling. Monogr. oceanogr. methodol., UNESCO: 2, 174 p.

Bottrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierer, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkovska, H. Kurasava, P. Larsson & T. Weglenska, 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. Norw. J. Zool., 24: 419–456.

Downing, J. A. & F. H. Rigler, 1984. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Blaskwell, London, 501 p.

Landry, M. R., 1978. Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. Int. Revue ges. Hydrobiol., 63, 1: 77–119.

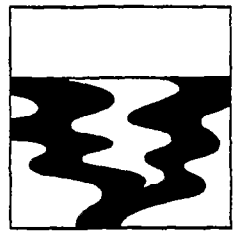
Redfield, G. W., 1984. Modifications to the Schindler-Patalas zooplankton trap. Verh. Int. Ver. Limnol. 22: 1417–1424.

Reeve, E. C. R., 1940. Relative growth in the Snout of Anteaters. A study in the application of quantitative methods of systematics. Proc. Zool. Soc., sér. A, 110: 47–80.

Saint-Jean, L. & M. Pagano, *en prép.*. Variation nycthémérale de la répartition verticale et de l'efficacité de collecte du zooplankton en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire).

2.2. DEFINITION ET EVOLUTION DES COMMUNAUTES

Les résultats de cette étude sont développés dans l'article suivant publié dans la Revue d'hydrobiologie Tropicale.



Communautés Zooplanctoniques dans une lagune tropicale (La lagune Ébrié, Côte d'Ivoire) :

Variations spatio-temporelles

Robert Arfi (1), Marc Pagano (2)
et Lucien Saint-Jean (3)

Résumé

Une étude des peuplements zooplanctoniques a été réalisée au cours de deux cycles annuels (1981-1982 et 1984-1985) dans cinq régions de la lagune Ebrié ayant des caractéristiques écologiques différentes. L'analyse multivariable des résultats (ACP) permet de proposer un schéma d'évolution spatio-temporelle des communautés, essentiellement fonction des variations combinées de la salinité et du degré d'eutrophie (Chla). Selon les saisons et le lieu géographique (plus ou moins rapproché des influences marine et fluviale) les communautés évoluent entre deux types extrêmes : « marin » et « continental ». Les communautés de type « lagunaire », pérennes sur l'ensemble de la lagune et dominées par Acartia clausi, *occupent une position centrale dans ce schéma. On les retrouve de façon permanente dans les régions peu salées de l'Ouest et occasionnellement, suivant les saisons, dans les régions estuariennes du centre et de l'Est. Des étapes transitoires entre les communautés lagunaires et les communautés marine ou continentale sont respectivement caractérisées par le développement d'*Oithona *ou des rotifères. L'eutrophisation due à la pollution dans la zone urbaine sous influence marine, se traduit par une évolution des communautés vers le type lagunaire dans un premier temps, vers la dominance des formes de petites tailles (rotifères) au détriment des copépodes* (Acartia *et* Oithona) *dans un deuxième temps, si l'eutrophisation s'accentue.*

Mots-clés : Côte d'Ivoire — Lagune tropicale — Zooplancton.

Abstract

Zooplankton communities in a tropical lagoon (Ebrie lagoon, Côte d'Ivoire): time-space variations

Zooplankton samplings were carried out during two annual cycles (1981-1982 and 1984-1985) in five areas of Ebrié Lagoon having different ecological characteristics. A mathematical processing of the data (principal components analysis) was conducted and allowed us to propose a general pattern for spatio-temporal evolution of the communities depending on the combined effects of salinity and phytoplankton biomass (Chla). According to the season and the geographical location (related to the marine or continental influences), zooplankton communities change between two extreme types ("marine" and "continental"). Between these, the "lagoonal community" dominated by Acartia clausi, *is quite permanent in the western part of the lagoon and may appear seasonally in the eastern estuarine area. Transitions between lagoonal community and marine or continental ones are respectively characterized by an important development of* Oithona *or Rotifers. Eutrophication due to pollution in the urban area under marine influence leads to change in the zooplankton from marine to lagoonal communities in a first time, and to smaller organisms (rotifers instead of copepods) in a second time if eutrophication increase.*

Key words : Côte d'Ivoire — Tropical lagoon — Zooplankton.

---

(1) *Centre Recherches Océanographiques — BP V 18 Abidjan (Côte d'Ivoire).*
(2) *Centre d'Océanologie de Marseille. Faculté de Luminy, Route Léon-Lachamp F 13288 — Marseille Cédex 9 (France).*
(3) *Centre ORSTOM, 2051, av. du Val de Montferrand, 34032 Montpellier (France).*

Rev. Hydrobiol. trop. 20 (1): 21-35 (1987).

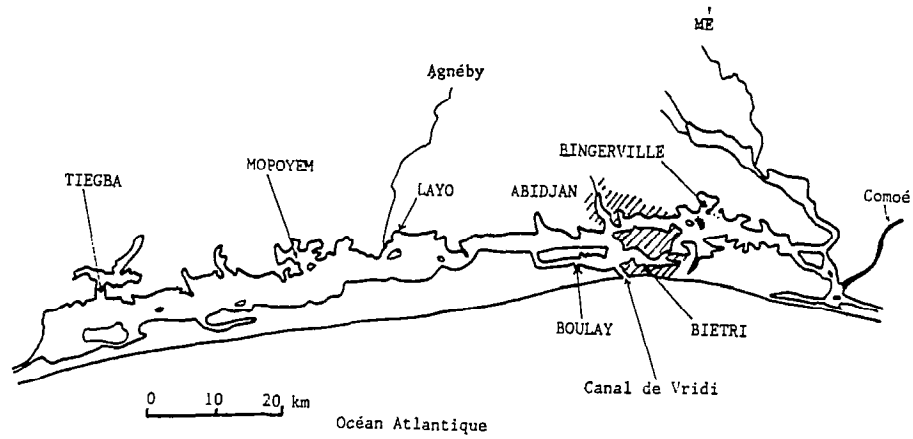


FIG. 1. — La lagune Ebrié — Localisation des stations. *The Ebrié Lagoon with sampling stations.*

INTRODUCTION

La lagune Ebrié est un vaste plan d'eau peu profond (4.8 m en moyenne) qui s'étend d'est en ouest sur 130 km le long du littoral atlantique ivoirien (fig. 1). Elle est principalement (à 65 %) alimentée en eau douce par le Comoé, fleuve à régime soudanien qui débouche à son extrémité est, et communique avec la mer par le canal de Vridi, qui occupe une position centre-orientale. Cette configuration en fait un milieu très diversifié. De nombreuses études y ont été réalisées depuis plusieurs années dont DURAND et SKUBICH (1982) ont établi un premier bilan. Les données sur le zooplancton sont relativement rares, portant sur la composition faunistique (RAHM, 1964), les variations saisonnières et nycthémérales d'abondance (REPELIN, *sous presse*) et la production secondaire (LEBORGNE et DUFOUR, 1979).

Les objectifs du présent travail sont d'analyser les variations spatio-temporelles des populations zooplanctoniques en relation avec les fluctuations des principaux facteurs écologiques (température, salinité, biomasse phytoplanctonique), afin de rechercher s'il existe des communautés types représentatives des trois principales zones différenciables en lagune : la zone est, où débouche le Comoé, la zone estuarienne proprement dite avec le canal de Vridi, et la zone ouest, stable, hypohaline et dans laquelle ne débouchent que des rivières à petits débits.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les trois zones précédentes, dans lesquelles ont été choisies cinq stations, présentent des caractéristiques très différentes (fig. 1). La zone est, avec la station de *Bingerville*, est directement influencée par la crue du Comoé et présente des salinités comprises entre 0 et 20 ‰ environ. La zone estuarienne proprement dite, avec *Bietri* et *Boulay*, proche du canal de Vridi, est davantage soumise à l'influence marine, avec des salinités atteignant 30 ‰. Ces deux stations sont très différentes, la première ayant un caractère eutrophe marqué et présentant une stratification périodique, avec une couche profonde anoxique productrice d'H_2S et une couche superficielle oxygénée dont l'épaisseur varie, notamment, en fonction des apports en eau douce. La zone ouest, avec *Mopoyem* et *Tiegba*, éloignée des influences marine et continentale, se caractérise par des salinités faibles et peu variables dans le temps et dans l'espace (1 à 5 ‰). La lagune est le siège d'importants déplacements des masses d'eaux à périodicité annuelle (crue du Comoé d'août à novembre) et journalière (marée et vents). Ces trois types de déplacements sont importants dans les zones est et estuarienne, mais les courants de vent prédominent dans les régions ouest. Ces déplacements, que nous désignerons parfois sous le terme « hydrodynamisme », n'ont pas été l'objet d'évaluations, de sorte que leur impact sur la structure et l'évolution des communautés n'a pu être apprécié avec précision.

Des prélèvements ont été réalisés régulièrement (tous les mois ou tous les 2 mois) dans chaque station au cours de deux cycles annuels, en 1981-82 et 1984-85. L'étude a porté essentiellement sur les baies de manière à se démarquer le plus possible des problèmes de déplacements horizontaux des masses d'eaux. Cependant, au cours de la deuxième période (1984-85) des prélèvements ont également été faits au même rythme dans les chenaux de Bingerville, Mopoyem et Tiegba, de manière à rechercher d'éventuelles différences chenal-baie.

Le *zooplancton* (organismes de taille > 64 µm) est récolté de nuit (20-22 h), ce qui améliore l'efficacité de collecte (SAINT-JEAN et PAGANO, *en prép.*). Les

prélèvements sont effectués par traction verticale fond-surface d'un filet cylindro-conique de 40 cm de diamètre d'ouverture et de 64 µm de vide de maille. Pour chaque station, 3 ou 4 prélèvements sont ainsi réalisés en différents points éloignés de 50 à 100 mètres, mélangés, et conservés par addition de formol tamponné. Le volume de l'échantillon résultant est estimé à partir de la longueur du trait et de la surface d'ouverture du filet. Les comptages sont effectués au laboratoire sur des sous-échantillons de taille variable suivant la densité des organismes.

La *biomasse phytoplanctonique et particulaire* (organismes et particules de taille < 64 µm) a été estimée par dosage de la chlorophylle *a* (Chla) et du phosphore particulaire (P_p). Les prélèvements sont effectués avec un tube en PVC de 4 m de long et de 4 cm de diamètre que l'on immerge verticalement. Ce procédé permet d'intégrer l'ensemble de la colonne d'eau habitée par le zooplancton. Dans chaque station deux prélèvements quotidiens sont effectués : juste avant le lever du soleil (5 h-5 h 30) et à la mi-journée (12 h-14 h). Pour chaque prélèvement 2 ou 3 tubes sont mélangés dans un seau, l'eau est ensuite tamisée (64 µm) et des volumes de filtrat de 100 à 1000 ml, selon la densité en particules, sont prélevés et passés sur filtre Gelman type AE ou Wathman type GF/C. La chlorophylle et les phaeopigments ont été dosés par fluorimétrie (méthode de Holm-Hansen *et al.*, 1965) ou par spectrophotométrie (méthode de Lorenzen, 1967). Le phosphore particulaire a été dosé par la méthode de Menzel et Corwin (1965).

La *température et la salinité* ont été estimées sur la colonne d'eau, soit par mesure directe au thermomètre à mercure et au réfractomètre dans l'eau prélevée au tube de 4 m, soit en intégrant les valeurs mesurées à la sonde YSI à différentes profondeurs.

Les données (nombre d'individus par m^3) ont été traitées par l'analyse en composantes principales après transformation logarithmique ($\log (x + 1)$). La diversité spécifique est définie par l'indice de Shannon, calculé à partir des effectifs des espèces et groupes identifiés dans le tableau I.

2. RÉSULTATS

2.1. Hydroclimat et biomasse phytoplanctonique

L'hydroclimat lagunaire se caractérise schématiquement par trois saisons : une *saison sèche* (décembre à avril) durant laquelle les apports d'eau douce sont réduits, l'influence marine prépondérante, la température et la salinité généralement maximales ; une *saison des pluies* (mai à juillet) au cours de laquelle on observe les minimums de température ; une *saison des crues* (août à novembre) au cours de laquelle on note, dans l'Est, des salinités nulles, et, dans l'ensemble de la lagune, une remontée des températures — cette saison, qui est marquée par la crue du Comoé, inclut également une « petite saison des pluies » (septembre-octobre). Par commodité, nous rassemblerons parfois les saisons des pluies et des crues sous le terme de *saison humide*. A noter également que les fleuves côtiers, la Mé et l'Agneby, ont deux crues qui épousent les deux saisons des pluies, mais leurs apports sont relativement peu importants, sauf localement dans des zones non concernées par le présent travail.

Dans l'ensemble les températures varient entre 26 et 31 °C environ, et les salinités entre 0 et 30 ‰. Des variations locales ou interannuelles de température peuvent intervenir, en relation avec l'harmattan, vent de nord-est qui souffle en début de saison sèche, et avec l'upwelling côtier, particulièrement intense en juillet-août et dont l'effet est naturellement plus sensible dans la zone estuarienne. Des variations comparables existent pour la salinité, probablement fonction de l'importance et de la localisation dans le temps des crues et des pluies.

Les températures et les salinités observées dans le présent travail sont reportées dans la figure 2, seuls les relevés d'une station par zone ayant été mentionnés. Dans le cadre des variations locales et interannuelles, on notera que, dans la zone ouest (Tiegba), les salinités sont plus fortes (± 2 à 3 ‰) en 1984-85 qu'en 1981-82.

L'évolution de la biomasse algale est illustrée dans la figure 3.

La station de Bingerville est relativement pauvre (entre 5 et 10 mg/m^3 de Chla), notamment en période de crue car la charge des eaux en particules minérales limite considérablement la pénétration de la lumière (disparition du disque de Secchi à 0,2 m).

Les deux baies d'estuaire sont très différentes. Boulay est pauvre en phytoplancton (entre 1 et 10 mg/m^3), avec des valeurs élevées en début de saison des pluies(mai-juin) ou au cours de la saison des crues, et des valeurs minimales en milieu de saison sèche, alors que l'influence marine prédomine (eaux côtières oligotrophes). En revanche, la baie de Bietri est riche (10 à 90 mg/m^3). Le caractère eutrophe voire localement distrophe de cette baie est plus marqué en 1984-85 (30 à 90 mg/m^3) qu'en 1981-82 (10 à 40 mg/m^3). Les variations y sont en outre très fortes, résultant de cette eutrophie, de l'instabilité hydrologique, et des fluctuations probables du volume et de la nature des effluents qui s'y déversent. Il est possible que ces fluctuations masquent un éventuel cycle saisonnier.

Les deux baies de l'Ouest sont relativement pauvres (5 à 15 mg/m^3) et présentent des variations faibles en 1981-82. En 1984-85, les teneurs en chlorophylle ont augmenté à Mopoyem (15 à 45 mg/m^3), et

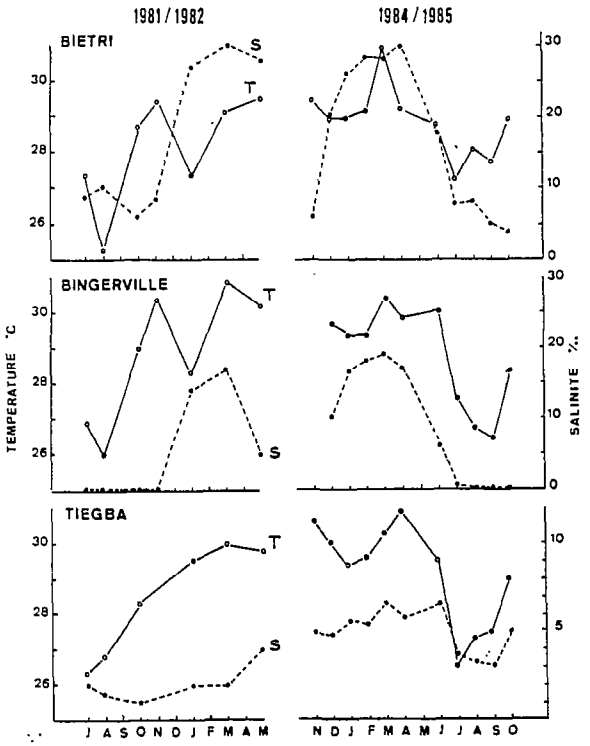


FIG. 2. — Variations de la température et de la salinité dans les baies de Bietri, Bingerville et Tiegba. *Temperature and salinity variations in the Bietri Bingerville and Tiegba Bays.*

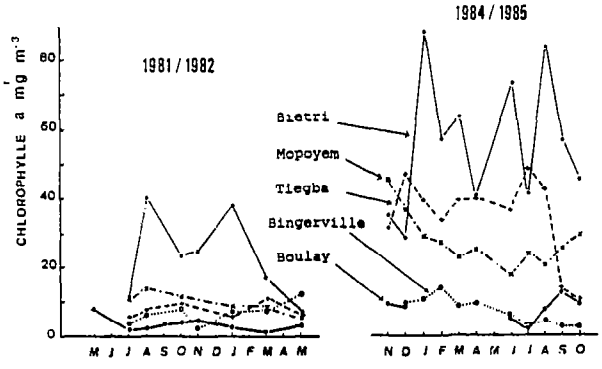


FIG. 3. — Variations de la teneur en chlorophylle a dans les baies de Bietri, Bingerville, Boulay, Tiegba et Mopoyem. *Chlorophylle a variations in the Bietri, Bingerville Boulay Tiegba and Mopoyem Bays.*

surtout à Tiegba (valeurs la plupart du temps voisines de 40 mg/m³). De plus, les variations saisonnières sont plus accusées et s'opposent dans les deux stations.

L'analyse en composantes principales pour l'ensemble des stations des cinq descripteurs écologiques (température, salinité, chlorophylle, phaeopigments, phosphore particulaire) fournit une visualisation synthétique de l'information en résumant sur le premier plan 76,2 % de la variance (fig. 4). La zonation établie permet de dégager deux influences majeures : *a)* celle de la richesse en phytoplancton, qui apparaît nettement sur l'axe 1 où les observations s'ordonnent selon un gradient de biomasse ; *b)* celle de la salinité, qui apparaît sur l'axe 2 et définit une différenciation des observations basée à la fois sur la variabilité saisonnière et sur l'éloignement par rapport au canal de Vridi.

Sur le plan 1-2, on remarque l'opposition des observations de Bietri et de Tiegba en 1984-85 (richesse maximale), du reste des observations. Les quatre points situés à l'extrémité de l'axe 1 correspondent aux valeurs les plus élevées (moyenne de 70 mg Chla/m³).

Les observarions s'ordonnent en trois groupes (délimités sur la figure) selon un gradient de biomasse décroissant : 1) Bietri 84/85 (valeurs maximales 70 mg/m³), 2) Tiegba 84/85 (sauf septembre et octobre) + Bietri 84/85 (valeurs minimales) + Bietri 81/82 (majorité des observations), 3) autres observations. Notons que tous les points de Boulay sont situés à l'extrême gauche du nuage.

D'une manière générale, la période 84/85 a été beaucoup plus riche que la période précédente, en particulier dans la baie de Bietri et dans les baies de l'Ouest.

Les observations de Boulay, Bietri et Bingerville se répartissent sur l'ensemble de l'axe 2 : leur variabilité saisonnière apparaît plus marquée (proximité des influences continentale et marine). L'opposition saison sèche/saison humide (pluies + crues) est vraie pour les deux périodes d'étude. Les observations réalisées à Tiegba et à Mopoyem sont plutôt concentrées dans la partie du plan caractérisée par des faibles salinités, et cela en toutes saisons. On retrouve aussi à ce niveau les observations de Boulay, Bietri et Bingerville en saison humide.

Dans l'analyse séparée des observations de Tiegba et de Mopoyem (fig. 5), on retrouve l'essentiel de la situation qui prévaut sur l'ensemble de la lagune, à savoir une répartition des observations selon la richesse en phytoplancton et la salinité. Le plan 1-2, qui résume 78,5 % de l'information, illustre bien l'évolution spatio-temporelle matérialisée par la flèche, de laquelle résulte la séparation des observations en trois groupes selon un gradient de biomasse. Il apparaît une nette évolution interannuelle, avec augmentation de la salinité et de la biomasse en 84/85. Les variations saisonnières s'inscrivent globalement dans cette tendance, les valeurs les plus élevées étant notées en saison sèche. Elles sont particulièrement nettes à Tiegba en 84/85 où l'on

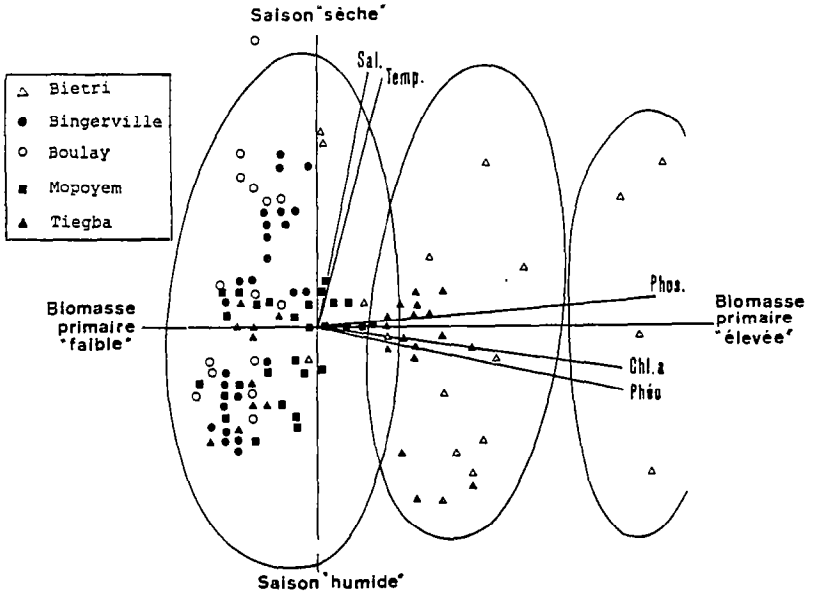


FIG. 4. — Analyse en composantes principales des données d'hydrologie et de biomasse algale pour l'ensemble des stations (baies et chenaux). Projections sur le plan (1.2) des variables (CHLA = chlorophylle a, phéo = phaeophitine, phos = phosphore particulaire) et des observations réalisées en 1981-82 et 1984-85. *Principal components-analysis for the hydrology and algal biomass data in all the stations (bays and channels). Projection on the plane (1-2) of the variables (chla = chlorophylle a; phéo = pheophitine; phos = particulate phosphorus) and of the observations made in 1981-82 and 1984-85.*

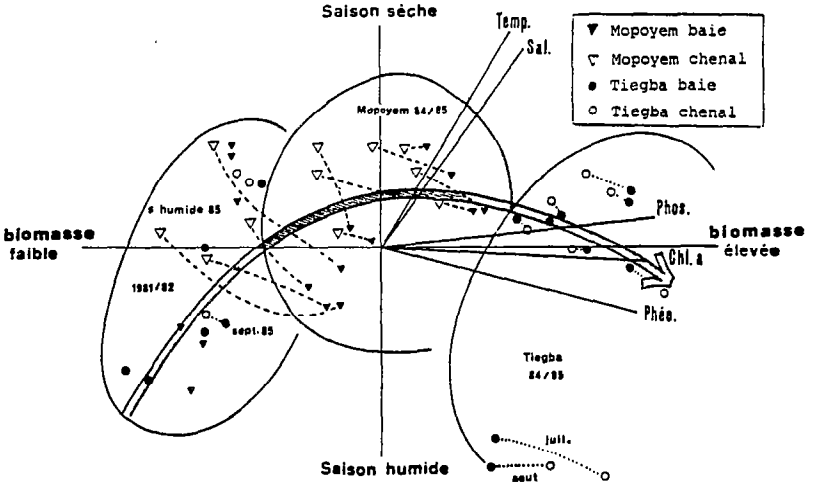


FIG. 5. — Analyse en composantes principales des données d'hydrologie et de biomasse algale pour les stations de l'Ouest (baies et chenaux). Projection sur le plan (1.2) des variables (chla, phéo, phos) et des observations. En 1981-82 il n'y a pas eu d'observation dans les chenaux. *Principal components analysis for the hydrology and algal biomass data in the western stations (bays and channels). Projection on the plane (1-2) of the variables (chla, phéo, phos) and the observations. In 1981-82 no observations were made in the channels.*

TABLEAU I

Liste des taxons et des symboles correspondants utilisés pour l'analyse des données
List of the taxa and corresponding symbols used in the data processing

Ensemble de la lagune		Zone sous influence marine		Zone sous influence continentale	
Nauplii diverses	AN	Nauplii diverses	AN	Nauplii diverses	AN
Acartia clausi :		Paracalanus	PA	Mesocyclops	CY
nauplii	NA	Temora	TE	Moina	MO
cop I à V	CI à C5	Autres calanides	CA	Diaphanosoma	DI
mâles	♂	Oncaea	CY	Autres cladoceres	CL
femelles	♀	Corycaeus	CY	Ostracodes	OS
Ad + cop	AC	Penilia	PE		
Pseudodiaptomus :		Evadne	EV		
nauplii	NP	Mecuses	ME		
Ad + cop	PS	Chaetognathes	CH		
Oithona:		Appendiculaires	AP		
nauplii	NC	Doliolides et salpes	DO		
Ad + cop	CI	Tintinnides	TI		
Autres cyclopides	CY	.. de polychètes	PO		
Harpacticoides	HA	Lucifer	LU		
Mysidacés	MY				
Isopodes	IS				
Amphipodes	AM				
Rotifères	RO				
Larves Zoé	LZ				
Larves de crustacés	CR				
Larves de lamellibranches	LL				
.. de gastéropodes	LG				
.. de poissons	LP				
Oeufs de poissons	OP				

observe en outre un décalage entre la baisse de salinité après la saison sèche et celle de la biomasse, laquelle ne se produit qu'en septembre. Cet appauvrissement est tel qu'il y a retour aux conditions de 81/82. Par contraste l'évolution est moins marquée à Mopoyem, notamment dans la baie, cette station apparaissant ainsi plus stable.

D'une façon générale les différences chenal-baie se manifestent par des salinités plus élevées et des biomasses plus faibles dans les chenaux. Elles sont plus importantes à Mopoyem (distance entre les points supérieure) sans doute en raison de la plus grande proximité des influences marines et du caractère plus isolé de cette baie.

L'analyse séparée des stations de Boulay, Bietri et Bingerville n'apporte pas d'information supplémentaire par rapport à l'analyse globale.

2.2. Le zooplancton

Le tableau I présente la liste des espèces ou groupes observés au moins une fois au cours des deux périodes d'étude. Un premier examen des données permet d'effectuer un groupement par affinités écologiques. Quelques espèces se retrouvent sur l'ensemble de la lagune avec des effectifs plus (*Acartia clausi*, *Pseudodiaptomus hessei*, *Oithona brevicornis* et rotifères) ou moins (larves diverses) importants. Outre ces formes à vaste répartition, on distingue essentiellement deux ensembles inféodés à des conditions particulières : des formes « d'eau douce » que l'on trouve à Bingerville *(Moina* (cf) *micrura*, *Diaphanosoma* (cf) *excisum*, *Mesocyclops ogunnus)* (1), et des formes « marines », rencontrées surtout à Boulay et Bietri *(Paracalanus*, *Temora*,...*)*. Nombre

(1) Les déterminations des copépodes sont dues à D. BINET et B. DUMONT.

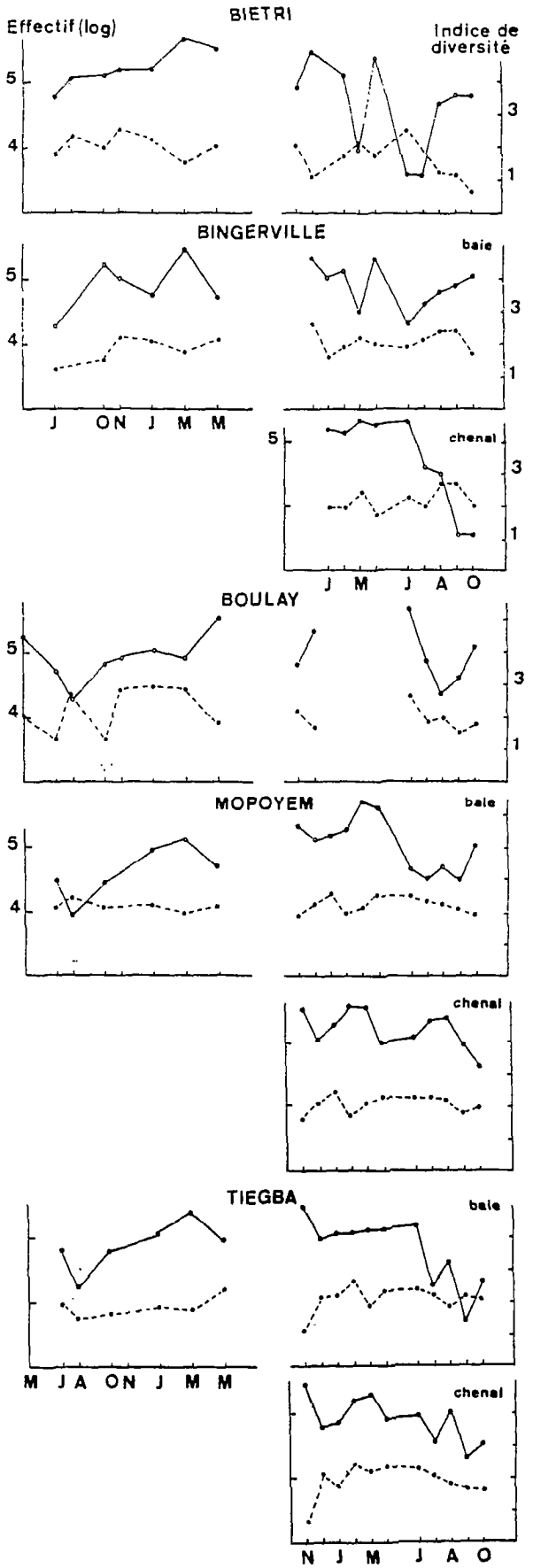


FIG. 6. — Variations des effectifs (traits pleins) et des indices de diversité (traits discontinus) dans les 5 stations étudiées en 1981-82 (à gauche) et en 1984-85 (à droite). *Variations of density (solid lines) and diversity index (dashed lines) in the five stations studied in 1981-82 (left) and 1984-85 (right).*

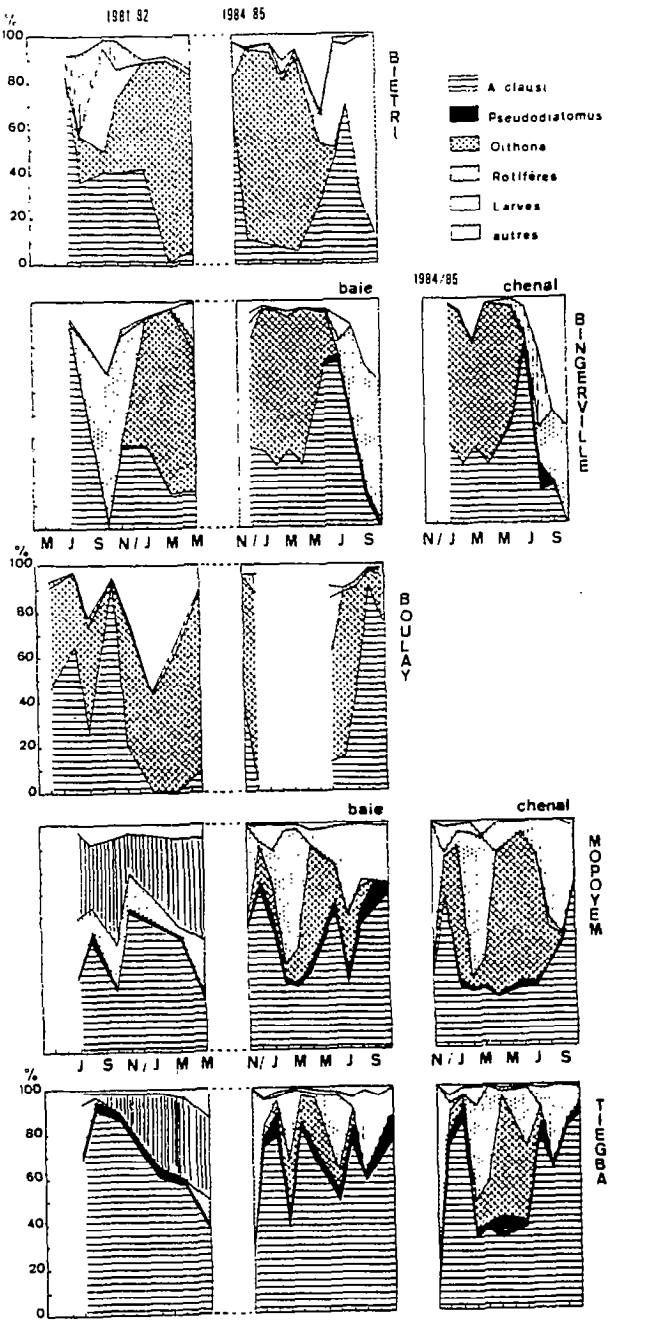


FIG. 7. — Variations des pourcentages des principaux taxons en 1981-82 et 1984-85. *Time-variations of the percentage of the main taxa in 1981-82 and 1984-85.*

de ces formes n'ont pas été identifiées, et nous avons réuni certaines d'entre elles en divers groupes (autres cyclopides, autres cladocères, autres nauplii, harpacticoïdes, et autres calanides marins) lors de la conduite des analyses statistiques.

Variations d'abondance et de diversité

Les variations de l'abondance (nombre total d'individus) et de la diversité spécifique du peuplement au cours des deux périodes d'étude reflètent l'hétérogénéité spatio-temporelle du milieu (fig. 6).

Aucune tendance bien nette n'est décelable à l'échelle de la lagune. Il semble que l'on observe généralement des effectifs élevés en saison sèche et des effectifs plus faibles de juin à août. Cela est particulièrement vrai dans l'Ouest, où l'amplitude des variations est relativement forte, plus forte dans les baies que dans les chenaux en 1984-85. Cependant, l'inverse se produit à Bingerville où le minimum a lieu en période de crue dans le chenal ; à Boulay, les maximums semblent plutôt avoir lieu lors de la transition saison sèche-saison des pluies et les minimums s'observent vers août.

La diversité varie relativement peu, les valeurs maximales, de l'ordre de 3, étant observées en saison sèche à Boulay. Précisons que l'indice est sous-estimé, notamment dans les peuplements à dominante marine, car nombre d'espèces ont été regroupées.

Trois groupes représentent l'essentiel des effectifs : *Acartia*, *Oithona* et les rotifères (fig. 7). Dans l'Ouest, on peut y ajouter un quatrième groupe constitué par des larves de lamellibranches.

A Bingerville en saison sèche, *Acartia* et *Oithona* cohabitent en effectifs comparables, avec toutefois une légère dominance d'*Oithona*. En saison des pluies, cette espèce disparait progressivement, remplacée au début par *Acartia*, puis par les rotifères, auxquels s'ajoutent *Pseudodiaptomus* et des espèces d'eau douce, qui se développent bien avec l'arrivée des eaux de crue du Comoé. Cette succession s'observe au cours des deux cycles annuels. Dans le chenal, la chute du nombre d'*Acartia* est à la fois plus précoce, plus accentuée, et les effectifs plus faibles ; les rotifères y sont relativement moins importants que les crustacés. C'est sans doute la conséquence d'une influence plus marquée de la crue.

Dans les deux stations estuariennes, on observe partiellement la même succession, *Oithona* dominant au cœur de la saison sèche et *Acartia* à partir de la saison des pluies. Cependant ces deux stations diffèrent. A Boulay, les rotifères sont quasiment absents et *Acartia* disparaît presque complètement au profit de formes marines. A Bietri, les rotifères se développent bien pendant la saison des crues (notamment en 1984-85), *Acartia* reste bien implanté toute l'année, et on n'observe pas, tout au moins dans la station étudiée, l'installation d'une faune « marine » diversifiée et abondante.

Dans l'Ouest, *Acartia* domine pratiquement tout au long de l'année, secondé essentiellement par des larves de lamellibranches et des rotifères en 81/82, et par *Oithona* en 84/85. L'abondance d'*Oithona* en 1984-85, particulièrement nette dans les chenaux, au cours de la saison sèche, peut être reliée à l'augmentation de 2-3 ‰ de la salinité entre 1981-82 et 1984-85.

2.2. Identification et répartition spatio-temporelle des communautés. Ensemble des stations

Un tableau de 42 taxons a été soumis à l'analyse en composantes principales (tabl. I).

Le plan 1-2 de l'analyse retire 47 % de l'information totale (dont 25 % pour la première composante), et résume assez bien la combinaison spatio-temporelle de la structure étudiée (fig. 8). L'axe 1 reflète la répartition spatiale des taxons et leur regroupement en ensembles évoluant, d'une part, dans une zone instable hydrologiquement (essentiellement Boulay et Bingerville), et, d'autre part, dans une zone de plus grande stabilité (les baies de Tiegba et de Mopoyem) : c'est plutôt un axe de répartition spatiale. L'axe 2 montre l'évolution saisonnière et oppose les communautés proliférant en saison sèche à celles évoluant en saison des pluies et des crues : c'est un axe de répartition temporelle.

A l'instar des sites étudiés, les communautés présentent des spécificités tranchées. C'est ainsi que l'on retrouve en des périodes et en des lieux différents, trois communautés bien distinctes, dites *lagunaire*, *continentale*, et *marine*.

La communauté lagunaire est constamment présente dans les baies et chenaux de Tiegba et de Mopoyem. *Acartia clausi* (tous stades de développement) y domine largement. A cette espèce sont associées *Pseudodiaptomus*, les rotifères, les mysidacés et les larves de lamellibranches. Les observations effectuées dans cette région sont groupées dans un même ensemble, situé à gauche de l'axe 1. Cette communauté, évoluant en eau peu salée, en particulier durant la période 81/82, se distingue des autres par l'absence d'espèces marines et d'espèces d'eau douce.

La communauté continentale, dominée par les cladocères *Moina*, *Diaphanosoma* et *Bosmina* et par divers cyclopides, se rencontre en saison des crues dans la région de Bingerville. Dans cette région on observe un zooplancton lagunaire au cours de la saison des pluies et en période de transition (saison des crues → saison sèche, saison sèche → saison des pluies). En saison sèche, l'influence marine se fait

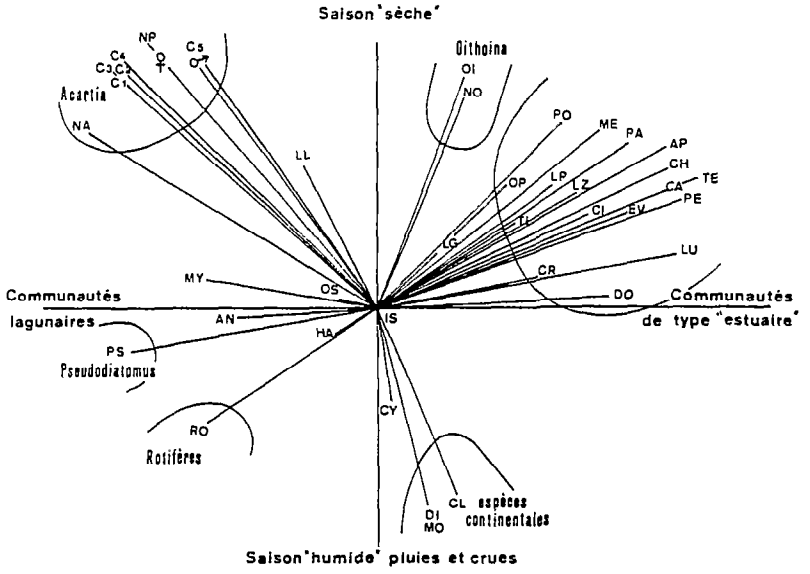


FIG. 8. — Analyse en composantes principales, des effectifs zooplanctoniques de l'ensemble des stations en 1981-82 et 84-85. Projection le plan (1.2) des variables (taxons). Pour l'explication des symboles, voir tableau I. *Principal components analysis for zooplankton (numbers by m³) in all the stations in 1981-82 and 84-85. Projection on the plane (1-2) of the variables (taxa). For the symbols refer to tabl. I.*

sentir, et le zooplancton est dominé par *Acartia* et *Oithona*. A ces deux espèces sont associées des formes appartenant à la communauté marine proprement dite.

La communauté marine de site non urbanisé se caractérise par l'abondance de formes plus inféodées au milieu marin telles que *Temora*, *Paracalanus*, divers autres calanides marins, *Penilia*, *Evadne*, *Lucifer*, des chaetognathes, des dolioles, des méduses, des cirripèdes, des appendiculaires, des tintinides et des larves de nombreux organismes (polychètes, gastéropodes et poissons). Cette communauté se rencontre à Boulay au cours de la saison sèche. Au cœur de cette saison *Acartia* est pratiquement absent, mais il peut proliférer dès les premières pluies et cohabiter avec les espèces précédentes. C'est du moins ce qui a été observé en mai 1981, où les premières pluies ont coïncidé avec d'importants développements phytoplanctoniques, alors que la salinité restait assez élevée. Enfin, il faut remarquer que les espèces d'eau douce ne sont jamais rencontrées au sein des communautés évoluant dans cette baie.

En site urbanisé sous influence marine (Bietri), le zooplancton est dominé essentiellement par *Acartia* et *Oithona*. On peut différencier deux situations particulières. En saison sèche, les communautés se rapprochent de celles observées à Boulay, *Acartia* et *Oithona* étant accompagnées par des peuplements marins. En saison humide, il faut distinguer les années 84/85, où la pauvreté des communautés est amplifiée par un effet saisonnier, des années 81-82, où l'on se rapproche plutôt d'un zooplancton lagunaire, avec *Acartia* et *Oithona*. La période 84/85 est caractérisée, à partir de février-mars, par une diminution des effectifs de ces deux espèces et par une augmentation simultanée de la population de rotifères (fig. 7).

STATIONS DE L'OUEST (TIEGBA ET MOPOYEM)

Du tableau général, seuls 23 taxons ont été retenus.

Les deux premières composantes retirent 46,2 % de l'information (respectivement 34,4 et 11,8 %) (fig. 9). L'axe 1 est défini par l'abondance, et, sur l'axe 2, il y a opposition entre une influence marine atténuée (avec présence d'*Oithona*) et des conditions plus lagunaires, avec, surtout, l'absence d'*Oithona*, et la présence d'autres cyclopides. Le premier plan reflète donc l'évolution combinée entre un caractère lagunaire (et des peuplements aux faibles effectifs), plutôt affirmé en 1981/82, et un caractère « marin » avec des effectifs plus élevés, au cours de la période 1984/85.

Dans cette région, on peut donc distinguer deux communautés prépondérantes : *a)* une communauté lagunaire dominée par *Acartia*, *Pseudodiaptomus* et des cyclopides, qui se caractérise également par la rareté d'*Oithona* et que l'on rencontre dans les baies de Tiegba et Mopoyem en 81/82 ; *b)* une communauté

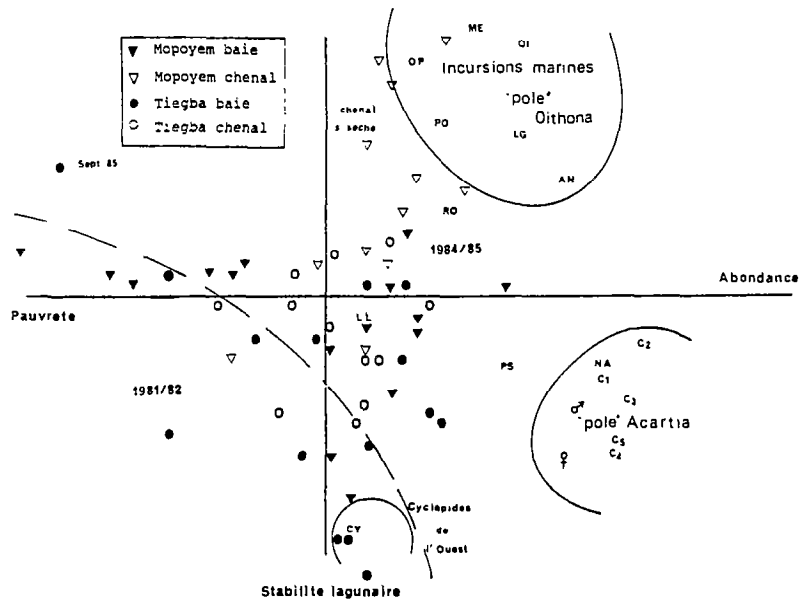


FIG. 9. — Analyse en composantes principales des effectifs zooplanctoniques des stations de l'Ouest en 1981-82 et 84-85. Projection sur le plan (1.2) des taxons et des observations. *Principal component analysis for zooplankton in the western stations in 1981-82 and 84-85. Projection on the plane (1-2) of both taxa and observations.*

présentant les signes d'une influence marine, avec prédominance du cyclopide *Oithona*, auquel s'associent des méduses, des œufs et larves de poissons, des larves de polychètes et de gastéropodes, ainsi que divers nauplii ; on rencontre cette communauté à Mopoyem, surtout dans le chenal (plus grande proximité du canal de Vridi et isolement plus marqué de la baie).

On trouve des communautés intermédiaires, caractérisées par leur richesse en *Acartia* et par une certaine abondance d'*Oithona* et de *Pseudodiaptomus*, dans les deux baies en 84/85 et dans le chenal de Tiegba.

Les rotifères, qui ne jouent pas un grand rôle dans la définition des communautés (voir figure), sont dominés par *Brachionus plicatilis*.

Les différences entre les baies et les chevaux sont bien marquées à Mopoyem en saison sèche avec un zooplancton plus marin dans le chenal. Dans les autres cas les différences sont moins nettes et se font plutôt en fonction de l'abondance, avec des communautés de type intermédiaire. On notera l'isolement du point de septembre 85 dans la baie de Tiegba, qui traduit une baisse importante des effectifs à cette époque, que l'on peut mettre en relation avec la diminution de la biomasse algale déjà évoquée (fig. 5 et p. 26).

En ce qui concerne les différences interannuelles (baies seulement), on peut remarquer que la période 81/82 a été plus pauvre (surtout à Mopoyem) et caractérisée par des peuplements plus lagunaires (surtout à Tiegba), que la période 84/85. Au cours de cette dernière période la richesse des communautés était comparable dans les deux baies.

STATIONS DE BOULAY, BIETRI ET BINGERVILLE

Du tableau général, seuls 33 taxons ont été analysés.

Le premier plan résume 51,8 % de l'information (respectivement 29,7 et 22,1 % pour les deux premières composantes) (fig. 10). On retrouve sur ce plan l'opposition entre les communautés d'eau douce (influence du Comoé) et marines (influence du canal de Vridi). L'influence du fleuve en saison des crues est manifeste sur le premier axe, et les prélèvements se distribuent selon l'évolution saisonnière observée à Bingerville et matérialisée par la flèche. Les communautés de Bietri et Bingerville en saison sèche et de Boulay en saison humide sont voisines, se caractérisant par un zooplancton abondant dominé par *Oithona* et *Acartia*. Ce type de communauté se retrouve à Bietri en saison des crues 1981/82. Par contre, lors des crues 84/85 le peuplement a évolué vers le type de communauté rencontré à Bingerville en saison des pluies (dominance des rotifères). Sur le second axe, on remarque l'opposition entre les peuplements marins de Boulay en saison sèche et le reste des observations.

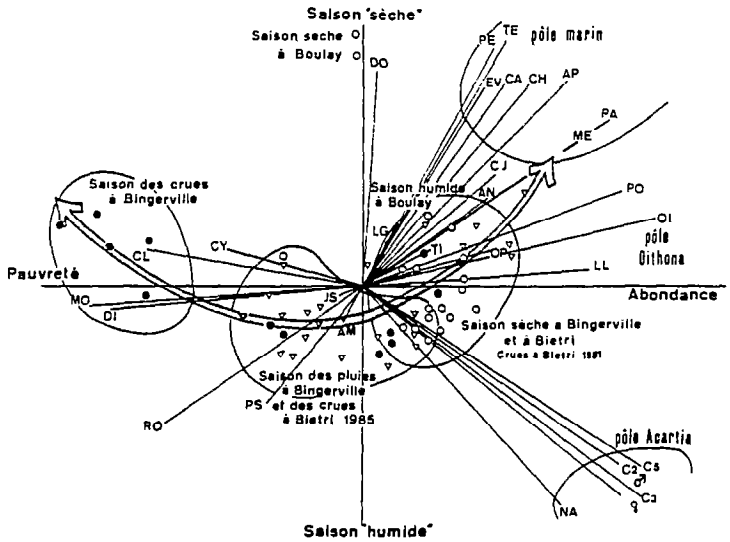


FIG. 10. — Analyses en composantes principales des effectifs zooplanctoniques des stations de l'Est en 1981-82 et 84-85. Projections sur le plan (1.2) des taxons et des observations réalisées dans les baies de Bietri, Boulay et Bingerville (chenal et baie) en saison sèche, des pluies, et des crues. *Principal components analysis for zooplankton in the eastern stations (Bietri, Boulay, Bingerville) in 1981-82 and 84-85. Projection on the plane (1-2) of both taxa and observations.*

Les baies de Bietri et de Boulay qui présentent des conditions hydrologiques assez proches, mais diffèrent par leur degré d'eutrophisation et l'évolution de leur communauté respective, sont l'objet d'une analyse complémentaire.

STATIONS DE BIETRI ET BOULAY

37 taxons ont été pris en considération dans l'analyse.

Sur le premier plan (première composante : 32,2 %, deuxième composante : 11,6 %), on remarque une double opposition, saisonnière et quantitative (fig. 11).

L'évolution saisonnière matérialisée par la flèche est relativement parallèle dans les deux baies, les effectifs étant dans l'ensemble plus élevés à Bietri. Elle se caractérise par une augmentation de la richesse et par une accentuation du caractère marin en saison sèche. A Boulay, au plus fort de l'influence marine, *Acartia* disparaît presque totalement et l'effectif total diminue, alors qu'à Bietri à la même époque, les effectifs sont maximums et le peuplement reste dominé par *Acartia* et *Oithona*. A Bietri en saison des crues il y a diminution des effectifs et évolution vers le pôle rotifère. Dans cette station on retrouve en outre la différence interannuelle déjà signalée : un appauvrissement en 84/85, déjà sensible en saison sèche, plus fort en saison des pluies, et maximum en saison des crues, où l'on s'éloigne nettement des pôles *Oithona* et *Acartia* (voir figure).

3. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Schéma général d'évolution spatio-temporelle des communautés

Comme cela est schématisé dans la figure 12 qui synthétise les analyses précédentes, l'évolution spatio-temporelle des communautés est fonction de la variation combinée de la salinité et du degré d'eutrophie.

Il existe ainsi une situation centrale dite *lagunaire*, caractérisée par des salinités moyennes (4 à 15 ‰), une forte biomasse phytoplanctonique (10 à 50 mg Chla/m³) et des populations zooplanctoniques abondantes mais peu diversifiées et dominées par *Acartia*, *Pseudodiaptomus*, des larves de mollusques et des mysidacés. Cette situation est pratiquement permanente dans la partie ouest de la lagune (Tiegba, Mopoyem), relativement stable sur le plan hydrologique. Par contre elle n'apparaît que saisonnièrement dans la région estuarienne plus instable : en saison humide lorsqu'on se rapproche du canal de Vridi (Boulay, Bietri) et en saison sèche lorsqu'on s'éloigne de ce canal et qu'on se rapproche du Comoé (Bingerville). Dans cette région les différences sont donc plus marquées et les communautés peuvent évoluer dans le temps et dans l'espace entre deux situations extrêmes (marine et continentale), qui encadrent des situations intermédiaires, dont la situation lagunaire (voir figure).

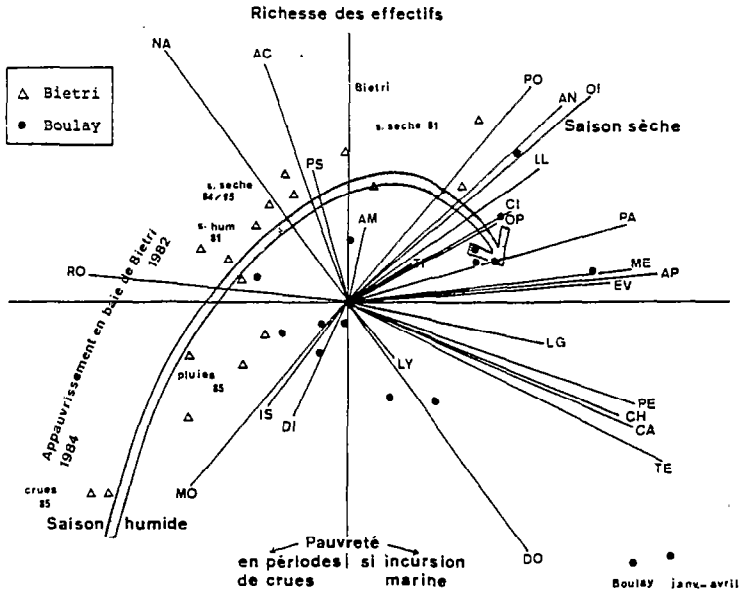


FIG. 11. — Analyse en composantes principales des effectifs zooplanctoniques des 2 stations « d'estuaire » en 1981-82 et 84-85. Projections sur le plan (1,2) des taxons et des observations réalisées dans les baies de Bietri et Boulay. *Principal components analysis for zooplankton in the estuary stations (Bietri and Boulay) (1981-82 and 84-85). Projection on the plane (1-2) of both taxa and stations.*

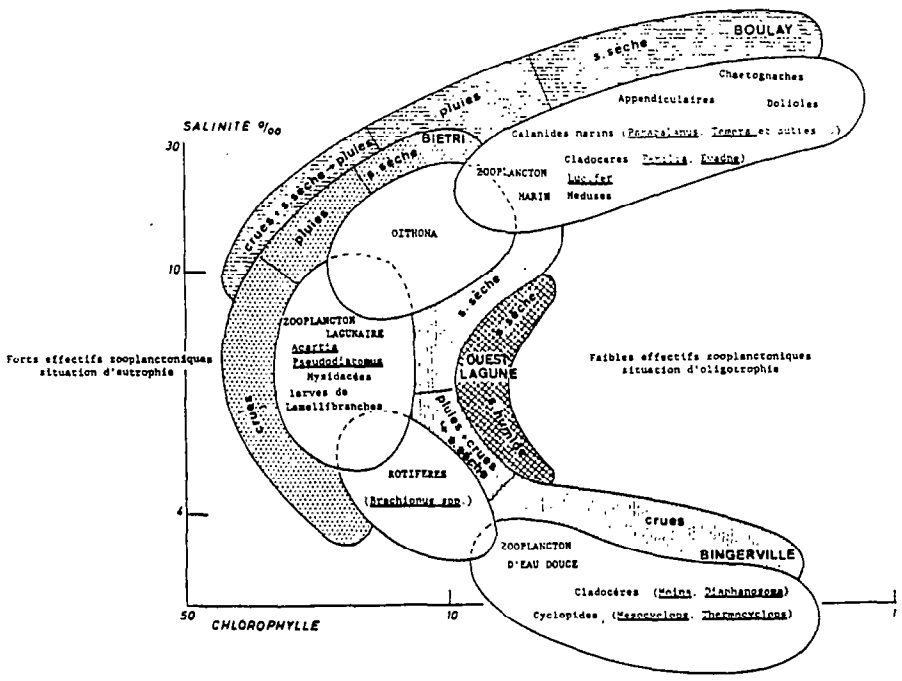


FIG. 12. — Représentation schématique de l'évolution spatiotemporelle des communautés zooplanctoniques. Les ordres de grandeur des variations de la concentration en chlorophylle *a* et de la salinité sont représentés à titre indicatif. *Schematic evolution in time and space of the zooplankton communities. The order of magnitude of the variations of chlorophylle and salinity are mentionned as an indication.*

La situation *marine* est caractérisée par une salinité élevée (30 ‰), une faible biomasse algale (< 5 mg Chla/m³) et un zooplancton diversifié, peu abondant et dominé par des formes marines. Ce faciès est lié à la prédominance des eaux marines oligotrophes au cours de la grande saison sèche (février à mai), c'est-à-dire en dehors des périodes d'upwelling côtier (Durand et Skubich, 1982). Les genres et groupes dominants (*Penilia*, *Evadné*, *Paracalanus*, *Temora*, chaetognathes, appendiculaires, dolioles, salpes, méduses, *Lucifer*...) sont également bien représentés dans le zooplancton marin côtier étudié par Binet (1977 et 1978).

La situation *continentale* est caractérisée par une salinité presque nulle, une faible biomasse algale (< 5 mg Chla/m³) et un zooplancton moins diversifié et abondant. Elle est en relation avec l'arrivée massive des eaux de crue du Comoé, très turbides et très pauvres en phytoplancton. Le zooplancton est dominé par *Mesocyclops*, *Moina*, *Diaphanosoma*, *Bosmina*, qui sont également bien représentés dans les eaux continentales de Côte d'Ivoire (lac de retenue d'Ayamé — Yte *et al.*, 1983) ou d'autres régions tropicales (lacs d'Amazonie centrale : Hardy, 1980 ; lac George : Burgis *et al.*, 1973 ; lac Tchad : Gras et Saint-Jean, 1976 ; lac Malawi : Twombly, 1983, etc.

L'étape transitoire entre les communautés marine et lagunaire est caractérisée par l'important développement d'*Oithona*. Ainsi l'installation de ce genre dans les régions de l'Ouest en 1984-85 correspond-elle à une influence marine plus forte qu'en 1981-82. L'étape transitoire entre les communautés lagunaire et continentale est caractérisée par la prolifération de rotifères, essentiellement du genre *Brachionus* (surtout *B. plicatilis*) et secondairement des genres *Filinia*, *Keratella*, *Hexarthra* et *Asplanchna*. Ces genres ont été également signalés aussi bien dans des eaux continentales (lac Ayamé — Yte *et al.*, *ibid.*, etc.) que dans les eaux saumâtres (étangs de pisciculture de Layo : Legendre *et al.*, *sous presse*) de Côte d'Ivoire.

Les différences entre les chenaux et les baies sont naturellement fonction du degré d'isolement des baies (ou de l'éloignement des stations baie et chenal), mais l'éloignement par rapport au canal de Vridi et au Comoé joue également. Ainsi en saison sèche, le peuplement du chenal de Mopoyem présente-t-il un caractère plus marin que celui de Tiegba (relative oligotrophie, abondance d'*Oithona*, présence d'espèces marines) : les différences chenal-baie sont faibles à Tiegba et plus fortes à Mopoyem. De même, à Bingerville, l'effet de la crue du Comoé est plus marqué dans le chenal, et, inversement, en saison sèche, le caractère du peuplement est plus marin dans le chenal que dans la baie. Dans l'ensemble les différences observées restent relativement faibles, mais il est possible qu'elles s'accentuent vers le fond des baies.

L'effet de la pollution sur les communautés a été étudié en zone sous influence marine par la comparaison des stations de Boulay et de Bietri. A Bietri le déversement de nombreux effluents domestiques et industriels se traduit par une augmentation, classique, du niveau d'eutrophie, lequel se traduit par une évolution des communautés vers le type lagunaire. En 1984,85 l'eutrophisation plus marquée est peut-être due à l'augmentation de la charge polluante constatée depuis 1983 par suite de la mise en service d'un nouveau collecteur d'eaux usées domestiques. Cette eutrophisation va de pair avec une baisse importante des effectifs, surtout chez les copépodes, baisse sensible en saison sèche 1985 et qui s'accentue en saison humide. La communauté est alors dominée par les formes de petite taille à cycle plus court (rotifères).

Action des facteurs écologiques

Nous avons vu que les principaux facteurs influant sur la composition des communautés zooplanctoniques sont la salinité et la biomasse phytoplanctonique.

L'influence de la salinité sur la répartition des espèces est bien connue (Jeffries, 1967), et, de façon générale, les espèces estuariennes ou lagunaires sont euryhalines. Dans le cas présent, *Acartia* occupe une plage très large de salinité, puisqu'il est abondant entre 0 et 30 ‰ ; *Oithona* est plus halophile (5 à 30 ‰) et *Pseudodiaplomus* mieux adapté aux basses salinités (0 à 18 ‰).

Le rôle de la nourriture sur la répartition du zooplancton est également bien étudié. La colonisation des milieux très eutrophes par certaines espèces, en particulier du genre *Acartia* est un phénomène souvent observé — citons le golfe d'Athènes par *A. clausi* et l'étang de Berre par *Acartia tonsa*. Elle serait en relation avec l'aptitude de ces espèces à utiliser des ressources trophiques variées en quantité importante et avec un rendement de production élevé (Moraitou-Apostolopoulou, 1974 ; Moraitou Apostolopoulou et Verriopoulos, 1978 ; Gaudy, 1984). Selon nos propres observations, *A. clausi* vérifierait cette hypothèse en lagune Ebrié (Caumette *et al.*, 1983 ; Pagano et Saint-Jean, 1985 ; Saint-Jean et Pagano, 1984).

La température ne semble pas jouer un rôle très important dans la répartition spatio-temporelle des espèces et donc dans la structure des communautés. Elle influerait sur l'abondance, comme le suggère le fait que les effectifs les plus élevés s'observent en saison chaude (février-avril), si l'on excepte la zone de Boulay qui est à ce moment-là occupée par des

eaux marines oligotrophes. Chez *Acartia*, elle n'influerait pas de façon significative sur la production d'œufs mais sur la vitesse de développement (SAINT-JEAN et PAGANO, 1984).

L'oxygène dissous n'a probablement pas un rôle très important dans la plus grande partie de la lagune, qui est en effet bien oxygénée, avec 4,2 à 7.7 mg O_2/l en zone estuarienne et 6,0 à 7.8 mg dans l'Ouest (données personnelles récoltées en 1981-82). Il pourrait jouer un rôle sélectif dans la plus grande partie de la zone urbaine et plus généralement dans les régions où existe une couche profonde anoxique (productrice d'H_2S en zone urbaine), régions qui occupent une superficie non négligeable en lagune (DUFOUR et SLEPOUKHA, 1975 ; CAUMETTE *et al.*, 1983). VARGO et SASTRY (1977) ont en effet noté que des différences existaient entre espèces au niveau de la tolérance aux faibles teneurs en O_2 et à la présence de H_2S dans l'estuaire de Pettaquamscutt (USA). A l'image de ce qu'observe COETZEE (1981) dans le lac de Swartulei (Afrique du Sud), il pourrait y avoir, dans le sens vertical, coexistence de deux communautés, l'une préférant les conditions nettement aérobies et l'autre ayant une affinité pour les eaux peu oxygénées et riches en H_2S. Quoi qu'il en soit, ces conditions très particulières et la richesse en phytoplancton favorisant le développement d'*Acartia*, expliqueraient la prolifération de certaines espèces (les polychètes), et la faible diversité observée à Bietri en période de stratification.

Les facteurs relatifs aux interrelations entre organismes (compétition alimentaire, relations proies-prédateurs, capacité d'accroissement en nombre, etc.), n'ont pas été pris en compte. Il est probable que ces facteurs interviennent dans les différences chenal-baie, ou, de façon générale et dans le cadre de notre analyse, pour accroître la variabilité résiduelle.

En conclusion, il ressort de notre étude que l'évolution vers les écosystèmes de transition (lagunaire), va dans le sens d'une augmentation du degré d'eutrophie, accompagnée d'une diminution de la diversité spécifique du zooplancton et d'un accroissement de son abondance. Cette évolution, qui semble être une caractéristique des zones d'interface, a déjà été observée dans différentes régions du globe : Méditerranée nord occidentale (GAUDY, 1984), Floride (ROMAN *et al.*, 1982), etc.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Mme BONIN pour le soin avec lequel elle a exécuté les figures.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 20 mai 1987

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BINET (D.), 1977. — Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 15 (2) : 89-109.

BINET (D.), 1978. — Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 16 (1) : 19-61.

BURGIS (M. J.), DARLINGTON (J. P. E. C.), DUNN (I. G.), GANF (G. G.), GWAHABA (J. J.), and MC GOWAN (L. M.), 1973. — The biomass and distribution of organism in lake George, Uganda. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 184 : 271-298.

CAUMETTE (P.), PAGANO (P.) et SAINT-JEAN (L.), 1983. — Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Bietri (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). Relations trophiques. *Hydrobiologia*, 106 : 135-148.

COETZE (D. J.), 1981. — Zooplankton distribution in relation to environmental condition in the Swartulei system southern Cape. *J. Limnol. Soc. South Afr.*, 7 (1) : 5-12.

DUFOUR (Ph.) et SLEPOUKHA (M.), 1975. — L'oxygène dissous en lagune Ebrié : influence de l'hydroclimat et des pollutions. *Doc. Sc. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 75-118.

DURAND (J. R.) et SKUBICH (M.), 1982. — Les lagunes ivoiriennes. *Aquaculture*, 27 (3) : 211-250.

GAUDY (R.), 1984. — Structure et fonctionnement de l'écosystème zooplanctonique de l'interface terre-mer en Méditerranée nord-occidentale. *Océanis*, 10 (4) : 367-383.

GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1976. — Étude de la répartition spatiale du zooplancton dans le lac Tchad : variation de la dispersion en fonction des modalités d'échantillonnage et des conditions hydrodynamiques du milieu. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, 10 (3) : 201-229.

HARDY (E. R.), 1980. — Composição do zooplancton em cinco lagos da Amazonia Central. *Acta Amazonia*, 10 (3) : 577-609.

HOLM-HANSEN (O.), LORENZEN (C. J.), HOLMES (R. W.) et STRICKLAN (J. D. H.), 1965. — Determination of Chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 30 : 3-15.

JEFFRIES (H. P.), 1967. — Saturation of estuarine zooplankton by congeneric associates. *In* : Estuaries, G. H. Lauff (Ed.). *Washington D.C.: American Association for advancement of Science* : 400-508.

LE BORGNE (R.) et DUFOUR (Ph.), 1979. — Premiers résultats sur l'excrétion et la production du mésozooplancton de

la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Sc. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (1) : 1-39.

LORENZEN (C. J.), 1967. — Determination of Chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 343-346.

MENZEL (D. W.) and CORWIN (J., 1965. — The measurement of total phosphorus in sea water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 280-282.

MORAITOU-APOSTOPOULOU (M.), 1974. — An ecological approach to the systematic study of planktonic Copepods in a polluted area (Salonic bay, Greece). *Boll. Pesca, Piscic. Idrobiol.*, 29 (1) : 29-47.

MORAITOU-APOSTOPOULOU (M. et VERRIOPOULOS (G.), 1978. — Quelques facteurs influant sur la nutrition d'un copépode adapté à un biotope pollué et eutrophisé. *Rev. Int. Océanogr. Méd.*, 51-52 : 89-99.

PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L., 1985. — Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) obtenues par des mesures de fluorescence de broyats d'animaux. *Hydrobiologia*, 121 : 83-95.

RAHM (V. U.), 1964. — Zur oekologie des Zooplanktons der lagune Ebrié (Elfenbeinküste). *Acta Tropica*, 21 (1) : 1-47.

REPELIN (R., *sous presse*. — Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nycthéméraux en lagune Ebrié. *Doc. Sc. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan.*

ROMAN (M. R.), REEVE and FROG (J. L.), 1982. — Carbon production and export from Biscayne Bay, Florida. I. Temporal patterns in primary production seston and zooplankton. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 17 : 45-59.

SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1984. — Influence de la salinité de la température et de la quantité de particules en suspension sur la croissance et la production d'œufs d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 235-244.

SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), *en préparation*. — Variations nycthémérales de la répartition verticale et de l'efficacité de collecte du zooplancton en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia.*

TWOMBLY (S.), 1983. — Seasonal and short term fluctuations in zooplankton abundance in tropical Lake Malawi. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 6 : 1214-1224.

VARGO (S. L.) & SASTRY (A. N.), 1977. — Interspecific differences in tolerance from an estuarine anoxie basin to low dissolved oxygen and hydrogen sulfide. *In* 12th Eur. Symp. on Mar. Biol. : 219-226.

YTE (W. A.), REY (J.) et BURRICK (R.), 1983. — Peuplement zooplanctonique d'un lac de barrage de Côte d'Ivoire. *Ann. Limnol.*, 19 (1) : 3-8.

2.3. BIOMASSES

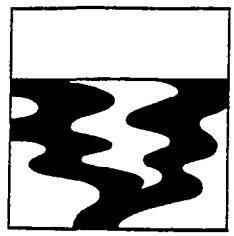
L'expression de l'abondance des organismes en termes d'effectifs est la première et la plus précise des informations recueillies. Elle sert de support aux études faunistiques, sur la structure des communautés, la démographie et les relations prédateur-proie (analyse des contenus stomacaux, distance prédateur-proie, seuils de détection, etc.). Cependant, sur bien des points, et notamment dans l'étude des processus de transformation et de transfert de la matière, les organismes interviennent globalement par leur poids, ce qui donne à cette unité d'estimation d'abondance une plus grande signification en écologie. Par ailleurs le poids est plus satisfaisant que l'effectif comme unité commune aux divers organismes d'un peuplement. Le problème est d'obtenir des évaluations de poids aussi représentatives et standardisées que possible. Le poids sec, le poids sec sans cendres (dit poids organique) et les poids de carbone, azote ou phosphore sont les expressions les plus généralement adoptées. Nous les avons utilisées dans le présent travail, sans toutefois parvenir à le faire systématiquement ou avec le même degré de précision pour tous les stades et espèces du peuplement.

Deux alternatives se présentent pour évaluer la biomasse du peuplement : a) la pesée directe avec ou sans fractionnement préalable par filtration différentielle ou par d'autres procédés (Straskraba, 1964); b) l'addition des biomasses des stades et espèces après estimation de leur nombre et de leur poids individuel moyen. La seconde alternative est préférable dans la mesure ou elle permet des analyses plus détaillées, mais elle suppose une conservation des échantillons et introduit donc une source d'erreur supplémentaire. Le choix entre ces deux procédés sera fonction de considérations techniques et du niveau d'analyse qu'impliquent les objectifs de l'étude (population, stade,..). Les deux ont été retenus dans le présent travail au cours du premier cycle d'étude.

Dans les paragraphes suivants, seront successivement présentés, les méthodes et résultats relatifs aux évaluations de poids individuel des organismes et de la composition élémentaire du mesozooplancton, puis les résultats proprement dits sur la biomasse du peuplement.

2.3.1. Taille et poids individuel des principaux taxons

Les résultats de cette étude figurent dans l'article suivant publié dans la Revue d'Hydrobiologie tropicale.



Tailles et poids individuels des principaux taxons du zooplancton lagunaire ivoirien : lagune Ebrié; étangs de pisciculture saumâtres de Layo

Lucien Saint-Jean (1) et Marc Pagano (2)

Résumé

Des estimations de poids individuels ont été effectuées pour les principaux taxons de la lagune Ebrié: Acartia clausi, Pseudodiaptomus hessei, Oithona brevicornis, Moina (cf) micrura, Diaphanosoma (cf.) excisum, Neomysis *sp*, Brachionus plicatilis *A l'exception des rotifères, des relations longueur-poids ont pu être proposées pour ces espèces. Chez* Acartia *on a une relation* $PS = 4.33\ Lc^{1,97}$ *applicable aux stades C1 et C2, et une relation* $PS = 11.67\ Lc^{3,275}$ *applicable aux stades C3 et suivants (Lc en mm et PS en µg). Chez* Pseudodiaptomus *les relations correspondantes sont:* $PS = 10.16\ Lc^{2.02}$ *et* $PS = 17.72\ Lc^{2.964}$. *Les teneurs en carbone et azote des stades copépodites et adulte d'*A. clausi, *l'espèce principale du peuplement, varient peu (47 à 55 % du poids sec pour le C et 13 à 15 % pour le N). L'effet de la fixation au formol, également étudié chez cette espèce, se traduit par une perte en poids sec (26 %) et en carbone (13 %), ainsi que par une diminution du rapport C/N et du coefficient de condition: la longueur n'est pas modifiée.*

Mots-clés : Côte d'Ivoire — Lagune tropicale — Zooplancton — Poids sec — Relations longueur-poids.

Abstract

Individual size and weight of main zooplankton species from the Ebrie lagoon and aquaculture fonds in Ivory Coast

Estimations of individual weights have been made on the main species of the zooplankton of the Ebrié lagoon: Acartia clausi, Pseudodiaptomus hessei, Oithona brevicornis, Moina (cf) micrura, Diaphanosoma (cf) excisum, Neomysis *sp, and* Brachionus plicatilis. *Except for rotifers length-weight relationships have been established for these species. For* Acartia *the relation are* $PS = 4{,}33\ Lc^{1,97}$ *for C1 and C2 stages and* $PS = 11{,}67\ Lc^{3,275}$ *for C3 and the following stages (Lc in mm and PS = dry weight in µg). The corresponding relations for* Pseudodiaptomus *are* $PS = 10{,}16\ Lc^{2,02}$ *and* $PS = 17{,}72\ Lc^{2,964}$. *Carbon and nitrogen contents of fixed copepodite and adult stages of* Acartia *vary between 47 and 55 % of dry weight for C and between 13 and 15 % for N. Effects of formaline preservation have been studied on this last species. They lead to a loss of dry weight (26 %) and carbon (13 %) and a decrease of the C/N ratio. Cephalothorax length is not affected so that a diminution of the condition factor is observed.*

Keys words : Côte d'Ivoire — Tropical lagoon — Zooplankton — Weight — Lenght-weight relationships.

INTRODUCTION

L'expression en poids de l'abondance des organismes est indispensable en écologie. Le poids est notamment l'unité standard qui permet de comparer l'importance des organismes appartenant à différents niveaux trophiques, et d'exprimer leur activité (production, ingestion, excrétion, respiration...).

Une détermination directe des poids individuels des organismes dans le milieu étudié est préférable à

(1) *Centre ORSTOM, 2051, av. du Val de Montferrand, 34032 Montpellier (France).*
(2) *Centre d'océanologie de Marseille, faculté de Luminy, route de Léon Lachamp, F 13288, Marseille Cedex 9 (France).*

leur estimation à partir de données de la littérature et en particulier de relations longueur-poids. Les causes de variation du poids ou de la longueur d'une espèce ou d'un stade sont en effet multiples, et tiennent à son adaptation aux conditions écologiques du milieu qu'elle habite, ou à la non standardisation des méthodes d'évaluation : mode et durée de la fixation, conditionnement des échantillons, temps et température de dessication, précision des pesées, etc.

L'objet du présent travail est d'étudier l'effet de la fixation au formol, et les relations longueur-poids, les teneurs en carbone et azote, obtenues en lagune Ebrié pour les espèces les plus importantes de ce milieu.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié provient de différentes régions de la lagune et d'étangs de pisciculture saumâtres voisins (station de Layo) (fig. 1).

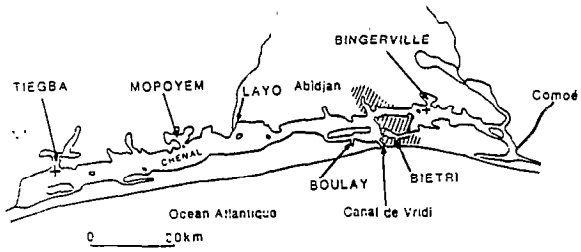


FIG. 1. — La lagune Ébrié : stations de prélèvement. *The Ebrie lagoon : sampling stations*

L'effet de la fixation au formol à 4 % sur la longueur du céphalothorax (Lc), le poids sec (PS), et les teneurs en carbone (C) et azote (N), a été étudié chez les femelles d'*Acartia clausi*, par comparaison des données obtenues aussitôt après le prélèvement (matériel frais), et 1 puis 7,5 mois après la fixation. Les autres résultats (relations longueur-poids ; poids secs) se rapportent à du matériel fixé depuis 7 mois ou plus.

Les individus de l'espèce ou du stade considéré sont triés puis groupés en un ou plusieurs lots. Les individus de chaque lot, ou une partie d'entre eux, sont alors mesurés au micromètre oculaire, puis rincés par passage rapide dans trois ou quatre bains d'eau distillée, et enfin déposés, par pipetage ou à l'aide d'une pince, dans des nacelles d'aluminium numérotées et pré-pesées. Le poids sec est déterminé après passage à l'étuve à 60 °C pendant au moins 24 heures. Les pesées sont effectuées à l'électrobalance Cahn modèle Gram sur l'échelle 1 mg, avec des échantillons toujours supérieurs à 100 µg.

Les teneurs en carbone et en azote ont été déterminées chez les copépodites et adultes d'*Acartia* à partir des lots ayant servi aux pesées, par dosage à l'auto-analyseur CHN Hewlett Packard modèle 180B.

2. RÉSULTATS ET DISCUSSION

2.1. Effet de la fixation au formol

Vingt et un lots de 60 femelles adultes d'*Acartia* ont été constitués à partir de zooplancton prélevé à la station de Biétri, en zone urbaine polluée (voir carte). Huit lots (matériel frais) sont traités aussitôt après le prélèvement selon le protocole précédemment décrit ; les autres sont fixés au formol à 4 % et traités 1 mois ou 7,5 mois après la fixation. Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau I.

Les moyennes de chaque groupe de valeurs (0 : 1 et 7.5 mois de conservation) ont été comparées 2 à 2 à l'aide d'un test *t*, les longueurs relatives à chaque groupe se rapportant à 40 mesures tirées au hasard. Il apparaît que la longueur et le poids ne varient pas significativement après 1 mois de fixation. Après 7.5 mois, la longueur ne varie pas de façon significative mais le poids diminue d'environ 26 %. Le coefficient de condition, calculé selon la formule de DURBIN et DURBIN (1978) ($CC = 0.1\ PS/Lc^3$, avec PS en µg et Lc en mm), qui correspond au dixième de la constante *a* d'une relation longueur-poids standard de la forme $PS = aLc^b$, avec $b = 3$, passe de 1.03 chez les individus frais à 0.84 chez les animaux fixés. On observe en outre une perte en carbone de l'ordre de 13 %, mais pas de perte significative en azote, de sorte que le rapport C/N diminue. Enfin, les pourcentages en C et en N par rapport au poids sec augmentent, fait qui suggère que la formolisation entraîne des pertes d'autres éléments organiques ou d'éléments minéraux.

Nos résultats parfois diffèrent et parfois concordent avec les données de la littérature. C'est ainsi que DURBIN et DURBIN (1978) observent, sur des femelles d'*A. clausi* de la baie de Narragansett, des pertes en poids et en carbone comparables aux nôtres (29 et 22 %), mais des pertes en azote voisines des pertes en carbone, de sorte que le rapport C/N n'est pas modifié par la fixation. HOPKINS (1968) note également des pertes en C et N comparables (17 et 19 %) chez l'Euphausiacé *Nematocelis difficilis*. En revanche, OMORI (1970), chez *Calanus cristatus*, constate une diminution plus importante des composés carbonés (essentiellement lipidiques) et donc, comme dans la présente étude, une diminution du rapport C/N. Inversement d'autres auteurs relèvent des pertes en composés azotés supérieures, et donc, *a priori*, des augmentations de ce rapport. C'est le cas de CHAMPALBERT et KERAMBRUN (1979) pour

TABLEAU I

Effets de la fixation au formol à 4 % sur la longueur du céphalothorax (Lc), le poids sec (PS) et les teneurs en carbone (C) et azote (N) de femelles d'*Acartia clausi*. CC = coefficient de condition = 0,1 PS/L³ (PS en µg et L en mm) ; Moyennes ± intervalles de confiance à 95 % ; ns différence non significative ; *** significative à $p < 0,001$; ddl = nombre de degrés de liberté

Cephalothorax length (Lc), dry weight (PS), carbon and nitrogen contents (C, N), and coefficient of condition (CC = 0.1 PS/L³) of Acartia clausi *adult females (averages ± 95 % confidence limits), estimated on freshly caught and fixed (1 or 7,5 month in 4 % formalin) animals. t for the difference between fresh and fixed material; ns = non significant *** = significant at $p < 0,001$; ddl = degree of freedom; nd = non determinated*

Matériel	Lc (µm)	PS (µg)	C (µg)	N (µg)	C% (% PS)	N% (% PS)	C/N (atom.)	CC
Frais	854 ± 33	6,37 ± 0,92	2,71 ± 0,28	0,68 ± 0,09	43,0 ± 2,4	10,8 ± 0,5	4,63 ± 0,14	1,05 ± 0,26
Formolé (1 mois)	820 ± 35	4,16 ± 0,90	ND	ND	ND	ND	ND	1,12 ± 0,09
Formolé (7,5 mois	826 ± 14	4,72 ± 0,25	2,37 ± 0,19	0,67 ± 0,03	50,2 ± 3,6	14,3 ± 0,3	4,11 ± 0,44	0,84 ± 0,06
Test t								
Frais : 1 mois	ns (ddl=78)	ns (14)	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Frais : 7,5 mois	ns (78)	*** (11)	*** (9)	ns (9)	*** (9)	*** (5)	*** (9)	ND

Pontella mediterranea, d'OMORI (1978) pour *Sagitta nagae* et *Calanus sinicus*, et de WILLIAMS et ROBINS (1982) pour *Calanus helgolandicus*. En ce qui concerne l'influence de la durée de la fixation sur l'importance ou la nature des pertes, nos résultats (pas de perte après 1 mois) sont en contradiction avec ceux de DURBIN et DURBIN *(ibid.)*, qui observent des pertes importantes dès les premières 24 heures, le poids continuant à diminuer par la suite, pour se stabiliser au bout de 192 jours environ. On peut supposer que les valeurs obtenues dans notre étude après 7,5 mois de fixation (225 jours), correspondent à cette phase de stabilisation.

2.2. Tailles et poids individuels des principaux taxons

2.2.1. *Acartia clausi*

Il s'agit d'une espèce lagunaire abondante et à large répartition, qui se développe dans des eaux de salinité comprise entre 1 à 30 ‰ (ARFI *et al.*, *sous presse*).

La relation longueur céphalothoracique-poids sec de la forme $PS = aLc^b$, déjà reportée dans un précédent travail (PAGANO et SAINT-JEAN, 1983), a été établie à partir d'animaux prélevés à la station de Biétri. Les points (log PS ; log Lc) se distribuent de telle sorte qu'ils permettent de décomposer la relation en deux droites ; une droite d'ajustement (Droite de régression, DR) aux points C3 et suivants, et une droite correspondant aux stades C1 et C2 que l'on fait arbitrairement passer par C3 (1) (fig. 2). La décomposition en deux droites de la relation se justifie par l'isolement du point C2 par rapport à la DR et par l'existence de distributions comparables dans la littérature : isolement de C1 chez *Acartia clausi* dans la baie de Narragansett (DURBIN et DURBIN, 1978), ainsi que chez *Mesocyclops leuckarti* et *Thermocyclops neglectus* dans le lac Tchad (données personnelles non publiées) ; isolement des stades C1 et C2 chez les formes de *Pseudodiaptomus hessei* de la lagune Ebrié et du lac Sibaya (voir fig. 3). DURBIN et DURBIN observent en outre une position comparable chez les mâles et les femelles, proposant une droite d'ajustement commune aux stades C2 à C5. Les auteurs ne précisent cependant pas les modalités de raccordement des stades C1 et adultes à cette droite.

Quoi qu'il en soit, la relation C2 à C5 de ces auteurs est à peu près parallèle à la nôtre mais décalée vers la droite, ce qui signifie, en supposant que les effets de la formolisation soient comparables dans les deux cas, que les individus de la lagune Ebrié ont des coefficients de condition plus faibles que ceux de la baie de Narragansett.

Si les pertes par formolisation des différents stades sont supposées identiques à celles des femelles (26 %),

(1) L'équation mentionnée dans la figure 2 de PAGANO et SAINT-JEAN (1983) ne correspond pas au tracé de la droite car elle prend en compte l'ensemble des stades copépodites et adultes à l'exception de C1.

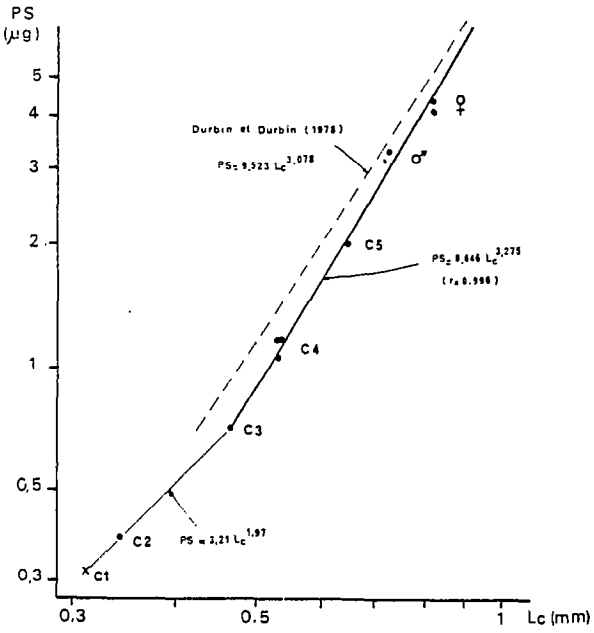


FIG. 2. — Relation longueur du céphalothorax (Lc) — poids sec (Ps), en coordonnées logarithmiques, chez *Acartia clausi* en lagune Ebrié (trait plein) et dans la baie de Narragansett (*d'après* DURBIN et DURBIN 1978) (tirets). *Cephalothorax length (Lc)—dry weight (PS) relationships in* Acartia clausi *from Ebrie lagoon (solid lines) and Narragansett bay (*after DURBIN *and* DURBIN, *1978) (dashed line)*

TABLEAU II

Longueur, poids sec et composition en carbone et azote des stades copépodites et adulte d'*Acartia clausi* (individus formolés)

Cephalothorax length, dry weight, carbon and nitrogen content of formalin-preserved Acartia clausi *copepodites and adults*

Stade	Nbre indiv. par lot	Lc (µm)	PS (µg)	C (µg)	N (µg)	C (%PS)	N (%PS)	C/N
C1		315	ND	ND	ND	ND	ND	ND
C2	252	344	0,39	0,19	0,06	47,9	15,2	3,66
C3	169	466	0,71	0,33	0,10	47,1	13,3	3,65
C4	134	540	1,16	ND	ND	ND	ND	ND
C4	113	540	1,16	0,64	0,17	55,1	14,8	4,32
C4	115	535	1,05	0,56	0,16	53,6	15,3	4,11
C5	117	646	2,02	0,97	0,27	47,5	13,3	4,21
mâles	61	729	3,31	1,75	0,50	52,9	15,0	4,10
mâles	61	714	3,17	1,64	0,47	51,6	14,8	4,07
femelles	62	820	4,41	2,20	0,62	49,9	14,1	4,13
femelles	63	821	4,15	2,12	0,58	51,1	14,0	4,25

les relations longueur-poids sec réel (poids du matériel frais) sont déductibles des relations établies sur le matériel formolé, en multipliant par 1,35 les constantes *a* de ces relations. On obtient ainsi : PS = 4,33 $Lc^{1,97}$ pour les stades C1 et C2, et PS = 11,67 $Lc^{3,275}$ pour les stades C3 et suivants.

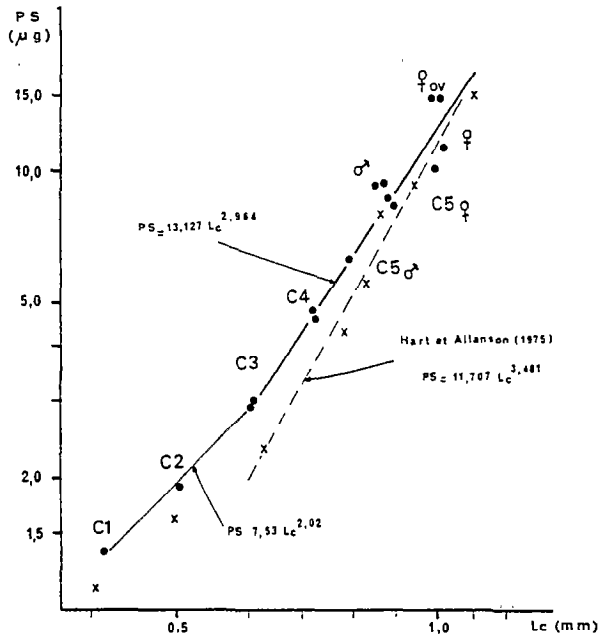


FIG. 3. — Relation longueur du céphalothorax (Lc) — Poids sec (PS) chez *Pseudodiaptomus hessei* en lagune Ebrié (traits pleins) et dans le lac Sibaya (HART et ALLANSON (1975), établie d'après la fig. 2 p. 436 de ces auteurs (tirets). *Cephalothorax length (Lc)—dry weight (PS) relationships in* Pseudodiaptomus hessei *from Ebrie lagoon (solid lines) and lake Sibaya (*from HART *and* ALLANSON, *1975; fig. 2 p. 436) (dashed line)*

Les teneurs en carbone et azote observées pour les différents stades copépodites et adultes, sont assez peu variables (tabl. II). Ces teneurs sont voisines des valeurs obtenues sur le plancton total > 200 µm, lequel est très souvent dominé par *Acartia* (PAGANO et SAINT-JEAN, *en prép.*).

2.2.2. *Pseudodiaptomus hessei*

Ce calanide, qui ne se développe bien que dans les eaux de salinités inférieures à 20 ‰, est relativement abondant dans l'Ouest (Mopoyem et Tiegba), et dans l'Est (Bingerville) en saison humide (juin-novembre).

Les données ont été obtenues à partir d'un échantillon composite rassemblant plusieurs pêches réalisées dans les trois stations précédentes. Comme chez *Acartia*, on constate que les stades C1 et C2 se situent au-dessus de la droite d'ajustement aux points des stades C3 et suivants, d'où la décomposition en deux droites de la relation entre log PS et log Lc (fig. 3). Les données de HART et ALLANSON (1975) sur la même

espèce dans le lac Sibaya sont relativement voisines. la forme lagunaire ayant des coefficients de condition supérieurs, en supposant que les données du lac Sibaya se rapportent à du matériel formolé, ce que ne précisent pas les auteurs.

Si l'on applique à cette espèce les pertes par formolisation observées chez les femelles d'*Acartia*, les relations longueur-poids sec de matériel frais sont : PS = 10,16 $Lc^{2,02}$ (stades C1 et C2) ; PS = 17,72 $Lc^{2,964}$ (C3 à adultes).

2.2.3. *Oithona brevicornis*

Cette espèce est bien développée dans les eaux de salinités supérieures à 5 ‰ environ.

Quelques mesures ont été réalisées sur des populations de l'Ouest et de l'Est (tabl. III). Malgré l'éventail assez réduit des données obtenues (longueur maximum/longueur minimum = 1,35), on observe une relation d'équation PS = 5.557 $Lt^{3,35}$ ($r = 0,983$; $n = 6$), que nous adopterons pour la totalité des stades et des populations de cette espèce. Lt est la longueur totale de l'animal, soies furcales exclues. L'équation proposée par UYE (1982, tabl. I) pour des individus provenant d'eaux côtières du Japon, est très différente, puisque, convertie dans l'unité de longueur utilisée dans le présent travail (le mm), elle s'écrit : PS = 1,252 $L^{0,766}$ (L est ici la longueur totale).

2.2.4. *Cladocères*

Essentiellement deux groupes de cladocères sont observés en lagune. Le premier représenté par les genres *Penilia* et *Evadne* a des affinités marines et se développe en zone estuarienne (surtout à Boulay) pendant la saison sèche. Le peuplement est alors très diversifié et la contribution des cladocères à la biomasse totale est faible. Le second groupe est constitué d'espèces à affinités dulçaquicoles et se développe dans l'Est pendant la crue du Comoé. Il est principalement représenté par *Moina (cf) micrura* et *Diaphanosoma (cf) excisum*, que l'on retrouve aussi dans les étangs saumâtres de la station de pisciculture de Layo (LEGENDRE *et al.*, *sous presse*). Nous avons limité nos estimations aux deux espèces d'eau douce.

Le tableau IV récapitule les quelques évaluations effectuées en lagune et à Layo. Le petit nombre de couples ne permet pas de proposer une relation longueur-poids. Si l'on suppose que l'exposant *b* de la relation est égal à 3, on peut calculer la moyenne des constantes *a* pour chaque espèce. On obtient alors les relations PS = 11,66 L^3 (pour *Moina*) et PS = 12,34 L^3 (pour *Diaphanosoma*), qui admettent une relation commune que nous adopterons malgré la différence de morphologie qui existe entre les deux espèces : PS = 12 L^3.

TABLEAU III

Longueur totale (Lt, de l'extrémité de la tête à l'extrémité de la furca) et poids sec d'*Oithona brevicornis* (individus formolés). Moyennes ± intervalles de confiance à 95 %

Total length (Lt), and dry weight (PS) of formalin-preserved Oishona brevicornis *(averages ± 95 % confidence limits)*

Lieu et date de pêche	Stade	Lt (µm)	PS (µg)	CC
Boulay, 4/7/85	femelles (41% ovig.)	463 ± 8	0,396	0,36
	femelles (41% ovig.)	463 ± 8	0,393	0,40
	mâles	447 ± 5	0,459	0,45
Mopoyem 5/3/85	femelles (44% ovig.)	473 ± 7	0,497	0,47
1984/85	copépodites + adultes	348 ± 16	0,154	0,37
Bingerville 1984/85	copépodites + adultes	371 ± 20	0,213	0,42

TABLEAU IV

Longueur et poids sec des cladocères et des rotifères (individus formolés à 4 %). Moyennes ± intervalles de confiance à 95 %

Length and dry weight of formalin-preserved Cladocera and Rotifera (Averages ± 95 % confidence limits)

Espèces	Stade	Longueur (µm)	Poids sec (µg)	Origine
Moina (cf) micrura	juv. + ad.	479 ± 16	1,4	Layo
	juv.	456 ± 6	0,79	Bingerville
	femelles	586 ± 14	2,65	Bingerville
Diaphanosoma (cf) excisum	juv. + ad.	481 ± 16	1,27	Layo
	juv.	444 ± 10	1,15	Bingerville
	femelles	657 ± 20	3,54	Bingerville
Brachionus plicatilis	juv. + ad.	167 ± 7	0,077	Layo
B. calyciflorus	juv. + ad.	235 ± 7	0,199	Layo
B. falcatus	juv. + ad.	137 ± 5	0,068	Layo

Les valeurs trouvées sont voisines des estimations adoptées par GRAS et SAINT-JEAN (1983) pour des espèces du lac Tchad (1,14 à 1,37 µg chez les jeunes et 3,1 à 4 µg chez les adultes pour *Moina* ; 1,05 à 1,45 et 3.9 à 5,5 pour *Diaphanosoma*), et s'inscrivent dans l'intervalle des données mentionnées par DUMONT *et al.* (1975) sur *Moina micrura* (1,18 à 6,61 µg pour des femelles de taille comprise entre 600 et 1000 µm) et sur *Diaphanosoma brachyurum* (0,53 à 5,4 µg ; 400 à 1200 µm). Des différences importantes existent néanmoins. C'est ainsi que nos deux espèces ont des coefficients de condition voisins, de l'ordre de 1,2, contre 1,1 chez *Moina* et 0,6 chez *Diaphanosoma* dans le lac Tchad. Par ailleurs les coefficients sont très

faibles chez les formes décrites par DUMONT *et al. (ibid.)* : 0,5 à 0.7 chez *Moina* et 0,8 à 0,3 chez *D. brachyurum*.

2.2.5. *Rotifères*

En lagune Ebrié comme dans les étangs de pisciculture ce groupe est dominé par l'espèce *Brachionus plicatilis*, à laquelle s'ajoutent *B. calicyflorus*, *B. falcatus*, *Hexarthra*, *Filinia*, *Asplanchna*, etc., dans les étangs de pisciculture et dans la région Est de la lagune pendant la crue du Comoé.

Des évaluations de la longueur et du poids ont été faites pour les populations de *B. plicatilis* des étangs de Layo (populations quasiment pures et à densités élevées). Les poids des deux autres espèces de *Brachionus* ont été estimés d'après leurs dimensions (longueur, largeur, épaisseur), en calculant leur volume, et en supposant un rapport *volume/poids* identique pour les 3 espèces. Les données essentielles (longueur et poids sec) sont mentionnées dans le tableau IV. Notre évaluation pour *B. calicyflorus* s'inscrit dans la gamme des valeurs reportées par DUMONT *et al. (ibid.)* pour cette espèce.

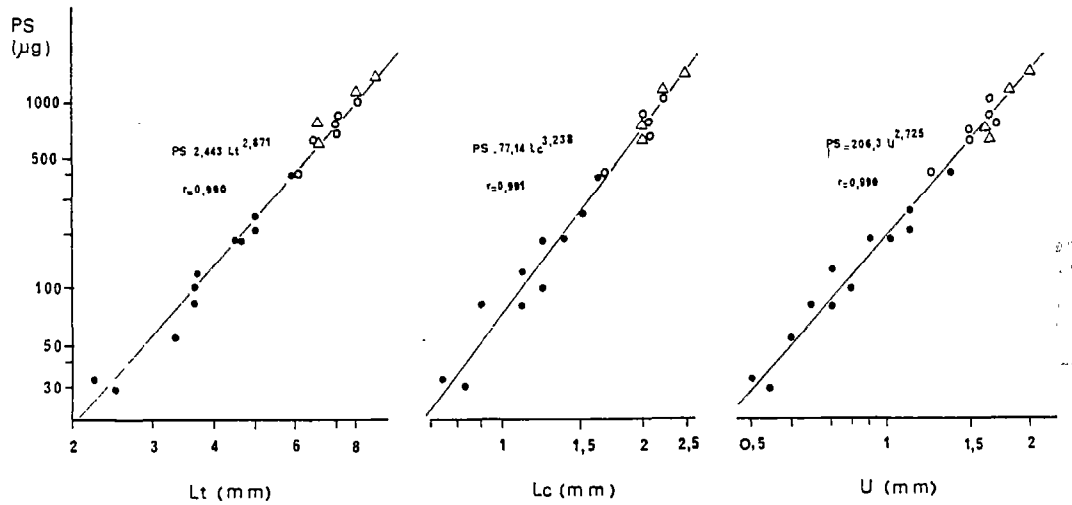


FIG. 4. — Relations entre la longueur totale (Lt), la longueur de la carapace (Lc), la longueur de l'urosome (U), et le poids sec (PS), chez *Neomysis* sp : cercles pleins = juvéniles ; cercles vides = femelles adultes ; triangles = mâles adultes. *Relationship between total (LT), carapace (Lc) and urosome (U) lengths and dry weight for young (filled circles) adult females (open circle) and males (triangles) of* Neomysis sp

2.2.6. *Mysidacés*

En première analyse ce groupe est représenté par une espèce du genre *Neomysis*, qui peut atteindre des biomasses importantes (500 individus par m^3 ou 200 mg PS/m^3) dans les régions Ouest et Est.

Les évaluations de longueurs et de poids portent sur un échantillon récolté à Mopoyem le 10/04/85. Les longueurs prises en compte sont celles qu'utilisent habituellement les spécialistes (GAUDY, *comm. pers.*) : la longueur totale (Lt), depuis l'arrière de l'œil jusqu'à l'extrémité du dernier segment abdominal (sauf telson) ; la longueur de la carapace (Lc), depuis l'extrémité du rostre jusqu'à l'échancrure postérieure; la longueur de la rame externe de l'uropode (U). Il est préférable de pouvoir relier le poids à plusieurs types de mensurations, par ailleurs bien corrélées entre elles, car les individus sont parfois abîmés et peu favorables à des mesures de Lt ou de Lc.

Les relations longueur-poids obtenues sont présentées sur la figure 4 ; on peut constater que les coefficients de corrélation sont identiques et élevés quelle que soit la mensuration considérée. Les différences de pente (exposant *b*) observées sont significatives.

En supposant que la formolisation a le même effet que chez *Acartia*, les relations longueur-poids sec réel s'écrivent : $PS = 5{,}30\ Lt^{2{,}871}$; $PS = 104{,}1\ Lc^{3{,}238}$; $PS = 278{,}4\ U^{2{,}725}$.

CONCLUSIONS

Ne serait-ce que pour des raisons pratiques (travail de tri...), l'utilisation de matériel fixé est nécessaire pour déterminer le poids individuel des organismes voire leur composition élémentaire. Comme le montrent de nombreux travaux dont le nôtre, la fixation se traduit par une perte de matière, tout au

moins chez les organismes marins et lagunaires alors que BOTTRELL *et al.*, 1976 l'estiment négligeable chez les formes d'eau douce. Cependant, les résultats obtenus sont souvent contradictoires, et d'autres observations seront nécessaires pour préciser l'importance ou la nature des pertes, ainsi que leurs causes de variation : temps de fixation, protocole de traitement après la récolte et/ou avant la pesée, différences interspécifiques, liées à la salinité, etc.

Comme nous l'avons déjà indiqué et comme le montrent les quelques comparaisons effectuées dans le présent travail, la relation longueur-poids d'une espèce donnée dans son milieu, n'est pas nécessairement transposable à la même espèce dans un autre milieu, ni *a fortiori* à une autre espèce. Cela limite l'intérêt des relations longueur-poids dans l'état actuel des connaissances. Toutefois, de telles relations demeurent indispensables dans divers types d'études : études sur la croissance et la production (détermination précise et commode du poids des différents stades de développement d'une espèce) ; études sur l'alimentation d'organismes zooplanctophages (aide à l'identification des stades et à l'évaluation du poids des proies) ; études comparées sur l'adaptation des espèces à leur milieu, au changement des conditions écologiques (signification des changements de pente, d'ordonnée à l'origine de la relation, du coefficient de condition). De telles études nécessitent l'établissement de relations précises et standardisées, ce qui nous a amenés à mettre en cause, à la suite de DURBIN et DURBIN (1978), l'unicité de la relation au cours de la phase copépodite du développement en observant, chez quelques espèces, que la distribution des couples longueur-poids admettait, en coordonnées logarithmiques, deux droites d'ajustement, l'une pour le ou les premiers stades et la seconde pour les stades suivants y compris les adultes. Des observations complémentaires sont nécessaires pour confirmer cette interprétation et voir dans quelle mesure elle est généralisable. Plus concrètement les résultats du présent travail devraient permettre, sauf dans quelques cas particuliers (Boulay, saison sèche), d'estimer avec une précision acceptable les biomasses des principaux taxons et la biomasse totale du peuplement. Faute de mieux, nous appliquerons à tous les organismes les pertes de matières par formolisation observées chez *Acartia* ; la conversion de la biomasse totale en carbone, azote ou phosphore, sera faite à partir des teneurs observées sur le mesozooplancton (PAGANO et SAINT-JEAN, *en prép.*).

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 2 mai 1987

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARFI (R.), PAGANO (M.), et SAINT-JEAN (L.), 1987. — Communautés zooplanctoniques dans une lagune tropicale lagune Ebrié, Côte d'Ivoire) : variations spatio-temporelles. *Rev. Hydrobiol. trop.* 20, 1 : 21-35.

BOTRELL (H. H.), DUNCAN (A.), GLIWIEZ (Z. M.), GRYGIEREK (E.), HERZIG (A.), HILLBRICHT-ILKOWSKA (A.), KURASAWA (H.), LARSSON (P.) et WEGLENSKA (T.), 1976. — A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, 24 : 419-456.

BOUGIS (P.), 1974. — Écologie du plancton marin. II. Le zooplancton. *Masson et Cie, Paris*, 200 p.

CHAMPALBERT (G.) et KERAMBRUN (P.), 1979. — Influence du mode de conservation sur la composition chimique élémentaire de *Pontella mediterranea* (Copepoda Pontellidae). *Mar. Biol.*, 51 : 357-360.

DUMONT (H. J.), VAN DE VELDE (I.) et DUMONT (S.), 1975. — The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecanologia*, 19 : 75-97.

DURBIN (E. G.) et DURBIN (A. G.), 1978. — Length and weight relationships of *Acartia clausi* from Narragansett Bay. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 5 : 958-969.

GOPHEN (M.), 1978. — The productivity of *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in Lake Kinneret (Israel). *Hydrobiologia*, 60, 1 : 17-22.

GRAS (R.) et SAINT-JEAN (J.), 1981. — Croissance en poids de quelques copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14, 2 : 135-147.

GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1983. — Production du zooplancton du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 16, 1 : 57-77.

HART (R. C.) et ALLANSON (B. R.), 1975. — Preliminary estimates of production by a calanoid copepod in subtropical lake Sibaya. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1434-1441.

HOPKINS (T. L.), 1968. — Carbon and Nitrogen contents of fresh and preserved *Nematoscelis difficilis*, a Euphausiid crustacean. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 31 : 300-304.

LEGENDRE (M.), PAGANO (M.), SAINT-JEAN (L.), *sous presse*. — Peuplements et biomasse zooplanctonique dans des étangs de pisciculture lagunaire (Layo : Côte d'Ivoire) : Étude de la recolonisation après la mise en eau. *Aquaculture*.

OMORI (M.), 1970. — Variation of length, weight, respiratory rate, and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. *In* Mar. Food Chain, *Ed. J.-H. Steele, Oliver et Boyd, Edinburgh* : 113-126.

OMORI (M.), 1978. — Some factors affecting on dry weight, organic weight and concentrations of carbon and nitrogen in freshly prepared and in preserved zooplankton. *Internat. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 63, 2 : 261-269.

PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983. — Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 17, 2 : 151-163.

PAGANO (M.) et SAINT-JEAN L.), *en préparation*. — Composition en matière matière organique carbone, azote et phosphore du mésoplancton d'une lagune tropicale (lagune Ebrié : Côte d'Ivoire). *J. Plank. Res.*

UYE (S.-I.), 1982. — Lenght-Weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 38 : 149-158.

WILLIAMS (R.) et ROBINS (D. B.), 1982. — Effects of preservation on wet weight, dry weight, nitrogen and carbon contents of *Calanus helgolandicus* (Crustacaea : copepoda). *Mar. Biol.*, 71 : 271-281.

2.3.2. Poids individuel des autres organismes.

Ces poids ont été estimés par différents procédés d'après des mesures de longueurs faites sur des échantillons composites:

- en utilisant des relations longueur-poids de la littérature,
- par analogie avec des pesées et mesures d'espèces identique ou voisine en supposant que le rapport des poids est égal au rapport des longueurs élevé au cube,
- d'après les volumes en supposant une densité égale à 1 et en utilisant des rapports poids sec/poids humide de la littérature.

Les résultats sont présentés dans le tableau 2.II.

Tableau 2.II. Tailles observées (µm) et poids individuel retenus (µg PS) pour les organismes d'importance secondaire. Lc=longueur céphalothoracique; L=longueur totale; U=longueur de l'urosome

Organisme	Longueur moy.	n	gamme	Poids	Méthode	Référence
Paracalanus	420	237	202-1558	1,89	$W=17.6\ Lc^{2.573}$	Nassogne, 1972 ensemb. cop.
Temora	419	148	238-917	3,86	$W=24.6\ Lc^{2.127}$	Nassogne
autres calanides	890	65	92-953	13,04	$W=17.6\ Lc^{2.573}$	Nassogne, ensemb. cop.
cyclop. Ouest+Binger	418	300	220-842	0,51	W=5.7 L 3.1	Gras et Saint-Jean, 1981
cyclop. estuaire	510	53	329-917	0,93	$(rap.\ long.)^3$	
harpacticoïdes	386	57	238-642	0,19		Dumont *et al.*, 1976
naupliles cirripèdes	337	21	183-513	1,26		= Uye, 1982
autres naupliles	ND			0,1	= *Mesocyclops* et *Oithona*	
Penilia	613	136	367-917	1,38	$W=15.9\ L^{4.99}$	Uye, 1982
Evadne	396	120	312-623	0,66		= Nassogne
Moina	522	228	317-733	2,44	Pesée	
Diaphanosoma	551	145	337-812	3,17	Pesée	
Chaetognates	2647	141	982-9445	2,33	$W=0.106\ L^{3.24}$	Uye, 1982
Appendiculaires	1122	101	275-2291	1,19	$W=0.953\ L^{1.945}$	Nassogne (*Oikopleura*)
Doliolés	1572	30	550-4949	11,2	= vol.x 0.04	d'après Bougis, 1974
Méduses	552	111	128-7332	1,41	= vol.x 0.032	d'après Bougis, 1974
Tintinides	252	16	220-293	0,09	= vol.x 0.05	
Rotifères	171	85	109-293	0,11	Pesée	Legendre et al., 1987
l. polychètes	362	142	110-1375	1,22	$W=4.0\ L^{1.166}$	Nassogne
l. gasteropodes	156	74	110-348	0,72	$W=57.8\ L^{2.362}$	Nassogne (*Limacina*)
l. lamellibranches	120	135	73-330	0,12		= Uye, 1982
oeufs de poissons	768	82	417-1100	2,36	vol.x 0.01	
l. de poissons	4171	212	1231-35386	40,2		d'après Uye, 1982
Zoé	355	25	293-458	1,8		d'après Uye, 1982
Mysidacés	1226		495-1960	487	$W=276\ U^{2.725}$	
Crevettes, Lucifer				200	arbitraire, compris entre poissons et	
Amphipodes				100	mysidacés	

2.3.3. Composition élémentaire du mesozooplancton

La composition en carbone, azote et phosphore a été déterminée en 1981-82. Les résultats figurent dans la note suivante en préparation.

TENEURS EN MATIERE ORGANIQUE CARBONE, AZOTE ET PHOSPHORE DU MESOZOOPLANCTON D'UNE LAGUNE TROPICALE (LAGUNE EBRIE : COTE D'IVOIRE)

par

PAGANO Marc (1) et Lucien SAINT-JEAN(2)

RESUME

La teneur en matière organique et en C, N, P du mesozooplancton (> 200 µm) a été étudiée sur des échantillons prélevés dans 5 stations de la lagune Ebrié au cours d'un cycle annuel. Elle se caractérise par une remarquable stabilité, en relation avec l'homogénéité de composition du peuplement, le plus souvent dominé par le copépode Acartia clausi. Exprimées en pourcentage de poids sec, les teneurs sont en moyenne de 91,8% de matière organique (MO), 45,1% de C, 12,5% d'N et 1,00% de P. Des variations significatives sont cependant notées en relation avec l'apparition massive de cladocères et de copépodes marins dans la région estuarienne en saison sèche. Les valeurs moyennes sont alors légèrement inférieures aux précédentes : 80,9% de MO, 37,3% de C, 10,7% d'N et 0,79% de P. La stabilité de la composition chimique du zooplancton contraste avec l'hétérogénéité des conditions écologiques et en particulier de la biomasse et de la composition chimique du seston (< 60 µm).

INTRODUCTION

La connaissance de la composition chimique du zooplancton est indispensable à l'étude des cycles biogéochimiques dans les écosystèmes aquatiques. En effet dans ce cadre les données de biomasse et de production doivent pouvoir être traitées indifféremment en termes de carbone, d'azote ou de phosphore selon que l'on s'intéresse à l'un ou l'autre de ces éléments. Or, comme l'ont montré de nombreuses études, réalisées essentiellement en milieu marin dans les régions tempérées et nordiques, d'importantes variations de composition existent entre espèces ou taxons et, au sein d'une même espèce, en liaison avec les conditions écologiques. On peut citer entre autres les travaux de BEERS (1966), OMORI (1969), IKEDA (1971), MAYZAUD et MARTIN (1975), BOUCHER et al (1976), CHAMPALBERT et KERAMBRUN (1982), IKEDA et MITCHELL (1982) . Peu de données existent sur les milieux lagunaires tropicaux.

C'est dans le but d'apporter quelques connaissances sur ces milieux, et, plus généralement dans le cadre des préoccupations précédentes, qu'à été réalisé le présent travail sur la lagune Ebrié, milieu qui présente en outre

l'avantage de posséder des conditions écologiques très diversifiées : salinité variant de 0 à 30, concentrations en chlorophylle comprises entre 1 et 100 mg/m^3 etc...

1 - MATERIEL ET METHODES

1.1. Stations étudiées

Les échantillons traités ont été prélevés à différentes époques dans 5 stations de la lagune aux caractéristiques écologiques très différentes (Fig.1). Deux de ces stations (Mopoyem et Tiegba) sont situées dans la région ouest éloignée des influences marine et continentale et où la salinité varie entre 1 et 5. Dans cette région le mésozooplancton (> 200 µm), peu diversifié, est largement dominé par le copépode Acartia clausi. Les trois autres stations, Bietri, Boulay et Bingerville, qui se situent dans la zone estuarienne davantage exposées aux influences marine (canal de Vridi) et continentale (fleuve Comoé), subissent de ce fait de fortes variations de salinité (au maximum 0 à 30), auxquelles s'associent des modifications importantes des peuplements (ARFI et al., sous presse). La station de Biétri située dans la zone urbaine est en outre le siège d'une pollution domestique et industrielle intense.

1.2. Prélèvement et traitement des échantillons de zooplancton

Le zooplancton est prélevé à l'aide d'un filet WP2 de 200 µm de vide de maille tiré horizontalement. Les teneurs en cendre et en C, N et P sont déterminées sur 2 fractions différentes de l'échantillon prélevé.

Teneur en cendre.

Une première fraction est directement recueillie sur une soie en nylon blutex et placée à 60°C dans l'étuve installée à bord. Au laboratoire une partie de l'échantillon séché est prélevée, placée dans une nacelle en aluminium prépesée puis repassée à l'étuve pendant au moins 24 h pour détermination du poids sec. Après pesée l'échantillon est passé au four à 550°C pendant 1h30. Une seconde pesée permet de déterminer le poids de cendre et, par différence, la perte au feu, assimilée au poids organique (PO). Les pesées sont effectuées à l'électrobalance Cahn modèle Gram (précision 1 µg).

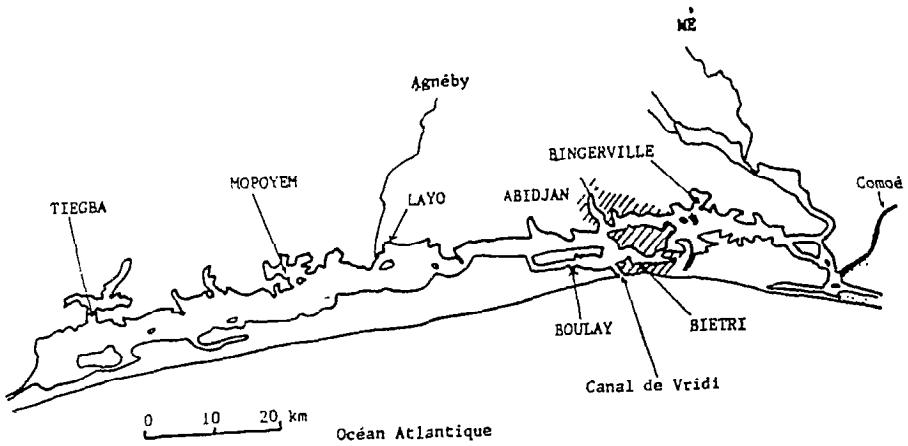


Figure 1. La lagune Ebrié : localisation des stations.

Teneur en C, N et P.

La plupart du temps la fraction de l'échantillon destinée aux mesures de C, N et P a servi préalablement à des mesures de métabolisme (résultats non publiés) et, dans ce cas, le zooplancton a été mis à incuber en flacons bouchés pendant 3 ou 4 heures dans de l'eau filtrée à 0,4 µm, avant d'être traité pour l'analyse. Qu'il y ait ou pas incubation préalable, le traitement de l'échantillon est identique. Le zooplancton vivant est recueilli sur un disque filtrant en nylon blutex et placé aussitôt après à l'étuve à 60°C. Au laboratoire le matériel ainsi desséché est broyé (broyeur de POTTER Thomas) dans de l'eau distillée et quatre parties de 100 µl du broyat sont prélevées et introduites dans des nacelles d'aluminium prépesées. Les nacelles sont ensuite placées à l'étuve à 60°C pendant au moins 24 heures et repesées afin de déterminer la quantité de matériel (poids sec) à analyser. Avant analyse les nacelles sont conservées au congélateur et en atmosphère sèche (silicagel) pendant une durée variable (environ 1 mois pour le P et de 4 à 18 mois pour le C et l'N). Deux des nacelles servent au dosage du carbone et de l'azote à l'auto-analyseur CHN Hewlet Packard 180B, et les deux autres à celui du phosphore par la méthode de MENZEL et CORWIN (1965).

1.3. Prélèvement et traitement des particules inférieures à 60 µm

Les prélèvements sont effectués à l'aide d'un tube de 4 m de long et de 4 cm de diamètre plongé verticalement. Ce procédé permet d'intégrer l'ensemble de la colonne d'eau habitée par le zooplancton. L'eau prélevée est transvasée dans un seau puis passée sur un tamis de 60 µm de vide de maille. Deux échantillons de volume déterminé (100 à 500 ml suivant la richesse en particules) sont recueillis par filtration sur des filtres Gelman type AE (diamètre 25 mm ; porosité 0,4 µm) et conservés à l'étuve (60°C) jusqu'au retour au laboratoire. Les échantillons sont alors stockés au congélateur en atmosphère sèche. Un des filtres sert au dosage du carbone et de l'azote et l'autre à celui du phosphore selon les mêmes méthodes que celles utilisées pour le zooplancton.

2 - RESULTATS

2.1. Comparaison des teneurs en C, N et P du zooplancton obtenues avant et après incubation dans de l'eau filtrée à 0,4 µm

Comme nous l'avons signalé au paragraphe 1.2, la plupart des dosages

ont été effectués sur du zooplancton utilisé au préalable pour des mesures de métabolisme. Il était donc important de vérifier si les conditions particulières liées à une incubation de 3-4 heures dans de l'eau dépourvue de particules nutritives, n'entraînaient pas de modification notable de la composition élémentaire. C'est pourquoi en plusieurs occasions nous avons réalisé des analyses sur le même échantillon avant et après incubation. Les résultats présentés dans le tableau I ne font apparaître aucune différence significative (test t, méthode des couples) entre les valeurs obtenues avant et après incubation, et montrent donc que les conditions de jeûne n'affectent pas la composition élémentaire sur une durée aussi courte.

2.2. Variations régionales et saisonnières

Le tableau II présente les données obtenues dans le cas où Acartia clausi domine le mésozooplancton, et le tableau III celles obtenues lorsque cette espèce est rare. La dominance d'Acartia est la situation la plus fréquente en lagune notamment dans les stations de l'ouest où elle est toujours abondante. Dans la zone estuarienne elle peut disparaître sous l'influence des eaux marines (cas de la station de Boulay en saison sèche) ou des eaux d'origine continentale (cas de Bingerville pendant la crue du Comoé).

D'une façon générale la teneur en matière organique et la composition élémentaire du mésozooplancton lorsque celui-ci est dominé par Acartia, varie peu en fonction des stations et des époques (Tab.II).

L'analyse de variances ne permet pas de dégager de différences significatives entre les 5 stations pour ces différents paramètres. Cette stabilité de la composition élémentaire du mésozooplancton, contraste avec l'hétérogénéité de la composition élémentaire du seston illustrée par les rapports Cp/Np et Np/Pp (Fig.2 et Tab.II). Il n'y a pas de relation significative entre les rapports C/N, N/P et C/P du mésozooplancton et du seston. De même la variabilité des concentrations en particules nutritives (teneurs en Cp, Np et Pp) n'a aucune influence sur la composition élémentaire du mésozooplancton (Fig.3, Tab.II).

La composition du mésozooplancton collecté en période de crue à Bingerville (Tab.III) est assez voisine de celle observée lorsque Acartia est dominant (tabl.II). La composition faunistique est pourtant très différente avec dominance du calanide Pseudodiaptomus hessei, des cladocères Moina et Diaphanosoma et du cyclopide Mesocyclops. Acartia ne représente que 5,2% des effectifs. Ce peuplement est donc presque uniquement constitué de crustacés d'eau douce.

Tableau I Teneurs en carbone, azote et phosphore du mésozooplancton (en % du poids sec) avant et après incubation dans de l'eau filtrée à 0,4 µm. Durée des des incubations en heures; densité de zooplancton en mg de PS par litre.

Station	Date	Avant incubation			Après incubation			Conditions expérim.	
		Ci	Ni	Pi	Cf	Nf	Pf	*durée*	*densité*
Boulay	01/81	39,7	9,8	0,8	43,3	10,2	0,7	5,2	19,5
	05/81	45,6	12,0	0,8	46,2	12,7	0,8	3,7	48,4
		44,4	11,3	0,9	46,2	12,2	0,9	3,8	37,9
	03/81	38,3	9,7	0,7	42,7	11,1	0,8	3,4	35,0
		35,5	9,4	0,7	40,8	10,5	0,8	4,1	21,5
Bletri	01/81	46,2	13,2	1,1	44,9	13,0	1,0	4,0	48,0
		44,4	13,0	1,2	42,0	12,6	1,0	4,2	18,6
	03/81	40,1	11,5	0,8	44,5	12,0	0,9	4,2	22,6
		45,0	12,3	0,8	43,3	11,5	0,6	3,8	34,2
Bingerville	03/81	48,2	11,9	0,9	46,0	12,5	0,9	3,8	21,0
		46,7	12,0	0,9	45,5	11,9	0,9	3,5	26,7
Tiegba	03/81	46,1	12,0	1,0	46,3	13,3	1,0	4,2	30,0
		43,0	11,9	1,1	43,4	11,8	1,1	4,2	10,2

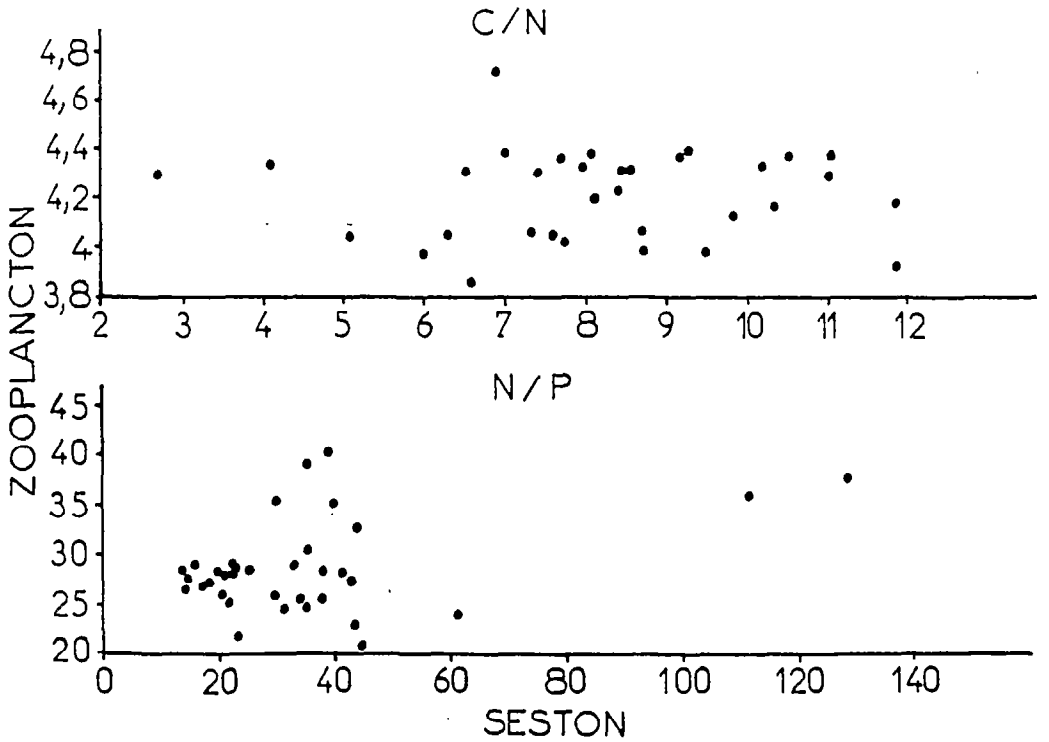


Figure 2. Rapports atomiques C/N et N/P de constitution du mésozooplancton en fonction des rapports C/N et N/P du seston.

Tableau II. Teneurs en matière organique (MO), Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) du mésozooplancton dominé par *Acartia clausi* (% du poids sec), et concentration en C,N et P particulaire (mg/m^2) dans les 5 stations étudiées. ND = non déterminé.

Station	Date	Mesozooplancton						Particules < 80 µm				
		MO	C	N	P	C/N	N/P	Cp	Np	Pp	Cp/Np	Np/Pp
Boulay	28/05/81	90,3	45,7	12,3	0,84	4,3	32,4	1385	395	20	4,1	43,7
	30/06	84,5	46,3	13,0	1,02	4,2	28,2	840	96	9	10,3	23,4
	1/07	88,0	46,3	12,6	0,78	4,3	35,8	694	302	6	2,7	111,5
	7/10	91,4	47,3	13,6	1,09	4,1	27,6	929	148	15	7,3	21,8
	28/11	93,5	45,2	13,0	1,15	4,1	25,0	1696	228	15	8,7	33,7
	18/05/82	ND	44,4	12,1	0,99	4,3	27,1	1656	175	9	11,0	43,1
Bietri	22/01/81	90,8	43,6	12,6	0,99	4,0	28,2	4996	768	124	7,6	13,7
	6/03	86,3	43,9	11,7	0,74	4,4	35,0	4880	815	60	7,0	30,1
	26/06	ND	45,8	12,4	0,96	4,3	28,6	2382	328	46	8,5	15,8
	28/07	93,4	45,1	13,0	1,09	4,0	26,4	3438	638	81	6,3	17,4
	6/10	93,3	46,6	13,7	1,12	4,0	27,1	2532	494	74	6,0	14,8
	10/11	94,0	44,6	13,5	1,21	3,9	24,7	2748	487	49	6,6	22,0
	29/01/82	91,2	43,6	11,8	0,65	4,3	40,2	6582	900	51	8,5	39,1
	5/03	ND	42,6	12,3	1,15	4,0	23,7	2868	661	24	5,1	61,0
	30/04	ND	44,2	12,0	0,93	4,3	28,6	1884	337	33	6,5	22,6
Bingerville	7/03/81	92,1	45,7	12,0	0,90	4,4	30,0	1986	287	18	8,1	35,3
	27/06	ND	47,8	12,9	1,09	4,3	26,2	1073	123	19	10,2	14,3
	29/07	94,0	48,0	13,3	1,05	4,2	28,0	645	126	14	6,0	19,9
	10/11	94,0	47,0	12,6	1,30	4,4	21,5	768	116	11	7,7	23,4
	25/01/82	93,7	41,9	12,5	0,99	3,9	28,0	2316	228	20	11,9	25,2
	11/03	91,0	46,3	12,5	0,99	4,3	28,0	2934	428	25	8,0	37,9
	11/05	ND	42,7	11,8	1,02	4,2	25,6	1962	272	29	8,4	20,8
Mopoyem	30/06/81	ND	46,0	12,3	1,12	4,4	24,3	1992	221	14	10,5	35,0
	3/06	ND	45,6	11,3	0,90	4,7	27,6	1758	296	16	6,9	41,2
	15/10	ND	44,6	13,1	1,02	4,0	28,4	1770	237	16	8,7	32,8
	19/01/82	93,0	45,4	12,7	1,12	4,2	25,1	2406	237	14	11,8	37,5
	16/03	ND	43,0	11,5	0,88	4,4	37,4	2286	291	5	9,2	128,9
	6/05	ND	40,8	10,9	1,16	4,4	20,5	2094	221	11	11,1	44,5
Tiegba	4/03/81	95,2	44,9	12,5	1,02	4,2	27,1	1439	207	25	8,1	18,3
	29/06	ND	47,0	12,5	1,09	4,4	25,4	1686	212	16	9,3	29,3
	1/06	ND	47,6	13,2	0,84	4,2	34,8	1125	235	13	5,6	40,0
	13/10	92,9	45,4	13,2	1,06	4,0	27,8	1419	214	21	7,7	22,6
	21/01/8	93,0	43,9	12,9	1,16	4,0	24,2	1602	197	14	9,5	31,2
	16/03	ND	43,8	12,4	0,71	4,1	38,7	3570	424	27	9,8	34,8
	5/05	ND	44,2	12,0	1,16	4,3	22,5	1746	274	14	7,4	43,3
Moyenne générale		91,8	45,1	12,5	1,00	4,2	28,3	2174	332	27	8,1	35,1
Ecart type		2,8	1,7	0,6	0,16	0,2	4,7	1279	204	25	2,1	23,9

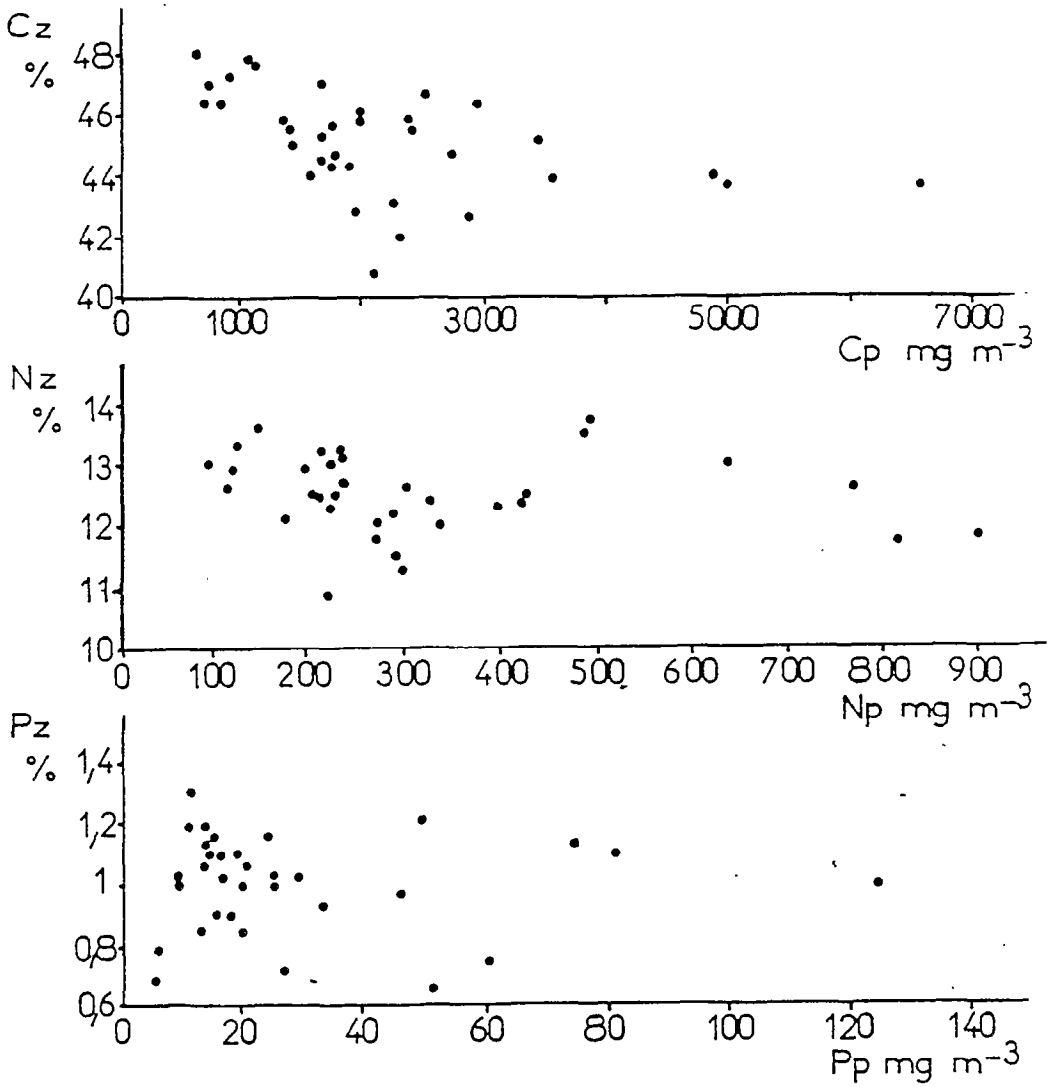


Figure 3. Teneurs en carbone (Cz) azote (Nz) et phosphore (Pz) du mésozooplancton (exprimées en % du poids sec) en fonction des concentrations en carbone (Cp), azote (Np) et phosphore (Pp) particulaire (en mg/m3).

La situation est assez différente dans le cas du mésozooplancton prélevé à la station de Boulay pendant la saison d'étiage (Tab.III) qui correspond à l'époque où les apports d'eaux marines dominent. Le zooplancton est alors plus diversifié et dominé par des cladocères marins (essentiellement du genre Penilia), des calanides du genre Paracalanus et des cyclopides du genre Oithona. Les teneurs en C, N et P de ce plancton sont significativement inférieures à celles du plancton dominé par Acartia (test t sur les résultats de la station de Boulay).

3 -DISCUSSION

Le tableau IV regroupe l'ensemble des résultats moyens obtenus sur la composition du zooplancton de la lagune Ebrié. La comparaison de nos données avec celles obtenues antérieurement par LEBORGNE et DUFOUR (1979), ne fait apparaître aucune différence significative : test U pour la MO, le C et l'N (variances différentes) avec t=1,84 , 0,31 et 1,77, et test t pour le P (t=1,88) et les rapports C/N (0,26) et N/P (0,55). Cette concordance nous autorise à analyser et à discuter conjointement ces diffèrents résultats. On notera qu'elle est rendue possible par le fait que les mêmes protocoles expérimentaux ont été employés dans les deux études. Divers travaux ont en effet mis en évidence que les procédés de conditionnement et de conservation pouvaient entraîner à eux seuls des différences importantes (OMORI, 1970; CHAMPALBERT et KERAMBRUN, 1979; WILLIAMS et ROBINS, 1978), ces travaux montrant par ailleurs que le procédé retenu ici (la dessiccation à 60°C de matériel frais), donnait de bons résultats.

La stabilité de la teneur en matière organique et de la composition élémentaire en C, N et P du mésozooplancton va de pair avec la stabilité de sa composition faunistique. En effet, celui-ci est souvent dominé à 90% par Acartia clausi de sorte que les mesures réalisées sur le mésozooplancton total peuvent pratiquement être assimilées à des mesures sur Acartia. Comme nous l'avons vu, les seules variations notables sont observées dans la zone estuarienne (Boulay, Yopougon) lorsque l'influence marine est maximale (période d'étiage), le zooplancton se caractérisant par l'apparition massive de copépodes et de cladocères marins. Des différences encore plus nettes s'observent en janvier 1978 lorsque les organismes à faible teneur en matière organique tels que les cténaires, occupent une position importante dans le peuplement (tabl.IV). Les variations constatées concordent avec les travaux montrant l'existence de différences de composition chimique entre organismes. On peut notamment citer les travaux de OMORI (1969) et de IKEDA et MITCHELL (1982). Dans cet ordre

Tableau III Teneurs en MO, C, N et P (% du poids sec) et composition faunistique ue mésozooplancton récolté en saison sèche à la station de Boulay, et en saison des crues à celle de Bingerville. AC= Acartia clausi; AP = appendiculaires; CA = autres calanides ; CH = chaetognates; CL = cladocères; CR = larves de crustacés; CY = cyclopides; DO = dolioles; SI = siphonophores; DIV = divers.

Station (salinité)	Date	Composition élémentaire						Composition faunistique (% de l'effectif total)									
		MO	C	N	P	C/N	N/P	AC	CA	CY	CL	CH	AP	SI	DO	CR	DIV
Boulay	21/01/81	76,4	41,6	8,5	0,74	5,7	26,1	0,2	6,2	17,1	71,8	1,2	0,7	1,4	0,1	0,2	0,6
(30 %.)	08/03/81	90,2	41,8	8,8	0,78	4,6	30,6	4,0	23,0	41,0	28,0	0	0	0	0	4,0	0,0
	28/01/82	87,5	40,7	10,2	0,74	4,7	29,9	3,2	7,0	2,4	87,0	0	0	0	0	0,3	0,1
	02/03/82	84,4	41,5	11,2	0,90	4,3	28,2	0	32,5	29,0	25,5	3,1	0	6,7	0,9	1,7	0,6
Binger-ville (0%.)	06/10/81	93,3	45,6	12,9	0,90	4,2	30,3	5,2	33,7	16,7	44,5	0	0	0	0	0	0

Tableau IV Composition moyenne (et valeurs extrêmes entre parenthèses) du zooplancton de la lagune Ebrié à diverses stations et époques. Voir symboles dans les autres tableaux

Type de zooplancton	Station (date)	% Poids sec				Rapports atomiques		Nb de valeurs	Références
		MO	C	N	P	C/N	N/P		
Acartia (10/1980)	Blétri: (41,2-44,0)	ND (10,5-11,2)	43,0	10,6	ND	4,6	ND	1	Données personnelles
Dominé par *Acartia*	Blétri,Boulay Abraco: (1977/78)	92,1 (91,0-93,9)	37,7 (29,3-48,6)	10,7 (8,4-13,3)	1,14 (0,75-1,43)	4,1 (3,7-4,3)	21,4 (15,8-25,3)	6	LE BORGNE ET DUFOUR, 1980
	Boulay: (05/1979)	ND	45,9	11,8	1,28	4,9 (1,10-1,40)	20,4	?	LE BORGNE comm. pers.)
	Blétri,Boulay, Bingerv.,Mopoyem, Tiegba: (1981-82)	91,8 (84,3-95,2)	45,1 (40,8-48,0)	12,5 (10,9-13,7)	1,00 (0,65-1,30)	4,2 (3,9-4,4)	28,3 (21,5-40,2)	35	présente étude
Dominé par les crustacés marins	Abraco: (1977)	80,9	37,3	10,7	1,26	4,1	21,7	1	LE BORGNE ET DUFOUR
	Boulay: (1981-82)	84,6 (76,4-90,2)	41,4 (40,7-41,8)	9,7 (8,5-12,2)	0,79 (0,74-0,90)	4,8 (4,3-5,7)	28,7 (26,1-30,4)	4	présente étude
Marin + cténaires	Boulay: (01/1978)	55,5	29,3	5,8	0,69	5,9	21,9	1	LEBORGNE et DUFOUR
Dominé par les crustacés d'eau douce	Bingerville: (10/1981)	93,3	45,6	12,9	0,96	4,2	30,3	1	présente étude

d'idées, LEBORGNE (1975) pense que les variations de constitution du zooplancton total proviendraient essentiellement des variations de l'abondance relative des différents groupes planctoniques. Cependant il convient de noter qu'aucune différence significative n'existe entre le zooplancton dominé par Acartia, et celui dominé par les crustacés d'eau douce rencontré à Bingerville en saison des crues du Comoé.

Les teneurs moyennes en MO, C et N obtenues lorsque le zooplancton de la lagune est dominé par Acartia ou par des crustacés, se situent dans la gamme des valeurs obtenues sur plusieurs espèces de copépodes par différents auteurs (OMORI, 1969, NASSOGNE, 1972, IKEDA et MITCHELL, 1982). Les données concernant la teneur en P sont plus rares ; les valeurs moyennes obtenues dans notre étude (0,69 à 1,28%) sont légèrement supérieures aux valeurs mentionnées pour les copépodes par BEERS (1966) (0,69 à 0,87% selon les mois) et par IKEDA et MITCHELL (1982) (0,53 à 0,86% selon les espèces).

Au sein d'une même espèce différents facteurs internes ou externes peuvent entraîner des variations de la composition chimique.

Les facteurs internes sont liés au sexe ou à l'état de développement et de maturité des individus (CHAMPALBERT et al., 1973 ; NEMOTO et al., 1976 ; GUERIN et GAUDY, 1977 ; RAZOULS, 1977 ; PAGANO, 1981). Les rapports C/N des ovocytes et des oeufs sont particulièrement élevés (de l'ordre de 10 d'après certains des auteurs précités), conséquence d'une teneur particulièrement élevée en lipides et en hydrates de carbone. Les échantillons recueillis dans notre étude comprennent presque exclusivement des adultes et des copépodites 4 et 5, avec des sex ratio très variables (0,07 à 0,95); on n'observe pourtant aucune variation de la composition élémentaire qui soit imputable à ce facteur. Il est possible que les formes à ponte continue comme Acartia, ne présentent pas des différences sexuelles aussi importantes que celles que l'on rencontre chez les formes, telles que Pareuchaeta norvegica (NEMOTO et al., ibid.), qui produisent des sacs ovigères, passant donc par une phase particulière de maturation des gonades.

Les facteurs de variation externes sont liés aux conditions trophiques, et, de façon globale à la nature du biotope.

L'influence de la qualité de la nourriture a notamment été démontrée par GUERIN et GAUDY (1977) chez l'harpacticoïde Tisbe holothuriae Dans notre étude nous avons estimé la nourriture disponible pour le zooplancton à partir d'analyses effectuées sur le matériel particulaire inférieur à 60 µm. Comme l'ont montré des observations plus récentes (résultats non encore publiés), ce matériel est essentiellement constitué de particules inférieures à 10 µm qui, d'après NIVAL

et NIVAL (1976), se situent dans une gamme de tailles accessible à Acartia clausi. La composition élémentaire de cette nourriture potentielle (et donc à priori sa qualité), relativement variable, n'a pas d'influence sur la composition élémentaire du zooplancton dominé par Acartia clausi. Nos données ne confirment donc pas l'influence de la qualité de la nourriture, tout au moins de sa composition élémentaire, sur la composition élémentaire d'Acartia. En cela, elles concordent avec les données de ROMAN (1980) sur le zooplancton de la baie de Buzzard (Massachussets): rapport C/N relativement stable (3.6 à 4.7); C/N du seston variant de 5 à 14.

L'influence de la quantité de nourriture sur la composition chimique du zooplancton, a été observée par divers auteurs notamment chez les espèces nordiques. Citons les travaux d'OMORI (1970) et d'IKEDA (1971) sur Calanus cristatus et ceux de CONOVER et CORNER (1968) sur Calanus finmarchicus et Metridia longa. Selon OMORI (1969) le zooplancton des zones subarctiques présenterait des variations du rapport C/N plus importantes que le zooplancton des milieux tropicaux, en raison d'une fluctuation plus accusée des conditions trophiques. D'autres auteurs ont également constaté qu'en période de jeûne, les espèces nordiques utilisent les réserves lipidiques qu'elles ont constituées en saison favorable (IKEDA, 1970 ; LEE, 1974), ce qui pourrait expliquer les variations de constitution observées in situ. En lagune Ebrié et dans la gamme des variations observées, qui est relativement importante, la quantité de nourriture ne semble pas avoir d'influence sur la constitution chimique du zooplancton. C'est ce que montre par exemple la comparaison des stations de Boulay (très pauvre en matériel particulaire) et de Bietri (très riche), en période de plancton à Acartia. Rappelons en outre que nous n'avons pas observé de variation significative de la composition élémentaire entre les animaux nourris et ceux placés in vitro dans des conditions de jeûne pendant 3 à 5 heures. Cette absence de relation pourrait résulter de ce que les organismes ne sont jamais durablement confrontés à des situations d'extrême oligotrophie, comme ils le sont dans les régions nordiques. Il convient de signaler que d'autres copépodes présentent également, dans leur milieu naturel, une remarquable stabilité de leur composition chimique malgré les changements saisonniers des conditions trophiques. C'est le cas de Pontella mediterranea et d'Anomalocera patersoni dans le Golfe de Marseille (KERAMBRUN et CHAMPALBERT, 1982; CHAMPALBERT et KERAMBRUN, 1982), ainsi que de Centropages typicus et de Temora stylifera en méditerranée (BOUCHER et al., 1976).

Les variations associées à un changement de biotope sont illustrées notamment par les cas de Centropages et de Temora évoqués ci dessus

(BOUCHER et al., ibid.). Chez ces deux espèces, des différences significatives sont observées entre les individus prélevés en Méditerranée et ceux collectés dans les eaux côtières de l'Atlantique marocain. Les seconds se caractérisent par des C/N plus faibles: 3.32 au lieu de 4.3 chez Centropages. Dans le même ordre d'idée le copépode Eurytemora velox des mares saumâtres du littoral méditerranéen a une composition élémentaire relativement stable à l'intérieur d'un biotope donné alors que des différences importantes sont observées entre les individus prélevés en Camargue (C/N = 5.0) et dans le Languedoc (C/N = 3.7) (PAGANO, 1981). Il semblerait ainsi que, tout au moins chez certaines espèces, il faille un changement radical des conditions écologiques pour entraîner une variation de la composition élémentaire. L'isolement géographique des populations conduirait alors à l'établissement de races physiologiques différentes. Ce type de phénomène n'apparaît pas chez Acartia clausi en lagune Ebrié malgré le relatif isolement géographique des populations de la région Ouest hypohaline (salinité < 5) et alors que des différences significatives de la taille individuelle ont été mises en évidence entre ces populations et celles des eaux salées de la zone estuarienne (SAINT-JEAN et PAGANO, 1984). Par contre il semble que la composition élémentaire d'Acartia clausi en méditerranée soit sensiblement différente, de celle notée en lagune Ebrié. Ainsi CHAMPALBERT et al (1973) rapportent des teneurs en C et N respectivement de 36,4 et 9,3% et un rapport C/N de 3,9 chez des femelles adultes du Golfe de Marseille soit des valeurs inférieures à celles de notre étude. De même NASSOGNE (1972) note des teneurs comprises entre 40 et 43% pour le C et entre 8 et 10% pour l'N ainsi que des C/N variant entre 3.7 et 5 chez des Acartia de mer Ligure.

De façon générale, la discussion précédente met en évidence une grande diversité de situations en ce qui concerne la composition élémentaire des organismes planctoniques. En particulier, il apparaît que toute extrapolation des données d'un biotope à l'autre est hasardeuse. Une multiplication des études de ce type s'avère donc nécessaire au moins à deux titres, d'une part pour améliorer la précision de l'évaluations des transferts dans tel ou tel biotope, et d'autre part pour mieux appréhender les causes de variation intra spécifiques et les problèmes d'adaptation et de race physiologiques.

2.3.4. Evaluation de la biomasse du peuplement par pesée et comparaison avec les évaluations par calcul

Des évaluations par pesée de la biomasse du peuplement ont été faites en 1981-82 sur des échantillons récoltés en même temps, aux mêmes points et selon le même protocole que les échantillons destinés au dénombrement des espèces (voir paragraphe 2.1). Ces échantillons sont recueillis sur une soie prépesée, rapidement lavés à l'eau distillée si nécessaire, puis desséchés à 60°C pendant au moins 24 heures avant d'être pesés au laboratoire. Le poids de cendres est estimé ensuite après calcination à 550°C pendant 1 h 30. On déduit le poids organique (PO) par différence entre le poids sec et le poids de cendres.

Ces évaluations sont significativement corrélées avec celles obtenues par calcul dans les stations de Bietri, Boulay et Bingerville (fig.2.1, tabl.2.III). Par ailleurs, les pentes des droites d'ajustement aux couples biomasse par pesée-biomasse par calcul ne différent pas significativement de 1 et les ordonnées à l'origine de 0. On peut en conclure que les deux types d'évaluations donnent des résultats globalement identiques. Ce résultat valide dans une certaine mesure les procédés d'estimation des poids individuels précédemment définis. Cependant, les tests de comparaison de moyennes ne concordent avec les tests sur les droites que dans le cas de Boulay, seule station où la proportion de détritus, évaluée "à l'oeil", soit régulièrement très faible. Dans les stations de l'Ouest, où les évaluations par pesée sont dans l'ensemble nettement supérieures aux évaluations par calcul, les corrélations sont non significatives . Ce fait est essentiellement lié à la grande abondance de *Microcystis aeruginosa*, cyanophycée massivement retenue par le filet et qui formait fréquemment des fleurs d'eau en 1981-82 (chap.1.2).

En définitive la comparaison montre que la méthode par pesée directe n'est pas applicable lorsqu'existent de fortes proportions de particules algales ou détritiques de dimensions supérieures au vide de maille utilisé pour le prélèvement du zooplancton. Ce résultat confirme les limites de cette méthode, spécialement dans les milieux peu profonds où une telle situation se présente assez fréquemment.

2.3.5. Biomasses moyennes, répartitions par espèce ou par groupe d'organismes

La biomasse du peuplement a été estimée par calcul dans les différents échantillons récoltés.

Les valeurs moyennes pour l'ensemble des stations sont du même ordre de grandeur en 1981-82 (79 mg/m3) et en 1984-85 (64 mg) (tabl. 2.IV). Les écarts entre stations sont assez faibles, notamment en 1984-85 ou les moyennes par station sont

Tableau 2.III. Biomasses moyennes de zooplancton obtenues par pesée et par calcul (voir texte). n=nb de couples; t= test de comparaison (méthode des couples); r=coefficient de corrélation; DR et AMR Droite de régression et axe majeur réduit. Test de signification sur les pentes ou les ordonnées à l'origine (ord. or.): A=hypothèse acceptée Seuils de risques: p<0,05 (*); p<0,01 (**); p<0,001 (***).

Station	n	Biomasse			t	r	D.R.				A.M.R.		
		Pesée (p)	Calcul (c)	c/p			pente (a)	ord. or. (b)	hyp. a=1	hyp. b=0	pente (a)	ord. or.	hyp. a=1
Bietri	7	225	147.6	3,21	*	0,944 ***	1.45	10.49	A	A	1.54	-2.26	A
Bingerville	6	126.2	67.8	1,91		0,930 **	1.85	0.49	A	A	1.99	-9.01	A
Boulay	8	138	137.8	0,01		0;898 **	1.09	-11.93	A	A	1.21	-28.95	A
Mopoyem	6	75	16.9	3,78	*	0,417							
Tiegba	6	250.5	79.1	2.58		-0.202							
Centre-Est	21	163.6	121.1	1.35		0,869 ***	1.27	9.51	A	A	1.47	-13.64	A
Ouest	12	162.8	48	3.39		0.262							

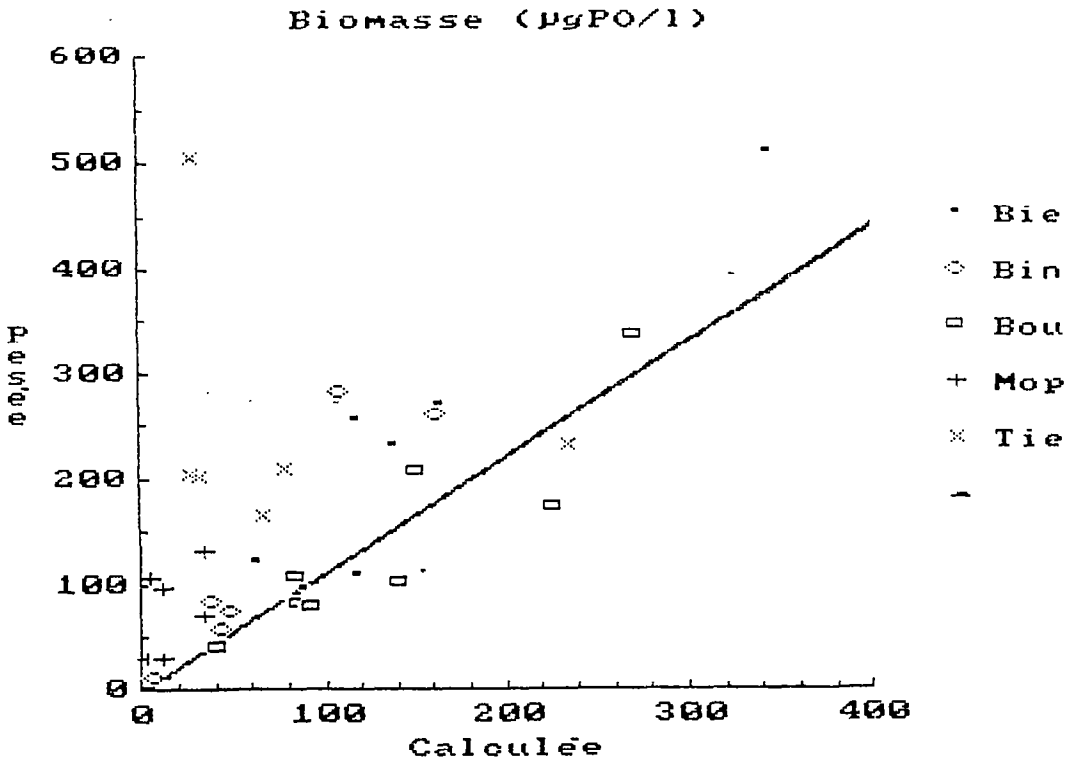


Figure 2.1. Comparaison des évaluations de la biomasse du peuplement par pesée et par calcul (voir texte). La droite correspond à l'égalité des deux évaluations.

comprises entre 59 et 67 mg/m3. Un test t de comparaison des moyennes correspondant aux mois d'échantillonnage communs aux deux cycles, montre qu'il existe des différences significatives dans deux stations, Bietri et Mopoyem (tabl. 2.V). De façon générale, il semble que, entre 1981-82 et 1984- 85, la biomasse ait "évolué" différemment suivant les zones , avec :

-- diminution dans les deux stations de la zone estuarienne,

-- augmentation dans les deux stations de l'Ouest,

-- stabilité à Bingerville (Est).

Dans l'Ouest, l'évolution se caractérise également par une augmentation sensible de la biomasse de *P. hessei* et par le développement d'*O. brevicornis*, quasiment absent en 1981-82 et qui apporte une contribution non négligeable à la biomasse en 1984-85 (tabl. 2.IV et 2.VI).

Acartia est l'espèce dominante. Elle représente en moyenne, et dans toutes les stations, plus de 50% de la biomasse du peuplement (tabl.2.VI). Viennent ensuite *Oithona*, surtout abondante dans la région centre-est, puis *Pseudodiaptomus*, qui est circonscrit aux zones est et ouest où il peut périodiquement dominer (voir plus loin, tabl.2.X). Si on ajoute à ces trois espèces les divers autres copépodes, il apparaît que ce groupe forme 89% de la biomasse du peuplement. Les rotifères et les cladocères n'en constituent qu'une part négligeable (3,7% et 5%). Cependant, ces organismes, avec d'autres (*Paracalanus*, les polychètes et les appendiculaires dans l'estuaire, des copépodes d'eau douce à Bingerville), peuvent être abondants et atteindre localement ou de façon périodique, des biomasses de l'ordre de 20 mg/m3 qui correspondent au tiers de la biomasse moyenne annuelle du peuplement.

Le méroplancton , qui dans la plupart des cas correspond sans doute à des formes autochtones, ne constitue qu'un pourcentage de la biomasse du zooplancton assez faible (1,5 à 10,5%, contre 2,8 à 34,8% en termes d'effectifs). Les variations d'abondance du méroplancton sont intéressantes à examiner car il s'agit des formes de diffusion d'organismes benthiques ou demersaux à l'état adulte, dont elles reflètent en outre la fécondité et le recrutement. Dans cet ordre d'idée, on peut signaler que les *nauplii* de cirripèdes sont confinées aux régions voisines du canal de Vridi (Boulay et Bietri). Les larves de polychètes sont surtout rencontrées en zone estuarienne, particulièrement à Bietri, et ne semblent être significativement présentes que dans les chenaux en ce qui concerne la partie ouest. Les larves de mollusques, parfois importantes en termes d'effectifs, ne le sont pas en termes de biomasses. Elles sont présentes dans toutes les stations, les larves de gastéropodes étant plus abondantes

Tableau 2.IV. Biomasses moyennes des différents groupes faunistiques dans les cinq stations et coefficients de variations. n= nombre de valeurs. AC=Acartia clausi; PS=Pseudodiaptomus hessei; OI=Oithona brevicornis; COP= autres copépodes; CLA=cladocères; ROT=rotifères; DIV=autres organismes (voir texte); LMO=larves de mollusques; LPO= larves de polychètes; ZOE= zoés de crabes.

Station		Cycle	n	Holoplancton AC	PS	OI	COP	CLA	ROT	DIV	Meroplancton LMO	LPO	ZOE	Total	Macro-plancton
Moyenne (mg/m3)															
Binger-	baie	1981-82	7	34.4	3.3	12.6	2.73	3.02	3.40	1.17	0.48	0.37	0.00	61.4	6.9
ville	baie	1984-85	10	39.0	7.1	15.3	1.53	3.27	1.72	0.24	2.00	0.30	0.01	70.5	24.7
	chenal	1984-85	9	63.7	2.1	21.9	1.36	0.25	0.12	0.95	0.87	0.47	0.03	91.8	16.9
Bietri	baie	1981-82	7	110.8	0.3	25.5	6.45	0.23	1.49	0.94	1.67	12.13	0.00	159.6	1.2
	baie	1984-85	11	35.6	0.3	23.5	0.46	0.04	1.39	0.96	0.15	4.82	0.02	67.2	1.0
Boulay	baie	1981-82	7	56.6	0.1	13.2	36.25	5.27	0.00	2.43	0.83	1.53	0.21	116.4	16.1
	baie	1984-85	7	27.6	0.4	20.7	10.05	0.04	1.72	5.03	0.97	1.13	0.01	67.6	16.2
Mopoyem	baie	1981-82	6	9.7	2.9	0.0	0.66	0.00	0.86	0.00	2.47	0.00	0.01	16.6	1.8
	baie	1984-85	11	26.1	13.2	3.0	0.10	0.00	4.83	0.00	1.51	0.02	0.01	48.7	15.9
	chenal	1984-85	11	31.5	9.1	8.0	0.13	0.00	6.28	0.00	4.86	0.14	0.01	60.1	15.4
Tiegba	baie	1981-82	6	26.0	11.0	0.0	1.18	0.00	0.47	0.00	3.59	0.00	0.02	42.2	44.0
	baie	1984-85	11	35.2	23.9	1.6	0.52	0.00	3.22	0.00	0.41	0.09	0.00	65.0	35.7
	chenal	1984-85	11	27.5	21.6	3.0	0.29	0.00	4.20	0.00	0.82	0.11	0.00	57.4	21.3
Moyenne	baie	1981-82		47.5	3.5	10.3	9.45	1.70	1.25	0.91	1.81	2.81	0.05	79.2	14.0
	baie	1984-85		32.7	9.0	12.8	2.53	0.67	2.58	1.25	1.01	1.27	0.01	63.8	18.7
Coefficient de variation (%)															
Binger-	baie	1981-82		120.1	134.4	218.8	134.2	217.7	134.8	204.9	87.4	177.8	126.9	99.3	210.2
ville	baie	1984-85		98.4	144.1	107.2	171.9	184.1	152.1	161.1	108.5	185.7	114.2	61.7	276.4
	chenal	1984-85		94.5	131.6	103.1	102.1	209.2	142.1	148.9	70.4	165.7	106.3	87.4	138.7
Bietri	baie	1981-82		94.3	192.4	110.8	152.1	146.7	183.1	204.9	109.3	121.2	205.9	63.6	119.2
	baie	1984-85		135.2	183.8	195.4	122.6	219.4	139.5	307.6	148.2	147.8	234.9	134.1	71.0
Boulay	baie	1981-82		115.7	170.8	128.4	95.6	131.7	264.6	112.0	67.2	149.2	184.9	59.7	160.4
	baie	1984-85		54.2	90.1	122.7	124.5	127.4	255.0	228.2	149.5	132.1	115.9	63.0	71.6
Mopoyem	baie	1981-82		112.5	69.8	155.5	99.6	0.0	63.6	181.7	85.9	0.0	123.6	88.1	114.8
	baie	1984-85		70.4	60.7	133.2	130.3	0.0	188.6	189.5	52.9	240.3	181.3	63.3	87.9
	chenal	1984-85		44.2	73.8	109.4	55.8	0.0	164.3	130.7	104.0	108.0	144.7	38.2	89.7
Tiegba	baie	1981-82		50.1	103.2	156.5	122.9	244.9	143.5	0.0	116.4	244.9	109.9	63.0	145.9
	baie	1984-85		62.9	92.1	148.6	128.8	0.0	226.2	222.5	116.4	287.2	0.0	59.6	58.4
	chenal	1984-85		54.5	103.3	127.0	141.9	0.0	189.1	141.0	155.7	102.2	331.7	50.8	142.7

Tableau 2.V. Comparaison des biomasses correspondant aux mois communs des 2 périodes et test t pour les moyennes appariées sur les valeurs transformées (log B).

Station	nb. de mois	Biomasse du zooplancton total 1981-82 (a)	1984-85 (b)	a/b	t		Biomasse d'Acartia 1981-82 (a)	1984-85 (b)	a/b	t	
Bingerville	6	64.8	67.0	0.97	-0,66		39.7	42.0	0.95	-0.20	
Bietri	7	159.6	67.0	3.08	4,26	*	110.9	33.6	3.30	4.07	*
Boulay	4	82.3	68.1	1.21	1,30		54.0	30.1	1.79	0.75	
Mopoyem	5	18.4	58.7	0.31	-4,77	*	10.6	31.7	0.34	-3.41	*
Tiegba	5	45.4	63.0	0.72	-1,17		28.4	38.0	0.75	-0.84	

Tableau 2.VI. Pourcentages de biomasse moyens et intervalles de confiance des différents groupes faunistiques et coefficients de variations. Symboles dans le tableau 2.IV.

Station		Cycle	n	AC	PS	OI	COP	CLA	ROT	LMO	LPO	ZOE	DIV
Moyenne (%)													
Binger-	baie	1981-82	7	54.6	8.5	12.4	5.63	5.98	8.47	3.31	0.25	0.00	0.75
ville	baie	1984-85	10	50.1	15.3	17.3	3.15	7.11	3.55	2.93	0.31	0.03	0.27
	chenal	1984-85	9	50.7	9.1	14.8	8.43	5.30	4.12	6.46	0.36	0.04	0.74
Bietri	baie	1981-82	7	66.2	0.2	16.5	4.51	0.14	1.38	1.71	8.76	0.00	0.67
	baie	1984-85	11	56.2	0.6	24.6	1.44	0.25	8.68	0.50	6.00	0.12	1.60
Boulay	baie	1981-82	7	45.1	0.0	9.3	36.57	4.19	0.00	0.72	1.55	0.21	2.29
	baie	1984-85	7	53.3	0.8	25.9	12.39	0.04	1.26	0.96	1.21	0.01	4.11
Mopoyem	baie	1981-82	6	47.2	23.9	0.0	4.22	0.00	7.09	17.60	0.00	0.03	0.00
	baie	1984-85	11	50.8	33.2	5.3	0.26	0.00	6.28	3.99	0.06	0.04	0.00
	chenal	1984-85	11	54.2	16.2	13.0	0.27	0.00	7.94	8.05	0.29	0.02	0.00
Tiegba	baie	1981-82	6	66.8	21.5	0.0	3.10	0.00	1.71	6.86	0.01	0.05	0.00
	baie	1984-85	11	51.7	40.1	2.1	0.84	0.00	4.02	1.08	0.14	0.00	0.00
	chenal	1984-85	11	53.6	33.7	3.8	0.50	0.00	6.32	1.88	0.18	0.00	0.00
Moyenne	baie	1981-82	33	59.9	4.4	13.0	11.90	2.15	1.58	2.28	3.54	0.06	1.15
	baie	1984-85	50	51.3	14.1	20.1	3.97	1.05	4.04	1.58	1.99	0.02	1.96
Coefficient de variation (%)													
Binger-	baie	1981-82		53.1	102.8	148.0	123.0	209.2	109.6	210.6	171.2	155.4	190.4
ville	baie	1984-85		56.6	124.3	98.3	181.7	190.1	162.1	80.8	183.6	203.8	161.5
	chenal	1984-85		62.5	161.7	100.9	161.7	154.0	188.0	134.9	173.6	118.5	165.9
Bietri	baie	1981-82		53.8	230.7	125.9	166.8	164.9	206.1	155.2	121.5	221.9	192.9
	baie	1984-85		48.0	97.0	106.8	112.0	221.3	148.9	138.1	136.2	166.5	188.6
Boulay	baie	1981-82		87.0	193.0	60.9	87.6	144.3	264.6	46.6	148.6	197.9	123.1
	baie	1984-85		68.9	99.9	87.1	83.8	149.8	238.1	100.4	91.8	111.5	188.1
Mopoyem	baie	1981-82		34.7	58.5	201.0	38.1	0.0	64.7	55.0	0.0	136.2	156.0
	baie	1984-85		28.7	54.8	97.6	105.4	0.0	155.0	67.0	250.8	230.0	147.7
	chenal	1984-85		29.9	65.1	106.6	75.1	0.0	166.2	86.4	127.3	191.4	120.3
Tiegba	baie	1981-82		25.7	47.5	101.9	155.1	244.9	147.8	96.6	244.9	81.3	0.0
	baie	1984-85		38.4	56.7	152.6	98.3	0.0	211.8	127.8	273.5	0.0	222.5
	chenal	1984-85		36.8	63.4	120.8	125.8	0.0	211.7	156.6	103.2	331.7	136.6

à Bingerville et celles de lamellibranches à Mopoyem. On notera encore que les formes dominantes à Boulay rappellent le genre *Arca* alors que celles de l'Ouest doivent, pour un grand nombre d'entre-elles, appartenir au genre *Corbula* abondant dans cette région (Zabi, 1980). Enfin, les densités des deux types de larves diminuent très sensiblement entre 1981-82 et 1984-85 à Bietri. Les zoé de crabes n'apparaissent qu'en saison sèche à Boulay (surtout), Bietri et Bingerville, ce qui confirme, en supposant qu'elles lui appartiennent, la localisation en zone estuarienne de l'aire de ponte du crabe de lagune le plus commun en eaux libres, *Callinectes latimanus* (Charles- Dominique et Hem, 1981). Enfin, il est intéressant de signaler que les oeufs pélagiques de poissons sont surtout récoltés dans l'Est et en zone estuarienne, confirmant les informations disponibles sur la reproduction des formes susceptibles de produire de tels oeufs: *Ethmalosa fimbriata* et *Liza spp* principalement (Albaret, comm. pers.). Rappelons que ces oeufs sont essentiellement récoltés de nuit, ce qui suggère que les pontes sont nocturnes (Repelin, sous presse; Saint- Jean et Pagano, en prép.).

Les biomasses moyennes observées au cours des deux cycles sont très inférieures aux chiffres trouvés en 1974-75 par Repelin (sous presse) (tabl.2.VII), chiffres qui, pour diverses raisons, sont probablement surestimés. Elles s'inscrivent en revanche dans la gamme des valeurs déterminées en 1978-79 par Le Borgne et Dufour (1979), qui correspondent à des échantillons récoltés au filet de 200 µm de v.d.m. dominés dans la plupart des cas par les stades terminaux d'*Acartia*. Selon nos données, ces stades représentent environ 70% de la biomasse de l'ensemble des stades de l'espèce, donc une fraction importante du peuplement.

Plus généralement, les biomasses lagunaires sont faibles comparées à celles d'autres milieux saumâtres ou d'eau douce de zone intertropicale, si l'on excepte un lac et une lagune oligotrophes (lac Sibaya et Baie de Biscayne). Elles sont à peine supérieures à celles de la station marine côtière située au large du canal de Vridi (zooplancton >200µm et macroplancton), mais comparables à celles de l'estuaire de la Bot dont les communautés sont dominées par *P. hessei* et *O. similis*. On notera également que les biomasses de *Pseudodiaptomus* sont très voisines de celles notées dans le lac Sibaya pour la même espèce, qui dominait dans le peuplement.

Le macroplancton.

La technique de prélèvement du zooplancton utilisée pour récolter ces organismes fournit probablement des résultats non représentatifs de leur abondance réelle étant donné leur grande taille, leur vagilité, leur faible densité, et leur répartition spatio-temporelle probablement très hétérogène. Quelques remarques peuvent cependant être faites. En moyenne, les biomasses observées semblent assez

Tableau 2.VII: Biomasses de zooplancton dans différents biotopes, exprimées en mg PS/m3.
(1) pour une couche oxygénée de 20 m.

Biotope	PROF	T°C	Maille	Biomasse	min-max	Références
ATLANTIQUE TROPICAL						
z. d'upwelling			50	61.1		Le Borgne et al., 1983
z. oligotrophe			50	17.3		,,
S. côtière Abidjan	35 m	20-31	200	43.3		Le Borgne et Binet,1979
LAGUNE EBRIE	4.8					
1974-75		26-31	100	137.8		Repellin, 1985
			200		5-90	Leborgne et Dufour, 1979
1981-82			64	79	4-375	cette étude
1984-85			64	64	1-285	,,
ESTUAIRE DE LA BOT (Afr. Sud)		15-25	80	83.1	8-298	Coetzee, 1985
BAIE DE BISCAYNE	3	25,5		3.3	9.98	Reeve et Cosper, 1973
JACKLE'S LAGOON	2.4	5-20	53	117.6		Landry 1978 (A. clausi)
ESTUAIRE DE LA RHODE RIVER			80	5.2	0.2-16.3	Allan et al., 1976 (A. tonsa)
ESTUAIRE PATUXENT		24-26	74	125.5	86-169	Heinle et al., 1966 (A.tonsa)
ETANGS LAYO	1	26-31	64	432.1	67-1790	Legendre et al 1987
MARES TEMPORAIRES DU QUEBEC		2-17	64	947	283-2386	Aubin et Leblanc, 1986
LAC TCHAD						
Archipel	3.9	18-31	64	333	152-515	Saint-Jean 1983
Zone 1	1.5		64	181		
LAC GEORGES	2.2	25-26	80	368	250-600	Burgis 1974
LAC SIBAYA	13	18-28	158	5.1	1-21	Hart et Allanson, 1975 (P. hessei)
LAC KINNERET	25.6	18-25		221.3 4225.4		Seruya et al., 1980 (1) printemps et été-automne
LAC NAIVASHA	4,7	19-23	105	202	80-370	Litterick et al. 1979
LAC LANAO		24-30	35	31		Lewis, 1979
LAC OTOTOA	12-16	10-25	100	12	8.3-14.2	Green, 1976 (Calamoecia lucasi)

élevées, équivalent au quart de la biomasse du zooplancton proprement dit (tabl. 2.VIII et 2.IV). Elles sont relativement plus faibles à Bietri, peut être en relation avec l'existence d'une couche anoxique en profondeur. Elles sont beaucoup plus élevées dans l'Ouest, surtout à Tiegba où les mysidacés dominent très largement, équivalant à 40% de la biomasse du zooplancton en 1984-85 et à 77% en 1981-82. A Boulay, l'abondance de *Lucifer* en 1981- 82 et leur absence en 1984-85 est essentiellement attribuable au fait que cette espèce n'est présente qu'en milieu de saison sèche, période durant laquelle aucun échantillonnage n'a été fait en 1984-85. Sa rareté à Bietri suggère qu'il s'agit d'une forme cantonnée à la zone estuarienne rurale.

D'une façon générale, nos données montrent que les mysidacés sont un groupe très abondant dont l' importance n'avait pas été signalée jusqu'ici.

Tableau 2.VIII. Biomasses moyennes en mg PS/m3 des organismes du macroplancton. n=nombre d'échantillons

Station		cycle	n	Mysidacés	Lucifer	Décapodes	Amphipodes	Poissons larves	Poissons oeufs	Total
Bietri	baie	1981-82	7	0.14	0.03	0.00	0.13	0.72	0.17	1.18
		1984-85	11	0.27	0.04	0.07	0.08	0.24	0.34	1.04
Bingerville	baie	1981-82	7	5.77	0.00	0.14	0.01	0.72	0.18	6.84
	baie	1984-85	10	23.81	0.00	0.24	0.06	0.35	0.25	24.71
	chenal	1984-85	9	15.42	0.04	0.67	0.12	0.61	0.01	16.88
Boulay		1981-82	7	0.21	13.74	1.06	0.01	2.35	0.07	17.45
		1984-85	7	12.04	0.37	1.91	1.06	0.72	0.11	16.21
Mopoyem	baie	1981-82	6	1.79	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	1.82
	baie	1984-85	11	15.41	0.00	0.13	0.14	0.23	0.00	15.90
	chenal	1984-85	11	13.02	0.00	0.87	0.09	1.41	0.01	15.40
Tiegba	baie	1981-82	6	43.51	0.00	0.17	0.02	0.30	0.00	43.99
	baie	1984-85	11	35.15	0.00	0.24	0.00	0.30	0.00	35.69
	chenal	1984-85	11	21.07	0.00	0.11	0.01	0.11	0.00	21.30

2.3.6. Répartition de la biomasse par classes de taille

L'intérêt de ce type de caractérisation du peuplement est que les organismes y sont globalement considérés comme des proies, différenciées selon un critère, la taille, couramment utilisé dans l'étude des relations entre le zooplancton et ses consommateurs. Les répartitions sont illustrées dans la figure 2.2. Elles varient surtout en relation avec les changements de composition du peuplement. C'est ainsi que la relative stabilité de composition du peuplement dans l'Ouest se traduit par un profil de répartition constant de type rectangulaire. Cette répartition est favorable à l'exploitation par des prédateurs non sélectifs ou par de nombreux prédateurs plus sélectifs qui exploiteraient l'ensemble du peuplement. Dans les autres cas, les répartitions ont une allure polymodale plus favorable à l'exploitation par des prédateurs sélectifs. Le manque d'informations sur la nature et l'abondance des zooplanctophages ne permet cependant pas de lier répartition et prédation. Par ailleurs, on constate que:

— la gamme de tailles la plus étendue se rencontre à Boulay en période de transition saison sèche-saison humide (juin);

— les répartitions les plus homogènes se situent au coeur de la saison sèche à Boulay (plus grande taille moyenne) et dans l'Ouest;

— à Boulay, la proportion des formes de petite taille (<280µm environ), qui est généralement constituée de nauplii, de rotifères et de larves de mollusques, est faible, surtout au coeur de la saison sèche; à un degré moindre, il en est de même à Bietri et à Bingerville;

— les peuplements de saison humide de ces deux dernières stations se caractérisent toutefois, comme dans l'Ouest durant toute l'année, par l'existence d'une proportion non négligeable de petites formes.

Dans son ensemble, le peuplement se caractérise par une taille moyenne relativement faible, notamment par rapport aux milieux marins. Un examen plus complet des données de la littérature devrait permettre de préciser cette comparaison. On notera cependant que de telles données sont a priori peu nombreuses et difficiles à analyser, ne serait-ce que du fait d'une utilisation fréquente de mailles élevées (200 µm) dans la récolte du zooplancton en milieu marin. On signalera que les peuplements des étangs de pisciculture saumâtres de Layo (Legendre *et al.*, 1987) ou du lac Tchad (Saint-Jean, observ. pers.) sont de taille comparable, mais les peuplements lagunaires présentant toutefois des fréquences plus fortes au dessus de 600-800µm (formes "marines" dans l'estuaire; *Pseudodiaptomus* dans l'Ouest et en saison des crues à Bingerville).

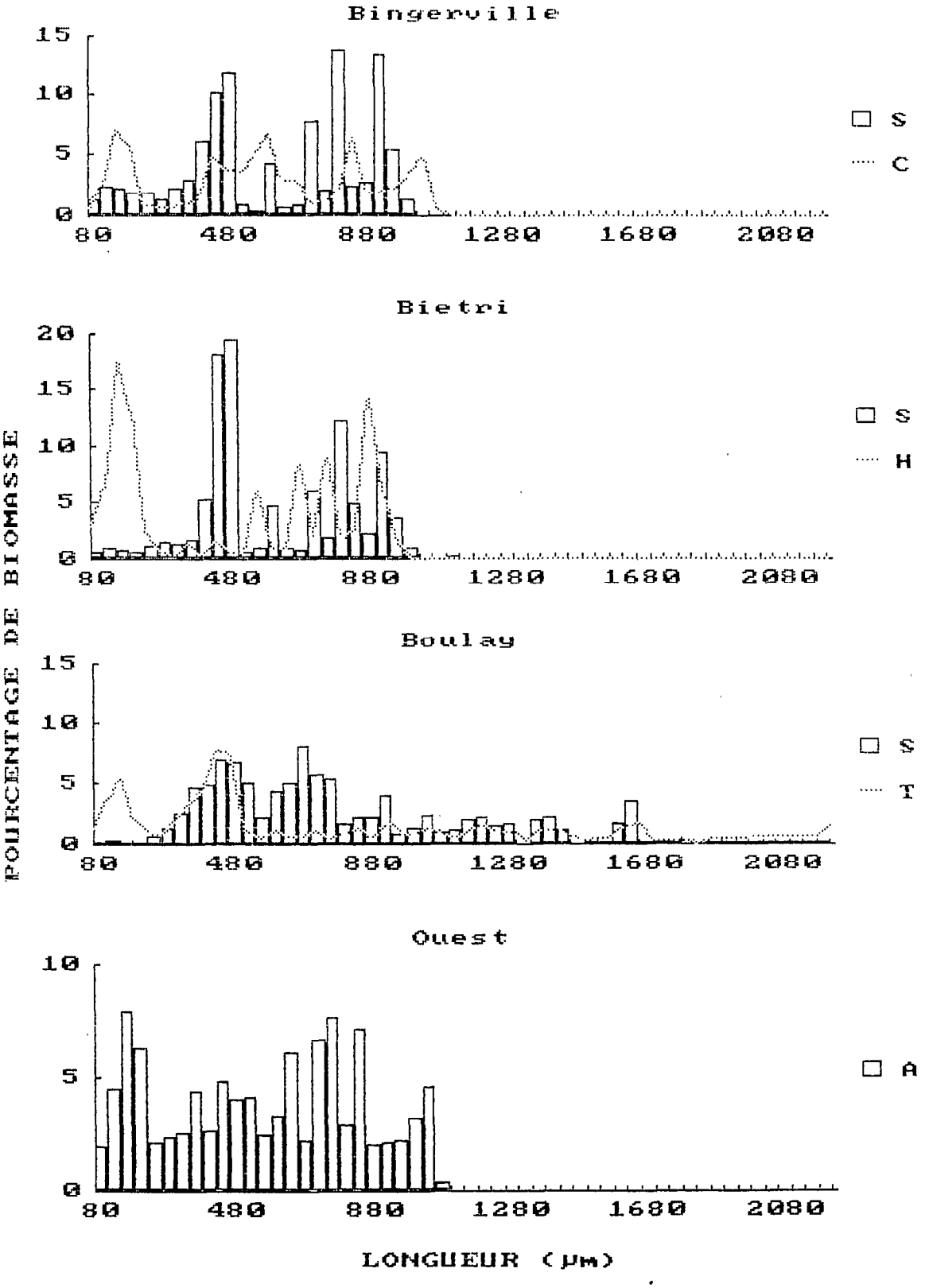


Figure 2.2. Répartition de la biomasse en fonction de la taille (longueur céphalothoracique pour les copépodes; longueur totale pour les autres organismes), en saison sèche (S), en saison des crues (C), en saison humides (H), en période de transition saison sèche - saison saison des pluies (T) ou pour l'ensemble de l'année (A), suivant les cas (données de 1984-85).

2.3.7. Variations spatio-temporelles

Les variations spatio-temporelles, notamment saisonnières, ont déjà été définies en termes d'effectifs. Elles sont complexes et très importantes, puisque les valeurs extrêmes de biomasse du peuplement sont de 4 et 375 mg PS/m^3 en 1981-82 et de 1 et 285 mg en 1984-85. Le trop petit nombre de données ne nous autorisant pas à utiliser les traitement adaptés aux séries temporelles (périodogrammes,..), nous ne ferons qu'une analyse descriptive de ces variations par station et par espèce.

Variations au niveau des stations.

A Bingerville, dans la baie, on observe pratiquement la même évolution saisonnière au cours des deux cycles annuels. Les biomasses les plus fortes sont notées en saison sèche, de janvier à mars-avril, alors que le peuplement est presqu'exclusivement constitué d'*Acartia* et d'*Oithona* (fig.2.3 et 2.4). Les biomasses les plus faibles s'observent en début de saison des pluies (mai-juin). Elles correspondent à la quasi-disparition d'*Oithona* et à une nette diminution d'*Acartia*. Cette espèce, qui reste alors pratiquement la seule composante du peuplement, se développe légèrement pour disparaître vers août-septembre. Elle est progressivement supplantée par *Pseudodiaptomus* puis par des formes de la communauté "continentale" (*Moina, Diaphanosoma, M. ogunnus*,..), qui culminent au plus fort de la crue (octobre) et maintiennent la biomasse totale à un niveau moyen. Le profil de variation observé en 1984-85 dans le chenal présente des différences sensibles : diminution moins accentuée de la biomasse en saison des pluies due au maintien d'Oithona en juin; disparition d'*Acartia* dès le début de la crue (août) et biomasse totale pratiquement nulle pendant cette saison.

A Boulay, les données de 1981-82, diverses observations épisodiques (Le Borgne et Dufour, 1979; données personnelles non publiées) et les données de Rahm (1964), montrent qu'Acartia disparaît au coeur de la saison sèche, le peuplement étant alors dominé par des formes "marines" (divers dans la figure 2.4). Cependant la biomasse totale semble demeurer relativement constante toute l'année si l'on excepte les "explosions", observées par nous mêmes (voir figures), par Repelin et par Le Borgne et Dufour, qui semblent se produire à la transition entre la saison sèche et la saison des pluies (mai-juin). Ces brèves augmentations correspondent à un peuplement dominé par *Acartia, Oithona* et *Paracalanus* (1981-82). On notera également un développement important des appendiculaires en juin 1985.

A Bietri les valeurs les plus élevées sont observées en début de saison sèche, avec dominance d'*Acartia* et d'*Oithona*. En milieu et fin de saison sèche,

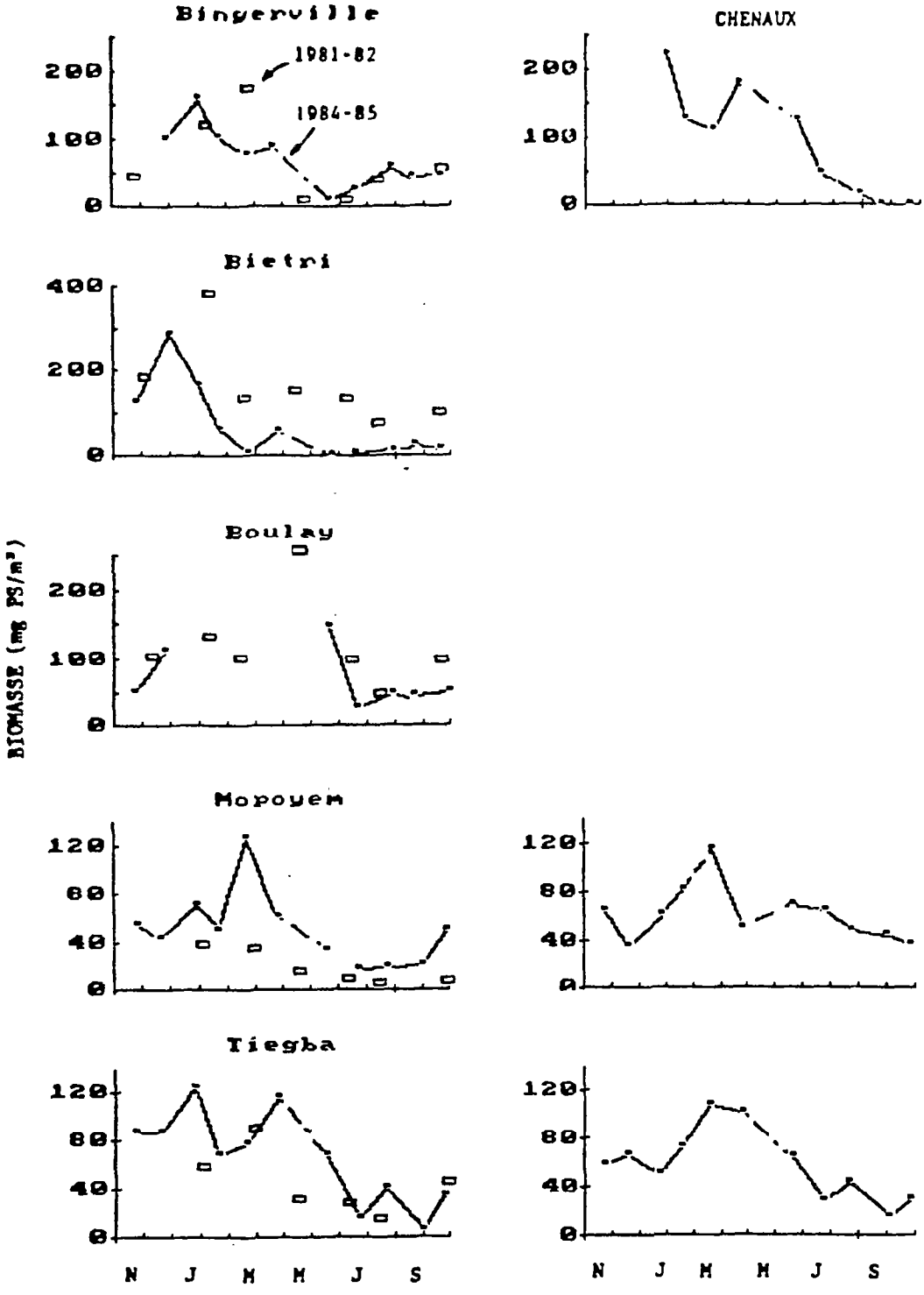


Figure 2.3. Variations saisonnières de la biomasse totale du peuplement dans les différentes stations au cours des deux cycles annuels.

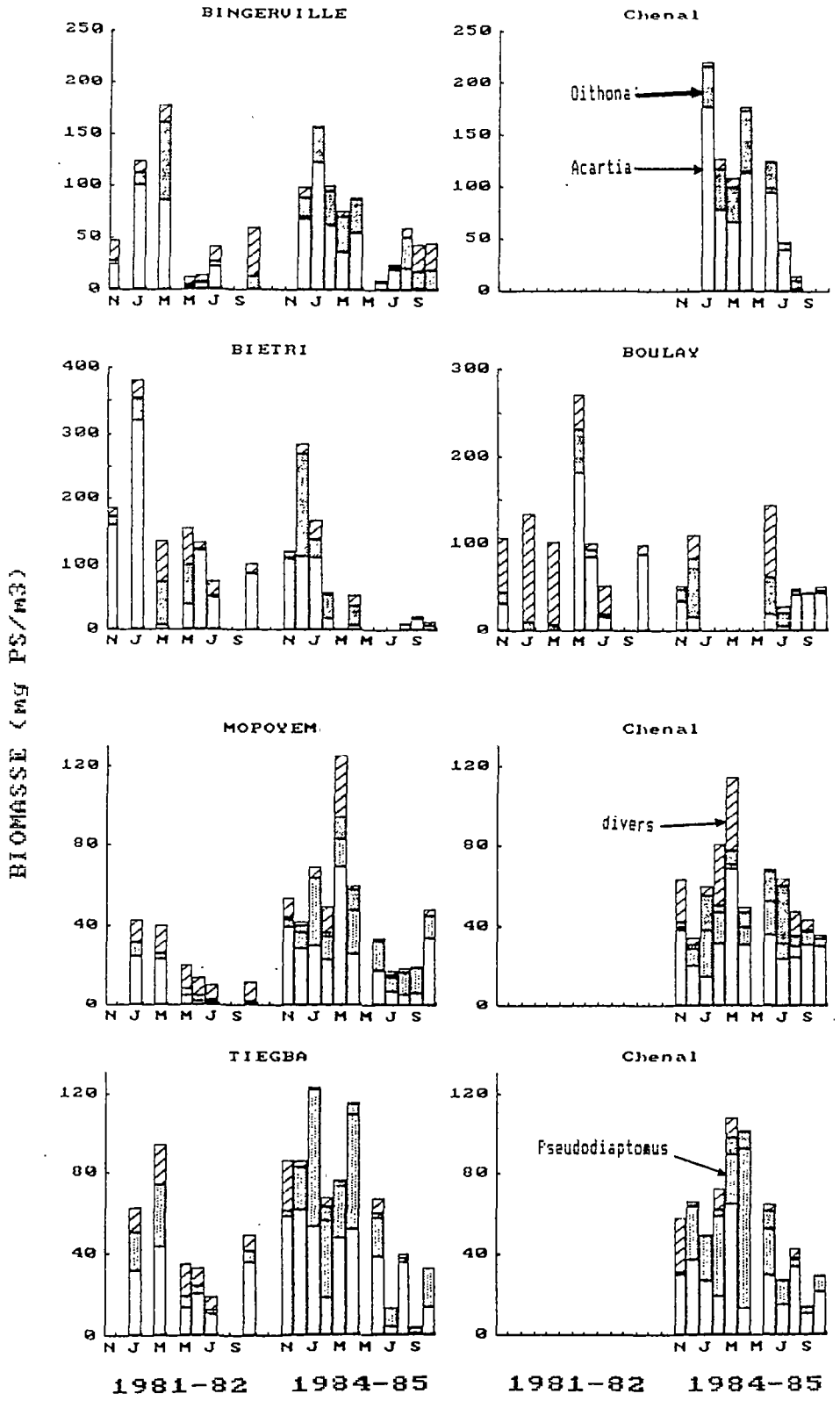


Figure 2.4. Variations saisonnières de la biomasse des principales espèces ou groupes faunistiques dans les différentes stations au cours des deux cycles annuels. Le groupe des divers est essentiellement constitué de formes marines à Boulay et Bietri, de formes continentales ou de rotifères à Bingerville, de larves de mollusques et de rotifères dans l'Ouest. Les détails sont fournis dans le texte.

la biomasse totale baisse par suite de la diminution d'*Acartia* et malgré un relatif développement de polychètes et/ou de copépodes "marins" (1981-82). L'évolution au cours de la saison humide en 1981-82 diffère de celle de 1984-85, en ce sens que l'augmentation de biomasse qui se produit en saison des pluies par développement d'*Acartia* au cours du premier cycle est retardée et limitée en 1984-85. Les mois suivants, la biomasse totale du peuplement reste faible, les rotifères occupant une place importante en fin de saison humide (septembre-octobre).

Dans l'Ouest, dans les baies, on retrouve grossièrement la même évolution au cours des deux cycles annuels, avec des biomasses maximales de janvier à avril et plus faibles de mai-juin à septembre (saison des pluies et saison froide). Une diminution est également observée en milieu de saison sèche (février) en 1984-85. Repelin (sous presse) note une variation voisine, la baisse secondaire de saison sèche étant davantage centrée sur la période d'Harmattan (petite saison froide, janvier). *Acartia* suit une évolution à peu près identique. Les variations saisonnières dans les chenaux sont voisines mais avec une amplitude moins marquée (voir aussi le rapport a/b dans le tableau 2.IX).

Bien que des différences importantes apparaissent entre stations, la biomasse du peuplement est dans l'ensemble plus élevée pendant la saison sèche (et chaude) que pendant la saison "humide" (et "froide"). C'est ce que confirment à la fois l'allure des variations de la biomasse moyenne des cinq stations (fig.2.5), ainsi que l'analyse (rapport et test *t*) des différences entre les biomasses moyennes de saison sèche et de saison humide dans les diverses stations (tabl. 2.IX).

Variations au niveau des espèces.

Les variations de biomasse des principales espèces ont été présentées dans le tableau 2.X, où sont aussi reportés d'une part, les salinités où ces espèces sont significativement "présentes" en termes de biomasse, et d'autre part, les maximums de biomasse atteints par chacune d'elles à l'échelle lagunaire au cours des deux cycles.

Sauf au coeur de la saison sèche à Boulay et en saison des crues à Bingerville, où l'espèce disparaît presque totalement, *Acartia* est abondant dans toutes les stations et présente partout des variations saisonnières parallèles à celles de la biomasse du peuplement, dont elle constitue d'ailleurs l'élément dominant.

Parmi les autres organismes, certains (rotifères d'eau douce, cladocères) présentent des pics relativement élevés, très localisés dans le temps , alors que d'autres ont une répartition spatio-temporelle plus étendue, avec ou sans caractère saisonnier évident.

Tableau 2.IX: Comparaison des biomasses des saisons sèche et humide dans les 5 stations (voir texte). Test t sur les données transformées (log B). * P<0,05 ; ** P<0,01 ; *** P<0,001. nc = non calculé.

Station		période	Biomasse du zooplancton total				Biomasse d'Acartia			
			S.Sèche (a)	S.humide (b)	(a)/(b)	t	S.Sèche (a)	S.humide (b)	(a)/(b)	t
Bietri	Baie	81-82	207.2	96.1	2.2	nc	160.8	85.0	1.9	nc
	Baie	84-85	114.8	10.0	11.5	2.78 (*)	59.2	7.2	8.2	1.44
Binger-	Baie	81-82	83.8	31.5	2.7	nc	70.1	9.4	7.4	nc
ville	Baie	84-85	104.3	36.7	2.8	3.45 (**)	68.4	12.1	5.7	3.29 (*)
	Chenal	84-85	159.3	36.7	4.3	2.42 (*)	108.9	34.5	3.2	1.59
Boulay	Baie	81-82	146.1	76.8	1.9	1.41	10.5	61.6	0.2	1.74
	Baie	84-85	79.7	62.7	1.3	0.67	23.5	26.2	0.9	0.19
Mopoyem	Baie	81-82	27.8	5.4	5.2	nc	23.7	1.9	12.4	nc
	Baie	84-85	66.4	27.4	2.4	3.58 (**)	36.0	9.3	3.9	4.35 (*)
	Chenal	84-85	66.9	51.8	1.3	1.00	33.7	28.6	1.2	0.21
Tiegba	Baie	81-82	57.3	27.2	2.1	nc	37.5	17.3	2.2	nc
	Baie	84-85	92.7	31.7	2.9	3.13 (*)	48.8	20.1	2.4	1.97
	Chenal	84-85	75.6	35.7	2.1	3.14 (*)	31.9	22.3	1.4	0.88

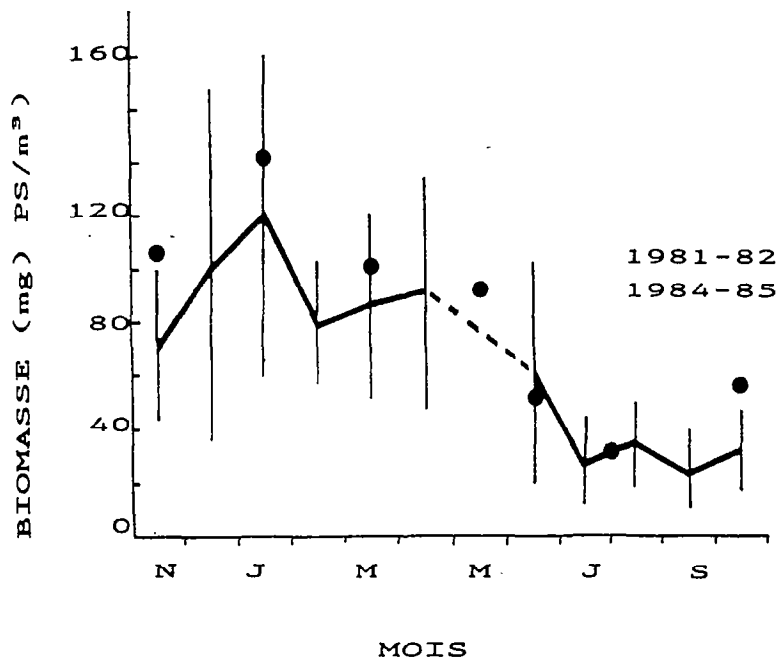


Figure 2.5. Variation de la biomasse moyenne (avec intervalle de confiance à 95%) des cinq stations (baies) en 1984-85 (traits) et 1981-82 (points).

Tableau 2.X. Limites d'occurence en termes de salinité, biomasse maximum en 1981-82 et 1984-85, et biomasse moyenne mensuelles en 1984-85 des espèces et groupes dominants, en 1984-85 dans les stations(baies) où ces organismes sont significativement abondants. Pas de valeur=pas d'échantillon; 1=Bietri; 2=Bingerville; 3=Boulay; 4=Mopoyem; 5=Tiegba; * = 1981-82.

Espèce	Salinités limites 81 et 84	Biomasse maximum 81;84	Saison: sèche							pluies		froide		crue	
			Biomasse mensuelle (mg/m3)												
			St.	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Acartia	0-30	317;177	1	108.7	111.5	109.4	18.4	0.8	6.3		0.9	1.6	8.9	17.3	7.5
			2		67.7	122.9	61.4	35.6	54.5		6.9	18.5	20.9	2.0	0.0
			3	32.9	14.1						17.3	5.7	40.1	41.6	41.7
			4	39.4	28.5	30.0	22.9	69.3	25.7		17.6	7.0	6.0	6.4	34.0
			5	58.2	62.0	53.8	18.6	47.9	52.5		38.8	4.4	36.0	1.3	13.7
Pseudo-diaptomus	0-18	30;78	2		2.4	0.1	0.3	0.6	0.6		0.9	3.5	29.1	15.1	18.0
			4	3.2	7.2	31.2	11.0	13.5	20.9		13.8	6.9	9.9	11.6	10.2
			5	2.9	20.2	66.5	37.2	24.7	56.1		18.0	8.9	1.8	2.7	19.0
Oithona	4-30	75;156	1	7.8	155.6	27.1	34.4	2.2	31.8		0.3	0.04	0.02	0	0
			2		18.1	34.0	33.0	34.5	32.2		1.9	0	0	0.01	0
			3	12.1	68.5						43.3	12.9	5.1	1.2	2.3
			4	1.4	3.4	1.2	2.2	11.1	10.5		0.9	1.5	0.7	0.01	0
			5	0.1	0.2	0.6	7.0	2.8	5.3		2.0	0.1	0.1	0	0
Paracalanus	10-30	47;11	3	2.0	5.5						11.0	6.0	2.5	0.1	0.0
			3*	5.6		46.7		4.1		7.0	0.1	1.6			0.3
Penilia & Evadne	20-30	20;2	3	0	0.1						0.1	0	0	0	0
			3*	0		16.4		12.2		4.7	0	0.2			0
Moina & Diaphanosoma	0	18;17	2		0	0	0	0	0		0	0.2	4.5	17.3	10.7
B. plicatilis	1-25	2;30	1	1.6	0.1	0.2	0.6	0.0	0.8		0.1	0.2	1.5	4.5	5.7
			2		1.5	0	0.04	0.02	0		0	0	0	0	0
			4	8.7	0.3	2.7	11.6	29.5	0.1		0.02	0	0.1	0.01	0.2
			5	24.5	1.1	0.2	3.8	0.3	0.2		5.3	0.02	0.01	0	0.02
Rotifères d'eau douce	0	12;8	2		0	0	0	0	0		0.02	0.3	3.0	4.9	7.5
Polychètes	10-30	38;18	1	1.1	14.8	17.9	4.5	0.5	14.2		0.03	0	0	0	0.1
			3	0.2	2.7						3.8	0.3	0.05	0.01	1.0
			3*	6.4		0.7		2.3		0.4	0.2	0.3			0.5
l. lamell.	1-30	11;11	4	0.2	1.0	2.1	0.6	1.3	1.0		0.9	1.6	1.4	0.9	3.2
l. gastéro.	0-30	1;17	2		6.2	1.2	1.3	2.8	1.0		0.2	0.30	0.8	2.50	0.4
Mysidacés	1-20	170;219	2		0	1.0	2.4	2.0	4.9		218.7	8.8	0.5	0	0
			3	10.7	0						5.4	24.8	17.1	24.4	2.0
			4	0	1.0	5.8	0	13.6	11.2		39.0	36.5	15.6	28.3	18.5
			5	2.9	39.9	60.4	43.3	15.1	24.8		8.8	60.9	60.4	36.5	33.6

Pseudodiaptomus est abondant en saison froide et en période de crue dans la baie de Bingerville. Dans l'Ouest les variations ne sont pas bien nettes. Elles semblent être parallèles à celles d'*Acartia*, avec des maximums en saison sèche et des minimums en saison froide.

Oithona présente partout son maximum d'abondance en saison sèche, y compris, semble-t-il, dans l'Ouest. On notera qu'à Boulay, où cette espèce est en moyenne dominante, les biomasses observées en saison des crues, alors que la salinité est de l'ordre de 6, sont comparables aux biomasses constatées dans les baies de la partie ouest en saison sèche, pour des salinités du même ordre.

B. plicatilis est une espèce à large répartition. Elle est présente toute l'année dans l'Ouest, avec des maximums en saison sèche, et absente en saison humide à Bingerville, alors que la salinité est voisine de 0. Cette répartition est conforme au caractère saumâtre bien connu de cette espèce.

Paracalanus est présent dans les zone estuarienne et orientale, mais n'est véritablement abondant qu'à Boulay en saison sèche.

Les polychètes, quoique présents dans toutes les stations, ne prolifèrent qu'en zone estuarienne et spécialement à Bietri, peut être en relation avec l'existence de populations spécifiques adaptées aux conditions d'anoxie qui règnent en profondeur dans cette station. Les valeurs maximales se situent pendant la saison sèche.

Dans leur ensemble, les larves de mollusques ne semblent pas présenter de variation à caractère saisonnier, mais les espèces n'ayant pas été identifiées, il ne s'agit pas d'une certitude.

De cette première analyse il ressort que les variations saisonnières diffèrent suivant les régions en fonction de conditions locales : crue du Comoé dans l'Est, prédominance de l'influence marine dans l'estuaire, absence de bouleversements majeurs dans l'Ouest. Elles résultent de la combinaison des variations, parfois très différentes, propres à chaque espèce ou groupe d'organismes. Les facteurs qui les déterminent sont d'ordre environnemental (température, salinité, concentration de seston) et liés aux caractéristiques démographiques des populations en cause, à leurs interrelations (compétition) ainsi qu'à la prédation. Nous tenterons de définir le rôle que sont susceptibles de jouer les premiers de ces facteurs.

2.3.8.Influence des conditions environnementales

Une analyse des corrélations partielles entre les facteurs environnementaux et la biomasse totale ou la biomasse d'*Acartia* a été réalisée sur les données par station de 1984-85 (tabl.2.XI). Cette analyse permet d'expliquer certaines des variations définies ci-dessus.

C'est ainsi que la biomasse totale est corrélée avec la température dans les stations de l'Ouest et avec les trois facteurs considérés dans la baie de Bingerville, reflétant l'évolution saisonnière de ces facteurs (fig.1.4 et 1.7) et de la biomasse (fig.2.3). A Mopoyem, dans le chenal, l'absence de corrélation reflète la plus faible amplitude des variations constatée dans cette station. La corrélation négative entre la biomasse d'*Acartia* et la concentration en pigments sur l'ensemble baie+chenal résulte des différences chenal-baie, avec des concentrations en pigments plus faibles pour des biomasses de zooplancton supérieures dans le chenal. A Tiegba les corrélations positives avec la concentration en pigments correspondent au parallélisme constaté dans l'évolution de ces deux variables en fin de cycle (voir fig.1.7 et 2.3). La corrélation avec la salinité est apparemment fortuite. L'absence de corrélation entre la salinité et la biomasse dans le chenal de Bingerville est sans doute liée au manque d'échantillons en novembre, ce qui élimine l'augmentation parallèle des deux variables que l'on observe à cette époque dans la baie (voir figures 1.4. et 2.3.).

A Boulay deux valeurs nulles de biomasse correspondant à l'abondance présumée d'*Acartia* en saison sèche ont été ajoutées en janvier et en mars afin de compléter la série relative à cette espèce. Deux faits sont à noter : la corrélation négative entre la salinité et la biomasse d'*Acartia* ainsi obtenue, et une corrélation positive entre la concentration en pigments et la biomasse, qui traduit l'évolution relativement parallèle des deux variables pendant la saison humide. La corrélation positive entre la biomasse totale et la salinité reflète l'opposition entre la valeur très forte de juin et les valeurs plus faibles de saison humide.

A Bietri l'absence totale de corrélation est peut être liée au caractère "atypique" de l'évolution dans cette station en 1984-85. Elle pourrait également refléter un état d'instabilité du peuplement associé à l'irrégularité dans l'espace et dans le temps des rejets polluants, ou plus généralement au caractère eutrophe de la baie.

Une analyse effectuée après regroupement des données des deux cycles par station ou par zone (tabl.2.XII), confirme les résultats précédents, avec quelques différences attribuables aux variations entre les deux cycles annuels. Il en est ainsi de la corrélation positive entre la biomasse totale et la salinité observée dans l'Ouest, qui

Tableau. 2.XI. Coefficients de correlation partielle entre le log de la biomasse du zooplancton total (haut) ou d'Acartia (bas) et les facteurs du milieu en 1984-85 dans les différentes stations. Les transformations utilisées pour les facteurs sont indiquées entre crochets et le nombre de valeurs entre parenthèses à coté des coefficients. ND = pas de valeur ; * p<0.05 ; ** p<0.01 ; *** p<0.001.

	Bingerville	Bietri	Boulay	Mopoyem	Tiegba
Temperature [non]					
Baie (1)	-0.76 *(10)	0.04 (11)	0.57 (7)	0.82 * (11)	0.83 *(11)
Chenal (2)	-0.14 (9)	ND	ND	-0.10 (11)	0.75 *(11)
1 + 2	-0.24 (19)			0.61 ** (22)	0.54 *(22)
Salinité [ln(x+1)]					
Baie	0.88 **	0.19	0.78 *	0.47	0.82*
Chenal	-0.14	ND	ND	0.29	0.49
1 + 2	0.26			0.34	0.54*
Pigments [ln(x)]					
Baie	-0.77 *	-0.44	0.67	-0.33	0.21
Chenal	0.63	ND	ND	0.33	0.80 *
1 + 2	0.38			-0.29	0.60 **
Temperature [non]					
Baie (1)	-0.68 *(10)	0.02 (11)	0.68 (9)	0.83 ** (11)	0.62 *(11)
Chenal (2)	0.62 (9)	ND	ND	0.50 (11)	0.09 (11)
1 + 2	-0.35 (19)			0.76 ***(22)	0.33 (22)
Salinité [ln(x+1)]					
Baie	0.72 *	-0.00	-0.81 *	0.24	0.05
Chenal	-0.44	ND	ND	0.47	0.22
1 + 2	0.58			0.26	0.17
Pigments [ln(x)]					
Baie	0.09	-0.22	0.77 *	0.02	0.68 *
Chenal	0.67	NV	NV	-0.24	0.41
1 + 2	0.16			-0.48 *	0.43 *

Tableau 2.XII .Coefficients de corrélation partielles entre les biomasse du zooplancton total(ln(Bz)) ou d'Acartia (ln(Ba+1)) et les facteurs du milieu calculés pour l'ensemble des données des deux périodes (1981-82 et 1984-85). T=Température, Pig=Pigments, Dat=date (en mois), nc=non pris en compte.

Station	n	T	ln(S+1)	ln(Pig)
ZOOPL.TOTAL (ln(Bz))				
Bingerville	26	-0.10	0.37	0.27
Bietri	18	-0.11	0.23	-0.53 *
Boulay	14	0.52	0.55	0.08
Estuaire	32	0.12	0.17	-0.36
Ouest	56	0.53 ***	0.43 **	0.11
Lagune	114	0.26 **	0.45 ***	-0.14
ACARTIA (ln(Ba+1))				
Bingerville	26	-0.28	0.68 ***	0.02
Bietri	18	-0.21	-0.05	-0.40
Boulay	14	0.34	-0.53	0.29
Estuaire	32	0.11	-0.35	0.11
Ouest	56	0.47 ***	0.24	0.06
Lagune	114	0.21 *	0.36 **	0.07

Tableau 2.XIII. Valeurs des coefficients des équations de regression multiples obtenues par selection des variables pas à pas sur l'ensemble des valeurs de biomasse (1981-82 et 1984-85). * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001; ns=non significatif

Station	n	Cste	T	ln(S+1)	ln(Pig)	Dat	R^2	F	
ZOOPL.TOTAL (ln(Bz))									
Bingerville	26	2.713		0.683		NC	0.357	14.88	***
Bietri	18	9.554			-1.438	NC	0.244	6.48	*
Boulay	14	-2.328	0.182	0.619		NC	0.462	6.57	*
Estuaire	32	5.246			-0.396	NC	0.107	4.71	*
Ouest	56	-6.364	0.291	0.968		NC	0.504	28.99	***
Lagune	114	-1.858	0.161	0.548		NC	0.243	19.13	***
ACARTIA (ln(Ba+1))									
Bingerville	26	1.559		0.962		NC	0.564	33.29	***
Bietri	18					NC	ns	-	-
Boulay	14	8.111		-1.857		NC	0.353	8.09	*
Estuaire	32					NC	ns	-	-
Ouest	56	-6.369	0.291	0.612		NC	0.346	15.56	***
Lagune	114	-3.728	0.209	0.428		NC	0.162	11.89	***
ZOOPL.TOTAL									
Bietri	18	13.004			-1.393	-0.215	0.431	7.42	**
Lagune	114	4.924		0.422		-0.113	0.303	25.59	***
ACARTIA									
Bingerville	26	18.579	-0.396	0.724		-0.305	0.719	22.32	***
Bietri	18	25.694	-0.632			-0.264	0.234	3.59	ns
Lagune	114	4.344		0.325		-0.110	0.184	13.72	***

reflète le fait que les salinités et les biomasses étaient plus élevées en 1984-85 qu'en 1981-82. De même, la corrélation négative entre la concentration en pigments et la biomasse totale à Bietri est la conséquence de l'évolution constatée entre 1981-82 et 1984-85 dans cette station : augmentation de la concentration en seston et diminution de la biomasse moyenne de zooplancton.

A l'échelle lagunaire (ensemble des données), on retrouve la corrélation positive avec la température et la salinité. La corrélation biomasse-salinité provient en grande partie des différences entre, d'une part, les stations hypohalines de l'Ouest, et, d'autre part, les stations plus riches de Bietri, Bingerville et Boulay, particulièrement en saison sèche (tabl. 2.IX).

L'ensemble des données ou les données regroupées par station ou zone ont été soumises à une régression multiple par étape (Stepwise selection), dans le but d'établir des modèles prédictifs d'évolution des biomasses en fonction des facteurs environnementaux (tabl.2.XIII). Les meilleurs modèles à l'échelle régionale (coefficients de détermination de l'ordre de 50%) sont obtenus pour la biomasse totale dans l'Ouest et pour la biomasse d'*Acartia* à Bingerville, stations où les variations saisonnières sont significatives et similaires au cours des deux cycles.

L'incorporation dans l'analyse du facteur temps (date) sous la forme du n° d'ordre des mois à partir de novembre, améliore le modèle dans 5 des cas mentionnés. C'est en particulier le cas à Bingerville pour *A. clausi*, où l'on obtient un coefficient de détermination égal à 72%. On peut estimer que ce facteur est partiellement redondant dans la mesure où il "synthétise" les facteurs environnementaux, qui seuls sont susceptibles d'influer réellement sur les variations de biomasse. A Bingerville, il ajoute cependant de l'information car il rend compte en particulier du phénomène de crue (turbidité, caractéristiques physico-chimiques des eaux fluviales).

De façon générale, la valeur des analyses précédentes est amoindrie pour deux raisons essentielles: a) le trop petit nombre de données, qui rend les corrélations sensibles à des variations "locales" ou "aberrantes"; b) le fait que chacune des espèces ou groupes qui compose le peuplement présente des variations saisonnières (et des relations biomasse-facteurs) qui lui sont propres (voir plus haut). Cette analyse globale mériterait donc d'être complétée par des analyses de corrélations pour les principaux groupes d'organismes. Il convient aussi de remarquer que les données récoltées, du fait de leur faible fréquence, ne sont pas appropriées à la mise en évidence de l'influence de certains facteurs comme la nourriture. On sait par exemple qu'une amélioration des conditions de nutrition est suivie généralement d'une augmentation puis d' une baisse de

la biomasse consécutive au broutage. Cela peut se traduire par diverses corrélations suivant le type de situation prédominant dans la série de données. Des échantillonnages plus fréquents seraient indispensables pour étudier ce type de relation, d'autant que les copépodes, qui dominent dans le peuplement, ont un cycle de développement relativement long, diversifié, et tendent à développer une stratégie de reproduction de type k. La conséquence est qu'il existe un temps de latence important entre la variation du ou des facteurs étudiés et la réponse de la population en termes de variation de biomasse. Par ailleurs, l'introduction de différences de mortalités entre stades, favorisée par leur diversité morphologique peut également, par le biais de changement de structure, modifier l'amplitude des variations de biomasse.

Quoi qu'il en soit, ces analyses mettent en évidence le rôle dominant et positif de la salinité et de la température sur les variations de la biomasse respectivement dans les parties est et ouest de la lagune, ainsi que l'influence négligeable ou locale que semble avoir le facteur nutritif.

Dans une certaine mesure, ces résultats concordent avec les observations réalisées en milieu d'estuaire tropical par Pillai *et al.* (1973) et Shanmugan *et al.* (1986), qui révèlent une action positive de la salinité et de la température sur la biomasse, quoique le rôle du second facteur soit secondaire. En ce qui concerne l'influence apparemment négligeable du facteur nutritif, nos observations rejoignent celles de Pillai *et al.* (*ibid*) et de Quasim (1970), qui estiment que ce facteur n'est pas limitant dans les estuaires en milieu tropical. Dans le même ordre d'idée, on peut également signaler les résultats de Le Borgne et al. (1985), qui n'observent pas de corrélation entre les biomasses du phyto et du zooplancton en milieu néritique, alors que des relations positives existent dans les écosystèmes hauturiers (Le Borgne 1981). Selon ces auteurs l'absence de liaison en milieu néritique résulterait de la plus grande instabilité hydrologique de ce milieu, ainsi que d'un déphasage entre les fluctuations des paramètres physico-chimiques, rapidement suivies par des fluctuations du phytoplancton, et les fluctuations beaucoup plus tardives de la biomasse du zooplancton. Il convient cependant de noter que l'influence du facteur nutritif sur la biomasse du zooplancton est démontrée par les observations de Bays et Crisman (1983) relatives à divers milieux d'eau douce (salinité homogène). Ces auteurs observent en effet des corrélations positives entre l'indice trophique de Carlson basé sur la concentration moyenne annuelle de chlorophylle, et la biomasse moyenne annuelle de zooplancton pour plusieurs lacs de Floride allant de la mésotrophie à l'eutrophie. Ils constatent également que les relations sont meilleures pour le microzooplancton que pour les organismes de taille supérieure à 200 µm. Une analyse comparable pourrait être réalisée sur la base de nos données en complément de la présente étude.

Quelques hypothèses peuvent être formulées concernant les **modalités d'action des facteurs** environnementaux.

Comme le montrent les observations reportées dans le chapitre 5, la salinité influe positivement sur le poids des stades copépodites et adultes et sur le taux de croissance par stade chez *Acartia*. Il en est probablement de même chez *Oithona*. La petite taille des populations d'*Acartia* dans l'Ouest et en saison des pluies à Bingerville est probablement liée à ce facteur. De même, l'accroissement de taille constaté dans l'Ouest entre 1981-82 et 1984- 85 est attribuable en partie à l'augmentation de la salinité entre les deux périodes. Cet accroissement contribue à l'augmentation de la biomasse d'*Acartia* et du peuplement entre ces deux cycles. Il est en moyenne de 7 et de 13% dans les baies de Mopoyem et de Tiegba, correspondant à une augmentation du poids individuel de l'ordre de 23 et 43% (cube du rapport des longueurs).

Les modalités d'action de la salinité sur la taille et la croissance en poids ne sont pas connues. On sait néanmoins qu'elles ne mettent probablement pas en jeu une variation relative des dépenses métaboliques puisque ces dépenses ne semblent pas corrélées avec ce facteur (chap.4).

La salinité influe également sur la composition des communautés (chap 2.1), provoquant, à la limite, le développement ou la disparition d'espèces selon leur gamme de salinité préférentielle. Les variations de la biomasse en fonction de la salinité observées sur l'ensemble des données pour les quatre principales espèces ou groupes ont été représentées dans la figure 2.6. Ces variations rendent compte dans une certaine mesure de leur tolérance à la salinité et complètent les informations du tableau 2. X sur leurs limites d'occurrence vis à vis de ce facteur. Elles confirment le caractère euryhalin d'*Acartia* (biomasses élevées à toutes les salinités) et, dans une moindre mesure, d'*Oithona*. Elles suggèrent également que *Pseudodiaptomus* et *B. plicatilis* (seul présent parmi les rotifères au dessus de 0 de salinité) sont beaucoup plus sténohalins que ne le laissaient supposer leurs salinités limites. Chez *Oithona* comme chez *Pseudodiaptomus* et *B. plicatilis*, des salinités de l'ordre de 6 agissent à la manière de "seuils" de développement (Oithona) ou de régression (autres espèces). Cette salinité correspond également à la zone d'inflexion de la courbe salinité-longueur (ou taux de croissance par stade) chez *Acartia* (fig.6.3), de sorte qu'elle semble avoir une importance et une signification écologique particulière en lagune Ebrié, tout au moins pour le peuplement zooplanctonique.

Quoi qu'il en soit, le fait que la salinité influe sur l'abondance de nombreux organismes implique que ce facteur agisse, directement ou en synergie avec d'autres facteurs, sur les paramètres démographiques des populations en cause, par le biais de modifications de leur fécondité, de leur vitesse de développement ou de leur mortalité.

Tableau 2.XIV. Pourcentage d'individus d'Acartia clausi morts par éclatement par rapport au total des individus présumés vivants (morts + intacts), observés à Bingerville et Tiegba à diverses époques où ce phénomène est sensible.

Station	Date	Copépodites					Adultes	
		C1	C2	C3	C4	C5	Mâles	Femelles
Bingerville	29/7/81	0	14.2	43.6	42.3	35.1	72.6	69.7
	6/10/81	0	0	0	0	0	0	2
	10/11/81	0	0	0	0.8	3.5	0.8	3.3
Tiegba	31/7/81	0	0	0	0	0	12.5	19.3
	13/10/81	0	0	0	0	0	6.5	3.7
	18/10/81	0	0	0	0	7.4	88.7	61.3

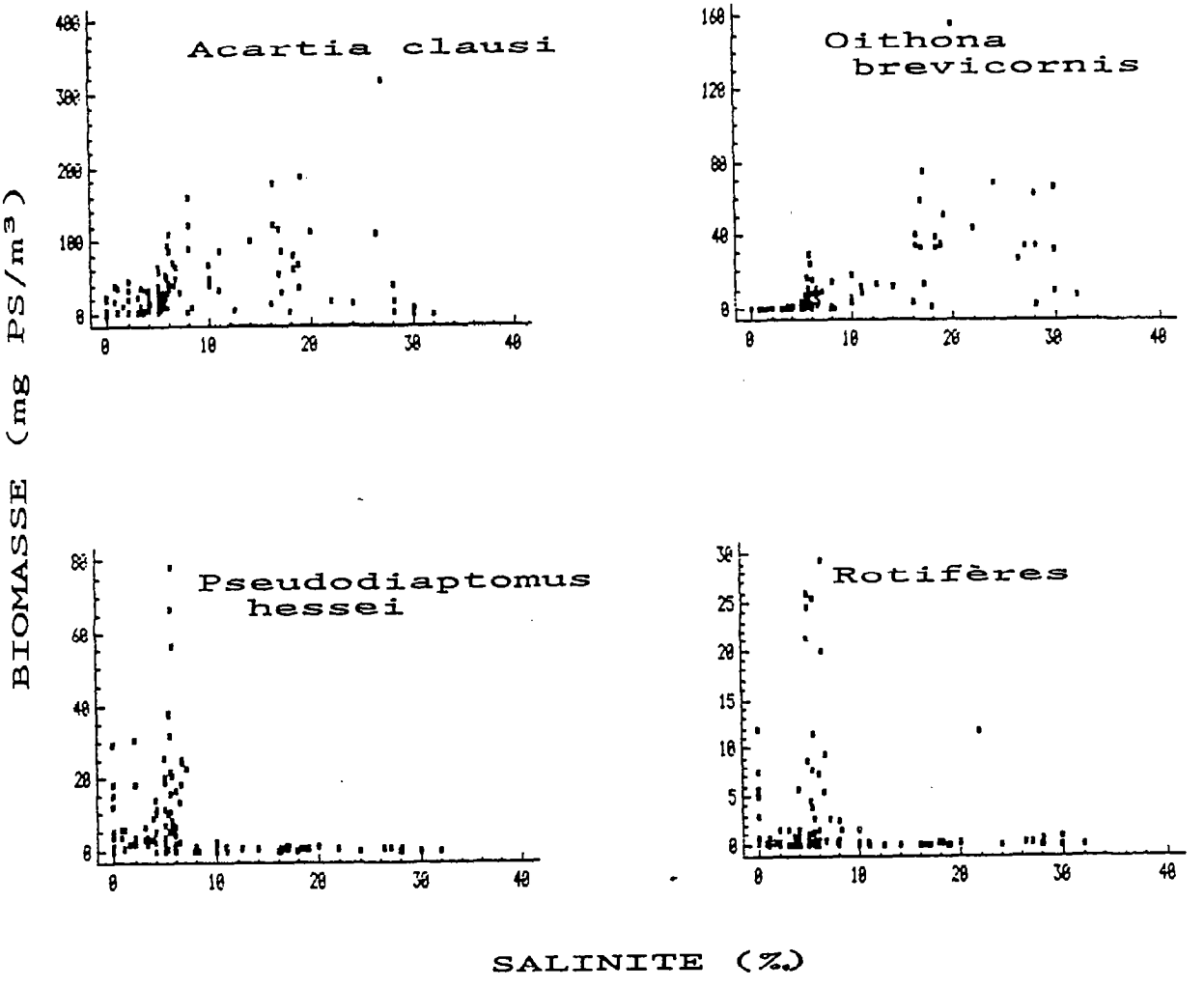


Figure 2.6. Variations de la biomasse en fonction de la salinité chez les copépodes et les rotifères (espèces d'eau continentales à une salinité de 0‰ et B. plicatilis à des salinités supérieures). Ensemble des données (1981-82 et 1984-85).

observations expérimentales réalisées chez *Acartia* (chap. 6) n'ont pas permis de mettre en évidence une telle action. Cela ne signifie pas que des observations plus précises ou adaptées auraient abouti aux mêmes conclusions, mais il est probable que le caractère très euryhalin de cette espèce confère à la salinité une influence relativement secondaire sur ce plan. Une analyse des corrélations pratiquée chez *Pseudodiaptomus* et *Oithona* (chap.6), montre que ce facteur n'exerce pas non plus d'influence nette sur la fécondité chez ces deux espèces. Aucune observation ne permet d'examiner l'influence de la salinité sur la mortalité. Nous ferons toutefois deux remarques. La première est que les stades terminaux d'*Acartia* sont, de façon générale, proportionnellement moins abondants lorsque la salinité est faible (dans l'Ouest et dans l'Est en saison des pluies). Ce phénomène pourrait résulter, entre autres, de mortalités plus élevées liées à un effet négatif de ce facteur, quoique les situations observées en 1984-85 soient plus contrastées sur ce plan. La seconde remarque est que des phénomènes de déformation et "d'éclatement" localisés sur la partie médio-dorsale des individus ont été épisodiquement observés en saison des pluies dans les stations de l'Ouest et à Bingerville pendant le cycle annuel de 1981-82. Le pourcentage d'individus déformés ou ayant "éclaté" est parfois très élevé et augmente aux stades terminaux (tabl.2.XIV). Les salinités ayant été dans l'ensemble plus faibles dans la partie ouest au cours de ce cycle, il est tentant d'attribuer ces phénomènes à un effet négatif de ce facteur. Mais d'autres causes sont envisageables, telles que l'action d'agents pathogènes qui aurait été favorisée par les conditions critiques dans lesquelles se trouvait placée cette espèce. Il faut préciser que ce phénomène ne s'est pas reproduit en 1984-85 à Bingerville, alors que les salinités étaient comparables à celles de 1981-82.

L'étude détaillée des modalités d'action de la température nécessiterait une analyse démographique au niveau des différents échantillons, ou tout au moins des plus significatifs d'entre-eux. Nous n'avons pas entrepris cette analyse. On sait néanmoins que la température agit principalement sur le recrutement (par le biais de la durée du développement embryonnaire) ainsi que sur le taux de croissance en poids (par le biais de la vitesse de développement) (chap. 6). Les analyses de corrélations partielles effectuées sur les trois principales espèces de copépodes n'ont révélé aucune liaison entre ce facteur et la taille.

On sait que le facteur nourriture influe sur la vitesse de développement et la fécondité chez *Acartia*, sur la fécondité chez *Oithona* et sur la taille chez *Pseudodiaptomus* (chap. 6). Il est donc susceptible d'agir sur le recrutement (via la fécondité) et sur la croissance (via la vitesse de développement ou la taille). Comme dans le cas de la température, une étude détaillée des modalités d'action du facteur

nutritif impliquerait une analyse démographique dans les cas où son influence est manifeste (Boulay , Tiegba, ...).

2.4. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS

L'analyse des variations spatio-temporelles de la biomasse du peuplement et de ses composantes tend à faire apparaître la lagune comme une juxtaposition de "milieux" possédant leur peuplement, caractérisé par une évolution saisonnière, voire pluriannuelle, particulière régie par une combinaison de facteurs spécifiques. L'analyse sur les communautés permet de définir l'évolution entre ces peuplements.

Les deux se conjuguent pour mettre en évidence l'évolution "opposée" d'*O. brevicornis* d'une part et de *P. hessei* et *B. plicatilis* d'autre part. La première espèce caractérise en effet l'évolution du peuplement vers la communauté marine et sa biomasse augmente brusquement vers 6 de salinité; les deux autres marquent l'évolution vers la communauté lagunaire et leur biomasse chute à partir de ce seuil. Toutefois, la prise en considération de la biomasse aboutit à une vision du peuplement légèrement différente. La principale différence est que les peuplements sont, en termes de biomasse, davantage dominés par les copépode et spécialement par les calanides. Les rotifères, les cladocères ou les mollusques, deviennent alors corrélativement, quantité négligeable. Il s'agit d'une différence importante dans la mesure où ces deux groupes s'opposent sur le plan de la production et de la démographie. L'expression en termes de biomasse étant plus significative pour les transferts de matière, on peut en déduire qu'une des caractéristiques du peuplement lagunaire est la dominance de formes à faible potentiel productif développant une stratégie de reproduction de type k, qui les rend inaptes à exploiter rapidement toute modification soudaine favorable des conditions de milieu, notamment trophiques.

La salinité semble être un facteur limitant important, aussi bien sur le plan saisonnier (Bingerville), que régional (augmentation de la biomasse en saison sèche entre l'Ouest et le Centre-est) ou interannuel (augmentation de la biomasse entre 1981-82 et 1984-85 dans l'ouest). C'est également le facteur le plus explicatif de l'évolution des communautés .

Les variations de la température étant grossièrement identiques dans les différentes régions, l'influence de ce facteur s'étend à l'ensemble du milieu et s'y exerce de façon probablement uniforme. On peut dire qu'il s'agit du seul facteur environnemental à avoir un effet uniquement saisonnier. Par ailleurs son influence est dans une certaine mesure parallèle à celle de la salinité car les maximums et minimums

thermiques et de salinité coïncident (chap.1.1). Cependant la température étant toujours très élevée et n'ayant apparemment pas d'effet direct sur la répartition et l'évolution des communautés, on peut estimer qu'il ne s'agit pas d'un facteur réellement limitant.

Le facteur nourriture semble avoir une influence réduite sur la biomasse du peuplement ou de ses principales composantes, son action n'étant significative qu'occasionnellement à une échelle locale ou régionale. Cela pourrait correspondre au fait que la nourriture est excédentaire dans le milieu, comme en témoigne, en première approximation, les faibles rapports zooplancton/phytoplancton ou seston généralement observés (voir chap. 8). Cette absence apparente de liaison entre le zoo et le phytoplancton cadre bien avec l'analyse de Mc Queen *et al* (1986), qui semblent en faire une règle générale dans les milieux eutrophes. Considérant l'ensemble des relations trophiques en milieu pélagique, ces auteurs opposent un contrôle de la biomasse dit "ascendant", régi par les producteurs (depuis les producteurs primaires), à un contrôle "descendant" régi par les consommateurs. Dans les lacs eutrophes, ils estiment que les effets descendants prédominent jusqu'à la relation planctivore-zooplancton, les deux types d'effets s'équilibrant au niveau des relations zooplancton-phytoplancton. Dans les milieux oligotrophes au contraire, les effets descendants n'étant pas tamponnés par les effets ascendants, ils permettraient aux interactions zooplancton-phytoplancton de se manifester. La lagune étant un milieu eutrophe, la biomasse des niveaux trophiques supérieurs y compris le zooplancton ne serait donc que faiblement contrôlée par la concentration de phytoplancton.

D'une certaine manière l'hypothèse d'une influence réduite du facteur nutritif est contredite par les travaux de Bays et Crisman (1983) précédemment signalés. Elle est aussi en apparente contradiction avec l'influence de ce facteur sur l'évolution des communautés qui ressort de l'analyse du chapitre 2.2 : opposition entre les communautés lagunaires trouvées dans les eaux eutrophes et les communautés de type marin ou continental inféodées à des eaux plus oligotrophes. La comparaison des deux stations estuariennes aux salinités voisines mais aux conditions trophiques très différentes, illustre l'influence du facteur nutritif, auquel se combinent probablement divers effets de la pollution non pris en compte dans cette étude. A Bietri, le non développement de la communauté marine et le maintien d'*Acartia* pendant la saison sèche, seraient associés aux capacités d'adaptation respective des organismes en cause : productivité, caractéristiques démographiques et alimentaires, résistance à la pollution et à la dégradation de la qualité des eaux,... Chez *Acartia* ces capacités seraient particulièrement développées, expliquant que cette espèce domine généralement dans de tels milieux sous diverses latitudes. Une des conclusions de ces résultats apparemment contradictoires est que la biomasse totale du peuplement et sa composition ne seraient pas contrôlées selon les

mêmes modalités et par les mêmes variables. C'est également ce qu'observent Aubin et Leblanc (1986) dans des mares temporaires du Québec méridional, ces auteurs remarquant que la biomasse totale (toutes espèces de tous niveaux trophiques confondus) est plus stable dans le temps que les proportions des différents organismes.

Quoi qu'il en soit, il est évident que la présente analyse est encore insuffisante pour que soit précisé le rôle joué par le facteur nutritif sur l'abondance et la composition du peuplement. Une analyse basée sur une étude détaillée des cas où ce facteur intervient de façon significative, en intégrant autant que possible les données disponibles sur la structure dimensionnelle du seston, et la récolte d'informations complémentaires sur la fécondité et la structure des populations marines dominantes à Boulay, devraient apporter davantage de précisions.

D'après les conclusions de l'étude sur modèles de Mc Queen *et al.* (*ibid.*), la prédation est un important facteur de contrôle de la biomasse dans les milieux dulçaquicoles eutrophes. Pour sa part, Landry (1978) estime notamment que l'abondance d'*Acartia clausi* dans le Jackle's lagoon (USA) est essentiellement contrôlée par le modèle annuel de mortalité, et notamment par la prédation qu'exercent les Epinoches. Dans le cas présent, l'influence du facteur prédation n'a pas pu être analysée faute d'informations sur la nature, l'abondance et le mode de sélection des proies par les consommateurs de zooplancton, et notamment les mysidacés, prédateur potentiel abondant. Peut être une analyse démographique apporterait-elle quelques indications sur ce plan, tout au moins sur les taux de mortalité moyens subis par les stades de développement dans le cas des populations d'*Acartia*.

En résumé, notre étude montre que la température semble être le moins important des facteurs, le seul à n'avoir pas d'effet réellement limitant sur le développement des espèces. Il influe néanmoins de façon significative sur les variations de biomasse, et cette influence est relativement importante dans l'Ouest car elle n'est pas contrebalancée, comme dans le Centre-Est, par une variation importante des conditions hydrologiques. La salinité est globalement le principal facteur limitant. L'influence du facteur nutritif est plus difficile à définir. Elle se combinerait avec celle de la salinité pour influer sur la composition des communautés. De façon générale, il est important de noter que des salinités moyennes ou faibles, voisines d'un seuil de 6, et des conditions d'eutrophie et/ou de pollution sont les deux facteurs qui conditionnent le développement des espèces qui composent les communautés de type lagunaire, les plus répandues en lagune.

Chapitre 3. REPARTITION VERTICALE DES ORGANISMES

3.1. Milieux non stratifiés (plan d'une note parue dans *Hydrobiologia*)

Milieu et méthodes

Résultats

- Répartition verticale
- Comparaison des prises de jour et de nuit au filet
- Comparaison des prises de jour et de nuit à la trappe

Discussion

- Profils de répartition et migration
- Interprétation des migrations et des répartitions
- Conséquence des migrations
- Incidences sur l'échantillonnage

Conclusions

3.2. Milieux stratifiés : cas de la baie de Bietri

3.3. Conclusions

La répartition verticale a été principalement étudiée dans les baies de Mopoyem et de Bingerville, baies peu profondes (4 m) et non stratifiées . Des données ont également été recueillies en milieu stratifié dans la baie de Bietri (Caumette *et al.*, 1983), et, antérieurement, dans diverses autres stations par Repelin (sous- presse).

3.1. MILIEUX NON STRATIFIES

Ce paragraphe a fait l'objet de la note ci-après parue dans *Hydrobiologia*.

Hydrobiologia **194**: 247–265, 1990.
© 1990 *Kluwer Academic Publishers. Printed in Belgium.*

Variation nycthémérale de la répartition verticale et de l'efficacité de collecte du zooplancton en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire)

Lucien Saint-Jean[1] & Marc Pagano[2]
[1] *Centre ORSTOM, BP 5045, F-34032 Montpellier Cedex (France)*; [2] *Centre d'Océanologie de Marseille, Faculté de Luminy, route Léon Lachamp, F-13288 Marseille Cedex 9 (France)*

Received 21 April 1987; in revised form 15 February 1989; accepted 20 March 1989

Abstract

Vertical distribution and night and day collecting efficiencies of both nets and a Schindler trap, were studied in two shallow (4 m) unstratified bays of the Ebrié Lagoon. Some of the organisms migrate (*Mysidacae*, copepodite and adult stages of *Acartia clausi* and *Pseudodiaptomus hessei*) and others do not (all the nauplii, copepodite and adult stages of *Oithona brevicornis*, rotifers, mollusca larvae). The first are found more or less near the bottom at noon and are evenly distributed throughout the water at the beginning of the night. Mysidaceae and *P. hessei* strongly exhibit this pattern, none (Mysidacea) or very few specimens being collected in the water during the day. For *A. clausi*, depth concentration increases from C1 to adult. Net and trap estimated night densities are higher than the day ones for migrating organisms, except for C1 or *A. clausi*. The Night/Day ratios are equal to 28 (net) and 25 (trap) for *P. hessei*, 5 and 13 for the adults of *A. clausi* and lies between 2 and 5 for the different copepodite stages of this last species. The possible causes and consequences of the vertical distribution are discussed, the interference of turbulence on vertical distribution being outlined.

Introduction

La migration verticale des organismes planctoniques est un phénomène général constaté dans toutes les collections d'eau, y compris les eaux plates et jusque dans des flaques de quelques décimètres de profondeur (Ranta et Nuutinen, 1985).

Comme le souligne Huntley (1985), bien qu'il soit étudié depuis plusieurs décades, le déterminisme de ce phénomène est encore l'objet de controverses. Les recherches les plus récentes sont prioritairement motivées par l'étude de ce déterminisme, de la valeur adaptative des migrations et de leur incidence sur la dynamique des populations ou le fonctionnement des écosystèmes (Kerfoot, 1980; Rankin, 1985; Orcutt *et al.*, 1983; Ohman *et al.*, 1983).

Plus rares sont celles qui se préoccupent des biais que les migrations à caractère nycthéméral, ou les phénomènes qui leur sont apparentés (distribution spatiale des organismes, comportement vis à vis de l'engin de pêche), sont susceptibles d'introduire dans l'échantillonnage des populations naturelles (Legand, 1958; Hall *et al.*, 1970; Hart & Allanson, 1976; Gras & Saint-Jean, 1976; Redfield & Goldman, 1978; Hillman-Kitalong et Birkeland, 1987). Ces biais sont associés au moment du prélèvement, et ce moment est en effet un élément du plan d'échantillonnage que l'on ne considère pas toujours avec la même priorité que d'autres, tels que le nombre et la position des

stations ou la périodicité des récoltes. Ainsi, on s'affranchit du problème de répartition verticale en réalisant des traits verticaux ou obliques, le plus souvent sans vérifier si ce procédé permet de capturer la totalité du peuplement qui occupe la zone considérée.

La présente étude répond partiellement à cette double préoccupation, complétant en outre les quelques connaissances déjà acquises sur la répartition verticale en lagune Ebrié (Caumette *et al.*, 1983; Repelin, sous presse).

Milieu et méthodes

La lagune Ebrié est un milieu peu profond (4,8 m) qui s'étend sur 130 km le long de la Côte Atlantique. Les apports marins se font essentiellement par le canal de Vridi et les apports d'eau douce par la Comoé, fleuve à régime soudanien qui débouche à son extrémité est (Fig. 1).

Les stations étudiées se situent au milieu de deux baies, Mopoyem et Bingerville, et présentent les caractéristiques générales suivantes: profondeur de l'ordre de 4 mètres; faibles gradients verticaux de température, de salinité et d'oxygène (Fig. 2); probable et relative homogénéité de répartition verticale du seston, favorisée par la faiblesse des gradients et par une agitation diurne des eaux due aux vents (Dufour, 1984).

Les prélèvements de zooplancton sont effectués avec un couple de filets cylindro-coniques (40 cm de diamètre d'ouverture, 64 μm de vide de maille, rapport de filtration égal à 5,5) montés sur un bâti metallique, et avec une trappe de Schindler modèle Richards (Redfield, 1984) (20 l, 20 cm de côté et 40 cm de hauteur, 64 μm de vide de maille). Les filets sont tirés verticalement depuis environ 20 cm du fond jusqu'à la surface, le volume d'eau filtré (1300 à 2000 l par échantillon) étant estimé à partir de la longueur du trait et de la surface de l'ouverture. La trappe a été munie de plaquettes en plexiglas aux quatre coins de son extrémité inférieure de manière à limiter son enfoncement dans le sédiment lorsqu'elle est posée sur le fond. Les comptages sont faits sur la totalité de l'échantillon ou sur un sous-échantillon de volume variable prélevé avec une pipette Eppendorf de 1 ml munie d'un embout à ouverture élargie. Le nombre minimum d'individus comptés par stade ou espèce est de 50.

35 séries de prélèvements au filet ont été effectuées entre novembre 1984 et octobre 1985. Chaque série comprend un échantillon diurne, le plus souvent prélevé entre 13 et 15 heures, et un échantillon nocturne (20 et 22 h). La nuit tombe vers 18 h30. Chaque échantillon résulte du mélange de 3 ou 4 prélèvements fond-surface réalisés successivement en 3 ou 4 points distants de 50 à 100 mètres, un seul des deux filets étant fonctionnel (collecteur fermé).

Les prélèvements à la trappe ont été réalisés en

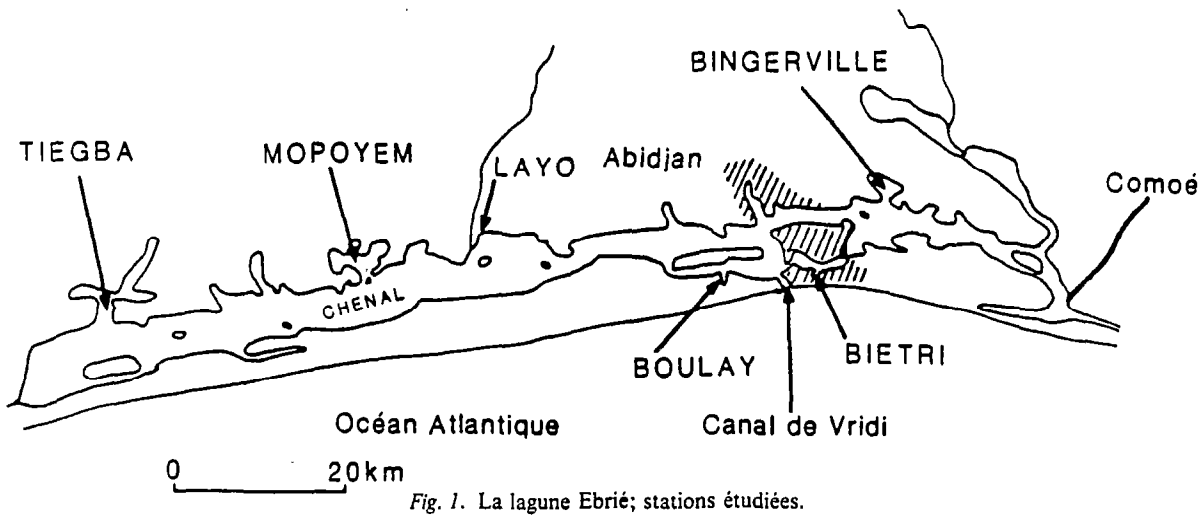


Fig. 1. La lagune Ebrié; stations étudiées.

mars, avril, juin, juillet et septembre 1985. Ils se font en alternance avec les prélèvements au filet et aux mêmes points. C'est ainsi qu'à chaque trait de filet correspondent, suivant les séries, 3 ou 4 prélèvements à la trappe effectués à 0,5 m, 2 m, au-dessus du fond et la trappe posée sur le fond. A Mopoyem, dans les deux premières séries, tous les prélèvements ont été dépouillés séparément. Dans les autres séries, les prélèvements de même profondeur dans les trois points ont été mélangés. Chaque série comprend donc 3 ou 4 échantillons composites diurnes (autant que de profondeurs de prélèvements) et 3 ou 4 échantillons nocturnes, chacun correspondant à 60 litres d'eau. Le mélange des prélèvements d'un même niveau entraîne une perte d'information sur la variabilité relative à chaque échantillon, mais il permet, grâce au gain de temps réalisé sur les dépouillements, d'augmenter le nombre de séries d'échantillonnage et de mieux prendre en compte la variabilité des profils de répartition à grande échelle de temps (le mois) et d'espace (station).

Le calcul des effectifs sur la colonne d'eau à partir des prélèvements à la trappe implique l'hypothèse que la densité varie de façon exponentielle entre deux profondeurs successives de prélèvement. Ce modèle est préférable au modèle linéaire lorsque les différences de densité entre niveaux sont très fortes, ce qui est généralement le cas le jour à proximité du fond. Par souci d'homogénéité il a également été appliqué aux faibles différences, notamment la nuit. Les modalités de calcul sont illustrées dans la Fig. 3. Elles conduisent à évaluer, pour chaque série et chaque catégorie d'organismes: l'effectif par m^2 (N/m^2), la densité moyenne correspondante (N/m^3) et les effectifs par m^2 dans les couches superficielle (de 0 à 2 m), profonde (entre le bas de la 3ème trappe et le fond) et intermédiaire. L'épaisseur de la couche profonde variant suivant les séries, les évaluations ont également été faites pour une épaisseur standard de 20 cm afin de faciliter les comparaisons interséries. On notera que les 3 ou 4 niveaux échantillonnés totalisent 38 à 50% de la colonne d'eau.

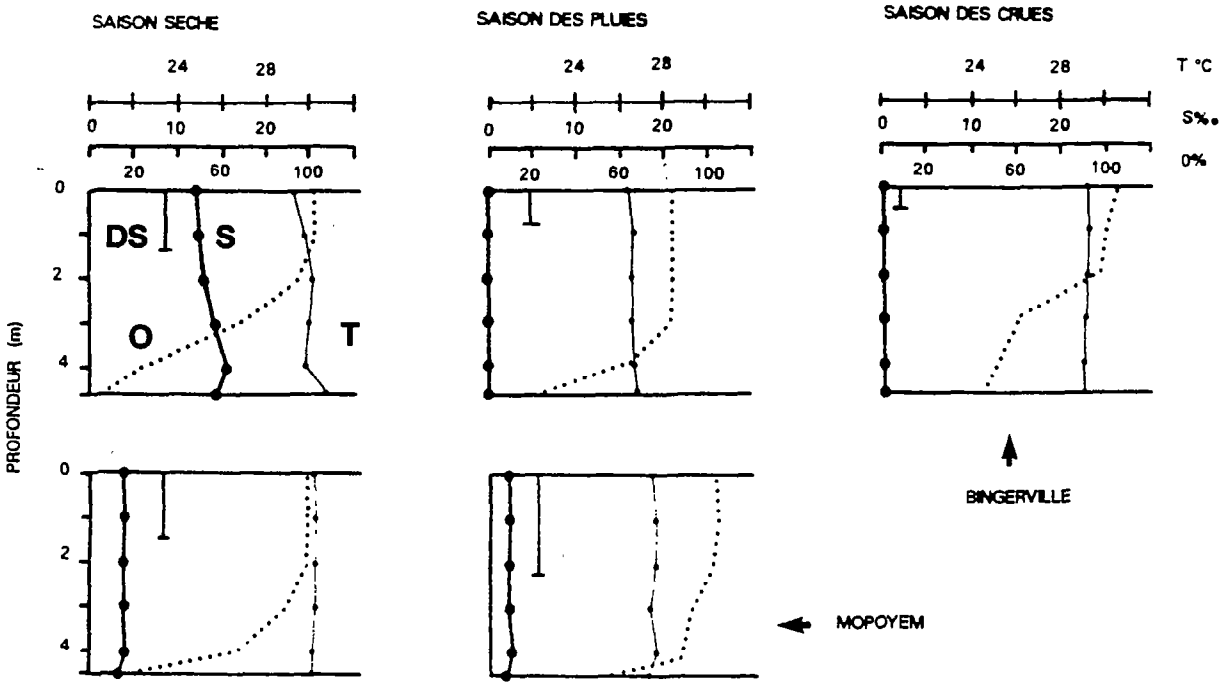


Fig. 2. Gradients verticaux moyens de température (T), de salinité (S), d'oxygène (O en% de saturation) et transparence (DS) à diverses saisons dans les deux stations étudiées.

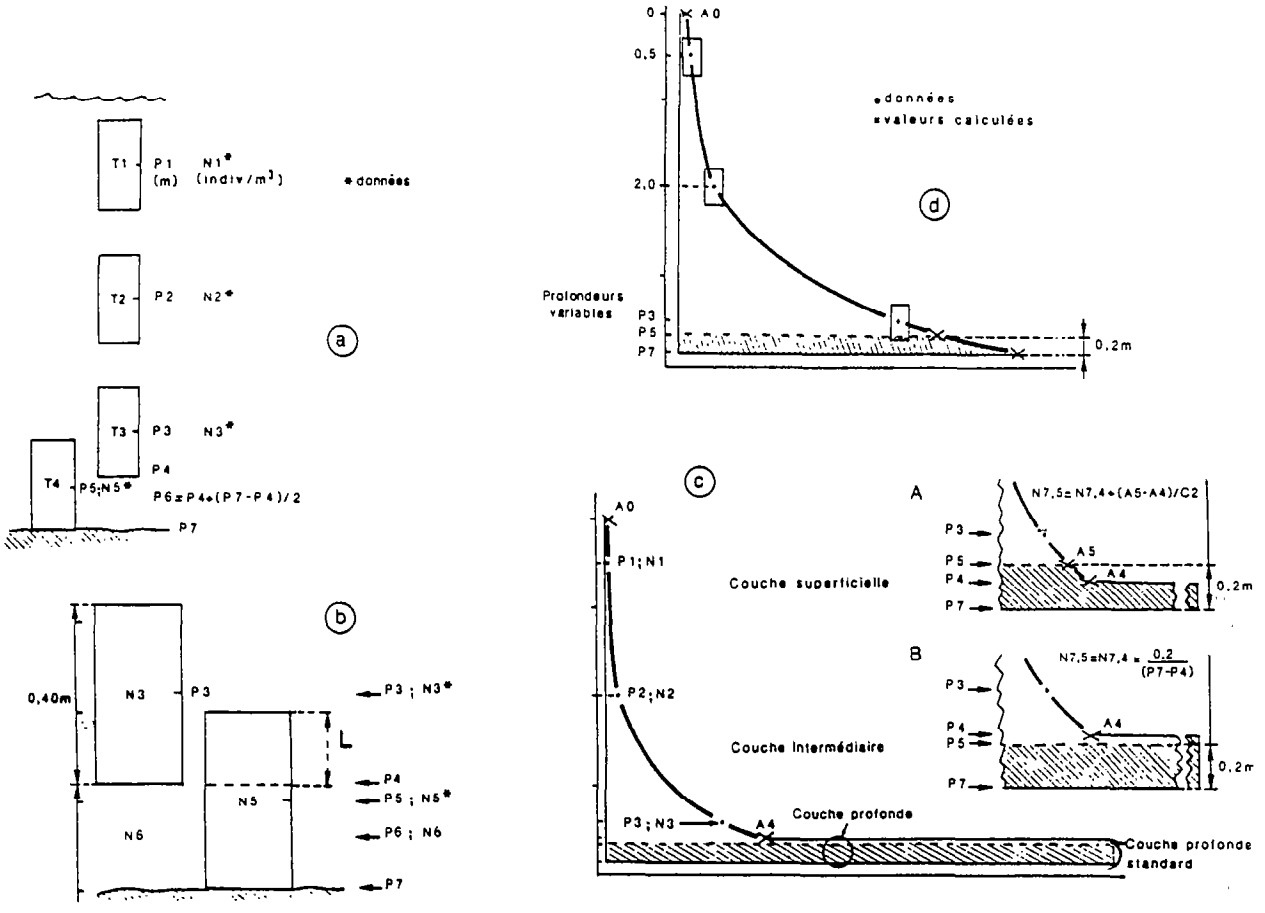


Fig. 3. Méthode d'évaluation des effectifs (N/m^2) et des densités (N/m^3) dans la colonne d'eau et dans les trois couches considérées, à partir de 4 (étapes successives a,b, et c) ou 3 (d) prélèvements à la trappe (T). a) indiçage des profondeurs (P) et des densités (N). Noter: les profondeur et densité de T4 sont P5 et N5; P1 et P2 sont fixes; P3 et P5 (ainsi que P4 et P6) varient avec la profondeur P7 de la station; P7-P5 = 20 cm. b) Calcul de la densité N6 dans la couche profonde (P4 à P7) connaissant N3 et N5 et en supposant que la densité dans la partie supérieure de T4 de hauteur L est égale à N3: N6 = (N5-RN3)/1-R avec R = L/40. Noter: N6 s'applique entre P7 et P4. c) Calcul final. 1. de l'effectif N7,4 dans la couche profonde d'épaisseur égale à (P7-P4): N7,4 = N6 * (P7-P4)); 2. de l'effectif N2,0 dans la couche superficielle (intégration de la courbe exponentielle passant par les points N1,P1 et N2,P2 et ayant pour coefficient c_1, que l'on calcule); 3. de l'effectif N4,2 dans la couche intermédiaire (intégration de la courbe exponentielle passant par N2,P2 et N3,P3 et ayant pour coefficient c_2); 4. des effectifs et densités sur la colonne: N/m^2 = N7,4 + N4,2 + N2,0 et $N/m^3 = N/m^2/P7$; 5. de l'effectif N7,5 dans une couche profonde d'épaisseur standard égale à 0,2 m: relation A pour (P5 < P4) ou B pour (P5 ≥ P4). Noter: les abcisses de la courbe sont notées A et figurées d'une croix. d. Aux indiçages près, les mêmes principes s'appliquent avec 3 trappes, la courbe passant par les points N2,P2 et N3,P3 étant prolongée jusqu'au fond et l'effectif dans la couche profonde évalué par extrapolation.

Résultats

Répartition verticale

La nuit, la plupart des organismes se répartissent de façon relativement homogène dans la colonne d'eau, du moins aucun modèle de répartition non homogène ne peut-il être défini. (Fig. 4, Tableaux 1 et 2).

Le jour, deux groupes se différencient. Les organismes du premier (ensemble des nauplies, copépodites et adultes *d'Oithona*, rotifères, larves

Tableau 1. Pourcentages d'individus présents dans les couches superficielle (CS, 0 à 2 m), intermédiaire (CI) et profonde (CP, fond-0.2 m), par rapport aux individus présents dans la colonne d'eau, à Mopoyem (moyenne des 5 séries d'observations; mode d'évaluation dans le texte). m et s = moyenne et écart type; NU et JO = nuit et jour. Entre parenthèses, volume moyen de la masse d'eau que représente chaque couche. NA et AA = nauplies et adultes d'*A. clausi*; NP et CAP = nauplies et copépodites + adultes de *P. hessei*. NO et CAO = nauplies et copépodites + adultes d'*Oithona brevicornis*; ROT = rotifères; LMO = larves de mollusques; NE = non évaluable (densité nulle à toutes les profondeurs de prélèvement).

Organismes	mNU	sNU	mJO	sJO	mNU	sNU	mJO	sJO	mNU	sNU	mJO	sJO
	CS (52,4% du vol. d'eau)				CI (42,4%)				CP (5,2%)			
NA	42,8	5,6	42,0	14,0	49,4	5,3	50,5	11,9	7,8	2,5	7,6	5,3
C1	50,4	5,1	24,2	16,1	42,8	5,8	54,3	11,8	6,8	1,9	21,5	6.6
C2	51,3	10,3	26,7	19,2	41.8	7,5	49,9	11,8	6,9	3,4	23,4	12.0
C3	60,0	13.2	25,4	21,0	35,2	11,1	50,0	10,4	4,8	2,4	24,6	12,1
C4	59,5	12.2	26,0	25,0	35,8	10,1	44,2	11,1	4,7	2,4	29,8	16,3
C5	55,5	15,4	23,4	26,8	37,9	11,2	34,9	19,6	6,6	4,4	41,7	27,0
AA	64,0	9,9	25,4	27,7	31,8	8,0	35,0	16,6	4,2	2,2	39,7	25,7
NP	36,3	14.2	16,3	8,0	52,5	10,4	50,4	11,2	11,2	4,0	33,3	7,5
CAP	49,2	7,1	0	–	45,1	6,2	0	–	5,7	1,7	100	–
NO	21,9	7,6	24,8	7,9	57,4	10,1	56,9	13,1	20,7	8,5	18.3	5,2
CAO	43,8	16,5	26,2	12,1	47,3	11,1	47,8	13,6	8,9	5,7	26,0	13,4
ROT	49,9	36,0	54,7	25,4	35,3	21,0	31,1	19,1	14,7	19,7	14,1	13,7
LMO	35,7	9,7	36,8	8,9	54,2	5,7	54,7	12,7	10,1	4,5	8,5	6,1

de mollusques) présentent un profil moyen de répartition identique au précédent (nocturne), et ceux du second (copépodites et adultes d'*A. clausi* et de *P. hessei*), tendent à se concentrer en profondeur. Cette tendance est plus prononcée chez *Pseudodiaptomus*, et, chez *A. clausi*, elle s'accentue plus ou moins progressivement depuis les C1 jusqu'aux adultes (Fig. 5). Ainsi, presque 100%

Tableau 2. Pourcentages d'individus présents dans les couches superficielle, intermédiaire et profonde à Bingerville. Même symboles que dans le tableau 1.

Organismes	mNU	sNU	mJO	sJO	mNU	sNU	mJO	sJO	mNU	sNU	mJO	sJO
	CS (52,4% du vol. d'eau)				CI (42,4%)				CP (5,2%)			
NA	42,3	13,3	43,9	15,9	54,0	11,2	52,5	13,1	3,7	3,4	3,6	3,2
C1	42,0	14,1	11,7	5,3	51,8	12,6	75,2	7,4	6,2	4,8	13,1	8,8
C2	47,8	15,8	10,0	5,8	44,8	10,0	69,3	5,2	7,4	6,5	20,8	10,7
C3	46,4	12,7	10,4	6,7	46,9	9,2	66,5	4,0	6,6	4,2	23,1	9,3
C4	48,6	13,8	13,7	14,8	43,7	13,4	58,0	13,9	7,7	6,3	28,4	15,0
C5	42,8	21,5	6,8	6,7	52,0	18,8	51,3	21,4	5,2	3,2	42,0	25,3
AA	51,8	15,6	7,5	6,3	44,8	14,4	43,7	29,5	3,4	1,9	48,8	34,1
NP	41,8	12,5	46,9	17,8	52,7	9,2	47,7	20,1	5,5	3,7	5,4	2,9
CAO	38,3	13,9	0	–	50,0	7,4	0	–	11,8	14,0	100	–
NO	18,5	18,9	40,3	27,0	67,2	11,1	58,9	28,0	14,4	8,4	0,8	1,4
CAO	22,4	16,1	19,7	14,3	63,3	10,7	72,9	12,7	14,3	5,4	7,3	3,8
ROT	58,1	22,6	53,4	23,1	40,3	21,4	30,8	14,7	1,6	2,4	15,8	28,5
LMO	46,0	12,1	37,9	13,9	50,1	8,7	57,5	12,5	3,9	5,6	4,6	5,6

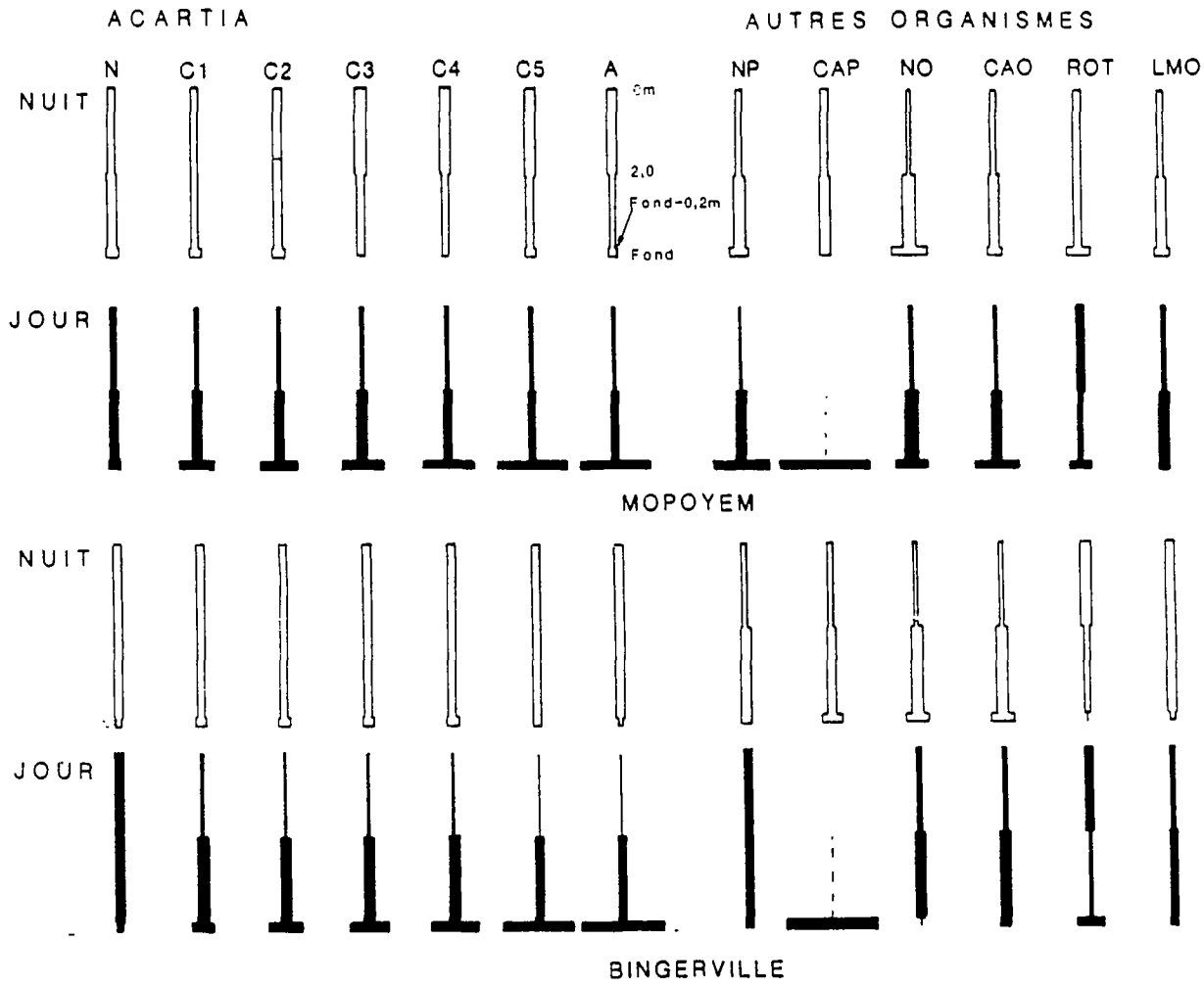


Fig. 4. Profils moyens de répartition diurne et nocturne des diverses catégories d'organismes, en pourcentage du total des individus présents dans la colonne d'eau (d'après les tableaux I et II).

des copépodites et adultes de *P. hessei* et de 20 à 50% de ceux d'*A. clausi* sont-ils présents dans la couche profonde (5% du volume d'eau) (Tableaux 1 et 2). Le profil moyen de répartition diurne se retrouve dans les dix séries d'observations chez *P. hessei*, mais deux séries (mars à Mopoyem et septembre à Bingerville) s'en écartent chez *A. clausi*. A Mopoyem, on observe un profil inversé qui résulte essentiellement d'une densité extrêmement forte en surface dans l'un des points de prélèvement. Aucune interprétation de cette 'anomalie' ne peut être proposée, sinon qu'elle serait attribuable à la distribution en aggrégats des organismes. A Bingerville, en septembre, les densités maximales se trouvent à mi-profondeur. Ce profil résulte probablement de la faible transparence (0,2 m ce mois là contre 1 m et plus habituellement) (Fig. 2) des eaux de crue de la Comoé qui occupent la baie à ce moment là. Les organismes trouveraient à mi-profondeur la luminosité qui règne habituellement au voisinage du fond.

Chez les copépodites et adultes de *P. hessei* le caractère significatif du profil diurne moyen est évident. Chez *A. clausi* il est confirmé par une analyse de variance effectuée sur les données

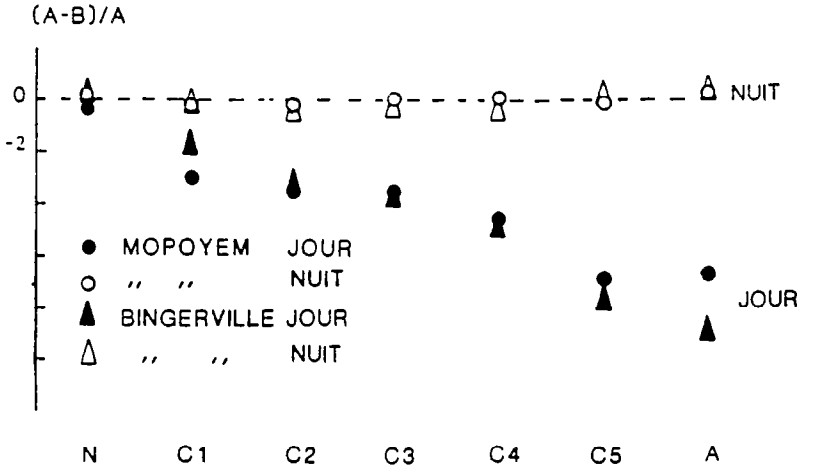


Fig. 5. Variation de la concentration en profondeur suivant les stades de développement chez *Acartia clausi*. Le degré de concentration est défini par le rapport (A – B)/A, ou A est le pourcentage de la population qui devrait se trouver dans la couche profonde si la répartition était homogène (= pourcentage du volume d'eau que représente cette couche), et B le pourcentage observé; (A – B)/A = 0 pour une repartition homogène.

'brutes', c-à-d les densités observées aux trois profondeurs de prélèvements et en outre, dans quelques séries, la densité calculée dans la couche profonde (Tableau 3). L'analyse montre en effet que le facteur profondeur est, à lui seul, responsable d'une part significative de variance chez les copépodites 5 et les adultes lorsqu'on considère les 10 séries d'observations, et pour tous les copépodites et les adultes lorsqu'on élimine les séries 'anormales' de mars et de septembre. Dans les

Tableau 3. Influence des facteurs station, date et profondeur sur la variabilité spatio-temporelle de densité dans les séries d'échantillons récoltés le jour à la trappe, testée par une analyse de variance après transformation logarithmique des données (log x + 1). Influence non significative (ns) ou significative aux risques de 5% (.), 1% (..), 1‰ (...); ddl = nombre de degrés de liberté; pour les autres symboles voir le tableau 1.

Source de variation	ddl	Acartia							Autres organismes		
		N	C1	C2	C3	C4	C5	A	NP	NO	CAO
Ensemble des séries											
Facteur Station	1	ns	..	..	..	..	ns	ns	...	...	...
Date	4	ns	...	..	..	..	ns	ns	ns	...	...
Profondeur	3	ns	..	...	...	..	..	..	ns	ns	...
Interaction Dat-St	4	ns	.	ns	ns	ns	ns	ns	ns	.	...
Prof-St	3	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	.	ns
Prof-Dat	12	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Sauf séries de mars à Mopoyem et de septembre à Bingerville.											
Facteur Station	1	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	.	...	...
Date	2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	.	...
Profondeur	3	ns	..	..	.	..	.	..	ns	ns	..
Interaction Dat-St	2	ns	.	ns	ns	.	ns	.	ns	.	...
Prof-St	3	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	.
Prof-Dat	6	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	.

Tableau 4. Densités observées (N/m³) la nuit (NU) et le jour (JO) dans les prises au filet chez les mysidacés, les larves et les oeufs de poissons (comptages effectués sur tout l'échantillon).

Stations	Séries										
	11/84 NU,JO	12/–	01/85	02/–	03/–	04/–	06/–	07/–	08/–	09/–	10/–
	Mysidacées										
Mopoyem	2/0	0/0	12/0	0/0	28/0	23/0	80/0	75/0	32/1	58/0	38/0
Bingerville	ND	0/0	2/0	5/0	30/0	10/0	449/0	18/0	1/0	0/0	0/0
	Larves de poissons										
Mopoyem	70/12	0/0	0/0	0/0	10/0	11/0	2/1	1/1	0/1	5/1	9/0
Bingerville	ND	4/4	18/12	40/25	2/3	6/0	3/0	1/1	3/5	6/1	3/1
	Oeufs de poissons										
Mopoyem	42/0	0/0	0/0	9/0	1/0	14/0	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0
Bingerville	ND	240/0	394/0	226/0	2/0	177/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0

quelques cas où l'analyse est rendue illicite par l'existence d'une interaction significative entre deux facteurs, la profondeur n'est pas en cause. L'analyse confirme également la relative homogénéité de répartition des nauplies des trois copépodes, et, dans une moindre mesure, celle des copépodites et adultes d'*O. brevicornis* (influence significative des trois facteurs mais analyse illicite). Chez les autres espèces du premier groupe (rotifères et larves de mollusques), le même type de répartition est évident, et n'a pas fait l'objet d'une analyse statistique.

Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que les stades terminaux des deux calanides migrent en profondeur durant la journée.

Les données relatives aux alevins de poissons et aux crustacés supérieurs, essentiellement des mysidacés, sont probablement moins représenta-

Tableau 5. Comparaison des densités nocturne et diume (DNU et DJO) obtenues par prélèvement au filet. n = nombre de couples DNU; DJO; r = coefficient de corrélation; AMR = axe majeur réduit; test de comparaison de la pente de l'AMR à une valeur 1: hypothèse pente = 1 rejetée (R) ou acceptée (A); dans cette même colonne sont indiqués, entre parenthèses, les résultats des tests t de comparaison de moyennes appariées dans les cas où il y a litige; dans les autres cas, les tests sur les pentes et sur les moyennes concordent; seuils de signification symbolisés comme dans le tableau 3; autres symboles dans le tableau 1.

Organismes	n	Densité moyenne		DNU/DJO	r	AMR		
		Nuit	Jour			Pente	Ord. Orig.	Hyp. Pente = 1
NA	35	24559	26642	0,92	0,765...	1,04	– 3134	A
C1		2338	2492	0,94	0,846...	1,06	– 33	A
C2		2518	1159	2,17	0,790...	2,10	– 90	R...
C3		1977	748	2,64	0,712...	2,46	140	R...
C4		1522	518	2,94	0,662...	2,05	462	R...
C5		1067	213	5,01	0,387.	3,38	462	R...
AA		2327	431	5,40	0,434..	4,28	483	R...
NP	27	1284	919	1,40	0,664...	1,60	– 184	R.. (s.)
CAP		909	33	27,55	ns			
NO	24	20920	24158	0,87	0,662...	0,98	– 2657	A
CAO		33516	35792	0,94	0,806...	0,71	8053	R. (ns)
ROT	32	24635	25339	0,97	0,601...	0,98	– 208	A
LMO	31	6541	5593	1.17	0,754...	1,41	– 1348	R.. (ns)

tives car l'engin et les modalités de pêche ne sont pas adaptés à la capture de tels organismes. Il apparaît néanmoins que les mysidacés, qui sont parfois très abondants dans les prélèvements nocturnes, ne sont jamais capturés le jour (Tableau 5). Bien qu'ils n'aient pas non plus été capturés à la trappe sur le fond, on peut supposer qu'ils se trouvent à cet endroit ou qu'ils migrent vers les berges. Les alevins de poissons sont récoltés en plus grand nombre la nuit, mais ils sont parfois présents dans les prélèvements diurnes. Les œufs, récoltés la nuit, appartiennent probablement à *Ethmalosa fimbriata*, dont la ponte serait nocturne et les œufs tomberait rapidement sur le fond.

Comparaison des récoltes de jour et de nuit

La comparaison s'appuie sur l'hypothèse que les couples densité nocturne; densité diurne (DNU; DJO) relatifs à chaque catégorie d'organismes, doivent, si les deux densités sont égales, tendre à se distribuer suivant une droite de pente 1 passant par l'origine. La droite d'ajustement retenue est l'axe majeur réduit (AMR). Cette analyse est parfois complétée par des test *t* de comparaison de moyennes appariées. Les données et les résultats des analyses sont présentés dans les tableaux 5 et 6 et partiellement illustrés dans la Figure 6.

Prélèvements au filet

Pour tous les organismes sauf les copépodites et adultes de *P. hessei*, il existe une corrélation significative entre les densités nocturnes et diurnes, avec un degré de signification moindre chez les C5 et adultes d'*A. clausi*. On observe également que les densités de nuit sont significativement et nettement supérieures aux densités de jour pour les stades C2 à adultes d'*A. clausi* et pour l'ensemble des copépodites et les adultes de *P. hessei*. Les rapports DNU/DJO varient suivant les stades et sont très élevés chez *P. hessei* et les adultes d'*A. clausi* (Tableau 5). La différence nuit-jour n'est pas significative (DNU/DJO ≈ 1; pentes non significativement différentes de 1) pour les nauplies et les C1 d'*Acartia* ainsi que pour les nauplies d'*Oithona* et les rotifères. Les résultats relatifs aux copépodites et adultes d'*Oithona* et aux larves de mollusques sont moins probants, les tests sur les moyennes et les pentes n'étant pas cohérents. Les rapports DNU/DJO étant fiables, nous admettrons qu'il y a identité des densités nocturne et diurne chez ces organismes. Le cas

Tableau 6. Comparaison des densités nocturne et diurne obtenues à partir des prélèvements à la trappe. Mêmes symboles que dans le tableau 5.

Organismes	*n*	Densité moyenne		DNU/DJO	*r*	AMR		
		Nuit	Jour			Pente	Ord. Orig.	Hyp. Pente = 1
NA	10	43830	60514	0,72	0,953...	0,92	- 11894	A (s..)
C1		4438	4919	0,90	0,864...	1,43	- 2581	A
C2		4287	2031	2,12	0,779..	2,17	- 114	R..
C3		3381	1722	1,96	0,938...	1,49	808	R..
C4		2612	1204	2,17	0,867..	1,31	1309	A (s..)
C5		1366	370	3,69	0,771..	3,28	154	R...
AA		3309	263	12,58	0,676.	16,20	948	R...
NP		2363	1676	1,41	0,907...	2,16	- 1261	R... (ns)
CAP		1301	53	24,55	ns			
NO	8	34806	40908	0,85	0,973...	0,97	- 4914	A
CAO	8	43072	41125	1,05	0,961...	1,09	- 1783	A
ROT	10	37296	43882	0,85	0,995...	0,79	2804	R... (ns)
LMO		11307	13195	0,86	0,807..	0,83	406	A

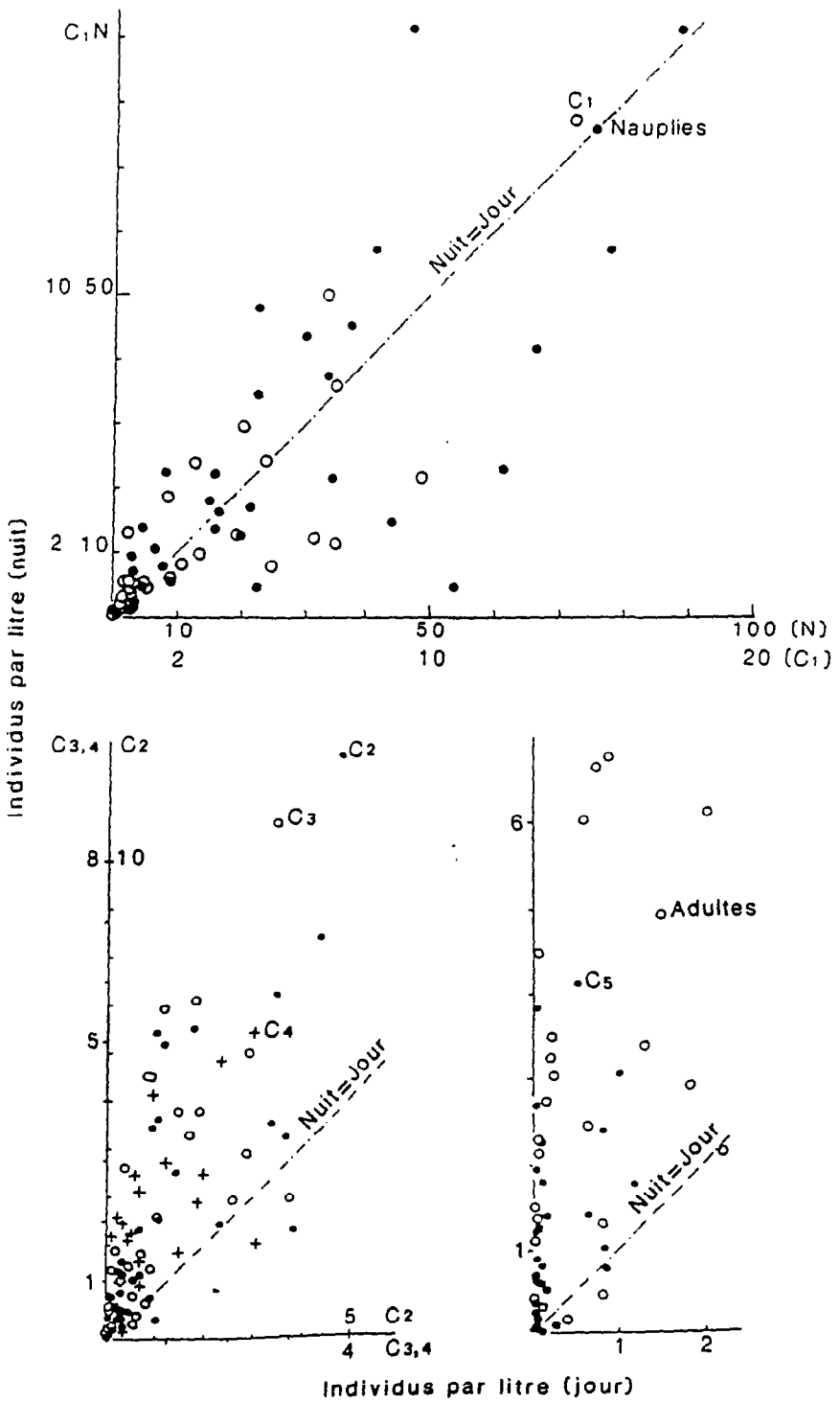


Fig. 6. Couples densité nocturne; densité diurne des différents stades de développement d'*Acartia clausi.*

des nauplies de *Pseudodiaptomus* est plus problématique dans la mesure où, si les deux tests sont cohérents et donnent des différences nuit-jour significatives, le rapport DNU/DJO n'est pas très élevé.

Prélèvements à la trappe

Rappelons que les densités évaluées avec cet engin se rapportent à toute la colonne d'eau, y compris la couche de 20 cm au-dessus du fond non échantillonnée lors des prélèvements au filet. Les résultats obtenus (Tableau 6) sont assez similaires aux précédents, mais quelques différences apparaissent, notamment: écart plus important entre les densités diurne et nocturne pour les nauplies d'*A. clausi* (DNU/DJO < 1 et significatif); pente plus forte chez les C1 et les adultes d'*Acartia*, plus faible chez les C3 et les C4, avec toutefois des rapports DNU/DJO très supérieurs à 1. L'interprétation de ces différences ne tombe pas sous sens. Nous en attribuerons provisoirement la cause à la variabilité d'échantillonnage: engin et modalités de prélèvement et d'estimation des densités; variabilité spatio-temporelle naturelle d'abondance.

Discussion

Répartition et migrations verticales

La présente étude fait apparaître une différence de répartition diurne assez nette entre les deux calanides qui cohabitent dans le milieu: maintien d'une fraction non négligeable de la population en pleine eau chez *A. clausi* et concentration de la quasi totalité des copépodites et adultes tout près du fond chez *P. hessei*. Elle confirme les données déjà acquises séparément sur des formes et des milieux voisins: démersalité du genre *Pseudodiaptomus* (Hart et Allanson, 1976, Grinley, 1972; Fancett & Kimmerer, 1985); observations réalisées sur *A. clausi* dans des collections d'eau peu profondes par Landry (1978) et Stearns (1983). L'accentuation du caractère migratoire avec le stade de développement (entre nauplies et copépodites + adultes chez *P. hessei*; des nauplies aux adultes chez *A. clausi*) est également un phénomène déjà décrit, chez *A. clausi* par Landry (1978), chez *P. Hessei* par Hart et Allanson (1976) et chez *Calanus pacificus* par Huntley et Brooks (1982). Chez *P. hessei*, sur les fonds de 40 m, Hart et Allanson constatent ainsi une descente diurne des organismes d'autant plus prononcée que le stade de développement est avancé, les femelles étant toutes benthiques. Ces auteurs retrouvent par ailleurs sur des fonds de 15 m la situation observée par 3,5-4 m en lagune: localisation de la quasi totalité de copépodites et adultes sur le fond le jour et nauplies pélagiques de jour comme de nuit.

Interprétation des migrations et des répartitions observées

De façon générale, les types de migration décrits et les facteurs ou mécanismes proposés pour les expliquer ou en définir la valeur adaptative sont multiples (Vuorinen, 1986). La lumière, dont les modalités d'action sont toujours l'objet de discussions (Tranter *et al.*, 1981; Stearns, 1983; Forward *et al.*, 1984), est généralement considérée comme étant primordiale, mais d'autres facteurs sont susceptibles de déterminer ou de modifier comportement migratoire et répartition verticale: évitement des prédateurs (Ohman *et al.*, 1983; Fancett et Kimmerer, 1985; Gliwicz, 1986; Kerfoot, 1985), facteurs nutritifs (Bohrer, Kerfoot, 1980; Huntley & Brooks, 1982; Simard *et al.*, 1985; Dagg, 1985; Pijanovska & Dawidowicz, 1987), rythmes endogènes, notamment d'activité motrice (Enright et Hamner, 1967; Hart et Allanson, 1976). A notre connaissance, l'incidence des mouvements turbulents sur les migrations ou la répartition verticale n'a été que peu étudiée. Les études les plus notables sont relatives aux structures de Langmuir (*in* Hutchinson, 1967; Stavn, 1971; George & Edwards, 1973, 1976). Les trois derniers auteurs décrivent ainsi des répartitions qui impliqueraient un comportement actif des organismes (orientation et réaction par rapport au courant et à la lumière). On peut en déduire que certains de ces mouvements pour-

raient engendrer des répartitions non homogènes, variant en fonction du comportement ou de la capacités de nage des organismes, et plus approximativement de leur taille. Une fuite en profondeur vers des zones plus calmes de la part des formes les plus vagiles est également envisageable, conférant à ce comportement une valeur adaptative. Cependant, le facteur hydrodynamique serait généralement antagoniste des facteurs de migration précédents et tendrait à détruire les gradients de densité qu'ils engendrent, pour aboutir à des répartitions différentes et, à la limite, plus 'homogènes'.

Les caractéristiques de la lagune relatives à ces différents facteurs, qui conditionnent leur intervention possible dans le déterminisme des migrations, sont plus ou moins bien connues.

Eclairement. D'après les valeurs de transparence et diverses mesures directes (Plante Cuny, 1977), la luminosité diurne à proximité du fond atteint ou dépasse, sauf exceptions, comme à Bingerville en période de crue de la Comoé (voir p. 6), les seuils de sensibilité à la lumière généralement attribués au zooplancton. Ce facteur est donc susceptible de déclencher des mouvements migratoires sur toute la masse d'eau.

Prédation. Les études effectuées jusqu'ici (Albaret, comm. pers.; Albaret et Legendre, 1985) montrent que la lagune est relativement pauvre en poissons zooplanctophages stricts. Le peuplement est plutôt dominé par des consommateurs occasionnels dont l'abondance est très variable dans l'espace et dans le temps: *Ethmalosa fimbriata*, *Sardinella aurita* (filtreurs pélagiques), *Liza falcipinnis* (s'alimentant sur le fond) et *Chrisychthys* (principalement malacophage). D'autres formes de plus petite taille et la quasi totalité des juvéniles sont aussi temporairement zooplanctophages, mais ni l'abondance ni la répartition verticale et régionale de ces formes n'ont été déterminées. Parmi les prédateurs potentiels, il convient également de citer les mysidacés, dont certaines espèces sont connues comme zooplanctophages (voir notamment Nero et Sprules, 1986). En supposant que les mysidacés lagunaires aient un tel régime et qu'ils migrent le jour sur le fond (y compris dans l'axe des baies où se situent les deux stations étudiées), ces prédateurs y coexisteraient avec de fortes concentrations de leurs proies présumées. La nuit la 'coexistence' se ferait en pleine eau. On ne pourrait donc évoquer une migration d'évitement des prédateurs dans ce cas là. On peut également estimer que l'existence d'importantes variations spatio-temporelles d'abondance ou de nature des prédateurs présumés est en contradiction avec l'uniformité des répartitions constatée dans le présent travail. Dans l'état actuel des connaissances, rien ne permet donc d'attribuer un rôle particulier à la prédation dans le déterminisme des migrations.

Alimentation. Si l'on adopte les conclusions de Hart (1977), les individus adultes de *P. hessei* se nourriraient principalement la nuit en pleine eau, ce rythme s'atténuant chez les juvéniles. Les comportements nutritionnel et migratoire se combineraient ainsi selon des modalités souvent observées chez les copépodes, quel qu'en soit le déterminisme (revue de Huntley, 1985). La combinaison de ces deux comportements est plus problématique chez *A. clausi*. Des observations effectuées sur des individus récoltés en pleine eau (Pagano et Saint-Jean, 1985) ont en effet montré que les adultes s'alimentaient davantage le jour (réplétion maximum entre 15 et 17 heures), alors que 50% d'entre-eux environ se trouvent près du fond. On peut imaginer diverses hypothèses pour expliquer ce type de combinaison, à supposer que la totalité des adultes et les stades copépodites terminaux présentent peu ou prou le rythme d'alimentation décrit. La première est qu'il y aurait conjugaison des facteurs éclairement et alimentation, la descente aurorale et le maintien au fond d'une partie importante de la population durant la journée, étant liés aux réactions photiques et à une exploitation des particules nutritives qui s'y trouvent. Mais les problèmes sont alors de savoir si ces particules sont suffisamment attractives (abondantes et de qualité), exploitables, et pourquoi (et par quel mécanisme) la population se partage en deux fractions, l'une exploitant les particules de pleine eau, et l'autre les particules en

suspension près du fond, voire la pellicule superficielle des sédiments. La seconde hypothèse, opposée à la première, est que les individus ayant migré au fond feraient, durant la journée, des incursions en pleine eau de nature alimentaire (inaptitude à consommer la pellicule nutritive du fond; meilleure qualité des particules dans les zones productives superficielles). Ces incursions, dispendieuses en termes d'énergie, seraient favorisées par la turbulence diurne et il y aurait antagonisme entre les facteurs éclairement et alimentation. La troisième hypothèse est la non interférence du facteur nutritif dans le déterminisme des migrations, les individus trouvant une nourriture suffisante et se nourrissant à tous les niveaux à un rythme indépendant de ce phénomène. Les informations précises manquent pour faire un choix entre ces hypothèses et, de façon plus générale, pour estimer quelle pourrait être l'influence du facteur alimentaire sur le déterminisme des migrations ou la répartition des deux calanides.

Turbulence. Les deux stations étudiées se situent dans des zones largement exposées aux vents de Sud-Sud-Ouest qui soufflent de façon quasi permanente sur le littoral ivoirien. Ces vent sont généralement nuls (ou très faibles) à l'aube, forcissent vers 9-10 heures, et faiblissent vers 16-17 heures pour cesser la nuit. Ils engendrent donc une turbulence variable, nulle en début de matinée, maximale en milieu de journée (spirales de Langmuir, vagues, courants de vent) et qui cesse (baies) ou diminue fortement (chenaux) en fin de journée et la nuit. On ignore si les mouvements turbulents atteignent les fond de 4 m et si leur force ou leur nature sont susceptibles d'affecter les populations qui s'y trouvent le jour. La présence de sédiments vaseux très fins suggèrerait plutôt qu'il règne un calme relatif à ce niveau, avec, sans doute, de lents déplacements horizontaux et une certaine remise en suspension des sédiments. Ces mouvements contribueraient donc à homogénéiser la distribution du seston, voire à augmenter sa concentration (remises en suspension) (Pagano & Saint-Jean, 1985) durant la journée. A l'inverse, leur arrêt la nuit favoriserait la sédimentation et la baisse des concentrations dans les couches superficielles.

Dans l'état actuel des connaissances, l'éclairement et l'hydrodynamisme semblent ainsi être, du fait de leur variation journalière, les principaux facteurs qui régissent les répartitions verticales dans les zones sans gradient. Ils suffisent en tous cas pour expliquer de façon satisfaisante ces répartitions. Les variations d'éclairement déclencheraient, à l'aube ou peu avant, chez tout ou partie des organismes, une migration vers le fond d'amplitude variable suivant la capacité de nage de ces organismes, leur réaction et leur sensibilité à la lumière. Les profils de répartition du début de matinée seraient alors plus ou moins modifiés par les mouvements turbulents. La remontée crépusculaire serait déclenchée par les variations d'éclairement, se produisant, comme la descente aurorale, en présence d'une turbulence réduite ou nulle.

Chez *Pseudodiaptomus*, tous les copépodites et adultes atteindraient le fond comme dans le lac Sibaya à des profondeurs de 15 mètres (Hart & Allanson, 1976). En cas de turbulence notable momentanée à ce niveau, ils s'y maintiendraient grâce à leur capacité de nage élevée et à leur comportement démersal prononcé.

Chez *Acartia*, les individus descendraient jusqu'à une profondeur croissant depuis le stade C1 jusqu'au stade adulte, par le jeu de mécanismes de réaction ou de sensibilité à la lumière différents (Hart & Allanson, 1976; Forward *et al.*, 1984). Ils seraient ensuite plus (C1) ou moins (adultes) dispersés dans la masse d'eau par les mouvements turbulents, en fonction de leur position initiale, de leur réaction ou de leur capacité de nage.

Les nauplies et les autres organismes de petites dimensions pourraient effectuer des migrations non détectées (manque d'observations à l'aurore et au crépuscule; échantillonnage imprécis). On sait en effet que ces organismes sont aptes à migrer: Hart & Allanson (*ibid.*) & Landry (1978) pour les nauplies, Magnien & Gilbert (1983) pour les rotifères, Hamner *et al.* (1982) pour *Oithona oculata*. Les gradients de densité créés par ces migrations seraient détruits en cours de journée par les mouvements turbulents auxquels ces organismes n'auraient pas la capacité de résister.

Cette interprétation est corroborée par l'existence de profils de répartition hétérogènes dans une autre station non exposée aux vents (Caumette *et al.*, 1983).

Conséquences des migrations

Sauf, peut-être, sur le plan démographique (impact des variations de prédation liées à la répartition des organismes), les migrations n'ont probablement que peu d'effet sur la dynamique et la productivité des populations, étant donné la faiblesse des gradients verticaux de température, de salinité et de concentration en seston dans la plus grande partie du milieu. Outre une économie d'énergie de nage (turbulence en profondeur réduite), quelques effets possibles peuvent néanmoins être mentionnés concernant *A. clausi*. Le premier est lié à l'existence, chez cette espèce, d'un rythme journalier de ponte, qui découle probablement du rythme d'alimentation précédent (Saint-Jean & Pagano, 1983). Les femelles pondent principalement la nuit (57 à 63% de la production journalière entre 22 et 6 h) alors qu'elles se trouvent en pleine eau. Les œufs ont un temps de développement voisin de 8 heures (Pagano & Saint-Jean, 1983) et n'atteignent probablement pas le fond avant leur éclosion, d'autant qu'ils sont repris par la turbulence diurne. La naissance de la plupart des nauplies produites journellement surviendrait ainsi en pleine eau. On peut en déduire que le rythme de ponte serait favorable à la dispersion des nauplies, voire à leur survie (meilleure oxygénation) si elles ne sont pas plus intensément prédatées le jour que la nuit, ou en pleine eau que sur le fond. Les autres effets possibles sont liés aux conditions qui règnent à proximité du fond. Une augmentation de la densité de particules à ce niveau par remise en suspension de la pellicule superficielle des sédiments est probable. On sait par ailleurs qu'il existe des quantités élevées de microphytobenthos dans les zones de profondeur inférieure à deux mètres (Plante-Cuny, 1977). Au moins dans ces zones, des conditions de nutrition très favorables pourraient donc exister tout près du fond, entraînant une augmentation de la croissance et la fécondité ainsi qu'une économie d'énergie de collecte de la nourriture pour les individus capables d'utiliser cette nourriture (aptitude à la collecte, alimentation diurne). Une influence de la salinité est également possible. On sait en effet (Saint-Jean & Pagano, 1984) que ce facteur exerce une forte influence positive sur le taux de croissance par stade copépodite entre 0 et 5-6‰. Or, dans le chenal des régions oligohalines de l'Ouest, sur des fonds de 5-10 m, on observe généralement une différence sensible de salinité entre la pleine eau et les couches profondes où la salinité atteint 5-6‰. La migration en profondeur dans ces zones serait donc bénéfique en termes de croissance en poids.

Les conséquences des migrations sur les relations trophiques et, par ce biais, sur le fonctionnement de l'écosystème, doivent être considérées dans les sens ascendant (vers les producteurs primaires) et descendant (vers les consommateurs).

D'après les données de la littérature, les organismes qui composent le peuplement les deux stations considérées, et notamment les copépodites et adultes des deux calanides, sont phytophages et sestonophages. Les migrations diurnes en profondeur ont donc pour conséquence, d'une part, de diminuer la pression de broutage sur le phytoplancton au moment et au niveau (couche superficielle) de son maximum de production, et d'autre part, d'établir un décalage de temps entre production et consommation du matériel végétal (*P. hessei* consommerait le soir la production du jour et les individus d'*A. clausi* concentrés au fond consommeraient le jour la production non exploitée des jours antérieurs). Ces migrations entraînent ainsi, en moyenne, une variation de 2 à 1 de la biomasse dans la couche superficielle (0-2 m) (55,6 mg de PS la nuit et 25 mg le jour, pour une biomasse totale de 121 mg PS/m^2 estimée sur l'ensemble des séries d'observations) (Pagano & Saint-Jean, 1988). L'analyse des conséquences de ces phénomènes, esquissée par ailleurs (Pagano & Saint-Jean, *ibid.*), est complexe et implique notamment de connaître le degré de limitation nutritive des populations algales, leur circulation dans la masse d'eau, leur vitesse de sédimentation, etc... On peut cependant estimer que les

migrations sont un facteur d'accroissement, voire d'optimisation, de la production primaire, favorisant l'augmentation de la biomasse algale (et de seston) et sa sédimentation. Elles contribueraient ainsi à expliquer les très faibles rapports zooplancton/phytoplancton ou seston observés en lagune, notamment dans l'Ouest (1,1 et 0,9% en termes de carbone à Mopoyem en 1984-85) (Pagano & Saint-Jean, *ibid.*).

Sur le plan du transfert de matière vers les consommateurs, on remarquera que les migrations on pour effet: a) de restreindre la diversité et la taille moyenne des proies disponibles en pleine eau (concentration au fond des stades terminaux des deux calanides); b) d'augmenter le rapport prédateurs/proies, donc la vulnérabilité des proies qui subsistent en pleine eau ou se concentrent au fond, à supposer qu'existent des prédateurs (pélagiques filtreurs et démersaux) à activité diurne. Cette existence est probable. D'après les données reccueillies jusqu'ici (Lazzaro, comm. pers.), on sait en effet que l'ethmalose (filtreur pélagique) ne présente pas de rythme significatif d'alimentation. D'autre part, la consommation occasionnelle de zooplancton par des poissons démersaux (*Liza falcipinnis*; jeunes *Chrysychthis*) précédemment signalée, a été constatée de jour (Konan, 1983; Albaret et Legendre, 1985). Enfin, les mysidacés pourraient s'alimenter le jour sur le fond et être omnivores ou zooplanctophages stricts. Ils représenteraient alors un pourcentage très élevé (87% en moyenne) de la biomasse de leurs proies présumées, ce pourcentage demeurant très élevé (36%) la nuit en pleine eau (Pagano et Saint-Jean, 1988). Enfin, les migrations contribueraient, indirectement grâce au processus hypothétique d'augmentation de la biomasse algale et de seston évoqué ci-dessus, et directement par les mysidacés et les poissons s'alimentant sur le fond le jour, à renforcer les voies benthique et détritique de transfert de matière dans l'écosystème.

Savoir si, en définitive, les migrations sont bénéfiques ou défavorables à l'écosystème en termes de production totale (et terminale) ou de rendement, est un problème qui ne peut être abordé avec précision à partir des connaissances actuelles. Les hypothèses précédentes, si elles se vérifiaient, laisseraient plutôt supposer que les migrations sont défavorables, contredisant l'idée Darwinienne d'un phénomène adaptatif conduisant vers une meilleure efficience du système ou des populations migrantes. Bien des travaux sur le déterminisme des migrations tendent à se situer dans cette perspective. Le problème semble mieux posé lorsque les migrations sont replacées dans un cadre plus général intégrant l'ensemble des facteurs sélectifs du zooplancton (notamment, dans ce milieu lagunaire, la salinité), ainsi que des organismes dont ils se nourrit et qui le consomment. Il s'agit alors de rechercher si les espèces et comportements 'sélectionnés', notamment le comportement migratoire, sont optimaux, compte tenu de cet environnement et sachant que la plasticité du comportement des espèces, variable en fonction de la force des pulsions contradictoire à laquelle elles sont soumises (hétérogénéité de répartition qualitative et quantitative de la nourriture, des prédateurs,...), est probablement limitée. Mais peut-être est-il encore préférable de sortir temporairement de cette perspective, pour, comme le propose Vuorinen (1986), admettre qu'un phénomène aussi diversifié que les migrations ne peut qu'avoir de multiples causes et des conséquences diverses, liées à la diversité des milieux et des espèces. Une analyse précise de l'ensemble de ces conséquences (mortalité, croissance, productivité, démographie,...) semble actuellement préférable à la recherche d'une théorie globale du phénomène migratoire, et elle en est, en toute hypothèse, le préalable.

Différences entre les densités diurne et nocturne

Un évitement visuel de l'engin a été démontré chez les organismes de grande taille, notamment par Brinton (1967) chez les mysidacés. L'existence de ce phénomène et ses conséquences sont plus controversée chez les organismes du mesozooplancton (Clutter & Anraku, 1968), bien que son intervention soit parfois évidente (voir notamment Hillman-Kitalong & Birkeland, 1987). On admettra que l'évitement est une des causes possibles de la plus faible efficacité de collecte observée

le jour au filet chez les copépodites et adultes des deux calanides, mais la cause majeure est sans doute la localisation tout près du fond d'une pourcentage élevé ou de la quasi totalité de ces formes, qui ne sont en effet pas collectées puisque le filet est arrêté à 20 cm du fond.

Lors des prises à la trappe, les organismes concentrés sur le fond sont théoriquement prélevés et intégrés par calcul à l'effectif sur la colonne d'eau. Le fait que les densités diurnes de ces organismes restent malgré tout plus faibles démontre l'existence de biais importants. Les uns proviendraient d'un évitement visuel en pleine eau de la trappe. Ils dépendraient de la mobilité (et de la taille) des organismes, et tendraient à diminuer avec la profondeur, entraînant une surestimation du gradient de densité. Les autres résulteraient d'un inadaptation de la trappe au prélèvement sur le fond et entraîneraient une sousévaluation de l'abondance dans la couche profonde. La trappe étant posée sur le sédiment, le couvercle de son extrémité inférieure, en se rabattant de haut en bas, exclurait une partie des organismes localisés sur le fond ou favoriserait la fuite des plus mobiles d'entre-eux. Les densités dans la couche profonde (20 cm au dessus du fond) ont été estimées en supposant que seul le second biais intervenait, c'est-à-dire en ajoutant la différence NU-JO calculée pour la colonne à l'effectif observé le jour dans cette couche. Les densités ainsi estimées (63 adultes d'*A. clausi*/l. par exemple) sont plus élevées que les maximums observés au cours des dix séries d'observations (22 adultes d'*Acartia*/l à 0,5 m en mars à Mopoyem la nuit), mais elles se situent dans la gamme des valeurs signalées dans la littérature, et elles restent encore vraisemblables lorsqu'elles sont ramenées à une couche de 5 cm au-dessus du fond (densités précédentes × 4). D'après ces estimations, le pourcentage diurne d'adultes d'*A. clausi* dans la couche profonde serait de 95,6%, soit environ le double du pourcentage moyen observé (44,3%). Chez les non migrants, ce biais serait moins prononcé (capacités d'évitement plus faibles) et toucherait une fraction de la population plus faible, rendant les différences (NU-JO) non décelables. La sousévaluation de l'abondance des individus localisés près du fond est donc une hypothèse plausible. Attribuer la différence NU-JO à ce seul biais est cependant irréaliste car cela impliquerait que l'abondance au fond ait été vraiment très sousévaluée: par exemple, 27 fois moins d'individus capturés que d'individus présents pour les adultes d'*Acartia*. En outre, les profils de répartitions modifiés en tenant compte de ce biais (voir ci-dessus), seraient beaucoup plus accusés que ceux qu'observent Stearns (1983) et Landry (1978) dans des milieux de profondeurs comparables, à partir de deux techniques de prélèvement très différentes (pompe et tube). En définitive, sauf si l'on admet que ces deux auteurs ont, avec ces deux techniques, sous-estimé de la même manière l'abondance des organismes localisés près du fond, on doit conclure que les différences NU-JO observées à la trappe résultent des deux biais précités, le second étant sans doute prépondérant.

Les rapports DNU/DJO, qui correspondent aux pentes d'AMR passant par l'origine (Ricker, 1973), paraissent être, dans le cas présent, le seul moyen d'estimer la densité 'réelle' des organismes à partir d'échantillonnages diurnes. L'utilisation des relations DNU = f(DJO) est en effet problématique. D'une part, elle est impossible chez *P. hessei* (*r* non significatif). D'autre part, si l'on suit les conclusions de Mayrat (1964) et de Ricker (1973), on doit utiliser les axes majeurs réduits et non les droites de régression comme droite d'ajustement, ces deux types de droites différant d'autant plus que le coefficient de corrélation est faible, donc que la tendance à migrer est prononcée. Or, les tests applicables aux AMR sont, à notre connaissance, peu nombreux (pas de test de signification de l'ordonnée à l'origine ou de comparaison de plusieurs droites d'ajustement), de sorte que l'obligation d'utiliser les AMR limite l'utilisation de l'outil statisque pour la définition et la comparaison de droites d'ajustement établies. Enfin, la prise en considération d'un seul échantillon diurne est insuffisant car l'efficacité de collecte des organismes varie sans doute au cours de la journée en liaison avec d'éventuelles modifications de leur répartition verticale ou d'autres facteurs.

Conclusions

Le présent travail a permis de proposer une interprétation *a priori* satisfaisante des répartitions, suggéré l'importance probable des migrations dans le fonctionnement de l'écosystème et fourni l'occasion de formuler quelques hypothèses de travail sur leurs conséquences. Certaines de ces conséquences concernent les interrelations entre les chaînes pélagique, benthique et détritique, particulièrement importantes dans les eaux plates. Diverses études (qualité et profil d'abondance du matériel nutritif présent dans les couches superficielles; qualité et accessibilité des particules en profondeur et sur le fond; rythme d'alimentation des jeunes et des individus localisés en profondeur chez *A. clausi*; rythme de nutrition et matériel exploité par *P. hessei*; régime et rythme d'alimentation des mysidacés; etc...) sont nécessaires pour avancer dans l'analyse des problèmes ainsi posés. Les résultats obtenus suggèrent également, rejoignant les conclusions de Boltovskoy *et al.* (1984), que les mouvements turbulents régissent sans doute dans une large mesure la répartition verticale (et horizontale) de tous les organismes dans les milieux peu profonds et ventés. Ils entraîneraient, à la limite, une 'homogénéisation' de leur répartition, ainsi que l'observent Nie *et al.* (1980) dans le lac Tjeukemeer (1,5 m de profondeur) et Gras & Saint-Jean (1976) dans une région du lac Tchad (3,5 m). Les mouvements turbulents étant par essence variables (exposition au vent), ce Facteur introduit une variation spatio-temporelle des répartitions qui a probablement aussi des conséquences d'ordre fonctionnel à l'échelle de l'écosystème. Des recherches concernant les modalités d'action de ce facteur, mettant à profit sa variabilité spatio-temporelle évoquée ci-dessus, s'imposent donc, du moins dans ce type de milieu. Enfin, le présent travail a permis d'attirer l'attention sur un élément des plans d'échantillonnage souvent négligé, l'heure ou le moment de prélèvement. Le fait de prélever de jour biaise ainsi les estimations de l'abondance, de la structure, des paramètres démographiques et de la production des espèces migrantes, et, surtout, masque pratiquement l'existence de *P. hessei* et des mysidacés, dont l'importance est considérable dans certaines régions ou à certaines époques de l'année (Pagano et Saint-Jean, 1988). Comme on l'a vu, la correction de ces biais est problématique. Ils sont inévitables lorsqu'ils résultent d'une localisation des organismes tout près du fond ou sur le fond. Un échantillonnage précis de ces organismes paraît en effet, pour diverses raisons (colmatage du système de filtration par les sédiments,...), techniquement difficile à réaliser. On en vient ainsi à préconiser, après Hall *et al.* (1970), la réalisation d'échantillonnages nocturnes.

Les auteurs remercient R. Pourriot et un référé anonyme des critiques qui leur ont été adressées et ont permis d'améliorer le manuscrit.

Bibliographie

Albaret, J. J. & M. Legendre, 1985. Biologie et écologie des Mugilidae en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Intérêt potentiel pour l'aquaculture lagunaire. Rev. Hydrobiol. trop. 18: 281–303.

Boltovskoy, D., Fl. Pedrozo & P. A. Battistoni, 1984. The effects of wind and diel vertical migrations on the distribution of freshwater zooplankton. Stud. Neotrop. Fauna Envir. 19: 137–154.

Brinton, E., 1967. Vertical migration and avoidance capability of Euphosiids in the California Current. Limnol. Oceanogr. 12: 451–483.

Caumette, P., M. Pagano & L. Saint-Jean, 1983. Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Bietri (Lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). Relations trophiques. Hydrobiologia 106: 135–148.

Clutter, R. J. & M. Anraku, 1968. Avoidance of samplers. in zooplancton sampling, Unesco Ed: 57–76.

Dagg, H. J., 1985. The effects of food limitation on diel migratory behavior in marine zooplankton. Arkiv. Hydrobiol. 21: 247–255.

Dufour, P., 1984. La biomasse végétale des lagunes côtières. Exemple de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. trop. 17: 207–233.

Enright, J. T. & W. M. Hamner, 1967. Vertical diurnal migration and endogenous rythmicity. Science 157: 937–941.

Fancett, M. S. & W. J. Kimmerer, 1985. Vertical migration of the demersal copepod Pseudodiaptomus as a means of predator avoidance. J. exp. Mar. Biol. 88: 31–43.

Forward, R. B., T. W. Cronin & D. E. Stearns, 1984. Control of diel vertical migration: photo responses of larval crustacean. Limnol. Oceanogr. 29: 146–154.

George, D. G. & R. W. Edwards, 1973. *Daphnia* distribution

within Langmuir circulation. Limnol. Oceanogr. 18: 798–800.

George, D. G. & R. W. Edwards, 1976. The effect of wind on the distribution of chlorophylle and crustacean plankton in a shallow entrophic reservoir. J. Appl. Ecol. 13: 667–690.

Gliwicz, M. Z., 1986. Predation and the evolution of vertical migration on zooplankton. Nature 320: 746–748.

Gras, R. & L. Saint-Jean, 1976. Etude de la répartition spatiale du zooplancton dans le lac Tchad: variation de la dispersion en fonction des modalités d'échantillonage et des conditions hydrodynamiques du milieu. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. 10: 201–229.

Grindley, J. R., 1972. The vertical migration behavior of estuarine zooplankton. Zool. Afr. 7: 13–20.

Hamner, W. M., R. W. Gilmer & P. P. Hamner, 1982. The physical, chemical, and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau. Limnol. Oceanogr. 27: 896–909.

Hall, D. J., Cooper, W. E. & Werner, E. E., 1970. An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities. Limnol. Oceanogr., 15: 839–928.

Hart, R. C., 1977. Feeding rhythmicity in a migrating, copepod (*Pseudodiaptomus hessei* (Mrazek)). Freshwat. Biol. 7: 1–8.

Hart, R. C. & B. R. Allanson, 1976. The distribution and diel vertical migration of *Pseudodiaptomus hessei* (Mrazek) (Calanoida copepoda) in a subtropical lake in southern Africa. Freshwat. Biol. 6: 183–198.

Hillman-Kitalong, A. & Birkeland, C., 1987. Comparative biases from pushnet and pullnet zooplankton samples. Mar. Ecol. Prog. Ser. 38: 131–135.

Huntley, M., 1985. Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplancton. *in* Migration: mechanisms and adaptive significance. Rankin M. A. Ed. Contrib. Mar. Sci., suppl. 27: 71–90.

Huntley, M. & E. R. Brooks, 1982. Effects of age and food Availability on diel vertical migration of *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 71: 23–31.

Hutchinson, G. E., 1967. A treatise on limnology. Vol. 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley & Son, inc, New York. 1115 pp.

Kerfoot, W. C., 1980. Evolution and ecology of zooplankton communities. University Press of England, 793 pp.

Kerfoot, W. C., 1985. Adaptative value of vertical migration: comments on the predation hypothesis and some alternatives. *in* Migrations: mechanisms and adaptative significance. Rankin, M. A. (ed.) Contrib. Mar. Sci. suppl. 27: 91–113.

Konan, J., 1983. Régime alimentaire des deux espèces de *Chrysichthys* en lagune (Côte d'Ivoire). Mémoire d'ingénieur ENSAR spécialité halieutique, 28 pp.

Landry, M. R., 1978. Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. Int. Revue ges. Hydrobiol. 63: 77–119.

Legand, M., 1958. Variations diurnes du zooplancton autour de la Nouvelle Calédonie. Inst. français d'Océanie, sér. Océanogr. rapp. Sci. n° 6, 42 pp.

Magnien, R. E. & J. J. Gilbert, 1983. Diel cycles of reproduction and vertical migration in the rotifer Keratella crassa and their influence on the estimation of population dynamics. Limnol. Oceanogr. 28: 957–969.

Mayrat, A., 1965. Calcul et comparaison des droites d'allométrie de croissance. C.R. Soc. Biol. 159: 2139–2143.

Nero, R. W. & W. G. Sprules, 1986. Zooplankton species abundance and biomass in relation to occurence of *Mysis relicta* (Malacostraca: Mysidacea). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 420–434.

Nie, H. W., H. J. Bromley & J. Vijverberg, 1980. Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer, The Netherlands. J. Plankton Res. 2: 317–334.

Orcutt, J. D. Jr & K. G. Porter, 1983. Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*. Limnol. Oceanogr. 28: 720–730.

Ohman, M. D., B. W. Frost & E. B. Cohen, 1983. Reverse diel vertical migration: an escape from invertebrate predators. Science, 220: 1404–1407.

Pagano, M. & Saint-Jean, L., 1983. Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. trop., 16: 151–163.

Pagano, M. & L. Saint-Jean, 1985. Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) obtenues par des mesures de la fluorescence de broyats d'animaux. Hydrobiologia 121: 83–95.

Pagano, M. & Saint-Jean, L., 1988. Importance et rôle du zooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire): peuplements, biomasse, production et bilan métabolique. Thèse d'Etat, Univ. Aix Marseille II, 390 pp.

Pijanovska, J. & Dawidowicz, P., 1987. The lack of vertical migration in *Daphnia*: the effect of homogenously distributed food. Hydrobiologia 148: 175–181.

Plante-Cuny, M. R., 1977. Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropical, la lagune Ebrié (Abidjan, Côte d'Ivoire). Cah. ORSTOM sér. Oceanogr. 15: 3–25.

Rankin, M. A., 1985. Migration: mechanisms and adaptative significance. Contribution Mar. Sci., suppl. 27, .. pp.

Ranta, E. & V. Nuutinen, 1985. *Daphnia* exhibit diurnal vertical migration in shallow rock-pools. Hydrobiologia 127: 253–256.

Redfield, G. W., 1984. Modifications to the Schindler-Patalas zooplankton trap. Verh. Int. Ver. Limnol. 22: 1417–1424.

Redfield, G. W. & C. R. Goldman, 1978. Diel vertical migration and dynamics of zooplankton biomass in the epilimnion of Castle Lake, California. Verh. Int. Ver. Limnol. 20: 381–387.

Repelin, 1989. Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nycthéméraux en

lagune Ebrié. Doc. Sci. Centre Rech. Oceanogr. in press.
Ricker, W. E., 1973. Linear regressions in fishery research. J. Fish. Res. Bd Can. 30: 409–434.
Saint-Jean, L. & M. Pagano, 1983. Rythme journalmier de ponte chez Acartia clausi en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. trop. 16: 145–150.
Saint-Jean, L. & M. Pagano, 1984. Influence de la salinité, de la température et de la quantité de particules en suspension sur la croissance et la production d'œufs d'Acartia clausi en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. trop. 17: 235–244.
Simard, Y., G. Lacroix & L. Legendre, 1985. In situ twilight grazing rythme during diel vertical migration of a scattering layer of *Calanus finmarchicus*. Limnol. Oceanogr. 30: 598–606.
Stavn, R. H., 1971. The horizontal-vertical distribution hypothesis: Langmuir circulation and *Daphnia* distribution. Limnol. Océanogr. 16: 453–466.
Stearns, D. E., 1983. Control of nocturnal vertical migration in the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the Newport River Estuary North Carolina. Thèse, Duke University, USA, 360 pp.
Tranter, D. J., N. C. Bulleid & R. Campbell, H. W. Higgins, F. Rowe, H. A. Tranter & D. F. Smith, 1981. Nocturnal movements of phototactic zooplankton in shallow waters. Mar. Biol. 61: 317–326.
Vuorinen, D. J., 1986. Selective planktivory. Effect of vertical migration and life cycle parameters of zooplankton. Fin. Mar. Res. 253: 3–33.

3.2. MILIEUX STRATIFIES : CAS DE LA BAIE DE BIETRI

Quelques données ont également été obtenues en collaboration avec P. Caumette (Caumette *et al*, 1983) dans un site de la baie de Bietri. Ce site se caractérise par l'absence de turbulence liée aux vents et par une stratification marquée par l'existence d'une couche profonde anoxique productrice d'hydrogène sulfuré, à la limite de laquelle prolifèrent des bactéries phototrophes. Les répartitions observées sont illustrées dans la figure 3.1.. Il apparaît: a) que les formes précédemment qualifiées de "non migrantes" (nauplies, rotifères et *Oithona*) présentent, en l'absence de mouvements turbulents importants, une répartition non homogène; b) que la totalité (fig. 3.1.a et b) ou une fraction (3.1. c) des adultes et copépodites d'*Acartia* se trouvent en profondeur de jour comme de nuit (tout au moins entre 18 et 21 heures environ); ils se concentrent à proximité, voire au contact, de la zone anoxique. Cette répartition a été interprétée comme résultant d'une compétition (ou de la combinaison) entre les facteurs éclairement et nourriture, avec notamment alimentation active sur le stock de bactéries phototrophes. L'ingestion de bactéries par le zooplancton a en effet été mise en évidence grâce à des analyses de fluorescence (bactérienne et algale) dans les tubes digestifs d'adultes d'*Acartia* dont les résultats sont présentés dans l'article Caumette *et al* (*ibid*) reproduit dans le chapitre 4 (Nutrition).

3.3. CONCLUSIONS

Quelles qu'en soient les interprétations, il apparaît que plusieurs types de répartition verticale existent en lagune. Ces répartitions diffèrent suivant les espèces ou les stades et varient dans le temps et l'espace en fonction de l'importance ou de la nature des mouvements turbulents ainsi que de l'état de stratification du milieu. La diversité des situations décrites par Repelin (sous-presse) en est une illustration.

Il semble que les migrations soient partiellement responsables d'une différence entre les densités observées dans les pêches de jour et de nuit, les premières étant systématiquement inférieures chez les formes migrantes sauf les C1 d'*Acartia*. Ce résultat conduit à préconiser la réalisation systématique d'échantillonnages nocturnes.

Dans les zones non stratifiées, qui occupent la plus grande partie de la surface lagunaire, il est probable que les migrations n'ont que peu d'effet sur la production et la dynamique des populations autres que par le biais de modifications de la mortalité par prédation (voir chap.6). Les données manquent cependant pour conclure: conditions physico-chimiques et qualité nutritive des particules remises en suspension et de la pellicule superficielle des sédiments; rythme et mode d'alimentation

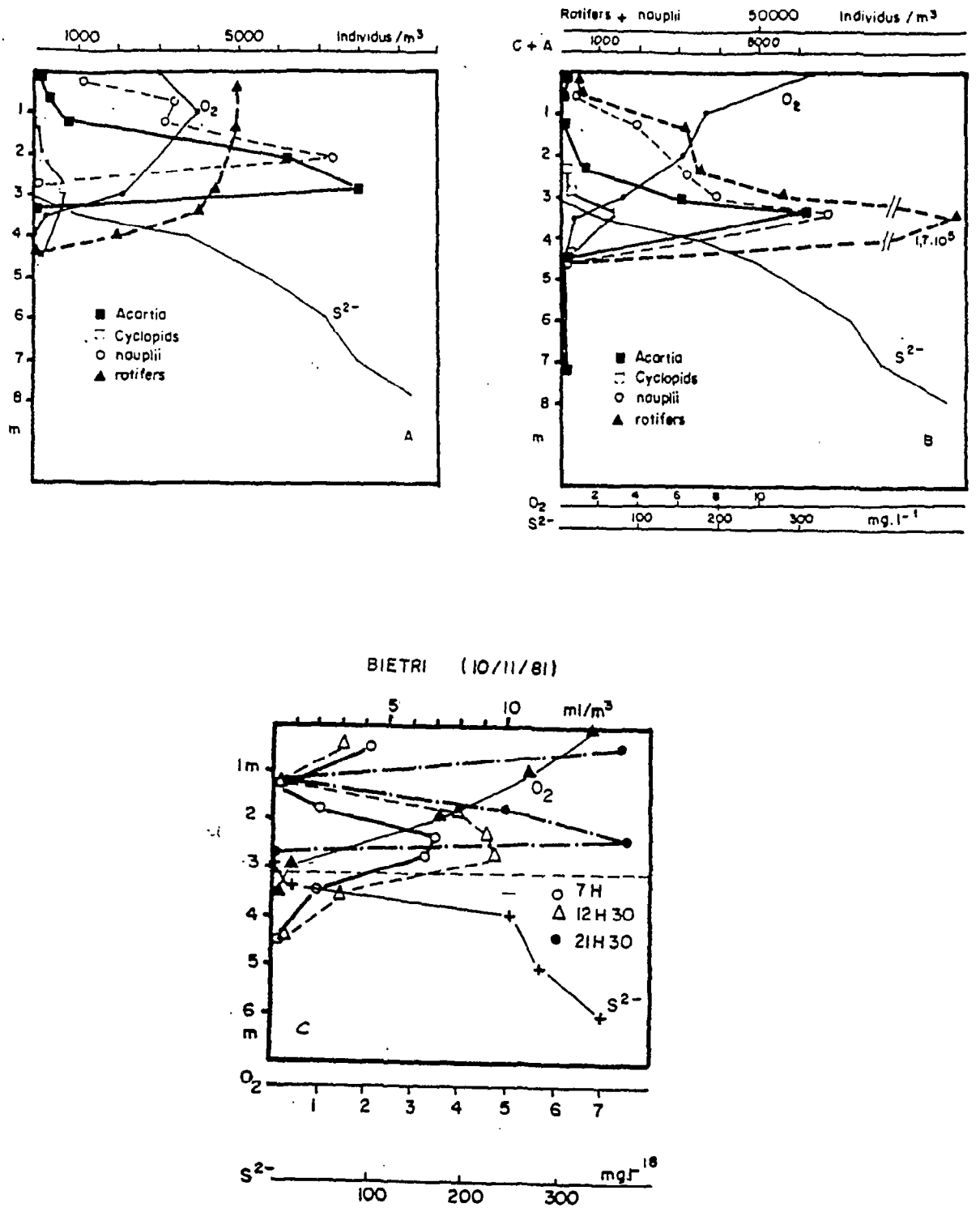


Figure 3.1. Variation verticale de la densité de zooplancton observée dans un milieu stratifié (baie de Bietri) en période de faible (A= prélèvement à 8 heures et B= prélèvement à 18 heures) et de forte (C) abondance.

des organismes. Le seul effet évident des migrations sur ce plan est de favoriser la dispersion et la survie des nauplies d'*Acartia* puisque la ponte et l'éclosion qui suit (8 heures après en moyenne), s'effectuent la nuit, et en pleine eau, dans de bonnes conditions d'oxygénation. Les conséquences possibles des migrations sur le fonctionnement de l'écosystème seront discutées plus loin (chap.8).

Chapitre 4. NUTRITION

4.1. Méthodes

4.2. Importance des bactéries dans l'alimentation des adultes d'*A. clausi* en baie de Bietri

4.3. Qualité nutritive des bactéries, des algues et de la nourriture naturelle : influence sur l'ingestion et la production d'oeufs chez *A. clausi*

4.4. Rythme journalier d'alimentation chez *A. clausi*

4.5. Evaluation de la ration journalière en milieu naturel chez *A. clausi*

4.6. Discussion et conclusions

La plupart des études sur la nutrition des organismes planctoniques ont pour objet de connaître leur régime alimentaire, les modalités de collecte des aliments (sélection) et les quantités ingérées (ingestion ou ration journalière). Les méthodes appliquées en milieu naturel ont été récemment répertoriées (Peters, 1984; Omori et Ikeda, 1984). Elles reposent principalement sur des mise en incubation d'organismes réalisées en système fermé (flacons bouchés, trappe de Haney) ou en système ouvert (chemostat), et sur des analyses du contenu du tractus digestif d'animaux directement issus du milieu naturel.

Le présent travail porte sur *A. clausi*, espèce considérée comme filtreuse et dont le régime alimentaire est principalement herbivore-détritivore, bien qu'elle consomme occasionnellement du zooplancton de petite taille (voir notamment la classification d'Itoh, 1970).

Il regroupe quelques observations ponctuelles à caractère préliminaire, qui toutes s'intègrent dans le cadre de l'étude de la contribution du zooplancton aux transferts de matière dans l'écosystème.

Les premières sont qualitatives et ont pour objectif : a) de vérifier, par des analyses de contenus intestinaux, l'ingestion des bactéries phototrophes, qui constituent un stock de nourriture potentielle important dans la station de Bietri; b) de tester, par des mesures d'ingestion et de fécondité, la valeur nutritive de ces bactéries comparée à celle des algues et du seston naturel.

Les autres observations s'appuient sur des mesures de la fluorescence intestinale d'individus adultes et sur quelques incubations en flacon fermé. Elles représentent une première tentative, incomplète, d'estimation de la ration journalière, ayant permis de mettre en évidence un rythme journalier d'alimentation chez les adultes d'*A. clausi*.

4.1.MÉTHODES

Quatre types de méthodes ont été utilisées dans le cadre des observations précédentes : a) des méthodes de numération de la flore bactérienne conçues et effectuées par Caumette (1985); b) des mesures de la fluorescence intestinale; c) des mesures d'ingestion par incubation; d) des mesures de fécondité destinées à tester quelques types de nourriture (algues, bactéries, nourriture naturelle).

Les méthodes relatives aux numérations bactériennes et aux mesures de la fluorescence intestinale sont détaillées dans deux publications (chapitres 4.2 et 4.4).

Deux types d'incubations ont été réalisées, les unes *in situ* (ingestion) et les autres en laboratoire (ingestion ou ponte). Deux séries d'incubations *in situ* ont été

réalisées, la première à Bingerville en avril 1981, la seconde à Boulay en mai 1981 parallèlement à des mesures de fluorescence intestinale. Les observations en laboratoire ont été réalisées en août et septembre 1983 sur du matériel provenant de la station de Bietri. Dans tous les cas le matériel est récolté à l'aide d'un filet WP2 de 200 µm de v.d.m. muni d'un grand collecteur, traîné horizontalement en pleine eau.

Les incubations *in situ* portent sur des copépodites et adultes d'*Acartia* triés par pipetage et introduits dans des flacons expérimentaux (0,25 ou 1 l) contenant de l'eau prélevée sur le lieu de pêche et tamisée sur soie de 64 µm. Trois flacons contenant la même eau, mais dépourvus de copépodes, servent de témoins. Les flacons sont bouchés et enveloppés de tissus noir de manière à freiner le développement algal en cours d'expérience. Ils sont ensuite placés dans un panier et immergés à 1 m sur le lieu de pêche. Les expériences durent entre 2 h et 5 h. Une agitation manuelle (3-4 retournements) des flacons est opérée toutes les heures (soit une à trois fois par expérience) afin de limiter la sédimentation des particules. Les concentrations en pigments chlorophylliens de chaque flacon sont mesurées par fluorimétrie sur l'eau recueillie en fin d'expérience, tamisée sur soie de 64 µm afin de retenir les animaux et les pelotes fécales produites. Généralement 100 ml d'eau sont utilisés pour chaque mesure et le volume restant des flacons témoins sert à la détermination de la matière organique particulaire (MO) (cf par.4.4), ce qui permet d'établir des coefficients de conversion Pigment-MO. Le poids des copépodes dans chaque flacon est déterminé par pesée après dessiccation à 60°C (poids sec).

Les mesures d'ingestion en laboratoire portent sur des lots de 100 individus (C5 et adultes) prélevés et triés par pipetage et placés dans de l'eau filtrée à 0,45 µm deux heures au moins avant l'expérience. Ils sont alors mis à incuber dans des piluliers de 100 ml contenant le milieu nutritif testé. Les incubations durent 8 heures, pendant lesquelles les flacons sont agités toutes les demi- heures. Toutes les expériences ont été réalisées à l'obscurité et à 27°C, température moyenne du milieu naturel.

Le taux horaire d'ingestion (I) est calculé d'après la relation

$$I = (Ct-Ce)/(Di\ ti).$$

Ct et Ce sont les concentrations en pigments (µg/l) dans les flacons témoins et avec animaux (dits expérimentaux) en fin d'incubation; Di, densité d'incubation, est la concentration d'animaux, en µg/l, et ti le temps d'incubation en heures.

Le taux de filtration (F), qui représente le volume d'eau théoriquement vidé de ses particules par individu (ou par unité de poids) et par unité de temps, a été calculé à titre indicatif d'après la relation suivante, qui suppose une diminution exponentielle du nombre de particules dans les flacons expérimentaux :

$$F = (\ln Ct - \ln Ce)/(Di\ ti).$$

Les évaluations de la production d'oeufs ont été faites sur des lots de 3 à 5 femelles élevées pendant 24 ou 48 heures dans des cristallisoirs de 50 ml contenant les solutions nutritives testées. Les comptages d'oeufs et le renouvellement partiel (3/4 ou 4/5) du milieu par siphonage se font toutes les 6-8 heures. Les oeufs sont retirés après chaque comptage.

Trois types de nourriture sont à la base des milieux nutritifs utilisés pour les expériences de laboratoire :

- deux algues unicellulaires, *Tetraselmis sp* et *Dunaliella sp.*, élevées au laboratoire en cultures pures sur milieu Antia *et al* (1975) à une salinité de 28%. et un Ph de 7,4;
- trois souches bactériennes provenant de la baie de Bietri et élevées au laboratoire en culture monospécifique par P. Caumette (1985) : les bactéries phototrophes anaérobies *Chromatium vinosum* et *Rhodopseudomonas palustris* élevées sous atmosphère d'azote, et le bacille hétérotrophe aérobie *Flavobacterium sp.*;
- de l'eau du milieu naturel enrichie par adjonction d'un mélange de sels nutritifs et de vitamines et exposée à un éclairement constant (lumière artificielle, Sylvania Grolux).

La taille et la composition en C et N de ces différentes nourritures est détaillée dans le tableau 4.I.

Tableau 4.I. Dimension, volume et composition élémentaire des particules nutritives utilisées dans les expériences de nutrition et de ponte chez A. clausi : moyennes et extrèmes.
(1) Les espèces dominantes sont Nitzchia sp.,Skeletonema SP.,Navicula sp et quelques cryptophycées.

Catégorie	espèce	Diamètre (μm)	Volume (μm3)	Carbone (ng/1000 cell)	Azote (ng/1000 cell)	C/N at/at
Algues	Tetraselmis sp.	10.7	640	62.7 (46,9-74,3)	11.8 (7,3-14,3)	6.4 (5,6-7,5)
	Dunaliella sp.	8.3	300	61.4 (44,5-82,3)	8.4 (6,1-13,4)	9.1 (7,1-11,5)
Bactèries	Chromatium vinosum	2.9	12.6	2.22 (2,06-2,38)	0.54 (0,52-0,55)	4.8 (4,6-5,1)
	Rhodopseudomonas palustris	1.7	2.5	1.24 (0,86-1,45)	0.32 (0,22-0,40)	4.5 (4,2-4,7)
	Flavobacterium sp.	1.5	1.8	1.06	0.29	4.2
Particules naturelles	(1)	-	-	-	-	7.3 (6,3-8,6)

4.2. IMPORTANCE DES BACTÉRIES DANS L'ALIMENTATION DES ADULTES D'A. CLAUSI EN BAIE DE BIETRI

Ce paragraphe reproduit in extenso un article rédigé en collaboration avec P. Caumette (bactériologiste) paru dans *Hydrobiologia*.

Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en Baie de Biétri (Lagune Ebrié, Cote d'Ivoire). Relations trophiques

Pierre Caumette, Marc Pagano & Lucien Saint-Jean
Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V 18, Abidjan, Cote d'Ivoire

Keywords: bacterial vertical distribution, stratified lagoon, phototrophic bacteria, zooplankton feeding

Abstract

During the period of September–November 1981, a stratified condition was observed in Biétri Bay, a part of Ebrié Lagoon (Ivory Coast, Africa). The epilimnion was oxidised and in the hypolimnion, high concentrations of hydrogen sulfide were noted (200–400 mg · l^{-1}).

At the surface of the hypolimnion, a large population of phototrophic bacteria developed, constituting a brown layer composed of the purple and green bacteria *Rhodopseudomonas sp., Chromatium gracile, Chlorobium vibrioforme, C. phaeobacteroides* and *Pelodictyon sp.* These bacteria can be considered as particulate organic matter producers. Their production is estimated at about 1 530 mg C · m^{-2} · day^{-1}. In the epilimnion, the algal production is 2 200 mg C · m^{-2} · day^{-1}. Therefore, phototrophic bacterial production represented 41% of the total photosynthetic production. In the epilimnion, the zooplankton community (composed of copepods, rotifers and some cyclopids) was particularly concentrated near the chemocline where only low concentration of dissolved oxygen was available.

Analysis of gut contents of the copepod *Acartia clausi*, which is the dominant species of the zooplankton, shows the importance of phototrophic bacteria and especially Rhodospirillaceae and *Chromatium* in its diet. This copepod seems to prefer phototrophic bacteria to both heterotrophic bacteria and phytoplancton. The vertical migration of the zooplankton community is partly conditioned by the search for nutrients i.e. phototrophic bacteria. Thus, bacteria contribute to the first trophic level of the food chain in this lagoon. Since they derive part of their energy from organic matter formed by primary producers, they cannot be considered as pure primary producers. However, in respect to the food chain they form food material for secondary producers (zooplankton).

Introduction

Les milieux stratifiés ont été bien étudiés, au point de vue physique et chimique avec, ces dernières années, un regard particulier sur la distribution des organismes vivants et leur production. Dans le cas des eaux saumâtres ainsi que des eaux salées continentales, ils sont fréquemment caractérisés par la présence d'une halocline et d'une oxycline qui délimitent un épilimnion aérobie et un hypolimnion généralement riche en hydrogène sulfuré.

Dans certains de ces milieux stratifiés, il a été observé, en surface de l'hypolimnion, la prolifération de bactéries phototrophes sulfo-oxydantes. Elles oxydent en conditions anaérobies l'hydrogène sulfuré produit et stocké dans l'hypolimnion. Les bactéries phototrophes vertes (Chlorobiaceae) y ont été plus souvent rencontrées que les bactéries pourpres et notamment le genre *Pelodictyon* qui a été observé par Gorlenko *et al.* (1978) et Parkin & Brock (1980), ainsi que le genre *Chlorobium* (Lawrence *et al.*, 1978; Takahashi & Ichimura, 1968). Les bactéries phototrophes pourpres qui ont été dé-

Hydrobiologia 106, 135–148 (1983).
© Dr W. Junk Publishers, The Hague. Printed in the Netherlands.

crites appartiennent surtout au genre *Chromatium* (Guerrero *et al.*, 1978; Matsuyama & Shirouzu, 1978).

Associées à ces proliférations bactériennes, des concentrations localisées de zooplancton au niveau de l'oxycline ont été quelquefois décrites dans ces milieux stratifiés (Culver & Brunskill, 1969; Gorlenko *et al.*, 1978; Guerrero *et al.*, 1978; Matsuyama & Shirouzu, 1978 . . .). Ceux-ci peuvent donc être considérés comme des situations privilégiées pour l'étude du rôle que jouent les bactéries dans l'alimentation du zooplancton, et plus généralement dans la chaine pélagique des transferts de matière. En effet, les bactéries phototrophes occupent une strate bien individualisée et peuvent apparaître comme des producteurs sur le plan des relations trophiques avec le zooplancton dont elles semblent régir la répartition chaque fois qu'elles sont abondantes.

Une telle situation a été observée dans une partie de la baie de Biétri, baie qui reçoit sur tout son pourtour, d'importants effluents domestiques et industriels. A cause de la faible profondeur de cette baie, ces apports s'accumulent en partie au niveau des sédiments, entretenant ou favorisant les conditions d'anoxie dans l'hypolimnion.

Les répartitions algales, bactériennes et du zooplancton ont été étudiées dans cette baie en septembre et novembre 1981, période pendant laquelle l'état stratifié a été bien marqué. L'étude de la relation entre ces organismes a été développée dans le but de mettre en évidence l'importance des bactéries phototrophes comparativement aux bactéries hétérotrophes et au phytoplancton, dans la nourriture du zooplancton.

Materiel et méthodes

Site et prélèvements

Décrite par de nombreux auteurs recencés par Charles-Dominique & Durand (1979), la lagune Ebrié (Fig. 1) s'étend parallèlement au littoral atlan-

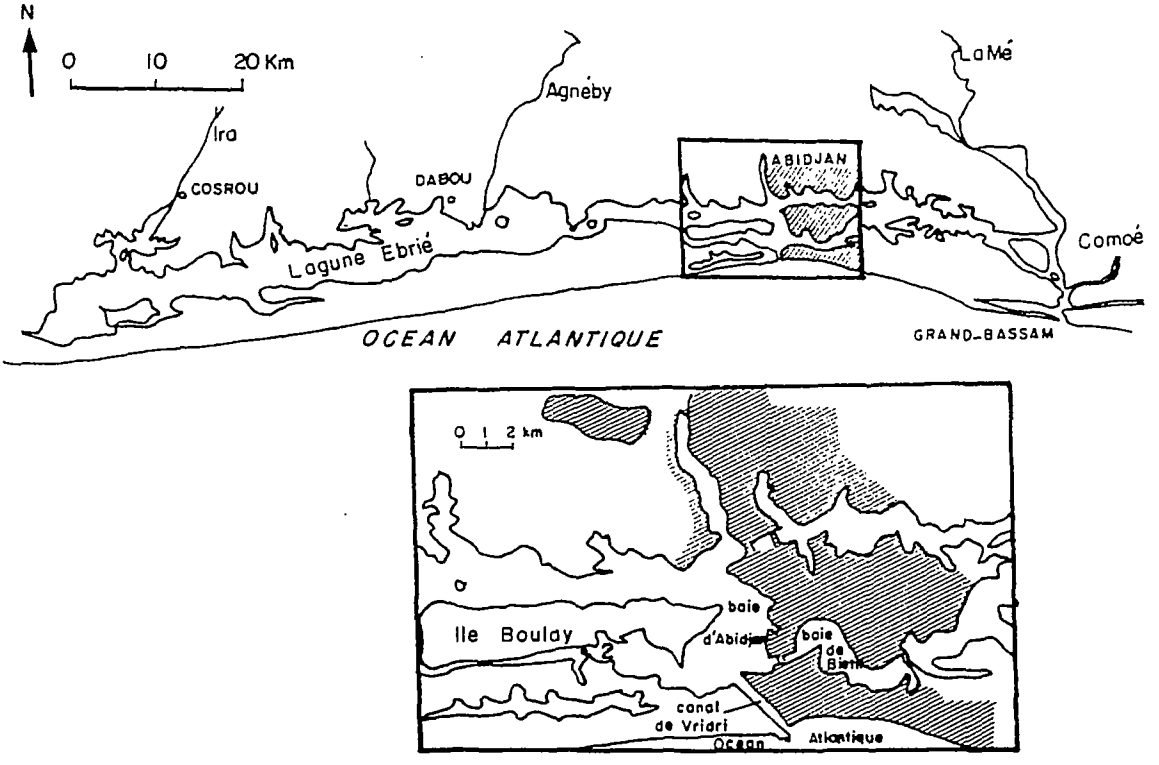


Fig. 1. Ebrié Lagoon (Ivory Coast). Note the position of Biétri Bay in Abidjan. 2 = Boulay sampling station.

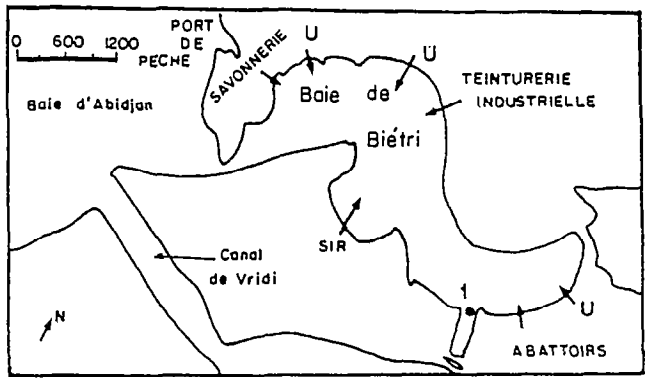


Fig. 2. Biétri Bay. Position of industrial and urban sewages entries. U = urban sewages. 1 = sampling station.

tique, sur 140 km de long et occupe une superficie de 520 km². Relativement peu profonde (profondeur moyenne = 4.8 m), elle peut être divisée en 2 zones: une partie ouest oligohaline ($1 < S‰ < 5$) et une partie centre-est, instable ($0 < S‰ < 35$), soumise aux apports marins par le canal de Vridi et aux apports continentaux par l'intermédiaire de 3 fleuves dont le Comoé qui présente une crue annuelle en octobre. La température des eaux est peu variable (25-26 °C à 31-32 °C).

La baie de Biétri (550 ha de superficie) est située dans la partie centre-est de la lagune, et présente les mêmes caractères d'instabilité liés aux différents apports aquatiques. De plus, située au coeur de la ville d'Abidjan, elle reçoit de nombreux effluents domestiques et industriels (Fig. 2) qui en font un milieu fortement eutrophe voire dystrophe (Arfi *et al.*, 1981). La zone de prélèvements a été choisie pour sa morphologie (une des parties les plus profondes de la baie) et pour son caractère dystrophe lié à la pollution.

Les prélèvements ont été realisés en un point fixe (station 1), à chaque mètre de profondeur dans toute la tranche d'eau. En vue des analyses physico-chimiques et bactériologiques, les prélèvements d'eau ont été effectués à l'aide d'une bouteille Niskin de 2 l; le zooplancton a été récolté par traction verticale ou horizontale d'un filet cylindro-conique de 30 cm de diamètre; les sédiments ont été prélevés à l'aide d'une benne.

Variables physiques et chimiques

- l'oxygène dissous, la température et la salinité ont été mesurés in situ, à l'aide d'un oxymètre YSI et d'un salinomètre YSI;

-le pH a été mesuré sur le terrain, à l'aide d'un pH mètre digital Knick portatest;

- les sels nutritifs (nitrates, nitrites, ammoniaque, phosphates) ont été dosés au laboratoire, par méthode colorimétrique à l'aide d'un analyseur automatique TECHNICON®, après conservation des échantillons en piluliers de verre à -20 °C, selon des méthodes recommandées par Strickland & Parsons (1968).

- les sulfures ont été dosés par la méthode colorimétrique de formation de bleu de méthylène, à 680 nm (Jorgensen *et al.*, 1979). Les 1 ml, 10 ml ou 50 ml de prélèvement sont fixés immédiatement par une solution d'acétate de zinc à 2%.

Phytoplancton

L'abondance du phytoplancton a été estimée par le dosage de la chlorophylle a selon la méthode fluorimétrique de Holm-Hansen *et al.* (1965), à l'aide d'un fluorimètre Turner, après filtration et extraction des pigments dans l'acétone à 90%. La production primaire phytoplanctonique a été estimée par la mesure des concentrations d'oxygène après incubation dans des bouteilles claires et noires (Strickland & Parsons, 1968). L'oxygène a été dosé par la méthode de Winckler.

Bactéries

Après dilution des échantillons dans de l'eau physiologique stérile, les dénombrements bacté-

riens ont été réalisés par la méthode indirecte de comptage des colonies qui se sont développées (colony forming unit)*:
- sur le milieu Marine Agar DIFCO (Milieu de ZoBell 2216) ensemencé par étalement en boite de Pétri, pour les bacteries hétérotrophes aérobies;
- sur le milieu S de Postgate (1966) ensemencé par étalement en boite de Pétri, pour les Thiobacilles;
- dans le milieu de Pfennig (Pfennig & Trüper, 1981), ensemencé en gélose profonde et incubé à 500 lx, pour les bactéries phototrophes;
- dans le milieu C de Postgate (1966), ensemencé en gélose profonde et adapté aux conditions lagunaires, pour les bactéries sulfato-réductrices.

Les biomasses bactériennes ont été estimées par calcul des biovolumes mesurés au microscope, après coloration de Gram ou en contraste de phase (Sorokin & Kadota, 1972).

Les bactéries hétérotrophes ont été identifiées à l'aide du dispositif API 20 B (Trousselier & Baleux, 1981), ensemencé à partir des colonies qui se sont développées sur milieu Marine Agar.

L'identification des bactéries phototrophes a été basée sur des critères morphologiques et de pigmentation décrits par Trüper & Pfennig (1978).

Les bactériochlorophylles ont été dosées selon la méthode décrite par Takahashi & Ishimura (1968), après filtration des bactéries et extraction des pigments dans l'acétone à 90%. Les bactériochlorophylles a, 650 et 660 sont mesurées à l'aide d'un spectrophotomètre Jean et Constant, Prolabo, respectivement aux longueurs d'onde, $\lambda = 772$ nm, 654 nm, 662 nm.

La production de bactéries phototrophes a été estimée par comparaison des consommations d'hydrogène sulfuré dans des bouteilles claires et noires, incubées in situ.

Zooplancton

Pour l'étude des répartitions verticales, les échantillons ont été récoltés par traction verticale, depuis différentes profondeurs jusqu'en surface, de 2 filets (60 μm de vide de maille). 2 ou 3 traits de filet ont été réalisés pour chaque niveau et mélangés.

* Les dénombrements correspondent aux bactéries qui se développent sur les milieux de culture (colony forming units), c'est à dire aux bactéries vivantes (viable count) et sous-estiment les nombres réels.

La biomasse a été estimée à partir des poids des différents stades de développement évalués à partir d'individus formolés (Pagano & Saint-Jean, 1983). Le biovolume a été déterminé par décantation en éprouvette de 50 ml.

- Analyse des contenus du tractus digestif d'*Acartia clausi:*

Le zooplancton a été séparé en différents lots de 100 individus adultes anesthésiés au CO_2.

- quantité de chlorophylle a: les individus sont rincés dans de l'eau distillée, recupérés sur un filtre, broyés et traités selon la méthode de Mackas & Bohrer (1976). La chlorophylle a été dosée par fluorimétrie.

- nombre de bactéries: plusieurs lots de 100 individus ont été rincés 5 fois dans de l'eau physiologique stérile et broyés au broyeur de Potter. La suspension obtenue et ses dilutions sont ensemencées dans les milieux de culture utilisés et décrits ci-dessus.

Resultats

Variables physiques et chimiques

La Fig. 3 représente la distribution verticale moyenne des paramètres physico-chimiques analysés. L'oxycline et l'halocline sont bien définies à 3.50 m de profondeur. La thermocline est nettement moins marquée, mais il apparait des différences d'environ 2 °C entre les valeurs de température relevées dans l'épilimnion (plus froid) et celles de l'hypolimnion.

Les concentrations d'oxygène dissous dans l'épilimnion varient très rapidement de 9.5 ppm en surface à 0.0 ppm à 3.50 m, témoignant d'une consommation importante supérieure à la production à partir du 1er mètre de profondeur. En dessous de l'oxycline, les concentrations de sulfure sont très élevées, proches de 200 ppm (6.25 mol $\cdot$ l^{-1}) dès 4 m de profondeur. Au fond, les teneurs en sulfure sont environ 2 fois plus fortes, figurant parmi les valeurs les plus élevées observées dans les milieux stratifiés.

Les concentrations des différents sels nutritifs sont essentiellement fonction de l'état stratifié du milieu. En effet, dans l'hypolimnion, milieu réduit et anoxique, les fortes teneurs en ammoniaque et en phosphate observées sont en grande partie issues de la fermentation et de la minéralisation bactérienne.

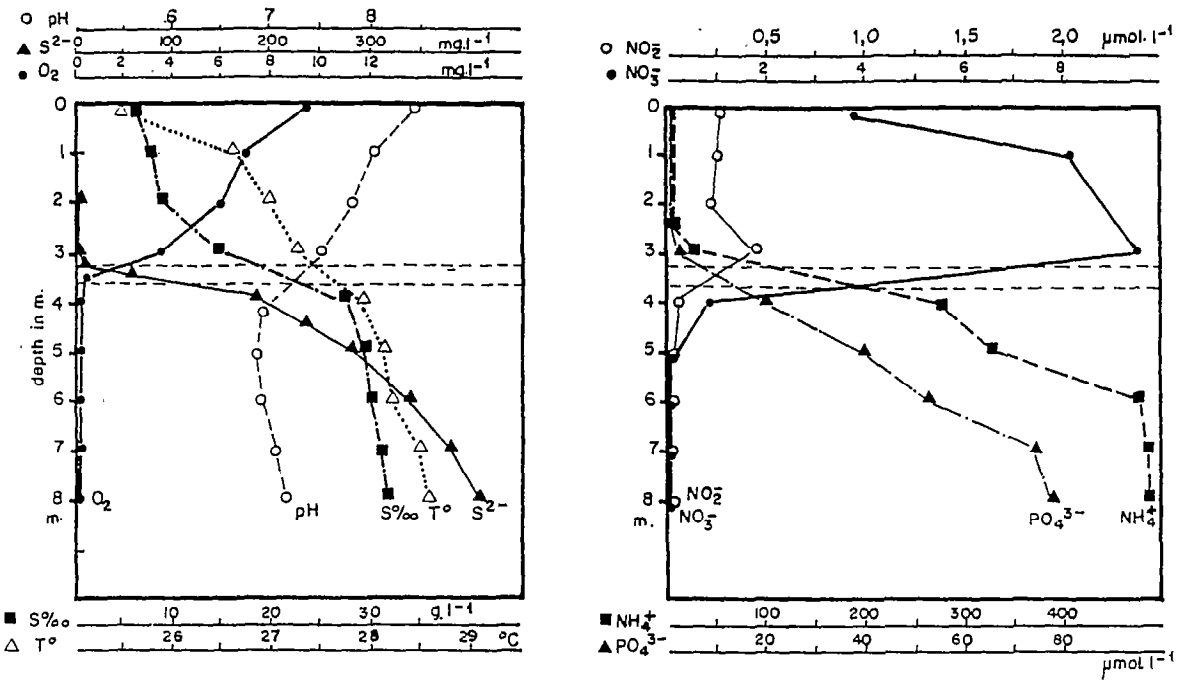


Fig. 3. Hydrochemical characteristics of Biétri Bay (station 1), September 1981. Horizontal lines between 3.25 m and 3.80 m delimit the metalimnion.

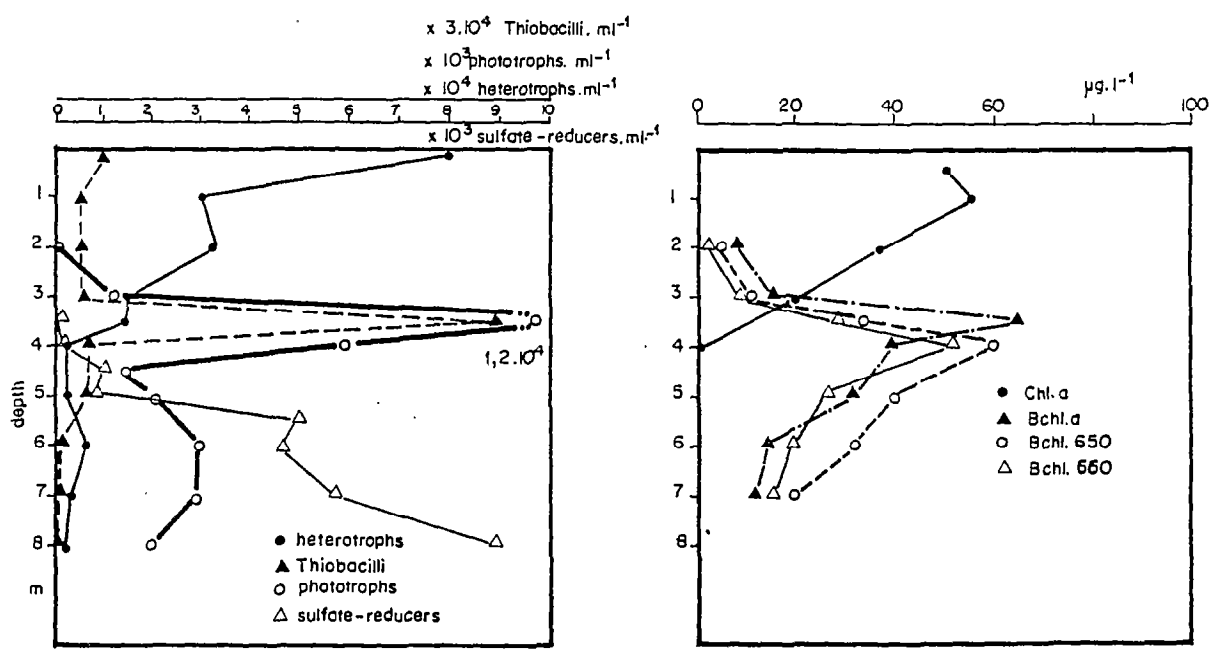


Fig. 4. Vertical distribution of bacteria, chlorophyll a and bacteriochlorophylls in the water of Biétri Bay, September 1981.

Ce processus, caractéristique en milieu anaérobie, peut être considéré comme la source essentielle des apports en ammoniaque et en phosphate depuis le sédiment vers les strates supérieures. Les concentrations diminuent au voisinage de la chimiocline et ces sels présentent des valeurs relativement faibles dans l'épilimnion (5 à 10 μmol · l^{-1}): le phosphate est consommé rapidement par les algues et les bactéries; l'ammoniaque est également consommé, mais aussi oxydé en partie en nitrate et nitrite, eu egard aux concentrations notables de ces 2 formes minérales de l'azote dans l'épilimnion. Le pH, alcalin dans l'épilimnion (circa 8.0) est proche des pH observés dans les eaux de mer. Il devient plus acide au niveau de l'oxycline et dans tout l'hypolimnion, conséquence des production d'acides organiques dans la strate anaérobie.

Répartition verticale des organismes

- phytoplancton: la répartition du phytoplancton estimé par les concentrations de chlorophylle a, présente un pic d'abondance en subsurface suivi d'une diminution relativement forte entre 1 m et 3 m (Fig. 4). Les concentrations maximales (50-60 μg · l^{-1}) ne sont pas les valeurs les plus importantes observées en milieu lagunaire.

- bactéries: la moyenne des résultats obtenus (Fig. 4) à partir de 3 profils verticaux réalisés à 8 H, 14 H et 22 H, fait apparaître une hétérogénéité remarquable des abondances dans toute la tranche d'eau. Dans l'épilimnion, les bactéries hétérotrophes aérobies qui se sont développées sur le milieu Marine Agar, sont surtout abondantes en surface. En profondeur, leur nombre décroit très rapidement de 8×10^4 bacteries · ml^{-1} en surface, à 2×10^3 bacteries · ml^{-1} au niveau de la chimiocline (viable count); elles se maintiennent à des densités voisines dans tout l'hypolimnion.

En ce qui concerne les bactéries du cycle du soufre qui ont été plus particulièrement étudiées les bactéries sulfooxydantes sont surtout abondantes entre 3 m et 4 m de profondeur. Il s'agit des Thiobacilles et des bactéries phototrophes. A l'interface (3.50 m), les nombres de thiobacilles et de bactéries phototrophes sont respectivement de 27×10^4 et de 1.2×10^4 cellules · ml^{-1} (viable count). Dans l'épilimnion, les thiobacilles sont beaucoup moins abondants et disparaissent dans l'hypolimnion; par contre, les bactéries phototrophes qui sont absentes dans l'épilimnion, restent abondantes (à un degré moindre) dans la strate anaérobie. Elles peuvent être mises en évidence par le dosage des bactériochlorophylles. Dans l'eau, les concentrations en bactériochlorophylles sont élevées comparativement aux teneurs en chlorophylle a dosée dans l'epilimnion. A 3.50 m, les concentrations de Bchl a + 650 + 660 atteignent des valeurs de 118 μg · l^{-1}, alors que les concentrations de chlorophylle a maximales ne dépassent pas 60 μg · l^{-1} (dosée a 1 m de profondeur).

La population de bactéries phototrophes qui forment une couche brune à l'interface entre l'epilimnion et l'hypolimnion, est composée d'espèces appartenant à la famille des Chlorobiaceae (*Chlorobium vibrioforme, C. phaeobacteroides, Pelodictyon sp.*), d'une espèce appartenant à la famille des Chromatiaceae (*Chromatium gracile*) et d'une espèce appartenant à la famille des Rhodospirillaceae (*Rhodopseudomonas sp.*). Ces bactéries ont été apparentées à des espèces connues, d'après des critères simples de pigmentation et de morphologie; toutefois, leur étude plus détaillée fera l'objet de publications ultérieures. Les bactéries phototrophes rouges sont surtout abondantes dans la partie supérieure de la couche brune avec à partir de 3 m de profondeur, la présence de Rhodospirillaceae et à 3.25 m la dominance des Chromatiaceae. Dans les niveaux inférieurs, les bactéries phototrophes vertes (Chlorobiaceae) dominent avec à 3.5 m une plus grande abondance des *Chlorobium vibrioforme* (verts) et en dessous, la dominance des *C. phaeobacteroides* et des *Pelodictyon* (bruns).

Pour l'étude des bactéries sulfato-réductrices, le milieu au lactate utilisé a été enrichi en acétate, de façon à pouvoir énumérer en plus les bactéries capables d'utiliser ce 2ième substrat (Widdel & Pfennig, 1981). Dans l'hypolimnion du milieu étudié, le nombre de bactéries sulfato-réductrices est élevé; il augmente avec la profondeur; il est maximum à la surface des sédiments où il peut atteindre des valeurs comprises entre 10^4 et 10^5 bactéries · ml^{-1} de sédiment frais.

- zooplancton: le peuplement peu diversifié, est dominé par le calanide *Acartia clausi gabonensis* et par des rotifères dont la plupart appartient à l'espèce *Brachionus plicatilis*. Quelques cyclopides non identifiés sont également présents. Les nauplii rencontrés appartiennent essentiellement à l'espèce *A. clausi*.

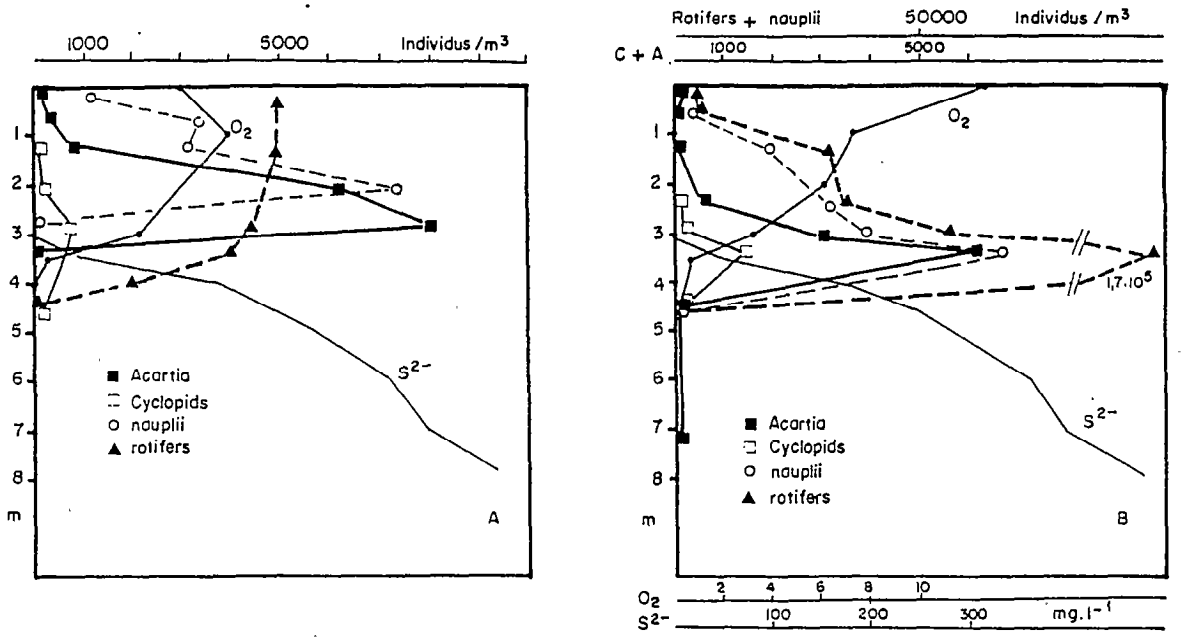


Fig. 5. Vertical distribution of zooplankton organisms in the water of Biétri Bay. Samples were collected on September 8, 1981 at 8 a.m. (A) and 6 p.m. (B).

Les 2 répartitions verticales de zooplancton observées à 8 H (Fig. 5A) et à 18 H (Fig. 5B) sont similaires: le peuplement de zooplancton présente un pic d'abondance très particulier au voisinage de la chimiocline, mais sa position est difficile à situer précisement à cause des incertitudes d'échantillonnage. Cependant, il apparait que les pics d'abondance sont situés légèrement plus bas à 18 H, laissant supposer un déplacement de la population vers le bas au cours de la journée. Par contre à 8 h, les rotifères se répartissent uniformément dans l'épilimnion. Au niveau des pics d'abondance, les effectifs sont de l'ordre de 66 000 et de 80 000 individus · m^{-3} pour le total nauplii + copépodites + adultes de l'espèce *A. clausi* et de 172 000 individus · m^{-3} pour les rotifères (à 18 H).

Les biomasses correspondant à ces effectifs sont respectivement de 25 et 31 mg de poids sec · m^{-3} pour le copépode *A. clausi* et de 17.2 mg de poids sec · m^{-3} pour les rotifères en considérant un poids individuel de 0.1 µg de poids sec (Dumont *et al.*, 1975).

Phytoplancton et bactéries dans le tractus digestif des copépodes

La quantité de phytoplancton consommée par le copépode *A. clausi* a été estimée par dosage de la chlorophylle a + la phéophytine dans des lots de 100 individus adultes. Les résultats obtenus (Table I) font apparaitre une différence notable entre la récolte de zooplancton réalisée le matin (11 H) et celle réalisée à 16 H. Par contre les lots ne se différencient pas selon les niveaux choisis (0–2 m ou 0–4 m) à 16 H. Les teneurs en pigments ont été converties en

Table I. Pigments and organic material weights in gut contents of copepods collected on September 8, 1981 at 11 a.m. and 4 p.m. Chlorophyll a + phaeophytin, POT and CA are expressed in nanogram per copepod. The weight of one copepod is an estimated value according to a length-weight relation (Pagano & Saint-Jean, 1983). Copepods were collected between 0–2 m and 0–4 m by horizontal net hauls ($W.P_2$).

Time of sample 8-09-81	Depth	Chl a + phae ng · i^{-1}	P.O.T. ng · i^{-1}	R %	C.A. ng · i^{-1}
11 h	0-4 m	0.13	39.0	0.7	5.6
16 h	0-2 m	0.37	111.0	2.1	16.0
	0-4 m	0.46	138.0	2.6	19.9

P.O.T. = organic weight in gut contents = Chl + phae × 30 · 10^3 (calculated in water).
R = repletion rate = POT / 5400 (organic weight of one Copepod).
C.A. = Algal carbon in gut contents = chla × 60.

Table 2. Numbers and biomasses of aerobic heterotrophic bacteria (B.H.A.), thiobacilli and phototrophic bacteria in gut contents of copepods collected on September 8, 1981 at 11 a.m. and 4 p.m. Biomasses were expressed in nanogram per copepod.

Time of sample 8-09-81	Depth	B.H.A.		Thiobacilli		Phototrophs	
		nb · B · i^{-1}	P.O. ng · i^{-1} $\bar{v} = 0.43$	nb · B · i^{-1}	P.O. ng · i^{-1} $\bar{v} = 0.50$	nb · B · i^{-1}	P.O. ng · i^{-1} $\bar{v} = 3.79$
11 h	0-4 m	1.52×10^4	1.31	1.7×10^4	1.70	3.5×10^3	2.60
16 h	0-2 m	1.33×10^5	11.44	2.4×10^4	2.40	4.1×10^4	31.08
	0-4 m	9.13×10^4	7.85	1.25×10^5	12.50	5.25×10^4	39.80

P.O. = organic weight in gut contents = 20% of bacterial weight; d = 1.
$\bar{v}$ = mean volume of bacteria measured by micrometric observation (in μm^3)
nb · B · i^{-1} = number of bacteria by copepod.

poids de matériel organique total et en poids de carbone autotrophe. Pour le poids organique, le coefficient de conversion a été établi à partir de la récolte des particules <60 μm, dans l'eau environnante, par pesée du matériel organique et dosage en parallèle de la chl. a + phaéophytine. Ce poids organique total obtenu, rapporté au poids organique moyen d'un copépode adulte permet d'evaluer un taux de répletion R exprimé en %. Ce taux augmente considérablement dans la journée. Il varie de 0.7% à 11 H, à 2.6% à 16 H. Le coefficient de conversion de chl. a en carbone autotrophe est une donnée de la littérature communément utilisée.

L'analyse bactériologique des tractus digestifs des copépodes adultes est présentée dans le tableau 2 (Table 2). Les résultats sont rapportés en nombre de bactéries par individu. Le poids organique bactérien a été estimé à 20% de la biomasse calculée d'après les mesures des biovolumes moyens. Comme dans le cas précédent, le poids organique bactérien est beaucoup plus élevé à 16 H. Dans tous les cas, les bactéries phototrophes représentent la fraction dominante en terme de biomasse. De plus, des différences moindres mais néanmoins notables apparaissent entre les 2 niveaux de prélèvement à 16 H. En effet, la biomasse de bactéries hétérotrophes aérobies (B.H.A.) est plus abondante dans les récoltes réalisées dans la strate 0-2 m que dans la strate 0-4 m. Par contre, les thiobacilles et les bactéries phototrophes sont plus abondants dans le tractus digestif des copépodes récoltés dans la strate 0-4 m.

L'analyse qualitative des bactéries hétérotrophes aérobies dans les tractus digestifs comparée à celle de l'eau environnante (Table 3) fait apparaître que la plupart des genres bactériens rencontrés dans le milieu se retrouvent à l'intérieur du tractus digestif des copépodes étudiés. Par contre, il est important de noter la présence de levures dans les contenus digestifs. Ces levures qui n'ont pas été déterminées, se sont développées sur le milieu Marine Agar. Elles ont été observées au microscope en contraste de phase et après coloration de Gram. L'analyse des pourcentages de genres met en évidence une dominance des bactéries bacilles oxydatifs que ce soit dans l'eau du milieu comme dans les copépodes. Toutefois, il semble apparaître une selection des cocci Gram + dans le tractus digestif de *Acartia*.

Table 3. Aerobic heterotrophic bacteria in Biétri Bay water and in gut contents of copepods: percentages of genera in each bacterial population collected. Description of genera from Bergey's manual.

Genera	Copepods 11 h %	Copepods 16 h %	Water *in situ* %
Staphylococci	15.38	4.54	0
Micrococci	7.69	18.18	4.54
Escherichia	7.69	9.09	9.09
Klebsiella	7.69	9.09	9.09
Aeromonas	0	0	4.50
Actinobacillus	0	4.54	0
Lucibacterium	0	0	4.54
Plesiomonas	0	0	4.54
Pseudomonas	7.69	4.54	13.63
Flavobacterium	23.07	22.72	4.54
Agrobacterium	15.38	4.54	22.72
Alcaligenes	7.69	4.54	22.72
Yeast	7.69	18.18	0
Cocci gram +	23.07	22.72	4.54
Fermentative rods	15.38	22.72	31.80
Oxidative rods	53.83	36.34	63.61

Discussion

L'origine de l'état stratifié observé dans cette partie de la baie de Biétri est surtout lié à la présence d'une halocline. Les différences observées dans les salinités font apparaître une dessalure de l'épilimnion très importante pendant cette période de l'année. Elle correspond aux apports massifs d'eau douce drainés par la crue du fleuve Comoé. Par contre, l'hypolimnion, où les apports d'eau marine par le canal de Vridi sont dominants, accuse des salinités élevées. Il peut être considéré comme un milieu relativement bloqué. En effet, cette partie de la baie de Biétri, plus profonde, peut jouer le rôle d'une cuvette et empêcher les eaux de fond, plus denses, de se déplacer facilement. Les échanges entre les 2 couches d'eaux étant restreints et conditionnés par la force de la barrière de densité créée, l'hypolimnion apparait donc comme un milieu relativement fermé. De plus, les apports organiques des effluents y favorisent les fermentations bactériennes surtout au niveau des sédiments. De ce fait, ce milieu est anaérobie, très riche en hydrogène sulfuré.

Dans de nombreux milieux de même type, les concentrations en sulfure dans l'hypolimnion sont de l'ordre de 0.5 ppm à 80 ppm. Certains auteurs rapportent des valeurs de sulfure observées au fond, supérieures à 100 ppm (Romanenko *et al.*, 1976; Sorokin, 1970; Takahashi & Ishimura, 1968) et pouvant même atteindre 800 ppm (Gorlenko *et al.*, 1974). Dans la baie de Biétri, des valeurs de 400 ppm ne sont pas extraordinaires mais peuvent être considérées comme importantes et peu habituelles.

Cette stratification des eaux conditionne la répartition verticale des micro-organismes. En effet, dans l'épilimnion aérobie, les bactéries hétérotrophes surtout issues des apports polluants, sont beaucoup plus abondantes dans les eaux de surface que dans tout le reste de la colonne d'eau. La répartition du phytoplancton est similaire. Ces 2 groupes forment dans l'épilimnion une biomasse importante, surtout en subsurface, dans le ler mètre de profondeur. Par contre, dans l'hypolimnion, toute la stratification bactérienne est conditionnée par la présence et la production de sulfure. Ainsi, dans la partie supérieure de l'hypolimnion, le nombre de bactéries sulfo-oxydantes, qu'elles soient aérobies (thiobacilles) ou anaérobies (bactéries phototrophes) est très élevé. Les bactéries phototrophes qui se sont développées à la surface de l'hypolimnion, lui confèrent une coloration brune due au mélange des pigments des différentes espèces rencontrées. Ces espèces se répartissent dans toute la couche brune en fonction des conditions d'anaérobiose et de lumière. Elles n'utilisent par les même longueurs d'onde que le phytoplancton et nécessitent une intensité lumineuse beaucoup plus faible. Par conséquent, leur production peut être considérée comme un complément de la production algale vis-a-vis de l'énergie lumineuse. Leur stratification spécifique peut s'expliquer par le fait que les bactéries phototrophes vertes et brunes tolèrent des teneurs en sulfure plus élevées que les bactéries pourpres mais par contre, sont limitées par de trop fortes intensités lumineuses (Trüper & Genovese, 1968). Au contraire, les bactéries phototrophes pourpres peuvent accepter des intensités lumineuses plus fortes. Le genre Pelodictyon qui apparait être le genre le plus abondant de toute la population de bactéries phototrophes observée, a souvent été rencontré dans des milieux stratifiés (Gorlenko *et al.*, 1974; Romanenko *et al.*, 1976 . . .).

En ce qui concerne le zooplancton, les résultats obtenus montrent qu'il se localise essentiellement à proximité de la couche brune formée par les bactéries phototrophes (Fig. 6).

Selon le schéma le plus communément admis, les migrations du zooplancton sont liées à la photopériode. Il se localise dans les couches profondes le jour et effectue une remontée crépusculaire, se répartissant de façon plus homogène dans la masse d'eau pendant la nuit (Landry, 1978). La répartition verticale diurne du zooplancton observée en septembre est donc cohérente avec ce schéma. Par contre, sa position permanente au niveau de la chimiocline ne peut s'expliquer que par le fait qu'il réalise une recherche active de nourriture (en l'occurence, les bactéries phototrophes).

Pour confirmer le phénomène observé, 2 études complémentaires ont été réalisées en novembre: l'une à la même station 1 (Biétri) et l'autre dans un milieu non stratifié, station 2 (Boulay). Les résultats sont présentés dans la Fig. 7. La situation observée dans le milieu non stratifié (station 2) se caractérise par une répartition homogène du zooplancton pendant le jour et par une migration nocturne vers la surface. Par contre, dans l'eau de la station 1 (Biétri), le zooplancton est, comme en septembre,

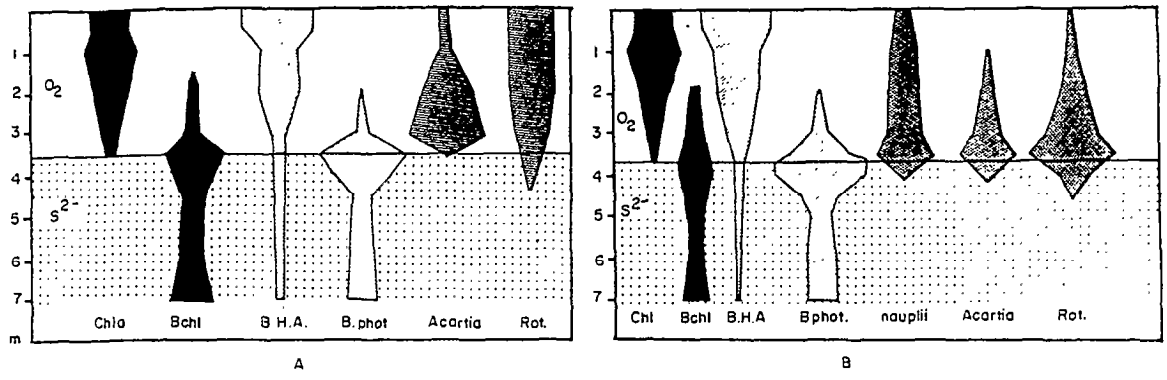
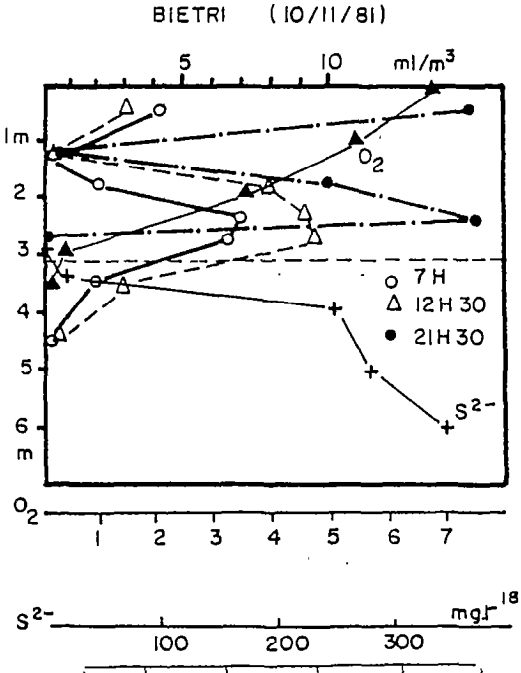


Fig. 6. General vertical distribution of chlorophylls, micro-organisms and zooplankton in the water of Bietri Bay, September 8, 1981 at 8 a.m. (A) and 6 p.m. (B). BChl = bacteriochlorophyll, B.H.A. = aerobic heterotrophic bacteria, B. phot = phototrophic bacteria. Rot. = rotifers. Relative values are given in Fig. 4 and Fig. 5.



	CYCL	Ac	N	R
0-1 m	24,5	55,5	6,4	13,7
0-5 m	26,3	42,7	13,5	17,5

Fig. 7. Vertical distribution of total zooplankton (>60 μm) in the waters of Bietri Bay and Boulay station measured at 3 times during a day. Values are expressed in ml · m^3 (sedimented volume of zooplankton). At Bietri Bay, the percentage of groups (Cyclopids, *Acartia*, Nauplii, Rotifers) is given in the table.

particulièrement abondant en permanence au niveau de la chimiocline où les concentrations de bactéries phototrophes sont aussi élevées. Sa biomasse est beaucoup plus élevée (150 mg de poids sec · m^{-2} en septembre et 900 mg de poids sec · m^{-2} en novembre*). Toutefois, sa répartition est bimodale. En effect, un 2ième pic d'abondance apparait en surface, particulièrement pendant la nuit. Entre les 2 pics observés les densités sont pratiquement nulles. Les compositions spécifiques entre ces 2 strates sont très voisines et se caractérisent par de plus fortes proportions de copépodes que dans les populations observées en septembre. Il est probable que les pics diurnes de surface sont sous-estimés du fait d'un phénoméne d'évitement des filets.

La répartition bimodale observée en novembre à la station 1, peut s'expliquer par le fait que les plus fortes biomasses observées entrainent une partition des populations entre les 2 stocks de nourriture (phytoplancton et bactéries hétérotrophes en surface, bactéries phototrophes au niveau de la chimiocline). Dans cette hypothèse, l'intensité de la prédation exercée sur chacun des 2 stocks se trouverait ainsi diminuée. En corrolaire, il y aurait de la part du zooplancton une recherche active de nourriture, thèse qu'accréditent les observations expérimentales de Gophen *et al.*, (1974) et de Sorokin (1969).

Les résultats obtenus en septembre et confirmés en novembre, font donc apparaître la présence permanente de zooplancton au voisinage de la chimiocline, dans le milieu stratifié, et permettent d'avancer une interprétation globale des mécanismes de répartition verticale dans ce milieu. En effet, la migration semble être conditionnée par une competition entre les facteurs nourriture et photopériode, le facteur nourriture étant prééminent dans la mesure où il s'oppose à un mécanisme habituel de remontée nocturne (Bohrer, 1980). Pour confirmer cette hypothèse, l'étude des contenus digestifs de *Acartia clausi* (espèce dominante) a été entreprise de façon à déterminer la part de bactéries qui se développent au niveau de la chimiocline (bactéries phototrophes), dans son alimentation (Table 4).

L'etude de la nutrition d'*Acartia* en septembre

* Il s'agit des biomasses nocturnes (strate 0-3.5 m).
septembre: estimation à partir des tailles et corrigée par l'évitement des filets.
novembre: estimation par pesée.

Table 4. Algal, bacterial and dead organic material weights in gut contents of copepods calculated from Table 1 and Table 2.

Time of sample 8-09-81	Depth	P.O.B. (1)	P.O.A. (2)	P.O.V. (1 + 2)	P.O.I.
11 h	0-4 m	5.6	11.2	16.8	22.2
16 h	0-2 m	44.9	32.0	76.9	34.1
	0-4 m	60.1	39.8	100.0	38.0

(1) P.O.B. = Total organic weight of bacteria.
= P.O. BHA + P.O. Thiob. + P.O. photot. ng · i^{-1}.

(2) P.O.A. = C.A. $\times \frac{100}{50}$ · ng · i^{-1} (organic weight of algae)

P.O.V. = Leaving organic weight = P.O.B. + P.O.A., ng · i^{-1}.

P.O.I. = . P.O.T.- P.O.V. ., ng · i^{-1} (organic dead material)

fait apparaître une augmentation du taux de réplétion R entre 11 H et 16 H. La variation de R coïncide avec un accroissement de la part du matériel vivant (P.O.V.) dans son alimentation. Il provient surtout des bactéries (P.O.B.) et notamment des bactéries phototrophes dont la proportion augmente de 46% à 66% dans le tractus digestif des copépodes. Ces résultats traduisent une accentuation de l'effort de nutrition axé plus particulièrement sur l'ingestion des bactéries phototrophes.

Les bactéries phototrophes observées dans les contenus digestifs des copépodes, appartiennent aux genres *Rhodopseudomonas* et *Chromatium*, bactéries qui se développent surtout dans la partie supérieure de la couche brune. Les bactéries phototrophes vertes n'ont pas été mises en évidence dans le tractus digestif de ces copépodes. Toutefois, il pourrait s'agir d'un biais lié à la technique d'isolement. En effet, ces espèces plus sensibles à l'oxygène que les bactéries pourpres, ont pû être inhibées par un brassage d'air lors du broyage des copépodes.

Parmi les bactéries hétérotrophes, les cocci Gram + sont plus nombreux dans le tractus digestif des copépodes que dans le milieu environnant. Deux hypothèses sont envisageables: ces bactéries immobiles, peuvent être plus facilement prédatées, ou bien, certaines d'entre elles vivent en symbiose dans le tractus digestif des copépodes. Les levures observées dans les contenus digestifs n'ont pas été retrouvées dans l'eau environnante. Quoiqu'il en soit leur étude nécéssiterait l'emploi de milieux

appropriés et le fait qu'elles n'ont pas été retrouvées dans les eaux ne signifie pas qu'elles en sont absentes. De ce fait, les copépodes peuvent les consommer et les concentrer dans les tractus digestifs, ou bien, ce sont aussi des organismes qui vivent en symbiose dans le tractus digestif des copépodes.

Les copépodes ne semblent pas réaliser de sélection de proies dans la population de bactéries hétérotrophes comme ils en réalisent pour les bactéries phototrophes. Et, les différences observées entre les populations collectées dans l'eau de la baie de Biétri et dans les tractus digestifs pourraient aussi bien être liées aux modes de fixation ou d'agglomération des bactéries sur les détritus en suspension. Dans les tractus digestifs, la part des détritus n'est pas négligeable (P.O.I. = 28 à 58%). Elle correspond aux valeurs observées par Gerber & Marshall (1974) pour *Acartia tonsa*. L'ingestion des organismes de petite taille comme les bactéries peut être favorisée par leur distribution en agrégats ou par leur association à des particules de détritus. L'efficience de l'association détritus-bactéries a par ailleurs été mise en évidence chez *Eurytemora affinis* et *Scottolana canadensis* par Heinle *et al.* (1977).

Ce régime particulier basé sur l'ingestion de bactéries et notamment de bactéries phototrophes semble induire de fortes fécondités chez les femelles d'*Acartia clausi* récoltées dans les eaux de Biétri. En effet, il a été observé des pontes de 12 à 80 oeufs par femelle et par jour dans la population prélevée en baie de Biétri et se nourrissant en majorité de bactéries phototrophes. Par contre, les femelles observées dans l'eau de la station 2 (Boulay), ne pondent en moyenne que 1 à 6 oeufs par jour.

Par conséquent, comparées au phytoplancton, les bactéries phototrophes associées aux bactéries hétérotrophes et au détritus, apparaissent comme une meilleure nourriture pour les copépodes étudiés. Elles constituent l'élément essentiel du lier

Table 5. Phototrophic bacterial production and algal production in stratified waters with a description of zooplankton populations near the chemocline.

Authors	Name of lake	Year	Genera of photosynthetic bacteria	Bchl in optimum depth mg · m^{-3}	P.B.* mg · m^{-2} · day^{-1}	P.A.* mg · m^{-2} · day^{-1}	P.B.* / P.T. %	Zooplankton near chemocline
Culver & Brunskill	Green lake U.S.A.	1969	*Chlorobium*	1600	2500	-	85	*Daphnia* Cyclopids Diaptomids Rotifers
Gorlenko, W.	Mogilnoye U.S.S.R.	1978	*Chlorobium Pelodictyon Prosthecochloris*	-	385	106	78	Protozoa
Guerrero *et al.*	Banyoles España	1978	*Chromatium sp Chlorobium sp*	-	-	-	-	Rotifers
Matsuyama *et al.*	Kaiike Japan	1978	*Chromatium sp*	-	84-465	-	30-80	*Paracalanus Acartia Brachionus*
Sorokin, S.	Belovod U.S.S.R.	1970	*Chromatium*	50	50	-	20	*Daphnia*
Takahashi *et al.*	Kisaratsu Japan	1968	*Chromatium Chlorobium*	a:186 650:828	600	-	60	*Daphnia*
This study	Biétri bay Ivory Coast	1982	*Chromatium Pelodictyon Chlorobium*	a + d:128	1530	2200	41	*Acartia* Rotifers Cyclopids

* P.B. = production of phototrophic bacteria.
P.A. = production algae.
P.T. = Total production: algae + phototrophic bacteria.

maillon de la chaîne alimentaire détritique qui se développe dans ce milieu stratifié (baie de Biétri).

Avec le phytoplancton, les bactéries phototrophes contribuent à la production photosynthétique. Lors des observations de septembre dans l'eau de la baie de Biétri, leur production a été estimée à 1 530 mg C · m^{-2} · $jour^{-1}$, tandis que la production algale était d'environ 2 200 mg C · m^{-2} · $jour^{-1}$. La production due aux bactéries phototrophes est donc importante et représente 41% de la production photosynthétique totale.

Toutefois, ces bactéries utilisent, pour leur développement, des composés organiques et minéraux issus de la transformation anaérobie de la matière organique formée par les producteurs primaires. Par conséquent, si elles sont considérées comme des producteurs photosynthétiques, elles ne peuvent pas être considérées comme de vrais producteurs primaires. Mais, comme elles forment de la matière organique particulaire pour le premier maillon des chaînes alimentaires qui se développent à partir du détritus, elles ont été classées plus proches des producteurs primaires que secondaires (Sorokin, 1969). Pour définir plus précisément leur place dans la chaîne trophique, Pfennig (1978) cita le terme de Secondary-primary production, de façon à les différencier des vrais producteurs primaires. Toutefois, leur production a souvent été comparée aux productions algales (Table 5, bibliographie donnée par Biebl & Pfennig, 1979) dans les milieux stratifiés, et dans plusieurs cas, il a été noté la présence de populations importantes de zooplancton au voisinage de la chimiocline. Ainsi, dans la baie de Biétri comme dans de nombreux milieux stratifiés, les bactéries phototrophes contribuent grandement au premier niveau de la chaîne trophique. En introduisant une nouvelle énergie dans le système, elles permettent de récupérer l'energie contenue dans les composés organiques issus de la dégradation du détritus qui sédimente dans la strate anaérobie, énergie qui serait perdue pour l'écosystème.

Remerciements

Les auteurs remercient le Professeur Norbert Pfennig pour les discussions à propos des résultats, ainsi que les collègues et techniciens du C.R.O. d'Abidjan qui ont contribué à l'obtention des différents résultats.

Addendum

Au moment de la mise sous presse de cet article, une étude réalisée sur le copepode harpacticoïde *Heteropsyllus pseudonunni*, souligne l'importance des bactéries dans son alimentation (Ustach, 1982). Une plus grande fécondité est observée chez les femelles nourries avec des bactéries ou des détritus comparativement à celles nourries avec du phytoplancton.

References

Arfi, R., Dufour, P. & Maurer, D., 1981. Phytoplancton et pollution: premières études en baie de Biétri (Côte d'Ivoire). Traitement mathématique des données. Oceanol. Acta 4: 319-329.

Biebl, H. & Pfennig, N., 1979. CO_2 fixation by anaerobic phototrophic bacteria in lakes, a review. Arch. Hydrobiol. 12: 48-58.

Bohrer, R., 1980. Experimental studies on diel vertical migration. In: Kerfoot, W. (ed.). Evolution and Ecology of Zooplankton Communities, Univ. press, Lond.: 65-68.

Charles-Dominique, E. & Durand, J. R., 1979. Les lagunes de Cote d'Ivoire. Bibliographie provisoire. Arch. Sci. C.R.O. Abidjan 5: 1-24.

Culver, D. A. & Brunskill, G. J., 1969. Fayetteville green Lake, New York. 5. Studies of primary production and zooplankton in a meromictic marl lake. Limnol. Oceanogr. 14: 862-873.

Dumont, H. J., Van de Velde, I. & Dumont, S., 1975. The dry weight estimates of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. Oecologia 19: 75-97.

Gerber, R. P. & Marshall, N., 1975. Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok Atool. Limnol. Oceanogr. 19: 815-824.

Gophen, M., Cavari, Z. B. & Berman, T., 1974. Zooplankton feeding on differencially labelled algae and bacteria. Nature 247: 393 394.

Gorlenko, V. M., Chebotarev, E. N. & Kachalkin, V. I., 1974. Microbial oxidation of hydrogen sulfide in lake Veisovo (Slavyank lakes). Microbiology 43: 450-453.

Gorlenko, V. M., Vainstein, M. B. & Kachalkin, V. I., 1978. Microbiological characteristic of lake Mogilnoye. Arch. Hydrobiol. 81: 475-492.

Guerrero, R., Abella, C. & Miracle, M., 1978. Spatial and temporal distribution of bacteria in a meromictic karstic lake basin: relationships with physico-chemical parameters and zooplankton. Verh. int. Verh. Limnol. 20: 2264-2271.

Heinle, D. R., Harris, R. P. & Flemer, D. A., 1977. Detritus as food for estuarine copepods. Mar. Biol. 40: 241-353.

Holm-Hansen, O., Lorenzen, C., Holmes, R. & Strickland, J., 1965. Fluorimetric determination of chlorophyll. J. Cons. perm. int. explor. mer. 30: 3-15.

Jørgensen, B. B., Kuenen, J. G. & Cohen, Y., 1979. Microbial transformation of sulfur compounds in a stratified lake (Solar lake, Sinai). Limnol. Oceanogr. 24: 799-822.

Landry, M. R., 1978. Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, Acartia clausi, in a small temperate lagoon on San Juan island, Washington. Int. Revue ges. Hydrobiol. 63: 77-119.

Lawrence, J. C., Haynes, R. C. & Hammer, U. T., 1978. Contribution of photosynthetic green sulfur bacteria to total primary production in a meromictic saline lake. Ver. int. Ver. Limnol. 20: 201-207.

Mackas, D. L. & Bohrer, N. R., 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. J. exp. mar. Biol. Ecol. 25: 77-85.

Matsuyama, M. & Shirouzu, E., 1978. Importance of photosynthetic bacteria, Chromatium sp., as an organic matter producer in lake Kaiike. Jap. J. Limnol. 39: 103-111.

Pagano, M. & Saint-Jean, L., 1983. Croissance en poids d'Acartia clausi en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. trop. 16(2).

Parkin, T. B. & Brock, T. D., 1980. Photosynthetic bacterial production in lakes: the effects of light intensity. Limnol. Oceanogr. 25: 711-718.

Pfennig, N., 1978. General physiology and ecology of photosynthetic bacteria. In: Clayton, R. & Sistrom, W. (eds.). The Photosynthetic Bacteria. Plenum Press Corporation. N.Y.: 3-18.

Pfennig, N. & Trüper, H. G., 1981. Isolation of members of the Families Chromatiaceae and Chlorobiaceae. In: Starr, M., Stolp, H., Trüper, H. G., Balows, A. & Schlegel, H. (eds.). The Procaryotes. Springer-Verlag, N.Y.: 279-289.

Postgate, J. R., 1966. Media for sulfur bacteria. Lab. Pract. 15: 12-39.

Romanenko, V. I., Peires-Eiris, M., Kudryavtsev, V. M. & Pubiene, A., 1976. Microbiological processes in meromictic lake Vae de San Juan, Cuba. Microbiology 45: 466-472.

Sorokin, Y. I., 1969. On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. In: Goldman, C. R. (ed.). Primary Productivity in Aquatic Environments. Univ. California press: 199-205.

Sorokin, Y. I., 1970. Interrelations between sulfur and carbon turnover in meromictic lakes. Arch. Hydrobiol. 66: 391-446.

Sorokin, Y. I. & Kadota, H., 1972. Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in fresh waters. IBP Handbook 23, Blackwell Scientific Publications, Lond.

Strickland, J. D. & Parsons, T. R., 1968. A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd Can. 167, 370 pp.

Takahashi, M. & Ishimura, S., 1968. Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes. Limnol. Oceanogr. 13: 644-655.

Trousselier, M. & Baleux, B., 1981. Approche méthodologique pour l'analyse des peuplements bactériens hétérotrophes des étangs littoraux. Acta oecol. 2: 63-74.

Trüper, H. G. & Genovese, S., 1968. Characterization of phototrophic bacteria causing red water in lake Faro (Sicily). Limnol. Oceanogr. 13: 225-232.

Trüper, H. G. & Pfennig, N., 1978. Taxonomy of Rhodospirillales. In: Clayton, R. & Sistrom, W. (eds.). The Photosynthetic Bacteria. Plenum Publishing Corp., N.Y.: 19-27.

Ustach, J. F., 1982. Algae, bacteria and detritus as food for the harpacticoid copepod Hetoropsyllus pseudonunni. J. Exp. Mar. biol. Ecol. 64: 203-214.

Widdel, F. & Pfennig, N., 1981. Studies on dissimilatory sulfate reducing bacteria that decompose fatty acids. I: Isolation of new sulfate reducing bacteria enriched with acetate from saline environments. Description of Desulfobacter postgatei gen. nov., sp. nov. Arch. Microbiol. 129: 395-400.

Received 24 April 1982; in revised form 4 October 1982; Accepted 5 October 1982.

4.3. QUALITÉ NUTRITIVE DES BACTÉRIES, DES ALGUES ET DE LA NOURRITURE NATURELLE: INFLUENCE SUR L'INGESTION ET LA PRODUCTION D'OEUFS CHEZ A. CLAUSI

Les taux d'ingestion et de filtration des individus alimentés avec les algues sont nettement supérieurs à ceux des individus nourris avec les bactéries (tabl 4.II). Avec les bactéries les meilleurs taux sont obtenus lorsque les cultures ont été préalablement lavées et centrifugées, ce procédé entraînant une certaine inactivation des cellules et limitant le relargage de sulfures. Dans ce cas les rations sont loin d'être négligeables, puisqu'elles représentent environ 50% du poids corporel.

Il apparaît également que les femelles nourries de bactéries ont des productions d'oeufs nettement inférieures aux femelles nourries d'algues de cultures ou de particules naturelles (tabl.4.III, fig 4.1 et 4.2). La production de ces femelles est néanmoins supérieure à celle des femelles témoins non nourries (eau filtrée à 0,45 µm), ce qui atteste qu'il y a ingestion et transformation des bactéries. *Chromatium*, sauf lorsque les cellules contiennent des globules de soufre, donne de meilleurs résultats (21 oeufs/ind./j) que *Rhodopseudomonas* (14) et *Flavobacterium* (3).

Les variations de la production en fonction de la concentration de nourriture confirment dans une certaine mesure ces observations (fig.4.1). C'est ainsi que l'on a une variation classique (courbe de type Michaelis Menten) lorsqu'il s'agit de particules naturelles ou d'algues, avec des taux atteignant jusqu'à 80 oeufs/femelle/jour pour Tetraselmis. Avec les bactéries, la relation n'est pas nette et il y a arrêt de la ponte, et parfois mort des femelles, au-delà d'un certain seuil situé vers 5mg C/l pour *Chromatium*, 2mg pour *Rhodopseudomonas* et 1mg pour *Flavobacterium*. Cependant une analyse de l'évolution de la ponte en fonction du temps montre que les productions obtenues pendant les premières heures (de 0 à 8 h) avec les batéries sont assez élevées, approchant celles notées avec les algues (fig.4.2 ; tabl.4.III). La diminution intervient entre 8 h et 12 h, et l'arrêt presque complet, ainsi que les mortalités, après 24 h.

Enfin, la comparaison des productions d'oeufs suggère que les algues de culture sont une meilleure nourriture que le seston naturel, à la condition que l' efficacité de collecte de ces deux types de particules soit voisine. On notera également (fig.4.1) que, dans les deux cas, les seuils d'inflexion des courbes liant la ponte à la concentration de nourriture sont similaires et voisins du seuil observé à partir des mesures effectuées *in situ* (chap. 6).

Tableau 4.II. Taux journaliers d'ingestion et de filtration chez A. clausi (C5 et adultes) pour différentes nourritures. (*)=Cultures préalablement centrifugées et rincées.

Nourriture	Concentration (µgC/l)	Wi (µgC/ind)	I (mgC/mgC)	F (ml/ind)
Chromatium (*)	1048	1.86	0.535	1.00
Chromatium	1240	1.92	0.031	0.10
Rhodopseudomonas (*)	942	2.00	0.491	0.25
Dunaliella (*)	81104	2.05	4.891	1.64
Dunaliella	10377	2.21	7.656	2.51
Tetraselmis (*)	5643	2.06	4.814	2.59

Tableau 4.III. Production d'oeufs des femelles d'A. clausi non nourries (eau filtrée) et nourries avec différents types d'aliments (moyennes pour trois à cinq femelles).

Milieu	Concentration (mgC/l)	Nombre d'oeufs pondus après :	
		8h	24h
Eau filtrée 0,45µ	0	1	2
Mil.naturel enrichi	18	15	40
Tetraselmis	13.9	16	76
Dunaliella	17.2	29	93
Chromatium avec soufre	5	0	0
Chromatium sans soufre	5	12	21
Rhodopseudomonas	2	10	14
Flavobacterium	1	2	3

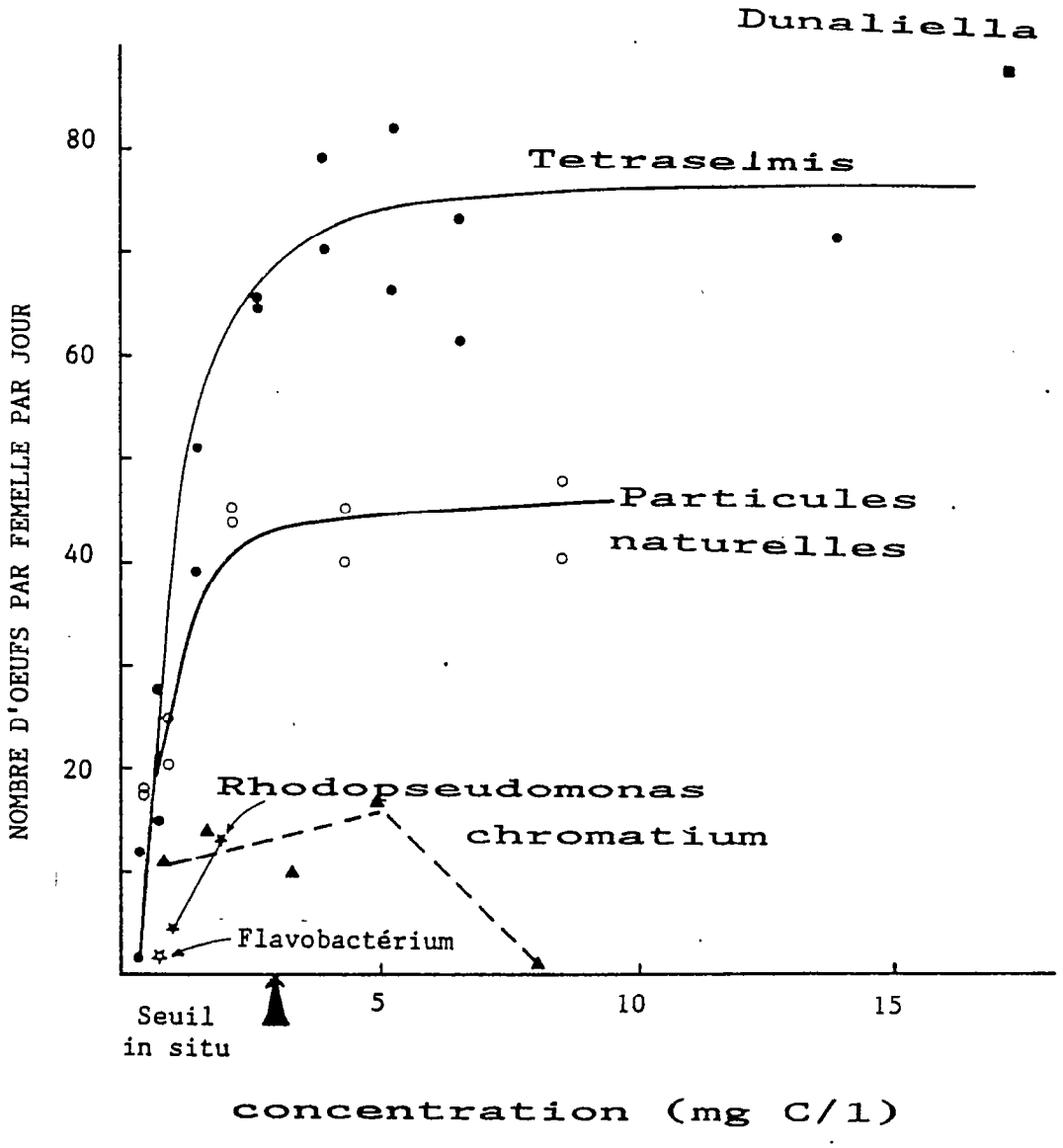


Figure 4.1. Variations de la production d'oeufs en fonction de la concentration et du type de nourriture chez les femelles d'*Acartia clausi*.

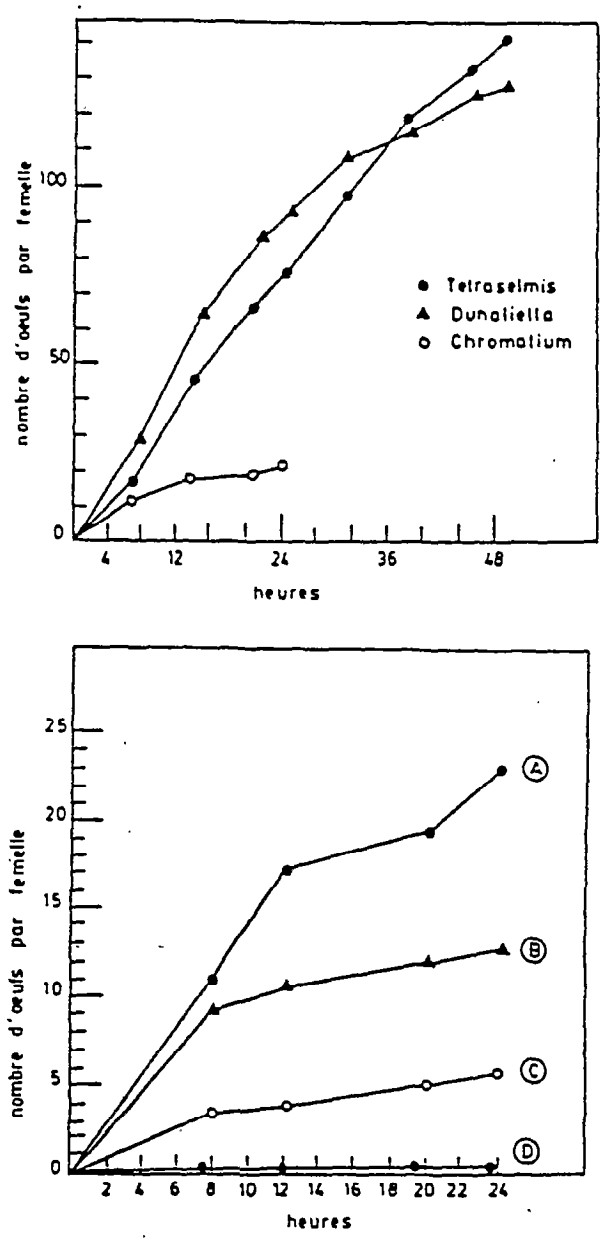


Figure 4.2. Evolution en cours d'expérience des productions d'oeufs par les femelles d'*Acartia clausi* nourries avec différentes algues **(a)** et bactéries **(b)**. A= *Chromatium vinosum* ne contenant pas de globule de soufre, B= *Rhodopseudomonas palustris*, C= *Flavobacterium sp.*, D= *Chromatium vinosum* contenant des globule de soufre.

4.4. RYTHME JOURNALIER D'ALIMENTATION CHEZ A. CLAUSI

Les résultats de cette étude sont reproduits *in extenso* dans l'article suivant paru dans *Hydrobiologia*.

Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en Lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) obtenues par des mesures de la fluorescence de broyats d'animaux

Marc Pagano & Lucien Saint-Jean
Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V18, Abidjan, Côte d'Ivoire

Keywords: nutrition, *Acartia clausi*, Ebrie lagoon, Ivory Coast

Abstract

Circadian variations in gut repletion were observed in adults of *Acartia clausi*, based on fluorescent pigments measurements. Maximum values lies between 2.00 and 8.00 p.m. and minimum values between 2.00 and 8.00 a.m. This variation which is associated with a less important variation of the concentration of organic particles in water, is assumed to result from a circadian variation in filtration rate. This assumption is discussed on the basis of a rough simulation of the variation of gut repletion. Daily ration estimated according to the observed gut repletion values lies between 35 and 86% of the body organic dry weight.

Introduction

L'alimentation des organismes du zooplancton consommateurs de particules fait depuis longtemps l'objet de travaux nombreux et variés, qui se justifient dans le cadre de l'étude des transferts de matière au sein des écosystèmes.

Mackas & Bohrer (1976) suivis par Dagg & Grill (1980) et par Boyd *et al.* (1980), ont appliqué une méthode d'étude basée sur le dosage des pigments chlorophylliens dans les broyats d'animaux. Cette méthode est rapide, relativement simple, et semble pouvoir fournir des données représentatives des conditions naturelles. Ces auteurs en ont déduit des informations sur le rythme d'activité alimentaire et sur la ration.

Nous nous sommes proposés d'appliquer ce procédé à la recherche d'un rythme journalier d'activité alimentaire chez *Acartia clausi*.

Matériel et méthodes

Les principes de la méthode sont développés dans les travaux de Mackas & Bohrer (1976) et de Dagg & Grill (1980), dont nous nous sommes inspirés. Elle repose sur les observations de Shuman & Lorenzen (1975), faites sur *Calanus sp.*, selon lesquelles la fluorescence des algues ingérées est conservée après digestion. Ainsi toute molécule de chlorophylle ou de phaeopigment ingérée est transformée en une molécule de phaeophorbide ou retrouvée intacte dans les pelotes fécales. La phaeophorbide émettant dans une longueur d'onde très voisine de celle de la phaeophytine, est évaluée (et confondue) avec elle par fluorimétrie. A la quantité de pigments (chlorophylle + phaeopigments) obsrvée dans le tube digestif de l'animal, correspond donc une quantité d'algues ingérées antérieurement, que l'on peut évaluer à l'aide de coefficients de conversion. La quantité de pigments est déterminée sur des broyats d'animaux.

Trois séries d'observations ont été faites dans 2 stations de la région d'Abidjan: Boulay et Bingerville (Fig. 1).

Au cours de ces observations les quantités de pigments dans les broyats et les concentrations en pigments et en matière organique particulaire dans le milieu naturel, sont déterminés toutes les trois heures pendant 24 h.

Hydrobiologia 121, 83-95 (1985).
© Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Printed in the Netherlands.

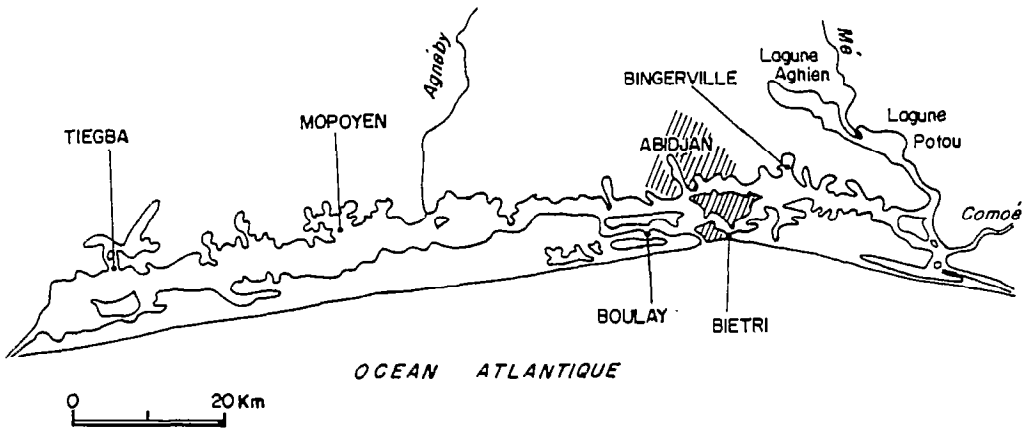


Fig. 1. La lagune Ebrié avec les stations étudiées. Surface = 560 km²; profondeur moyenne = 4,8 m; salinité comprise entre 1 et 5‰ dans la partie Ouest et entre 0 et 35‰ environ dans les parties Centre et Est.

L'eau est prélevée à l'aide d'un tube en PVC de 4 m de longueur et de 4 cm de diamètre intérieur, plongé verticalement dans le milieu. Cette eau est aussitôt tamisée sur une soie en nylon blutex de 60 μm de vide de maille. Des parties aliquotes sont ensuite prélevées pour analyse: généralement 50 ml pour la chlorophylle et les phaeopigments et 2 fois 500 ml pour le poids de matière organique particulaire. Les particules sont recueillies par filtration sous une dépression de 50 mbars, sur des filtres Gelman type AE (0,3 μm de porosité moyenne). Pour les évaluations de poids, il s'agit de filtres de 47 mm de diamètre qui on été préalablement passés au four à 350 °C pendant 1,5 h. La chlorophylle et les phaéopigments sont dosés sur place selon la méthode de Holm Hansen *et al.* (1965) à l'aide d'un fluorimètre Turner. Les filtres pour le poids sont placés à l'étuve à 60 °C et traités au laboratoire. Le poids de matière organique (MO) est obtenu par différence entre le poids après séchage à 60 °C pendant au moins 24 h et le poids après calcination au four à 550 °C pendant 1,5 h. Les pesées se font avec tare sur une électrobalance Cahn. Les poids sont corrigés pour tenir compte de la perte au feu des filtres et de la rétention de sel par imbibition.

Le zooplancton est récolté à l'aide d'un filet WP2 de 200 μm de vide de mailles traîné horizontalement à environ 2 m de profondeur. Les adultes sont grossièrement séparés du reste du zooplancton par tamisage sur une soie de 360 μm. Des lots de 100 à 200 individus sont ensuite constitués après narcotisation avec de l'eau de lagune filtrée enrichie en gaz carbonique. Ces individus sont alors rincés à l'eau distillée, recueillis sur filtre, broyés dans l'acétone à 90%, puis traités comme les particules pour le dosage des pigments[1].

La quantité de pigments dans le tube digestif des adultes est obtenue après soustraction du bruit de fond de la méthode. Il s'agit de la fluorescence tissulaire ou résiduelle, évaluée sur des adultes ayant été mis à jeûner pendant 24 h. Par commodité nous utiliserons le terme *réplétion* pour désigner cette quantité. La *réplétion* sera également exprimée en poids de MO (quantité de pigments x rapport MO/pigments dans le milieu), et en pourcentage du poids du corps (poids obtenu à partir d'une relation longueur-poids sec préétablie), sachant que le pourcentage moyen de matière organique du zooplancton lagunaire est de 90%.

Résultats

Les résultats bruts sont reportés dans les Tableaux 1 à 3 et illustrés dans la Figure 2.

[1] Le protocole expérimental qui vient d'être décrit a été appliqué seulement en mars et en mai 1982. En mai 1981 à Boulay, les prélèvements d'eau et de zooplancton ne sont pas concomitants. Les concentrations en pigments ont été déterminées à partir de 8 prélèvements faits à la bouteille à 5 niveaux, et les concentrations en MO à partir de 4 prélèvements faits au tube. Par ailleurs le bruit de fond n'a pas été évalué sur place. Nous avons appliqué une valeur très proche de celle de Bingerville et d'une autre valeur obtenue antérieurement au laboratoire.

Tableau 1. Pigments et matière organique dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* et dans le milieu naturel au cours d'un cycle de 24 h, à Boulay du 28 au 29 mai 1981. Entre parenthèses, le pourcentage de phaeophytine. Température moyenne de 27 ° C; salinité = 16‰; q1 = valeurs brutes; q0 = bruit de fond = 0.11 ng de pigments par individu; environ 100 individus par lot; 87% de mâles.

Heures	*Acartia*			Milieu		
	Pigments		mat. org. (ng. indiv. $^{-1}$)	Pigments (μg.l $^{-1}$)	mat. org. (μg.l $^{-1}$)	mat. org.
	q^1 (ng. indiv. $^{-1}$)	$\bar{q}^1 - q^0$				pigments
	1.77					
17^{30}	1.47	1.39	214.6	15.22	2350	154.4
	1.27	(42%)		(26%)		
	1.17					
20^{30}	0.99	1.04	213.4	13.4	2750	205.2
	1.29	(85)		(18)		
	0.90					
23^{30}	0.75	0.80	180.0	11.8	2650	224.6
	1.09	(75)		(29)		
	0.33					
2^{50}	0.33	0.21	49.1	10.7	2500	233.6
	0.31	(85)		(29)		
	0.21					
5^{30}	0.24	0.09	22.4	10.05	2500	248.8
	0.12	(77)		(24)		
	0.27					
8^{15}	0.20	0.12	30.0	12.4	3100	250.0
	0.27	(64)		(20)		
	0.53					
11^{30}	0.53	0.44	92.7	17.8	3750	210.7
	0.61	(83)		(27)		
	0.50					
15^{00}	0.54	0.44	79.2	25.26	4545	179.9
	0.56	(81)		(29)		

Dans les trois cycles, on observe une variation journalière de la réplétion caractérisée par des valeurs maximales dans l'intervalle 14–20 h et par des valeurs minimales de 2 à 8 h. La reproductibilité des cycles est assez bonne pour les valeurs maximales, qui se situent toutes à environ 17 h. Des différences sont observées au niveau des valeurs minimales, avec des variations mineures. Par exemple les valeurs minimales sont relativement élevées à Bingerville, où l'on a pratiquement un plateau entre 23 et 8 h. Il n'est guère possible de déterminer si ces variations mineures sont réelles ou attribuables aux incertitudes expérimentales.

Des écarts importants existent entre les différents cycles au niveau des quantités de pigments ou de matière organique, ainsi qu'au niveau de l'amplitude des variations journalières. Ainsi les quantités maximales de pigments de mai 1981 sont-elles 5 fois plus fortes que celles de mai 1982. L'écart n'est plus que de l'ordre de 1 à 2 lorsque la réplétion est exprimée en % du poids du corps (Tableau 4). L'amplitude des variations journalières obtenues après lissage des courbes, est comprise entre 3,8 et 25 pour les pigments et entre 3,1 et 10 pour la matière organique.

En mai 82, les très faibles quantités de pigments observées à 2, 5 et 8 h accentuent l'amplitude des variations de la réplétion. Ces faibles quantités seraient associées à l'arrivée, entre 23 h et 2 h, d'une masse d'eau plus riche en détritus, ayant des pourcentages de phaeopigments plus élevés et/ou des teneurs en pigments plus faibles (Tableau 3). Il en

Tableau 2. Pigments et matière organique dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* et dans le milieu naturel, au cours d'une période de 24 h, à Bingerville du 10 au 11 mars 1982. T = 31 °C, S = 18‰; q0 = 0.11 ng. Environ 155 individus par lot: 28% de mâles.

Heures	*Acartia*			Milieu		
	Pigments		mat. org. (ng. indiv. $^{-1}$)	Pigments (μg.l $^{-1}$)	mat. org. (μg.l $^{-1}$)	mat. org. / pigments
	q^1 (ng. indiv. $^{-1}$)	$\dot{q}^1$ q^0				
8	0.336 0.328 0.289	0.208	111.4	7.33	3925	535.5
11	0.748 0.826 0.712	0.660	300.2	8.66	3940	455.0
14	1.277 1.370 1.336 1.222	1.191	528.3	12.51	5550	443.6
17	1.550 1.345 1.216 1.328	1.250	763.7	12.03	7350	611.0
20	1.267 1.251 1.319 0.892	1.073 (17%)	719.4	9.62 (18%)	6450	670.5
23	0.488 0.501 0.508 0.354	0.353 (2)	191.0	9.38 (21)	5075	541.0
2	0.600 0.785 0.427 0.384	0.439 (9)	393.8	6.41 (26)	5750	897.0
5	0.465 0.511 0.672 0.618	0.457 (9)	256.5	8.42 (24)	4725	561.2
8	0.398 0.339 0.309 0.405	0.253 (16)	226.1	6.49 (35)	5800	893.7

résulte que le cycle de mai 82 ne peut être interprété avec le même degré de certitude que les autres cycles, où les masses d'eau sont plus homogènes (Tableaux 1 et 2).

On ne constate pas de relation particulière entre les pourcentages de phaeopigments dans le tube digestif et dans le milieu. Les trois situations possibles (pourcentage dans le tube digestif supérieur, égal, ou inférieur au pourcentage dans le milieu) sont observées (voir Tableaux 1 à 3).

Les proportions de détritus ou de microorganismes autres que les algues dans le particulaire inférieur à 60 μm, varient beaucoup d'un cycle à l'autre si l'on en juge par les valeurs du rapport MO/pigments. Ce rapport est en moyenne compris entre 213 en mai 81 et 1195 en mai 83, valeurs qui

Tableau 3. Pigments et matière organique dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* et dans le milieu naturel au cours d'un cycle de 24 h. à Boulay du 16 au 17 mai 1982. Entre parenthèses, les pourcentages de phaeophytine. T = 30 °C; S = 16‰; q0 = 0.06 ng; environ 210 individus par lot; 63% de mâles.

Heures	*Acartia*			Milieu		
	Pigments		mat. org. (ng. indiv. $^{-1}$)	Pigments ($\mu g.l^{-1}$)	mat. org. ($\mu g.l^{-1}$)	mat. org.
	q^1 (ng. indiv. $^{-1}$)	$\bar{q}^1 - q^0$				pigments
	0.256					
11	0.155	0.144	134.6	4.49	4198	935.0
	0.202	(58%)		(39%)		
	0.297					
14	0.235	0.221	236.7	5.77	6180	1071.1
	0.311	(54)		(49)		
	0.335					
17	0.358	0.278	294.3	6.25	6616	1058.6
	0.321	(49)		(63)		
	0.268					
20	0.239	0.214	159.9	4.22	3154	747.4
	0.315	(56)		(50)		
	0.129					
23	0.191	0.119	101.2	4.41	3752	850.8
	0.218	(78)		(62)		
	0.069					
2	0.084	0.015	25.0	2.28	3802	1667.5
	0.073	(67)		(70)		
	0.075					
5	0.057	0.006	7.3	2.78	3396	1221.6
	0.066	(-)		(49)		
	0.099					
8	0.071	0.036	84.4	1.53	3586	2343.8
	0.119	(75)		(79)		
	0.135					
11	0.101	0.049	42.3	4.97	4290	863.2
	0.091	(87)		(75)		

correspondent toutefois à des proportions de détritus toujours élevées.

En effet, les détritus et les microorganismes autres que les algues représentent 52% de la MO totale en mai 81, 91% en mai 82, et 83% en mars 82, pourcentages établis en adoptant les coefficients 50 et 0,5, respectivement pour convertir les pigments de C algal (Dagg & Grill, 1980) et la MO en C particulaire. Ce dernier coefficient correspond à la moyenne des diverses mesures effectuées dans les 5 stations étudiées.

Discussion, conclusions

Les observations précédentes montrent donc qu'il existe bien, chez *Acartia*, une variation journalière de la réplétion. Celle-ci s'accompagne, en mars et mai 82, d'une variation à peu près parallèle des concentrations de pigments et de MO dans le milieu, les maximums de réplétion et de concentration se produisant vers 17 h (Fig. 2).

De fait, le coefficient de corrélation calculé pour l'ensemble des couples R;c (Réplétion; concentration) observés est significatif au seuil de risque de 5% (r = 0,523; n = 26) (Tableau. 5), traduisant le

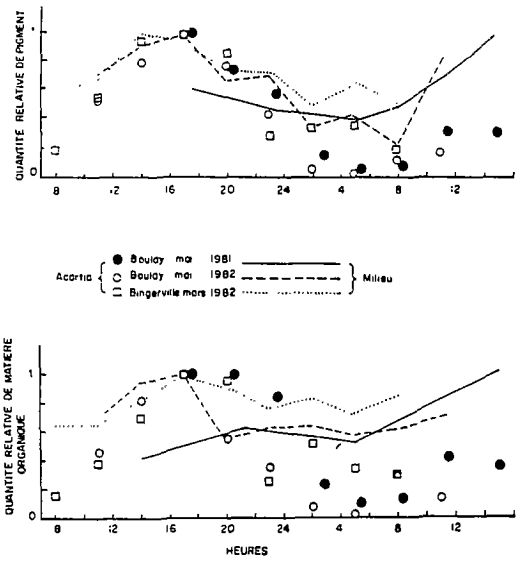


Fig. 2. Variation journalière des quantités relatives de pigments et de matière organique dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* et dans le milieu naturel. Les quantités maximales de pigments dans le tube digestif (valeur relative 1) sont de 1.39 ng de pigments et de 214.6 ng de MO par adulte en mai 1981, de 1.25 et 763.7 ng en mars 1982, et de 0.278 et 294.3 ng en mai 1982. Les concentrations maximales dans le milieu sont de 25.26 $\mu g.l^{-1}$ de pigments et de 4545 μg de MO.l^{-1} en mai 1981, de 12.51 et 7350 μg en mars 1982, et de 6.25 et 6616 μg en mai 1982.

Tableau 4. Réplétion moyenne expérimée en ‰ du poids du corps dans les 3 séries d'observations. $\overline{WA}$ = poids moyen des adultes.

Cycles	Heures							
	8	11	14	17	20	23	2	5
Boulay 05 81								
WA = 4.95 μg MO	0.6	1.9	1.6	4.3	4.3	3.6	1.0	0.5
Boulay 05 82								
WA = 5.96 μg MO	1.4	2.3	4.0	4.9	2.7	1.7	0.4	0.1
Bingerville 03 82								
WA = 7.59 μg MO	1.5	4.0	7.0	10.1	9.5	2.5	5.2	3.4

résultat à présent bien établi selon lequel la quantité de nourriture ingérée est fonction de la nourriture disponible. L'élimination des couples Boulay 11 et 15 h, qui s'écartent nettement des autres (Fig. 3), donne un coefficient hautement significatif (r = 0,724; n = 24), et permet d'aboutir à l'équation de régression.

$R = 0{,}088\ c - 0{,}258$, qui est probablement plus représentative de la relation entre les deux variables. Le coefficient de régression obtenu (0.088) est à comparer aux valeurs, beaucoup plus élevées, mentionnées par Boyd *et al.* (1980) pour *Calanus* (1,49),

Tableau 5. Equations de régression, coefficient de corrélation (r), test F, et concentration moyenne en pigments ($\bar{c}$) correspondant aux couples R; c (réplétion; concentration) obtenus, regroupés selon diverses modalités. Les équations rendent compte de la quantité de pigments dans le tube digestif (R en ng. an^{-1}) en fonction de la concentration dans le milieu (c en $\mu g\ l^{-1}$).

Modalités de regroupement des données traitées	Droites de regression	r	F	c ($\mu g.l^{-1}$)
Ensemble des couples (n = 26)	0,042 c +0,067	0.523	9.03[1]	
Ensemble, moins Boulay 11 et 15 h (n = 24)	0,088 c -0,258	0,741	30.07[3]	
Boulay, mai 82 (n = 9)	0,051 c -0,088	0,804	12,82[2]	4.08
Bingerville, mars 82 (n = 10)	0,153 c -0,705	0,873	25.70[3]	8.09
Boulay, mai 81 (n = 6)	0,251 c -2,47	0,859	11.28[1]	
(n = 8)	0,012 c -0,392	0,126	0,097[ns]	12,26

[1] test F significatif au seuil de risque de 5%
[2] à 1%
[3] à 1‰

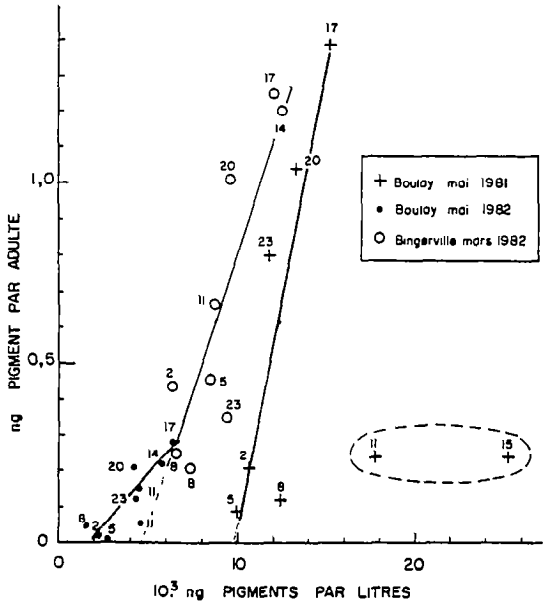


Fig. 3. Représentation des quantités de pigments dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* en fonction des concentrations de pigments dans le milieu pour les trois cycles de 24 h considérés. L'heure de prélèvement est indiquée au-dessus de chaque point. Les droites d'ajustement relatives à chaque cycle ont été tracées après élimination des 2 points entourés de tirets en mai 1981.

Centropages (0,595) et *Eucalanus* (2,89), dans l'upwelling des côtes péruviennes.

Un examen de la Figure 3 suggère que la relation globale ci-dessus recouvrirait 3 relations partielles de la même forme (une par série d'observation), associées aux variations de la concentration moyenne de pigments dans le milieu. Ainsi que le montrent la figure et les équations de régression (Tableau. 5), l'augmentation de concentration se traduirait par une augmentation du coefficient de régression avec décalage vers les fortes concentrations.

Quoiqu'il en soit, cet examen tend à montrer que l'analyse globale ci-dessus de la relation réplétion-concentration n'est pas nécessairement suffisante lorsque se superposent des variabilités de nature différente, notamment journalière et spatiale.

De prime abord deux hypothèses sont envisageables pour expliquer la variation journalière de réplétion. La première est qu'elle résulte d'une variation de l'activité d'alimentation (du taux de filtration). La seconde est que le taux de filtration demeure constant ou sans variation régulière, la variation de réplétion provenant alors des changements de la concentration des particules dans le milieu.

Le fait que l'amplitude des variations de réplétion soit beaucoup plus forte que l'amplitude des variations de concentration est, en première analyse, favorable à la première de ces hypothèses. Toutefois, nous tenterons de faire une analyse plus approfondie du problème en simulant les variations de réplétion en présence ou en l'absence d'un rythme journalier d'activité, dans un milieu à concentration de particules connu et périodiquement variable.

La simulation repose sur le principe selon lequel la quantité de particules contenues dans le tube digestif à un moment quelconque *t* (réplétion R(t)) dépend de la quantité observée antérieurement à un temps t-1 (R (t-1)), ainsi que des quantités de particules *ingérées* (qi) et *évacuées* (qe) entre t-1 et t. Ce principe peut être exprimé par la relation simple suivante:

$$(1)\ R_{(t)} = R_{(t-1)} + qi_{(t-1,\,t)} - qe_{(t-1,\,t)},\ \text{où}$$

a) qi est fonction du volume d'eau filtrée par animal par unité de temps (*taux de filtration f*) et de la *concentration c* de particules dans le milieu:

$$(2)\ qi_{(t-1,\,t)} = f_{(t-1)} \times c_{(t-1)};$$

b) qe est fonction de la *réplétion* notée au début de l'intervalle de temps considéré ($R_{(t)}$), et du *temps te d'évacuation* des aliments contenus dans le tube digestif:

$$(3)\ qe_{(t-1,\,t)} = \frac{R_{(t-1)}}{te}.$$

Les variables *f* et *c* sont supposées constantes entre t-1 et t, mais sont susceptibles de changer au cours du cycle journalier. On suppose également que toutes les particules contenues dans l'eau filtrée sont ingérées (efficacité de collecte = 100%). Par ailleurs, *te* est supposé constant (indépendant de *R*) pendant toute la durée du cycle. La notion de temps d'évacuation (ou de transit) et ses modalités d'évaluation sont explicitées par Dagg & Grill (1980). L'évacuation se fait par deux phénomènes non différenciés ici, l'assimilation et la défécation.

Tableau 6. Exemple de simulation des variations heure par heure du nombre de particules contenues dans le tube digestif (réplétion R), en fonction du taux de filtration (f), de la concentration de particules dans le milieu (c) et pour un temps d'évacuation (te) égal à 2 h, d'après les relations définies dans le texte (p. 89 et 90). Les maximums de c, qi, qe, et R sont encadrés. Les valeurs de R marquées d'un astérisque se rapportent au texte p. 93.

temps t heures	f ml:an:h.	c nbre part.:ml	qi nbre part.	qe nbre part.	R nbre part.	t	qi	qe	R
0		1000			0				
1		-	500	0	500	25	500	580.5	1081
2	0.5	-	-	250	750	26	-	540	1040*
3	↓	-	-	375	875	27	-	520	1020
4	——	-	-	437.5	938	28	-	510	1010
5	↑	-	1000	469	1469	29	1000	505	1505
6		-	-	734.5	1734	30	-	752.5	1753*
7	1.0	-	-	867	1867	31	-	876	1876
8		1100	-	934	1934	32	-	938	1938
9		1200	1100	967	2067	33	1100	969	2069
10		1300	1200	1033.5	2233	34	1200	1034.5	2235*
11	↓	1400	1300	1116.5	2417	35	1300	1117	2417
12	——	1500	1400	1208.5	2608	36	1400	1208.5	2609
13	↑	1600	2250	1304	3554	37	2250	1304	3554
14		1600	2400	1777	4177	38	2400	1777	4177*
15	1.5	1500	2400	2088.5	4489	39	2400	2088.5	4489
16		1400	2250	2244	4494	40	2250	2244	4494
17		1300	2100	2247	4347	41	2100	2247	4347
18		1200	1950	2173.5	4124	42	1950	2173.5	4124*
19	↓	1100	1800	2062	3862	43	1800	2062	3862
20	——	1000	1650	1931	3580	44	1650	1931	3581
21	↑	-	500	1790.5	2290	45	500	1790.5	2290
22	0.5	-	-	1145	1645	46	-	1145	1645*
23		-	-	822.5	1323	47	-	822.5	1323
24		-	-	661.5	1161	48	-	661.5	1161

Un exemple de simulation des variations de R selon ces principes est fourni dans le Tableau 6. Partant de valeurs f, c et te que l'on se donne, et d'une réplétion initiale nulle, qi, qe et R sont évalués heure par heure d'après les relations ci-dessus: $R_{(0)} = 0$; $R_{(1)} = R_{(0)} + qi_{(0,1)} - qe_{(0,1)} = 0 + 500 - 0 = 500$; $R_{(2)} = 500 + 500 - 250 = 750$; etc. . . . Dans les cas considérés le système se stabilise en moins de 48 h. A signaler que le calcul est ici détaillé pour faire apparaître qe, mais il peut se simplifier. En effet, en substituant l'expression de qe dans la relation (1), il vient:

$R_{(t)} = R_{(t-1)}((te-1)/te) + qi_{(t-1,t)}$. D'autres simplifications, conséquences, ou relations remarquables sont liées au système retenu, notamment la relation $R_{(t)} = qi_{(t-1,t)}$ pour $te = 1$.

Le système adopté est simple et ne prend pas en compte toutes les données expérimentales acquises sur les divers aspects de la nutrition: variation du taux de filtration ou d'ingestion en fonction de la concentration, de la taille ou de la qualité des particules, et avec le stade ou le poids de l'animal (Paffenhöfer, 1971; Frost, 1975; Nival & Nival, 1976; Reeve & Walter, 1977; Roman, 1977; Paffenhöfer & Knowles, 1978; Connors *et al.*, 1980); caractère intermittent de l'alimentation (Rosengerg, 1980). Une telle approche serait en effet hors de proportion avec le problème traité, compte tenu du petit nombre de données sur lequel il s'appuie.

Malgré tout un très grand nombre de cas pourraient être considérés dans le cadre de ce système simplifié: alimentation (ou filtration) et évacuation continues avec des taux constants ou périodiquement variables; alimentation et évacuation discontinues, simultanées ou décalées; coïncidence ou décalage des maximums de concentration et de filtration; etc. . . .

Quatre cas principaux, différant par le type d'alimentation, ont été examinés (Tableau 7). Les trois premiers correspondent à une alimentation con-

Tableau 7. Valeurs théoriques de la réplétion minimum, de la réplétion maximum, de leur rapport, et temps séparent les maximums de concentration et de réplétion, évalués pour différentes valeurs du taux de filtration (f), de la concentration de particules dans le milieu (c), et du temps d'évacuation (te), d'après les expressions mentionnées dans le texte (p. 89 et 90). Les réplétions sont exprimées en valeurs relatives par rapport à une réplétion de référence, notée 1 et encadrée.

Conditions Communes	Temps d'évacuation du contenu du tube digestif indépendant de R; taux de filtration journaliers identiques sauf cas n° 4: concentrations de particules identiques, variant dans la proportion de 1 à 1,6 (cf tabl. 6).											
Conditions Spécifiques	cas n° 1 Alimentation continue; f = cte = 1 ml an^{-1} h^{-1}) soit 24 ml an^{-1} j^{-1}			cas n° 2 Alimentation continue; f prend les valeurs 0,5 1, 1,5 (×3); f max coincide avec c max			cas n° 3 Alimentation continue; f prend les valeurs 0,3–0,9–1,8 (×6); f max coincide avec c max			cas n° 4 Arrêt prolongé d'alimentation: f = 0 de 22 à 6 h, f = 1 ml an^{-1} h^{-1} de 6 à 22 h		
temps d'évacuation (en heures)	t_e = 1	2	4	1	2	4	1	2	4	1	2	4
R minimum	1	2,00	4,04	0,50	1,01	2,55	0,30	0,61	1,96	ε ou 0	0,008	0,46
R maximum	1,60	3,10	5,75	2,40	4,49	7,96	2,88	5,34	9,25	1,6	3,10	5,56
R max / R min	1,60	1,55	1,42	4,80	4,45	3,13	9,60	8,70	4,72	∞	387	12,06
Décalage entre c max et R max (en heures)	1	2	3	1	2	4	1	2	4	1	2	3

tinue, avec taux de filtration constant (n° 1) ou variable (n° 2 et 3). Le quatrième comporte un arrêt prolongé (8 h) de l'alimentation. Pour chaque type d'alimentation 3 valeurs du temps d'évacuation ont été considérées.

Dans tous les cas la concentration *c* de particules dans le milieu est supposée identique, variant par paliers selon les valeurs et modalités du Tableau 6. L'amplitude de variation (1 à 1,6) correspond approximativement à ce qui est observé dans le milieu naturel. Les temps d'évacuation retenus sont du même ordre de grandeur que les valeurs estimées par Mackas & Bohrer (1976) et Dagg & Grill (1980). Les valeurs absolues des concentrations et des taux de filtration ont été choisies arbitrairement pour faciliter les calculs. Lorsqu'il varie, f change à 4, 12 et 20 h, prenant les valeurs mentionnés dans le Tableau 7.

Pour chaque situation R a été calculé heure par heure selon le processus illustré dans le Tableau 6, qui correspond au cas n° pour $te = 2$ h dans le Tableau 7.

Les résultats essentiels de la simulation sont résumés dans le Tableau 7, où les réplétions minimum et maximum obtenues dans chaque cas ont été exprimées en valeur relative, par rapport à la réplétion minimum du cas n° 1 pour $te = 1$ h (notée 1 et encadrée).

Il apparaît que, dans chaque cas, l'allongement du temps d'évacuation se traduit par une augmentation des réplétions maximum et minimum et du décalage entre R max et c max. L'augmentation de R min est plus sensible que celle R max.

Lorsque le taux de filtration horaire est constant (cas n° 1), l'amplitude des variations de réplétion (R max/R min) est toujours égale ou voisine de l'amplitude de la variation de la concentration (c max/c min = 1,6).

Les seuls rapports théoriques R max/R min comparables aux valeurs observées et compatibles avec des *te* réalistes, sont obtenus lorsqu'il y a variation journalière de f (cas n° 2 et 3). Lorsqu'il y a arrêt prolongé de l'alimentation (cas n° 4) le rapport peut atteindre des valeurs très élevées, et le seul qui soit voisin des valeurs observées est obtenu pour un temps d'évacuation de 4 h, assez peu probable.

Cette analyse sommaire permet de conclure provisoirement qu'il existe une variation journalière de l'activité d'alimentation chez les adultes d'*Acartia*. Il conviendrait de la compléter par des mesures des variations journalières des taux d'ingestion ou de filtration par les méthodes classiques (comptage de

cellules ou dosage des pigments avant et après incubation). Toutefois, dans un premier temps, la conclusion ci-dessus pourrait être testée grâce à la réalisation de nouveaux cycles de mesures de R et de c, complétés par des évaluations de te. Un examen comparé des valeurs de te et des éventuels décalages entre $R\ max$ et $c\ max$, devrait en effet permettre de procéder à l'élimination de certains des cas considérés dans le Tableau 7.

Un certain nombre d'auteurs ont signalé l'existence d'un rythme circadien d'alimentation chez les crustacés planctoniques, notamment Petipa (in Mackas & Bohrer 1976), Singh (1972), Duval & Geen (1975), Mackas & Bohrer (1976), Peruyeva (1977), Dagg & Grill (1980), Boyd *et al.* (1980). Les rythmes observés diffèrent suivant les espèces, leur position dans la masse d'eau, etc . . ., mais ils peuvent être ramenés à deux modèles, l'un bimodal, et l'autre unimodal avec augmentation de l'activité la nuit. Le rythme observé chez *A. clausi* diffère en ce sens que le maximum de réplétion est ici observé l'après midi.

Il est peu probable que ce rythme soit directement lié à la photopériode. En effet, la réplétion maximum et la plus forte augmentation de R se situent en plein jour, respectivement vers 17 et 11–14 h (Fig. 2). Or, généralement, les changements d'activité ou de comportement attribuables à la photopériode (migrations, respiration, nutrition, . . .) se produisent au voisinage de l'aurore et/ou du crépuscule.

Le problème se pose donc de savoir si l'on a affaire à un rythme endogène ou lié à la variation de facteurs autres que la photopériode.

Le relatif parallélisme des variations de R et de c constaté ici, permet d'avancer l'hypothèse que l'activité d'alimentation serait stimulée par l'augmentation diurne de la concentration de particules dans le milieu. L'augmentation parallèle de f et de c aboutirait ainsi à minimiser l'effort d'acquisition de la ration journalière. Cette hypothèse présente deux points faibles. D'une part, elle implique qu'*Acartia* réagisse à des variations de concentration faibles puisque la variation journalière, évaluée pour l'ensemble de la masse d'eau, s'inscrit dans une fourchette de 1 à 2. D'autre part, elle est en contradiction avec un certain nombre de travaux (voir notamment Frost, 1972), qui montrent que le taux de filtration, donc l'activité, diminue lorsque la concentration de nourriture augmente au-delà d'un certain seuil, très probablement dépassé en lagune Ebrié. Des travaux plus récents (Frost, 1975; Reeve & Walter, 1977; Muck & Lampert, 1980) suggèrent que la relation entre le taux de filtration et la concentration est en réalité plus complexe. Elle peut être schématisée en y distinguant deux phases, la première où f augmente avec c et la seconde où f, ayant atteint sa valeur optimale, se stabilise puis diminue lorsque la concentration continue d'augmenter. Ce schéma est, dans une certaine mesure, compatible avec l'étude de Starkweather (1978) sur l'activité mandibulaire diurne chez *Daphnia pulex*. Dans ces diverses observations, la phase d'augmentation de f cesse à des concentrations beaucoup plus faibles que les concentrations notées dans le présent travail (1200 à 3000 μg C.l^{-1} pour les particules inférieures à 60 μm), bien que celles-ci surestiment la quantité de nourriture utilisable par *A. clausi* (essentiellement les particules comprises entre 7 et 17 μm selon Nival & Nival, 1976). Les valeurs les plus proches de ces concentrations sont en effet celles de Reeve & Walter, qui constatent une augmentation de f jusqu'à 350 μg.l^{-1} de *C* algal (*Phaeodactylum* et *Dunaliella*) chez *Acartia clausi*.

Ainsi, à moins d'admettre que la relation (f;c) ci-dessus soit transposable à la lagune Ebrié par suite d'une adaptation à des concentrations plus élevées, il n'est guère possible d'étayer par des données expérimentales, notre hypothèse d'une stimulation de l'activité alimentaire par augmentation de la nourriture disponible. Nous en concluerons provisoirement que le rythme d'activité est endogène, sans entrevoir, en dehors du facteur nourriture, qu'elle pourrait être l'origine première d'un tel phénomène.

Deux raisons permettent de penser que la variation journalière de réplétion observée à trois reprises dans deux stations, est un phénomène fréquent et répandu en lagune.

La première est que l'augmentation diurne de la concentration en particules associée à l'augmentation de R, est elle-même, sinon systématique, du moins très fréquente. C'est ce que montre le Tableau 8, où l'on observe que les quantités de pigments, de MO et de C particulaire mesurées à différentes époques dans 5 stations (Fig. 1), sont la plupart du temps plus élevées à 14 h qu' à 5 h. L'augmentation diurne des concentrations résulterait de deux mécanismes, l'un biologique (augmentation de la teneur en chlorophylle et/ou multipli-

Tableau 8. Comparaison des concentrations (c) en pigments, en matière organique (MO), et en carbone, observées à 5 et 14 h (c_5 et c_{14}) à diverses reprises dans 5 stations de la lagune Ebrié (voir texte). c_5 est considéré comme différent de c_{14} lorsque l'écart est supérieur à 10% de la valeur moyenne.

Nombre de fois que		Pas de houle	Houle diurne quasi quotidienne				Total
		Boulay	Biétri	Bingerville	Mopoyem	Tiégba	
Pigments	$c_{14} > c_5$	5	7	4	1	5	22
	$c_{14} \sim c_5$	2	0	3	5	1	11
	$c_{14} < c_5$	3	1	1	0	1	6
M.O.	$c_{14} > c_5$	5	6	2	2	6	21
	$c_{14} \sim c_5$	2	1	5	4	1	13
	$c_{14} < c_5$	2	1	1	0	0	4
Carbone	$c_{14} > c_5$	5	7	3	3	7	25
	$c_{14} \sim c_5$	2	1	3	1	0	7
	$c_{14} > c_5$	2	0	1	1	0	4

cation des cellules algales sous l'influence de la lumière), et l'autre physique (remise en suspension de la couche superficielle des sédiments sous l'action des vents). Les vents dominants sont de SSW et leur force est généralement maximum en milieu de journée. Signalons que des augmentations diurnes de concentration en chlorophylle on déjà été observées par quelques auteurs en milieu océanique (Sournia, 1974; Le Bouteiller & Herbland, 1982), et que ce phénomène a été identifié par d'autres en lagune Ebrié (Guiral, Dufour, commun. pers.).

La seconde raison tient à la mise en évidence, dans les 5 stations précédentes, d'une variation journalière du taux de ponte chez *A. clausi* (Saint-Jean & Pagano 1983) (Fig. 4). La variation est unimodale, et le mode de ponte suit de 12 h environ le mode de réplétion, de sorte le rythme de réplétion est probablement la cause du rythme de ponte. Le second pouvant être considéré comme un phénomène général en lagune Ebrié, il est logique d'admettre qu'il en est de même pour le premier.

Ainsi, trois rythmes circadiens ont été observés jusqu'ici en lagune Ebrié (Fig. 4). D'après des données sur le développement juvénile d'*Acartia* en cours d'analyse, il s'y ajouterait un rythme d'exuviation caractérisé par des maximum de fréquence la nuit. Ces rythmes seraient interdépendants, le point de départ étant en partie (voir p. 92) une variation d'activité du phytoplancton, elle-même liée à la photopériode. A notre connaissance aucun exemple similaire n'a été signalé jusqu'ici en milieu naturel.

Partant des valeurs de *R* successivement obser-

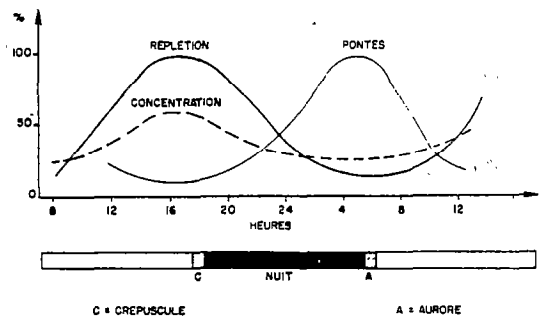


Fig. 4. Allure des variations de la concentration de particules dans le milieu ainsi que de la réplétion et du taux de ponte d'*Acartia clausi* au cours d'un cycle de 24 h (voir texte).

vées au cours d'un cycle de 24 h, il est possible d'évaluer la ration jounalière, à condition de connaître le temps d'évacuation du contenu intestinal, et en supposant que chaque valeur de *R* représente la quantité de particules ingérées pendant ce temps. Il est ainsi possible de calculer les quantités ingérées pendant les intervalles de temps délimités par les valeurs successives de R. Leur somme correspond à l'ingestion journalière ou ration.

Si par example on prend les réplétions notées par intervalle de 4 heures à 26, 30, 34, 38, 42 et 46 h dans le Tableau 6, et un temps d'évacuation de 2 h, la ration journalière I sera:

$$I = \sum_{26}^{46} \frac{R}{te} \times 4 = 29946 \text{ particules}$$

La valeur exacte, calculée en additionnant les quantités qi de particules ingérées heure par heure

entre 25 et 48 h, aurait été de 29800 particules, chiffre très voisin du précédent.

Dagg & Grill (1980) on appliqué cette méthode au calcul de la ration chez *Centropages typicus*.

Nous l'appliquerons ici, à titre indicatif, dans les 3 cycles de réplétion, en prenant le temps d'évacuation de 1,5 h adopté par ces deux auteurs. Les valeurs trouvées sont de 1,76, 2,09 et 6.53 μg Mo.ad^{-1} · jour^{-1}, respectivement en mai 81, mai et mars 82. Exprimées en pour cent du poids du corps, ces rations sont de 36, 35 et 86%, chiffres supérieurs aux valeurs calculées pour *Centropages typicus*. Elles s'inscrivent cependant dans la gamme des rations évaluées chez les Calanides par d'autres méthodes, cette gamme étant suffisamment large pour qu'il en soit ainsi: elle va de 3%, par exemple chez *Pseudocalanus minutus* à 4 ° C pour une concentration de nourriture de 43 μg C.l^{-1} (Poulet, 1973) à 1 000%, maximum observé par Gaudy (1974) chez *Temora stylifera* à des concentrations extrêmement élevées.

Le principal intérêt de ces premières observations sur la nutrition d'*A. clausi* en lagune Ebrié, nous paraît résider davantage dans la découverte proprement dite d'un rythme circadien de réplétion, que dans les discussions et développements précédents auxquels ce phénomène a donné lieu. Ces premiers résultats demandent à être précisés et complétés essentiellement dans deux directions: l'évaluation de la ration journalière par la méthode ci-dessus et l'extension de l'étude aux stades copépodites. Dans cette perspectives, il est indispensable d'affiner et de compléter le protocole expérimental mis en oeuvre. Essentiellement trois problèmes se trouvent posés.

Le premier est d'obtenir des coefficients de conversion des pigments en MO ou en C particulaire plus représentatifs de la nourriture ingérée. On se rapprochera autant que possible de la gamme de taille des particules qui font l'objet de la plus forte pression de prédation: pour les adultes, 7 à 17 μm (voir p. 92).

Le second est relatif au temps d'évacuation: estimation de *te* et recherche d'éventuelles variations en fonction de la réplétion, du taux d'ingestion, ou d'autres facteurs. Rappelons que *te* intervient au niveau du calcul de la relation et de l'interprétation des variations de R (cf. Tableau 7 et p. 91). Ce problème pourrait être traité de deux façons complémentaires, directement, par des évaluations de *te* à différents moments du cycle, et indirectement par des évaluations parallèles de la production de pelotes fécales (par comptage ou dosage des pigments).

Le troisième problème concerne la représentativité, les uns par rapport aux autres, des échantillons de particules et de contenus intestinaux. Il s'agira, lors de chaque échantillonnage, et en supposant que les animaux se nourrissent sur le lieu de pèche, de faire coïncider autant que possible le lieu de prélèvement des particules avec la localisation des Copépodes. Aucune solution satisfaisante ne nous semble pouvoir être trouvée à ce problème en lagune Ebrié, et plus généralement dans les plans d'eau peu profonds à forte hétérogénéité spatio-temporelle. La solution adoptée dans ce travail consistant à prélever le zooplancton en pleine eau et les particules sur la quasi totalité de la couche d'eau, semble être à priori la meilleure. Elle suppose neanmoins qu'il n'y ait pas de fort gradient vertical au niveau des quantités et des teneurs en pigments, ni de migration verticale systématique et massive d'*A. clausi*. Les données recueillies jusqu'à présent sur ces deux points ((Repelin, sous presse; Pages *et al.*, 1979) sont très partielles.

En conclusion, les nombreux avantages d'une approche des problèmes de nutrition des organismes filtreurs basée sur des mesures de fluorescence, nous paraissent amplement justifier qu'on poursuive les travaux dans cette voie. Ces avantages potentiels ont été soulignés par les auteurs qui en sont à l'origine. A notre sens, ils résident surtout dans la mise au point d'une méthode d'évaluation de la ration journalière simple, applicable *in situ* et capable de donner des résultats plus nombreux et représentatifs que ne le permettent les méthodes classiques utilisées jusqu'ici. Il deviendrait ainsi possible de mesurer de façon 'routinière' une donnée de première importance dans les études de transferts de matière au sein des écosystèmes.

Bibliographie

Boyd, C. M., S. L. Smith & T. J. Cowles, 1980. Grazing patterns of copepods in the upwelling system of Peru. Limnol. Oceanogr. 25: 583-596.

Connors, H. B., D. C. Biggs & D. V. Ninivaggi, 1980. Particle size dependent maximum grazing rates for *Temora longicornis* fed natural particle assemblages. Mar. Biol. 56: 65-70.

Dagg, M. J. & D. W. Grill, 1980. Natural feeding rates of *Centropages typicus* females in the New-York Bight. Limnol. Oceanogr. 25: 597-609.

Duval, W. S. & G. H. Gen, 1975. Diel rhythms in the feeding and respiration of zooplankton. Verh. Int. Ver. Limnol. 19: 518-523.

Frost, B. W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr. 17: 805-815.

Frost, B. W., 1975. A threshold feeding behavior in *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr. 20: 263-266.

Gaudy, R., 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Mar. Biol. 25: 125-141.

Holm-Hansen, O., C. Lorenzen, R. Holmes & J. Strickland, 1965. Fluorimetric determination of chlorophyll. J. Cons. perm. int. Explor. mer 30: 3-15.

Le Bouteiller, A. & A. Herbland, 1982. Diel variation of chlorophyll *a* as evidenced from a 13 day-long station in the equatorial Atlantic Ocean. Oceanol. Acta 5: 433-441.

Mackas, D. & R. Bohrer, 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. J. exp. mar. Biol. Ecol. 25: 77-85.

Muck, P. & W. Lampert, 1980. Feeding of freshwater filterfeeders at very low concentrations: Poor evidence for 'threshold feeding' and 'optimal foraging' in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis*. J. Plankton Res. 2: 367-379.

Nival, P. & S. Nival, 1976. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): effects on grazing. Limnol. Oceanogr. 21: 24-38.

Paffenhöfer, G. A., 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepods and adults of the marine planktonic copepod, *Calanus helgolandicus*. Mar. Biol. 11: 286-298.

Paffenhöfer, G. A. & S. C. Knowles, 1978. Feeding of the marine planktonic copepods on mixed phytoplankton. Mar. Biol. 48: 143-152.

Pagano, M. & L. Saint-Jean, 1983. Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. trop. 16: 151-163.

Pages, J., L. Lemasson & P. Dufour, 1979. Eléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de côte d'Ivoire. Cycle annuel. Arch. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan 5: 1-60.

Peruyeva, Y. G., 1977. Diurnal feeding rhythm of IV copepodite stage of *Calanus glacialis* Jaschnov. *Oceanology* 17: 719-721.

Poulet, S. A., 1973. Grazing of *Pseudocalanus minutus* on naturally occuring particulate matter. Limnol. Oceanogr. 18: 564-573.

Reeve, M. R. & M. A. Walter, 1977. Observations on the existence of lower threshold and upper critical food concentrations of the copepod *Acartia tonsa* Dana. J. exp. mar. Biol. Ecol. 29: 211-221.

Repelin, R., Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nycthéméraux en lagune Ebrié. Arch. scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan. (sous-presse).

Roman, M. R., 1977. Feeding of the copepod *Acartia tonsa* on the diatom *Nitzschia closterium* and brown algae (*Fucus vesiculosus*) detritus. Mar. Biol. 42: 149-155.

Rosenberg, G. G., 1980. Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod *Acartia clausi*. Limnol. Oceanogr. 25: 738-742.

Saint-Jean, L. & M. Pagano, Rythme journalier de ponte chez *Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Revue Hydrobiol. trop. 16: 145-150.

Shuman, F. R. & C. J. Lorenzen, 1975. Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. Limnol. Oceanogr. 20: 580-586.

Singh, P. J., 1972. Studies on the food and feeding of the freshwater Calanoid *Rhinodiaptomus inducus* Kiefer. II. Diurnal variations in the feeding propensities. Hydrobiologia 39: 209-215.

Sournia, A., 1974. Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. Adv. Mar. Biol. 12: 325-389.

Starkweather, P. L., 1978. Diel variation in feeding behavior of *Daphnia pulex*. Influence of food density and nutritional history on mandibular activity. Limnol. Oceanogr. 23: 307-317.

Received 28 February; in revised form 23 July 1984; accepted 10 September 1984.

L'existence d'un rythme journalier d'alimentation chez *A. clausi* en lagune Ebrié mise en évidence dans l'article ci-dessus, est confirmée par quelques observations éparses. Les premières portent sur les variations des concentrations de chlorophylle, de bactériochlorophylle et de bactéries observées dans les broyats d'adultes d'*A. clausi* à Bietri en septembre et novembre 1981 (note du paragraphe 4.2). Ces quantités sont plus fortes à 16 heures qu'à 11 heures, conformément aux variations de la réplétion précédentes. Les secondes portent sur les variations de l'ingestion mesurées à partir d'incubations à Boulay et Bingerville en 1981 (tabl.4.IV). Dans la série de Boulay (fig. 4.3), on constate en effet que les taux d'ingestion et de filtration sont supérieurs entre 12 et 16 heures, période où la réplétion augmente et atteint son maximum. A Bingerville les valeurs les plus élevées sont obtenues pour les expériences du 14/04, qui se sont déroulées à la mi-journée (voir tableau).

4.5. ESTIMATION DE LA RATION JOURNALIERE EN MILIEU NATUREL CHEZ A. CLAUSI

Dans l'article précédent la ration a été estimée sur la base d'un temps d'évacuation du tractus digestif (*te*) égal à 1,5 heures proposé par Dagg et Grill (1980) pour *Centropages typicus*. Un examen de nouvelles données de la littérature (Arashkevich 1977, Hargis 1977, Dagg 1983, Kiorboe *et al.* 1985 ...), suggère que ce temps est probablement plus court, inférieur à une heure chez les copépodes comparables à *A. clausi*. Cela est indirectement confirmé par l'établissement des bilans métaboliques dans les deux séries d'observations de Boulay pour lesquelles existent aussi des évaluations de respiration, d'excrétion et de production. On constate en effet que seuls des temps d'évacuation inférieurs à une heure permettent d'équilibrer ces bilans (tabl.4.V). Parmi les valeurs utilisées, on retiendra le temps d'évacuation de 0,75 heure adopté par Kiorboe *et al (ibid.)* pour *Acartia tonsa* et *Acartia longicornis*. Ce temps donne des rations journalières 70,8, 66,6 et 182,9% du poids corporel, auxquelles correspondent des rendements d'assimilation théoriques de 78, 92 et 38%.

Une évaluation de la ration journalière a été réalisée dans la série du 28/05 à Boulay , à partir de trois séries d'incubation réparties sur 24 heures (tabl 4.IV, fig. 4.3). Cette ration est de l'ordre de 6% du poids corporel par jour, donc très inférieure aux valeurs obtenues par mesure de la fluorescence intestinale, notamment dans la même série (70,8%). Il s'agit d'une ration irréaliste, très inférieure à la somme des dépenses métaboliques et de la production évaluées dans la même série.

Tableau 4.IV. Taux de respiration (R) et de production journaliers (P/B) observés chez les adultes d'A. clausi, taux d'ingestion (I) calculés pour différentes valeurs du temps d'évacuation du contenu intestinal et rendements d'assimilation (RA=(R+P)/I), établis pour trois séries d'observations. Wi= poids individuel (µg); PO= poids organique.

Série	te (h)	I (µgPO/ind)	I (µgPO/µgPO)	R (µgPO/µgPO)	P/B (µgPO/µgPO)	RA (%)
Boulay mai 1981						
	0.50	5.289	1.062	0.544	0.008	52.0
Wi = 4.98	0.75	3.526	0.708	,,	,,	78.0
	1.00	2.644	0.531	,,	,,	104.0
	1.25	2.115	0.425	,,	,,	129.9
	1.50	1.763	0.354	,,	,,	155.9
Boulay mai						
	0.50	6.261	0.999	0.605	0.007	61.3
Wi = 6.27	0.75	4.174	0.666	,,	,,	91.9
	1.00	3.130	0.499	,,	,,	122.6
	1.25	2.504	0.399	,,	,,	153.4
	1.50	2.087	0.333	,,	,,	183.8
Bingerville						
mars 1982	0.50	19.586	2.743	0.585	0.115	25.5
	0.75	13.057	1.829	,,	,,	38.3
Wi = 7.14	1.00	9.793	1.372	,,	,,	51.0
	1.25	7.834	1.097	,,	,,	63.8
	1.50	6.529	0.914	,,	,,	76.6

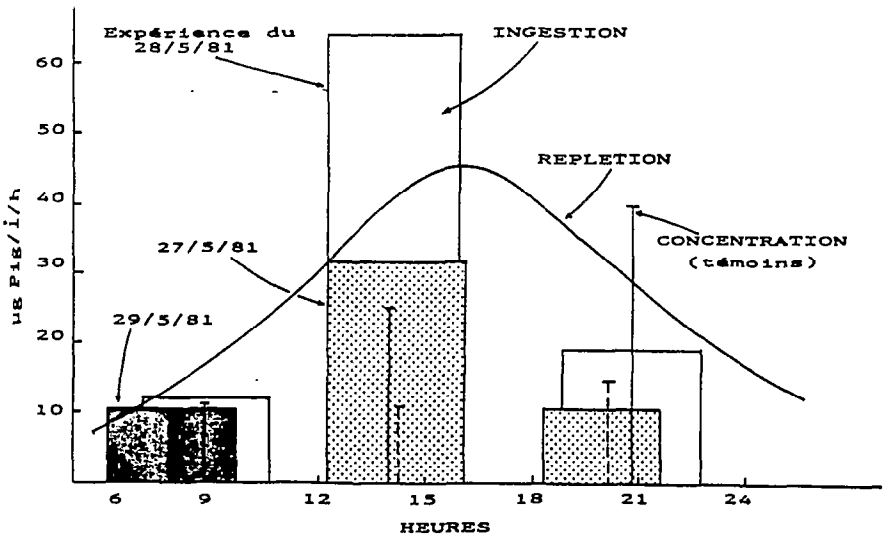


Figure 4.3. Variations journalières des taux horaires d'ingestion déterminés par incubation *in situ* chez *Acartia* (histogrammes), de la concentration en pigments chlorophylliens dans les flacons témoins (lignes verticales), et allure des variations de la réplétion *in situ* déterminée à partir des mesures de la fluorescence intestinale (ligne continue, sans echelle).

Tableau 4.V. Taux horaires d'ingestion (I) et de filtration (F) des stades terminaux d'A. clausi en incubations in situ. ti, Di= temps d'incubation et densité d'animaux; Ct=concentration de nourriture dans les flacons témoins.

		Conditions expérimentales						Taux /mg/h	
Station	date	Volume flacon (l)	Heure de début	ti (h)	Di mgPS/l	Ct (µgPIG/l)	Ct (µgMO/l)	I ngPIG	F ml
Boulay	27/05	0.25	12h10	3.95	40.70	11.83	3077	30.90	3.39
					28.40			42.23	4.7
					62.80			21.02	2.34
	,,	0.25	18h20	3.27	71.80	14.29	2658	9.62	0.73
					43.40			12.53	0.94
					79.40			9.62	0.74
	28/05	0.25	7h00	3.60	68.50	10.35	875	9.77	1.07
					58.70			12.54	1.4
					52.20			12.83	1.41
	,,	0.25	12h15	3.65	72.10	25.26	1770	ND	ND
					42.00			78.47	4.22
					67.80			49.60	2.69
	,,	0.25	18h45	4.00	50.90	40.09	2462	25.65	0.69
					59.80			11.76	0.3
					59.80			21.80	0.58
	29/05	0.25	6h00	3.73	56.00	8.98	2620	9.62	0.59
					69.60			12.53	0.6
					78.80			9.62	0.22
Binger-ville	8/04	1.00	9h30	4.90	13.35	2.21	1050	8.86	4.66
					18.41			6.90	3.69
					19.85			5.96	3.15
					17.12	2.20	3640	6.04	3.11
					19.77			4.82	2.48
					15.28			6.77	3.52
	,,	0.25	,,	,,	30.36	2.32	1670	4.61	2.38
					33.84			4.26	2.21
					25.60			4.60	2.3
					27.12	2.16	4790	2.63	1.35
					37.52			2.98	1.62
					29.72			3.51	1.89
	14/04	0.25	12h30	4.00	57.60	7.56	1250	16.13	2.93
					43.08			20.64	3.68
					33.40			23.18	3.93
	,,	0.25	12h50	2.53	33.08	7.43	610	37.64	6.53
					38.88			34.56	6.16
					43.84			29.84	5.27

4.6. DISCUSSION, CONCLUSIONS

Estimation de la ration *in situ*, choix d'une méthode

Les estimations de la ration journalière à partir de mesures de la fluorescence intestinale (67 à 183 %) sont très inférieures aux rations obtenues par incubation en laboratoire à partir de cultures d'algues (jusqu'à 766%; tabl.4.II). Comparées aux données de la littérature, ces estimations sont supérieures à la plupart des valeurs observées chez les espèces marines pour des conditions trophiques moyennes ou défavorables (0,01 à 85% d'après les références rassemblées par Conover 1978), mais voisines des valeurs que mentionnent Gerber et Gerber (1979) pour des copépodes d'une lagune tropicale, et de celles notées chez *A. tonsa* en termes de carbone par Kiorboe *et al.* (1985) (voir tabl.7.II dans le chapitre 7). Des rations très supérieures, plus comparables à nos propres valeurs de laboratoire, ont aussi été observées chez les calanides pour des conditions trophiques favorables : 400 à 1000% du poids sec chez *Temora stylifera* avec des cultures d'algues (Gaudy ,1974); 239% chez *Eurytemora herdmani* avec des cultures de ciliés (Barthel, 1983), ou 239% avec de la nourriture naturelle (Poulet 1978); jusqu'à 660% chez *A. clausi* avec *Skeletonema costatum* (Deason, 1980); etc....

Le fait que les rations observées dans les incubations réalisées en laboratoire soient beaucoup plus élevées que celles obtenues in situ, pourrait signifier qu'il y a une "sous-expression" des potentialités d'ingestion de l'espèce en milieu naturel, due à la présence de particules détritiques organiques et minérales dans la nourriture. Certains des résultats de la littérature mentionnés ci- dessus corroborent cette supposition, mais il convient de noter que des résultats inverses (ration plus élevée sur nourriture naturelle -- Poulet, *ibid.*) la contredisent.

Quoiqu'il en soit, les rations obtenues par mesure de la fluorescence intestinale semblent acceptables. D'une part, elles se situent dans la gamme, il est vrai assez large, des données de la littérature. D'autre part, elles sont compatibles, comme on le verra dans le chapitre 7, avec les taux d'assimilation déduits des termes du bilan évalués dans le présent travail, *i.e.* la production et les pertes métaboliques. Elles permettent d'aboutir (tabl.4.V) à des rendements d'assimilation de 78, 92 et 38%, qui se situent également dans la gamme des valeurs habituellement mentionnées pour les copépodes : de 26 à 99% d'après les travaux cités par Omori et Ikeda (1984) et par Conover (1978). La moyenne de ces trois rendements (69,4%) sera retenue pour l'établissement des bilans métaboliques (chap. 7).

En revanche, il semble que les incubations *in situ* conduisent à une nette sous-estimation de la ration. Ce résultat est surprenant dans la mesure où ces

incubations permettent de retrouver les variations journalières du rythme d'alimentation mises en évidences grâce aux mesures de fluorescence. Par ailleurs, cette technique est courante et fournit généralement des résultats considérés comme réalistes et comparables à d'autres méthodes, dont celle de la fluorescence (Kiorboe *et al*, 1985).

Divers facteurs expliqueraient ces très faibles rations. Le premier est l'absence d'un dispositif d'agitation permanente permettant d'éviter la sédimentation des particules. Il y aurait eu, en moyenne, une certaine concentration des particules vers le fond des flacons, entraînant, à la condition que les animaux se soient alimentés en pleine eau sans modifier leur taux de filtration, une sous-ingestion de particules. Ce facteur a amené certains auteurs à proposer des corrections tenant compte de la sédimentation algale (par exemple Coughlan, 1969) (*in* Bougis, 1974). Toutefois, dans le cas présent, son influence est sans doute mineure car une certaine agitation a été assurée et les particules sont de petite taille (cf chap.1).

Le second facteur est la forte densité d'animaux dans les flacons (Di). L'influence négative de ce facteur apparaît dans la série du 8/04 à Bingerville (tabl.4.IV), où les valeurs de I et F sont plus fortes dans les flacons de 1 l que dans ceux de 250 ml dont la densité d'incubation est à peu près deux fois supérieure (25,6 à 37,5 mg/l contre 13,4 à 19,9). Elle apparaît aussi lorsqu'on examine les résultats flacon par flacon. Les densités d'incubation du présent travail sont beaucoup plus fortes que celles habituellement mentionnées dans la littérature; elles sont notamment dix fois supérieures à celles qu'emploient Kiorboe *et al* (*ibid*).

Le troisième facteur, qui se combine au second, est lié au temps d'incubation (ti). L'influence également négative de ce facteur apparaît lorsqu'on compare les deux expériences du 14/04 à Bingerville où les densités d'incubation sont pratiquement identiques. On constate en effet que les valeurs de I et F de la première expérience, d'une durée de 4 h, sont nettement plus faibles que celles de la deuxième (2,5 h). Plusieurs auteurs ont observé des relations inverses entre les taux d'ingestion ou de filtration et la densité et/ou le temps d'incubation (Mullin, 1963, Moraitou-Apostolopoulou et Verriopoulos, 1978, Roman et Rublee, 1980 etc..). Une durée d'incubation voisine de 24 heures est le plus souvent utilisée de manière à intégrer d'éventuelles variations nycthémérales. Toutefois des durées nettement plus courtes sont également préconisées car la mise en incubation pourrait s'accompagner d'une réduction très sensible et rapide de l'activité alimentaire, réduction que Roman et Rublee (1980) estiment à 50% au cours des trois premières heures. Aucune des études réalisées jusqu'ici ne fournit les bases pour un choix rigoureux de durée et de densité d'incubation optimaux.

Il convient enfin de signaler divers biais liés à un effet de flacon, qui conduiraient à sous estimer les taux d'ingestion : croissance des algues supérieure dans les flacons avec animaux en raison de leur excrétion, changements de la composition du

matériel particulaire ... (Roman et Rublee, *ibid.*).

Des méthodes consistant à mesurer, sur de très courtes périodes, les variations d'un "traceur" du contenu digestif sur des animaux mis à incuber ont été proposées pour pallier ces inconvénients. Parmi les travaux où elles sont appliquées, on peut citer ceux de Roman et Rublee (1981) qui utilisent des traceurs radioactifs, et de Dagg (1983) qui utilise la fluorescence intestinale. L'emploi des trappes de Haney (1973) peut également se rattacher à ce type d'approche.

De façon générale les remarques précédentes, non exhaustives, mettent cependant en évidence les limites de la méthode classique d'incubation.

La méthode basée sur les mesures de la fluorescence intestinale, qui s'apparente aux méthodes employées sur les poissons, se présente ainsi comme une alternative intéressante. Ses avantages ont été exposés dans la note du paragraphe précédent. Un de ses inconvénients est de ne s'appliquer qu'aux organismes algivores. Les principaux problèmes d'ordre technique et théorique que pose cette méthode, ont trait à l'évaluation des vitesses d'incorporation et de transit des aliments. A cet égard, l'utilisation du temps d'évacuation du tractus digestif (*te*), ainsi que l'hypothèse d'une constance de ce temps au cours du cycle nycthéméral, sont probablement des simplifications abusives. Ces problèmes sont en cours d'étude. Par exemple, Dagg et Wyman (1983) ont montré que te variait avec la température chez *Neocalanus*. On peut également envisager de les aborder *in situ*, d'une manière peut être plus pragmatique consistant à multiplier les mesures de *te* dans le temps et au cours d'un cycle, puis à analyser ses variations en fonction des conditions environnementales, de la réplétion et du rythme d'activité. De façon plus générale, cette méthode mérite d'être testée par comparaison soit avec d'autres méthodes (Kiorboe *et al.* (1985), soit avec des évaluations indirectes reposant sur des estimations concomitantes de la production, et des pertes métaboliques, voire de l'assimilation.

Valeur nutritive des bactéries, des algues et du seston

Plusieurs hypothèses peuvent être proposées pour expliquer les faibles productions d'oeufs chez les individus nourris de bactéries. La première est qu'il y a une dégradation de l'état des femelles en cours d'incubation due à un effet néfaste du soufre contenu dans les cellules ingérées. Cependant, cet effet intervient peut être aussi en milieu naturel. La seconde est qu'il y a une dégradation des conditions d'élevage d'autant plus sensible que les expériences sont de longue durée (24-48h). On peut en effet penser qu'un relargage de soufre se produit dans le milieu d'élevage lors de

l'introduction des bactéries malgré le rinçage et la centrifugation, et bien que, selon Vargo et Sastry (1975), *A. clausi* supporte des concentration de sulfures et des déficits d'oxygène élevés. Enfin, le transfert assez brutal des bactéries phototrophes anaérobies dans un milieu oxygéné entraînerait, outre la mort plus ou moins rapide de ces organismes, une modification défavorable de leur composition biochimique ou un dégagement de substances toxiques. La troisième hypothèse est que l'efficacité de sélection des bactéries aurait été faible. A l'appui de cette hypothèse, on peut mentionner le fait que les rations observées avec les bactéries sont effectivement inférieures à celles observées avec les algues. Par ailleurs, à en juger par les données de la littérature (cf chap.8), seule *Chromatium*, dont le diamètre moyen est de 2,9 µm, présenterait des dimensions lui permettant d'être sélectionnée avec une certaine efficience par *A. clausi*, alors que les deux algues se situent dans une gamme de taille correspondant à une efficience de sélection optimale.

Du fait de leur caractère ponctuel et incomplet, les présentes observations n'apportent pas de réponse en ce qui concerne la valeur nutritive des bactéries phototrophes. Elles montrent cependant, avec l'analyse des contenus intestinaux précédente (chap.4.2.), que l'ingestion de ces organismes est certaine, qu'elle se fasse sous forme de cellules isolées (plutôt pour *Chromatium*), d'agrégats ou par fixation sur des particules de dimensions suffisantes pour être ingérées.

Ces bactéries pourraient être également consommées indirectement, par le biais de protozoaires bactériophages. Toutefois, pour aussi surprenant que cela paraisse, les données actuelles sur la structure dimensionnelle du seston laissent plutôt supposer que les protozoaires sont peu abondants en lagune (cf chap.8). Ce mode d'ingestion des bactéries et de transfert de leur production serait donc a priori peu important. Des examens directs du seston sont cependant nécessaires pour conclure sur ce point. De même, d'autres observations plus élaborées devraient permettre d'approfondir le problème de la qualité nutritive des bactéries phototrophes. Il semble qu'il soit pour cela nécessaire de recréer artificiellement une chimiocline, à moins qu'un conditionnement particulier de ces bactéries ne permette d'en conserver la valeur nutritive sans altérer la qualité de l'eau d'élevage.

Un autre résultat notable est que les algues de culture donnent des productions d'oeufs supérieures à celles obtenues avec le seston. Les fécondités obtenues avec *Tetraselmis* pourraient résulter de rations plus élevées (481% du poids corporel, tabl.4.II) en relation avec une meilleure efficacité de collecte, permettant en particulier de minimiser les dépenses d'acquisition de la nourriture. Elle pourrait également signifier que la présence de détritus diminue la qualité nutritive de la nourriture naturelle. Le fait que des productions d'oeufs comparables aux productions

avec *Tetraselmis* aient été observées *in situ* (chap.6) affaiblit cette dernière hypothèse. A l'inverse, les faibles valeurs de fécondité généralement observées à Boulay en 1981-82, alors que les teneurs en détritus du seston sont élevées (chap.1.2), la confortent. Des études complémentaires sur la composition élémentaire, la structure en taille et la nature du seston, ainsi que sur la valeur nutritive des détritus, sont nécessaires pour résoudre cet important problème.

Rythme journalier d'alimentation et migrations verticales

La mise en évidence d'un rythme nycthéméral d'alimentation figure également parmi les résultats notables du présent travail. Ce rythme est en effet probablement à l'origine du rythme journalier de ponte observé chez la même espèce (voir chap.6), et il joue peut-être un rôle non négligeable dans le fonctionnement et le rendement de l'écosystème (voir chap.8). Dans l'étude réalisée à Bietri sur la répartition verticale du zooplancton, du phytoplancton et des bactéries, on a supposé que la répartition du zooplancton résultait de l'influence combinée des facteurs lumière et alimentation (Par. 4.2). Cette interprétation implique qu'il y ait, au niveau de la population, une certaine atténuation du rythme d'alimentation. Il est en particulier nécessaire que celle-ci se poursuive en fin de journée et au début de la nuit pour expliquer qu'une fraction de la population se maintienne près de la chimiocline à ce moment du cycle nycthéméral pour y consommer les bactéries phototrophes qui s'y concentrent. Cela signifie que des variations locales du rythme d'alimentation se produiraient en lagune. De même, des différences sont susceptibles de se produire entre stades de développement.

Il apparaît donc que le problème du rythme nycthéméral d'alimentation, ainsi que les caractéristiques et l'origine des migrations verticales du zooplancton en baie de Bietri, demanderaient à être approfondis.

CHAPITRE 5. RESPIRATION ET EXCRETION DU MESOZOOPLANCTON

Les résultats de cette étude figurent dans une note "en préparation" dont le plan est le suivant.

Introduction

1. Milieu et stations
2. Méthodes
3. Résultats
   - Variabilité liée aux conditions expérimentales: effet de la concentration des animaux dans les flacons
   - Variations nycthémérales
   - Variations spatio-temporelles et influence des facteurs environnementaux
4. Discussion

Respiration et excrétion du mesozooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire)

par

Lucien SAINT-JEAN et Marc PAGANO

RESUME

Les taux de respiration et d'excrétion d'azote et de phosphore ont été évalués dans cinq stations représentatives des conditions écologiques très diversifiées rencontrées en lagune. La plupart des mesures portent sur les stades terminaux d'Acartia clausi (l'espèce dominante), et quelques unes sur des peuplements dominés par des formes "marines" et "d'eau douce". L'influence de la densité d'incubation sur les mesures est discutée. Des variations nycthémérales significatives du taux de respiration sont observées. Les taux de respiration des peuplements dominés par Acartia sont en moyenne plus élevés: 28,4 µgO2/mgPS/h., contre 21,8 et 18,5 pour les peuplements marins et d'eau douce. Les rapports O/N observés témoignent d'un catabolisme à dominante glucido-lipidique dans le premier cas (O/N = 24) et protéolytique dans le second (O/N = 10). Les taux d'excrétion d'N et de P vont respectivement de 1,18 à 1,92 et de 0,34 à 0,54 µg/mg/h. Aucune variation saisonnière n'apparaît, mais les valeurs les plus élevées sont notées en saison sèche (et chaude) et les plus faibles en saison humide (et froide). Parmi les facteurs environnementaux dont l'influence est analysée, seule est significative l'action de la température sur le taux de respiration (R = 4,85 exp (0,059T)). Ces résultats sont discutés dans le cadre des informations déjà recueillies sur la taille, la biomasse et la production. Il en ressort en particulier qu'Acartia est bien adaptée à la diversité des conditions écologiques lagunaires et que la petite taille des populations qui occupent les régions dessalées n'est apparemment pas liée à un catabolisme accru que la dessalure aurait pu engendrer.

INTRODUCTION

Les dépenses métaboliques des organismes planctoniques varient en fonction de nombreux facteurs de nature endogène et exogène (Marshall, 1973;

Conover, 1978; Le Borgne, 1986). Sur le plan écologique, leur évaluation répond à deux objectifs particuliers. Le premier est d'apprécier les réactions et les capacités d'adaptation des organismes à des transformations de leur environnement. Le second est d'estimer la part de l'énergie assimilée qu'ils dégradent sous forme de carbone, d'azote ou de phosphore. A l'échelle d'une population, ces estimations sont en effet indispensables pour comprendre le rôle du zooplancton dans les cycles de transformation de la matière et plus généralement dans le fonctionnement des écosystèmes.

Les études dans ce domaine sont nombreuses en milieu tempéré marin (Conover, 1956; Butler et al., 1970; Gaudy, 1973; Fernandez, 1978;..) ou dulçaquicole (Gophen, 1981; Blazka et al., 1982;..), mais plus rares en milieu tropical et intertropical (Ganf et Blazka, 1974; Gerber et Gerber, 1979; Le Borgne, 1982 a et b).

Le présent travail vient à la suite d'observations réalisées par Le Borgne et Dufour (1979), et a pour but, dans le cadre des objectifs généraux précédemment énoncés: a) d'analyser les variations des taux de respiration et d'excrétion en relation avec les conditions expérimentales et les principaux facteurs du milieu; b) de préciser l'importance du zooplancton dans le recyclage de la matière dissoute.

1. MILIEU ET STATIONS

La lagune Ebrié est un vaste plan d'eau peu profond (560 km^2 et 4,8 m de profondeur moyenne), qui s'étend d'Est en Ouest sur 130 km le long du littoral ivoirien (fig.1). Elle communique avec la mer par le canal de Vridi situé dans la zone portuaire d'Abidjan. Elle est principalement alimentée en eau douce par le Comoé, fleuve à régime soudanien qui débouche à son extrémité est, et secondairement par des rivières côtières (Mé, Agnéby, etc...) coulant sous couvert forestier. Cette configuration en fait un milieu très hétérogène caractérisé par d'importantes variations spatio-temporelles des conditions écologiques (température, salinité, nourriture).

L'étude porte sur cinq stations représentatives des principales conditions écologiques rencontrées dans ce milieu. Deux de ces stations, Tiegba et Mopoyem se situent dans l'Ouest, région caractérisée par des salinités faibles et relativement constantes (1 à 5), une (Bingerville) dans l'Est, à proximité de l'embouchure du Comoé (salinité comprise entre 0 et 20), et les deux autres (Boulay et Bietri) dans la zone estuarienne proprement dite, zone soumise à une

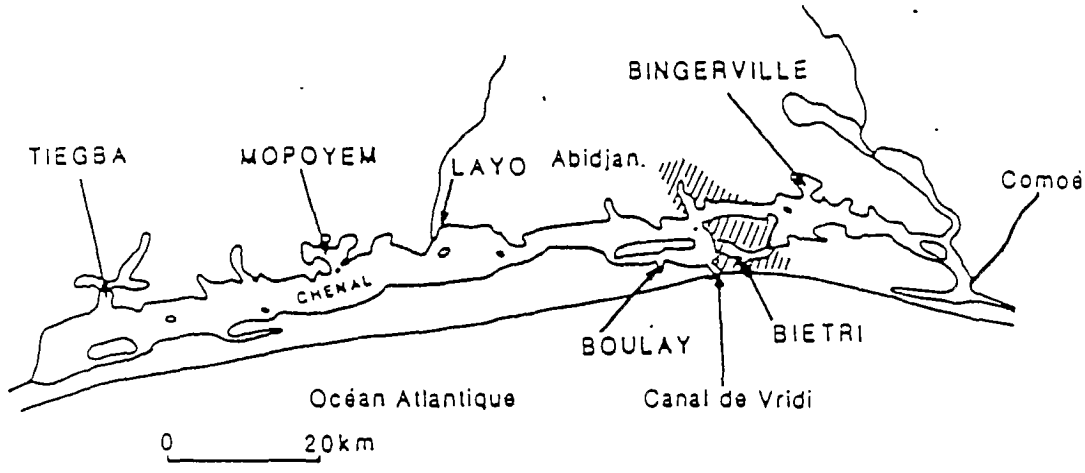


Figure 1. La lagune Ebrié : stations étudiées

forte influence marine et où les salinités atteignent 30. En outre, d'importants rejets domestiques et industriels font de Bietri une station eutrophe, très différente de Boulay et des autres stations.

Le mesozooplancton est généralement dominé par le copépode Acartia clausi (derniers stades copépodites et adultes). Cette espèce ne se rarérifie ou ne disparaît qu'en saison sèche à la station de Boulay (janvier à avril) et pendant la crue du Comoé (septembre et octobre) à Bingerville. A Boulay, à cette époque de l'année, le peuplement est très diversifié et composé d'espèces "marines" telles que les copépodes Temora, Paracalanus, Oïthona, Corycaeus, les cladocères Penilia et Evadne, des appendiculaires etc... A Bingerville les eaux de crue ont envahi la station et le peuplement est composé d'espèces d'origine continentale: Mesocyclops, Moina, Diaphanosoma etc.

2. MÉTHODES

Les mesures de respiration et d'excrétion ont été effectuées dans les cinq stations précédentes à l'occasion de visites de 24 heures réparties sur un cycle annuel (1981-82). Au cours de chaque visite deux mesures sont généralement réalisées, l'une le matin à partir de (6-7h) et l'autre au milieu ou en fin d'après-midi (15-18h).

Le zooplancton est récolté par trait horizontal à mi- profondeur (2 m environ) à l'aide d'un filet WP2 de 200 µm de vide de maille muni d'un collecteur de grand volume. Le contenu de la pêche est transvasé délicatement dans un seau puis concentré par tamisage (maille 200 µm). Les animaux sont alors introduits à l'aide d'un tube en verre muni d'une poire dans 3 à 5 flacons de 250 ml préalablement remplis d'eau de lagune filtrée (Gelman type AE, 0,45 µm de porosité) et saturée en oxygène par agitation. Trois flacons identiques aux autres mais dépourvus de zooplancton servent de témoins. Les flacons sont ensuite bouchés hermétiquement et immergés dans un casier à 1 m de profondeur. A la fin de l'expérience, l'oxygène est dosé directement dans les flacons à l'aide d'une sonde YSI 57 équipée d'un agitateur, et une fraction de l'eau (100 à 200 ml) est recueillie dans des piluliers puis conservée au congélateur jusqu'au moment du dosage de l'azote et du phosphore total (méthode d'Armstrong et Tibbits 1968). Le zooplancton de chaque flacon est ensuite récupéré sur un disque prépesé de nylon blutex, placé à l'étuve à 60°C pendant au moins 24 heures, puis pesé à l'électrobalance Cahn (Modèle Gram).

La composition faunistique des échantillons mis à incuber est déterminée au laboratoire sur un échantillon du matériel pêché conservé au

formol à 4 %. La composition en carbone, azote et phosphore (C, N et P) est déterminée selon des méthodes définies par ailleurs (Pagano et Saint-Jean, en prép.).

La température et la salinité sont mesurées dans les flacons en fin d'expérience, la première à la sonde YSI 57 et la seconde au réfractomètre.

La concentration en seston sur le lieu de pêche est exprimée en chlorophylle a (Chla), dosée par fluorimétrie selon la méthode de Holm-Hansen et al., 1965), en carbone (C), azote (N) (Analyseur CHN Hewlett Packard modèle 180 B) et en phosphore (P) (méthode de Menzel et Corwin, 1965). Les prélèvements sont effectués le matin (5-6 heures et à la mi-journée à l'aide d'un tube en PVC de 4 m de longueur et de 4 cm de diamètre immergé verticalement. Ce procédé permet d'échantillonner la colonne d'eau théoriquement habitée par le zooplancton, la profondeur dans les stations étudiées étant de cet ordre. Les échantillons sont préfiltrés sur soie de 64 µm de vide de maille, et le seston est recueilli sur filtre Gelman type AE, puis conservé à l'étuve à 60°C pour le dosage du C, de l'N et du P, ou dans un dessiccateur placé dans un congélateur pour la Chla.

La quantité de zooplancton dans les flacons (= Di, densité d'incubation exprimée en mg de poids sec par litre) est assez variable du fait de la technique de mise en incubation adoptée. L'incidence de cette variabilité sur les taux métaboliques sera examinée dans les résultats. Nous avons choisi d'utiliser des densités élevées (10 à 90 mg PS/l) de manière à réaliser des expériences de courte durée (3-4 h) tout en ayant une précision de mesure (variation de 02, N et P entre flacons témoins et expérimentaux) suffisante. L'état des animaux est contrôlé en fin d'expérience, les flacons contenant des pourcentages trop importants d'individus morts ou faibles (concentration finale en oxygène léthale) étant éliminés.

3. RÉSULTATS

Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau I, la plupart des évaluations (35 sur 40) se rapportant à un peuplement largement dominé par Acartia.

Tableau I. Taux de respiration (R), d'excrétion (EN et EP) et rapport métaboliques O/N, N/P et O/P observés dans les cinq stations. n=nombre d'incubations; Di=densité d'incubation; ti=temps d'incubation; O2f=teneur en oxygène dissous en fin d'incubation exprimée en pourcentage de saturation; WM=poids individuel moyen d'A. clausi; ME=Mesocyclops; PS=Pseudodiaptomus; MO=Moina; DIA=Diaphanosoma; EV=Evadne; PE=Penilia; PA=Paracalanus; OI=Oithona; ND=non déterminé

			Taux (en µg/µg/h) et rapports métaboliques						Conditions expérim.			Type de zooplancton		
Station	DATE	n	O2	EN	EP	O/N	N/P	O/P	Di (mgPS/l)	ti (h)	O2f (%)	%Acart	Autres taxons	WM (µg/ind)
Bietri	01/81	3	27.19	1.45	0.52	16.2	6.5	100.5	34	4.2	35.9	98.6	-	6.2
	03/81	2	29.21	1.63	0.45	16.5	8.0	126.3	28	4.0	35.9	71.7	-	5.7
	06/81	1	43.49	2.66	1.44	14.1	4.1	58.6	20	3.3	62.7	86.0	-	4.3
	07/81	2	26.59	ND	ND	ND	ND	ND	26	4.4	52.4	98.4	-	3.0
	10/81	2	32.65	1.30	0.55	22.0	5.8	115.0	61	2.8	25.9	99.2	-	4.5
	11/81	2	33.20	0.98	0.61	33.3	3.6	104.8	55	2.3	33.3	100.0	-	5.4
	01/82	2	24.75	0.57	0.46	40.1	2.8	105.2	78	2.1	27.8	98.0	-	7.3
	03/82	2	28.76	1.71	0.63	16.7	6.2	88.7	54	2.4	27.2	95.6	-	5.9
	05/82	2	28.16	ND	ND	ND	ND	ND	45	2.7	26.8	72.5	-	6.5
Binger-	03/81	2	45.31	1.77	0.55	22.8	7.2	160.5	24	3.6	31.5	97.6	-	6.2
ville	06/81	2	31.10	ND	1.09	ND	ND	55.3	15	4.4	34.3	98.9	-	2.7
	07/81	2	22.32	ND	ND	ND	ND	ND	40	3.9	38.0	100.0	-	2.4
	10/81	2	18.52	1.21	0.34	13.5	8.1	106.2	51	3.7	56.0	8.1	P,Me,M,	ND
	11/81	2	29.40	0.70	0.43	37.5	3.6	131.3	50	3.3	77.1	92.3	-	2.5
	01/82	2	18.00	1.08	0.31	16.1	8.2	113.6	57	3.5	77.0	97.7	-	6.5
	03/82	2	29.30	1.40	0.48	18.6	6.6	118.8	51	2.5	64.3	93.1	-	6.4
	05/82	2	29.99	0.84	0.54	31.2	3.8	107.8	39	3.5	52.7	99.5	-	2.9
Boulay	01/81	5	29.34	2.49	0.56	10.3	10.1	101.9	11	4.7	79.8	3.0	Ev,Pe	4.5
	03/81	2	25.97	1.52	0.20	14.8	18.3	255.4	28	3.8	61.6	4.1	Pa,Oi	4.5
	05/81	6	27.24	1.06	0.40	24.1	6.0	133.3	50	3.7	35.3	96.5	-	4.6
	06/81	1	20.77	0.94	0.31	20.2	6.7	129.0	20	6.6	71.3	98.7	-	5.1
	07/81	2	20.53	0.77	0.37	23.7	4.6	107.5	74	3.8	32.0	98.8	-	3.7
	10/81	2	27.65	1.40	0.48	18.6	6.5	112.8	51	3.1	32.9	96.6	-	3.3
	11/81	2	24.16	0.74	0.39	25.8	3.9	120.3	69	3.1	46.0	99.7	-	5.0
	01/82	2	14.77	1.78	0.35	7.8	12.2	81.1	48	3.8	42.1	3.2	Ev,Pe	4.5
	03/82	2	16.95	1.87	0.83	7.9	5.9	39.6	60	2.9	32.0	0.0	Pa,Oi	4.5
	05/82	2	30.31	0.85	0.47	29.9	4.1	125.8	49	2.6	43.6	98.2	-	5.1
Mopoyem	06/81	2	33.42	1.29	0.29	22.3	10.3	221.8	7	9.0	44.5	93.5	-	1.9
	07/81	2	27.97	1.32	0.43	18.5	6.9	126.3	11	10.8	29.3	99.5	-	1.6
	10/81	2	27.47	1.06	0.39	23.0	6.3	137.2	22	7.2	28.1	98.7	-	2.2
	01/82	2	26.93	0.97	0.39	27.5	5.8	134.5	46	3.7	30.7	92.2	-	2.7
	03/82	2	22.06	1.16	0.45	17.5	4.9	94.6	39	3.1	32.5	97.0	-	2.1
	05/82	2	24.43	0.62	0.50	36.9	3.0	94.9	24	4.3	58.8	96.8	-	2.1
Tiegba	03/81	2	41.43	1.67	0.67	22.5	5.5	119.8	20	4.2	84.0	93.8	-	3.0
	06/81	2	33.06	2.25	0.83	13.1	6.1	77.6	14	4.7	67.4	93.1	-	2.4
	07/81	2	25.50	0.99	0.74	22.6	3.1	67.0	51	3.4	45.4	100.0	-	3.0
	10/81	2	25.48	0.80	0.46	32.8	3.8	108.3	45	4.1	44.1	98.1	-	2.9
	01/82	2	25.46	0.62	0.37	40.6	3.6	132.6	37	4.1	44.8	98.5	-	2.7
	03/82	2	24.27	1.12	0.44	19.6	6.6	106.9	37	3.1	42.8	94.9	-	2.2
	05/82	2	27.20	0.73	0.54	34.5	2.9	97.8	30	4.7	54.3	84.1	-	2.1
Moyenne		-	27.51	1.26	0.52	22.6	6.2	114.0	39.3	4.0	46.1	83.7		4.0
Ecart type		-	6.37	0.52	0.23	8.8	3.0	39.3	18.0	1.7	16.7	31.3		1.6
Coef.Var.(%)		-	23.2	41.3	44.4	39.0	49.2	34.4	45.8	42.3	36.2	37.4		40.7

3.1. VARIABILITÉ LIÉE AUX CONDITIONS EXPÉRIMENTALES: EFFET DE LA CONCENTRATION D' ANIMAUX DANS LES FLACONS.

La technique d'incubation utilisée implique une combinaison adéquate d'un temps et d'une densité d'incubation (ti et Di). Cette combinaison doit aboutir à une concentration finale en oxygène dans les flacons expérimentaux (O2f) suffisamment faible pour permettre une bonne précision (différence de concentration avec les flacons témoins nettement supérieure à l'incertitude liée à l'appareil de mesure) mais qui ne traumatise pas les organismes. Cependant les variations d'abondance du zooplancton dans le milieu naturel sont imprévisibles et ne permettent pas de fixer par avance ti et Di. A l'exception de quelques cas, les valeurs de ti sont peu variables et le plus souvent comprises entre 2 et 5 heures (tabl.I). C'est pourquoi nous n'examinerons pas l'incidence de ce facteur sur les résultats.

L'influence de la densité d'incubation a été testée au cours de quatre séries d'expériences comprenant chacune suffisamment de mesures pour permettre des analyses séparées. Il s'agit des séries de Boulay en janvier, mai et juin 1981 et de Bietri en janvier 1981. L'analyse des corrélations de rang (Tabl. II) ainsi que l'examen des nuages de points R-Di (fig 2) mettent en évidence une influence souvent significative. Di a une action négative sur le taux de respiration dans le cas du zooplancton "marin" dominé par Evadne et Penilia dans une gamme de faibles concentrations (4 à 25 mg/l.: janvier à Boulay). Dans le cas du zooplancton dominé par Acartia deux tendances apparaissent : une action positive sur la respiration dans les gammes de faibles densités (6 à 44 mg/l: Boulay en juin) et une action négative lorsque la gamme s'étend vers les valeurs élevées (27 à 68 mg/l à Boulay en mai et 16 à 72 mg à Bietri). Globalement on retrouve les mêmes tendances pour les taux d'excrétion mais les coefficients de corrélation ne sont significatifs que dans deux cas sur huit. Aucune tendance ne se dégage en ce qui concerne l'effet de Di sur les rapports atomiques O/N, N/P et O/P. La variabilité intra- séries des mesures est beaucoup plus élevée pour le zooplancton marin (coefficients de variation de 34% pour la respiration, 29% et 28% pour l'excrétion d'azote et de phosphore), que pour le zooplancton dominé par Acartia (14, 24 et 21% en mai à Boulay, 12, 21 et 10% en juin à Boulay et 16, 22 et 24% à Biétri en janvier). Cette variabilité plus élevée pourrait traduire un effet plus marqué de la densité pour les organismes "marins", à moins qu'elle ne soit apportée par les variations de la composition faunistique dans les différents flacons, compte tenu de la plus grande diversité spécifique du zooplancton pêché.

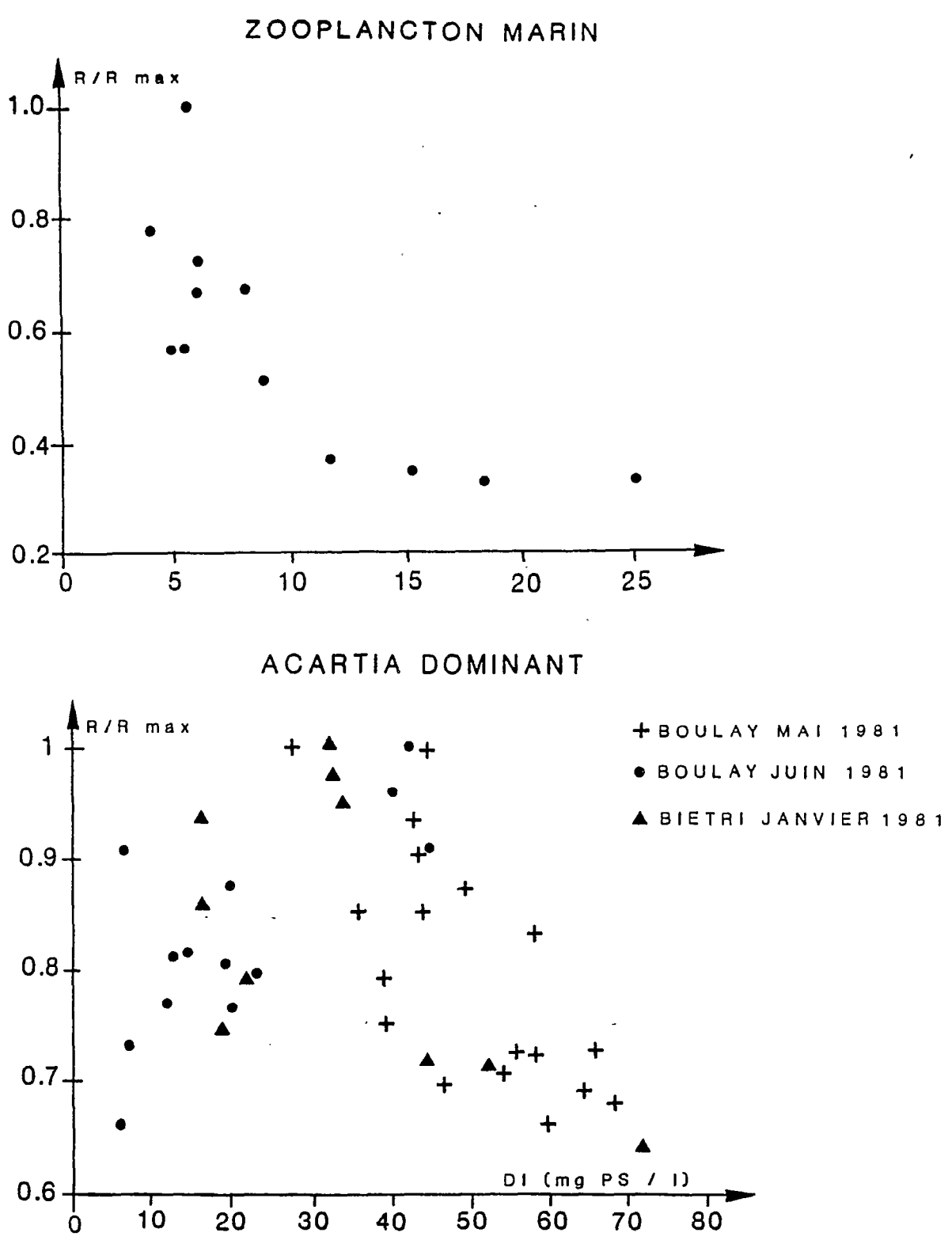


Figure 2. Influence densité d'incubation (Di) sur le taux de respiration exprimé par le rapport R/R max (taux mesuré/taux maximum noté au cours de la même série d'expériences), pour le zooplancton "marin" (station de Boulay en janvier 1981) et pour le zooplancton dominé par *Acartia* (séries de Bietri en janvier 1981 et de Boulay en mai et juin 1981).

L'incidence de la densité d'incubation sur les mesures du métabolisme serait donc variable suivant la nature des organismes (plancton "marin" ou à "Acartia"), et la valeur des concentrations.

Tableau II. Coefficients de corrélation de rang de Spearman entre les taux et rapports métaboliques et la densité d'incubation au cour de trois séries d'incubations (voir texte). ns=non significatif; * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001; Entre parenthèses, nombre de couples. Autres symboles dans le tableau I.

Série d'observation	n	Gamme de Di	R	EN	EP	O/N	N/P	O/P	Type de zoopl.
Boulay 01/81	5	3,9-24,9	-0.665 ** (13)	-0.200 ns (9)	-0.833 ** (9)	-0.405 ns (8)	0.717 * (9)	-0.048 ns (9)	Marin
Boulay 05/81	6	27,4-68,2	-0.707 ** (18)	-0.284 ns (18)	-0.207 ns (18)	-0.119 ns (18)	-0.420 * (18)	-0.532 * (18)	Acartia
Boulay 06/81	1	6,2-44,2	0.610 * (13)	0.527 ns (10)	0.285 ns (10)	-0.115 ns (10)	0.298 ns (10)	0.430 ns (10)	Acartia
Bietri 01/81	3	16,1-71,7	-0.572 * (11)	-0.372 ns (11)	-0.809 ** (11)	0.391 ns (11)	0.455 ns (11)	0.645 * (11)	Acartia

3.2.VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES

Les observations réalisées entre le 27 et le 30 mai 1981 à Boulay permettent d'aborder ce problème. L'examen de la figure 3 suggère, bien que des variations importantes existent d'un jour sur l'autre, que les taux de respiration et d'excrétion du matin sont plus élevés que ceux du "soir" . Une analyse de variance à deux facteurs (heure et jour) sur les trois couples successifs de valeurs observés (16 h et 6 h) ne permet cependant pas de confirmer cette tendance du fait d'une interaction significative entre les facteurs. En revanche, la tendance de la figure 3 est partiellement confirmée par l'analyse des différences entre matin et "soir" constatées dans les 20 situations (sur les 40 de notre étude) pour lesquelles les incubations du matin et du "soir" se caractérisent par des densités d'incubation voisines et se situent dans des gammes horaires homogènes (début des incubations entre 6-8 h. et 15-18 h.) (tabl.III). Il apparaît en effet que les taux de respiration du matin sont significativement plus élevés que ceux du soir (test t, méthode des couples). Les taux d'excrétion d'azote et de phosphore ainsi que les rapports O/N, N/P et O/P ne varient pas significativement.

Une légère variation nycthémérale des taux métaboliques semble donc probable, cette variation étant peut-être sous-estimée du fait que la mesure nocturne se situe en fin d'après-midi ou en début de nuit.

Tableau III. Valeurs moyennes (± intervalle de confiance à 95%) des taux et rapports métaboliques et de la densité d'incubation (Di) observées dans plusieurs séries d'incubations du matin (début à 6-8 heures) et du soir (15-18 h.), rapports matin/soir et test t de comparaison des valeurs matinales et nocturnes (méthode des couples).

	R (µgO2/mg/h)	EN (µgN/mg/h)	EP (µgP/mg/h)	O/N	N/P	O/P	Di (mgPS/l)
nb. couple	20	18	18	18	18	18	20
Matin	29,73 ±2,52	1,243 ±0,203	0,487 ±0,067	22,4 ±3,6	5,9 ±0,8	123,8 ±11,2	45,0 ±18,8
Soir	26,42 ±3,10	1,231 ±0,279	0,463 ±0,072	21,2 ±3,5	5,8 ±0,9	115,0 ± 12,6	40,8 ±20,0
Matin/Soir	1,13 ±0,08	1,16 ±0,16	1,13 ±0,15	1,03 ±0,13	1,09 ±0,14	1,14 ±0,12	1,11 ±0,16
t	** 2,88	ns 1,34	ns 1,35	ns 0,03	ns 0,85	ns 0,82	ns 0,55

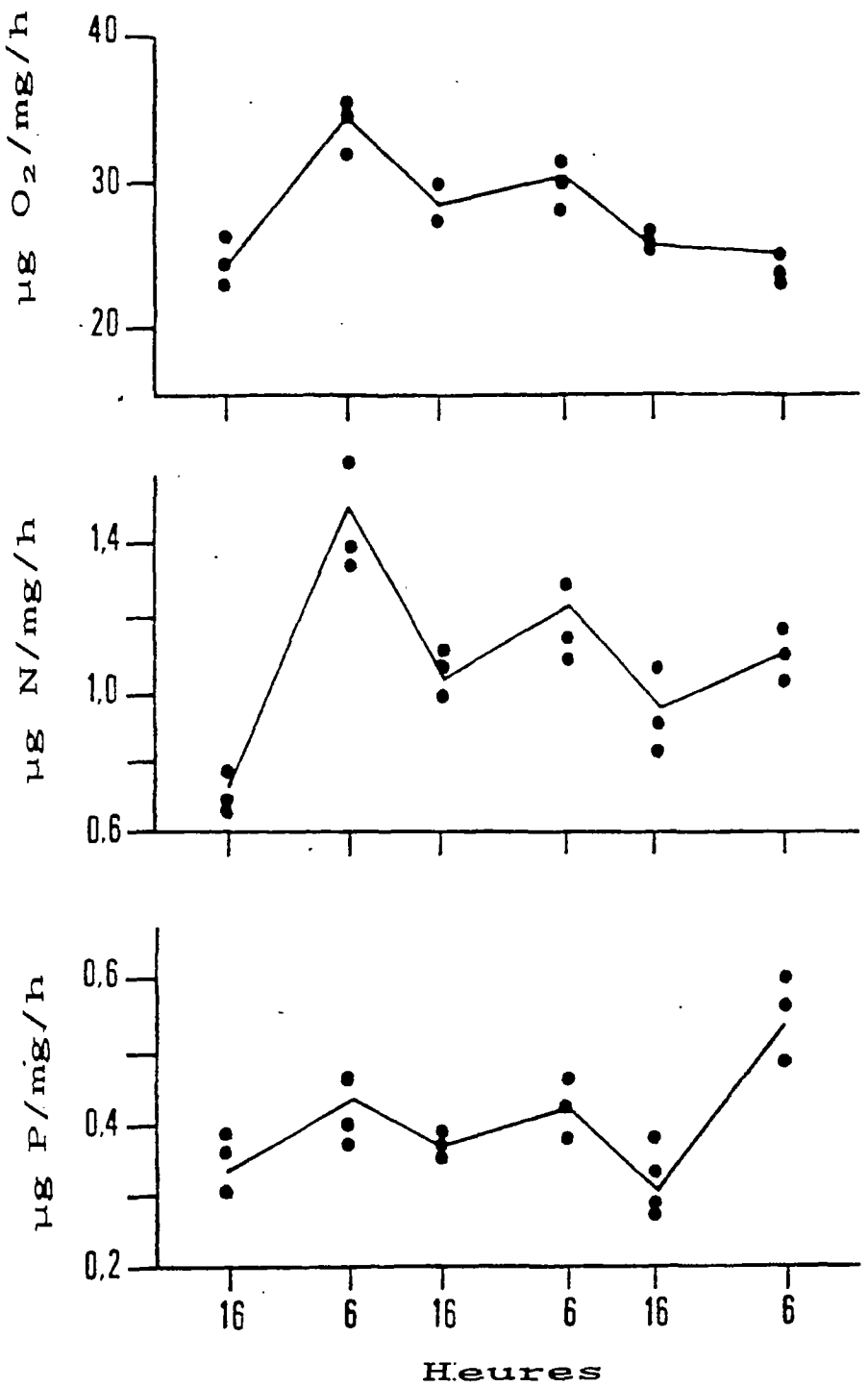


Figure 3. Evolution journalière des taux de respiration et d'excrétion à Boulay entre le 27 et le 30/05/81. Un point représente une incubation.

3.3. VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES ET INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

Les variations des taux moyens journaliers et des facteurs environnementaux dans les cinq stations sont représentées dans la figure 4.

La variabilité des taux d'excrétion d'azote et de phosphore (coefficient de variation de 41 et 44% contre 23% pour la respiration) est relativement élevée et se répercute sur les rapports O/N, N/P et O/P (39,49 et 34%). On note un certain parallélisme dans les variations de R, EN et EP, qui se traduit par des corrélations hautement significatives entre ces taux. Le relatif parallélisme entre R et EN cesse lorsque Acartia n'est plus dominant : à Bingerville en période de crue (octobre) et à Boulay en période "marine" (janvier, février). Il en résulte des rapports O/N de l'ordre de 10, plus faibles que ceux que l'on observe lorsque Acartia est dominant (24,5 en moyenne avec des valeurs comprises entre 13 et 40) (tabl.I).

Une analyse de variance à deux facteurs permet de tester l'influence respective du lieu et de l'époque sur les taux métaboliques. Pour tenir compte de l'exigence d'équilibre du tableau, seules six campagnes représentant les 3 principales saisons ont été considérées : juin et juillet 1981 = saison des pluies; octobre 81 = crues; janvier, mars et mai 1982 = saison sèche. Des différences significatives de respiration entre stations et époques apparaissent (F respectivement égaux à 3,29 et 3,38, et significatifs à $p < 0,05$). Rien de tel n'est observé dans le cas de l'excrétion et des rapports O/N, N/P et O/P ($F < 2$), sans doute du fait d'un bruit de fond trop important .

Peu de remarques peuvent être faites en ce qui concerne les variations spatio-temporelles, aucun schéma de variation saisonnière bien net n'apparaissant (figure 4). Les seules constatations notables sont: a) la plus grande variabilité des taux dans les stations estuarienne et orientale (Boulay, Bietri et Bingerville), visible dans la figure 5; b) l'existence, dans l'ensemble, de taux de respiration plus élevés à Bietri, station la plus riche en chlorophylle, et de taux plus faibles à Boulay, station la plus pauvre.

Dans les stations estuarienne et orientale, on note une évolution à peu près parallèle des taux métaboliques (surtout de la respiration) et de la température pendant les périodes de dominance d'A. clausi. Rien de tel n'apparaît en ce qui concerne les deux autres facteurs (salinité et concentration en chlorophylle) (fig.5).

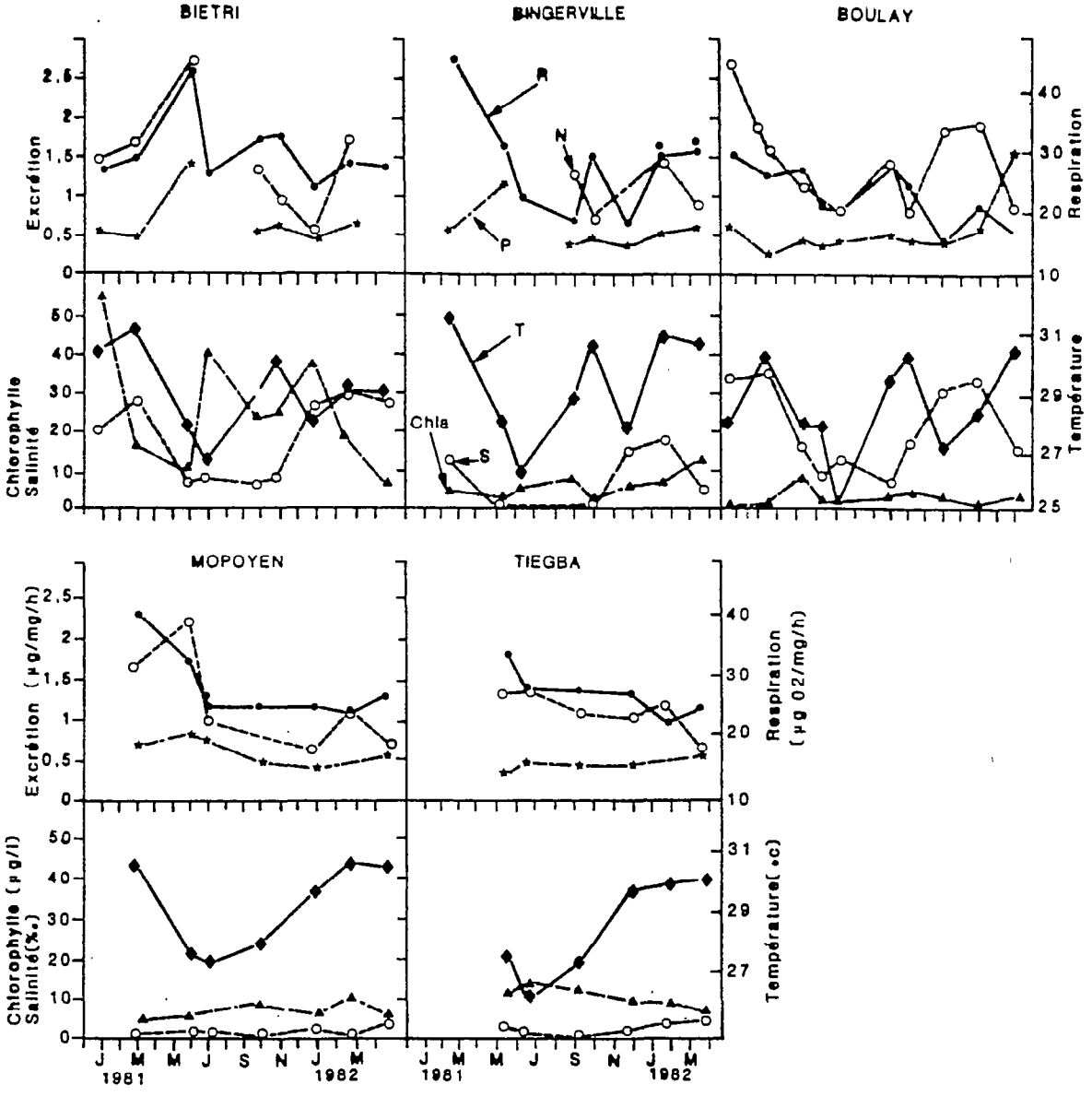


Figure 4. Variations du taux de respiration , des taux d'excrétion d'azote et de phosphore, de la température, de la salinité et de la concentration en chlorophylle dans les 5 stations.

L'influence de ces facteurs environnementaux a été testée par une analyse de corrélations partielles appliquée au zooplancton dominé par Acartia (tabl.IV). Elle porte, d'une part sur l'ensemble des valeurs (cas n°1 du tableau) et d'autre part, sur les valeurs correspondant à des densités d'incubation "moyennes" comprises entre 20 et 60 mg/l (cas n°2). L'analyse portant sur le second cas, qui est dans une certaine mesure représentative de l'ensemble des résultats du fait qu'elle réunit 53 incubations sur les 72, permet de se démarquer en partie de la variabilité liée à la densité d'incubation. Dans les deux cas, seule apparaît une corrélation positive entre la température et la respiration. La droite d'ajustement (droite de régression) correspondant au cas n°2 a pour équation:
$lnR = 0,059\ T + 1,579$.

Le test t sur la pente et l'action de la température testée par l'analyse de variance sont significatifs, avec $t = 3,61$ et $F = 13,04$.

On déduit de cette équation un Q10 égal à 1,80.

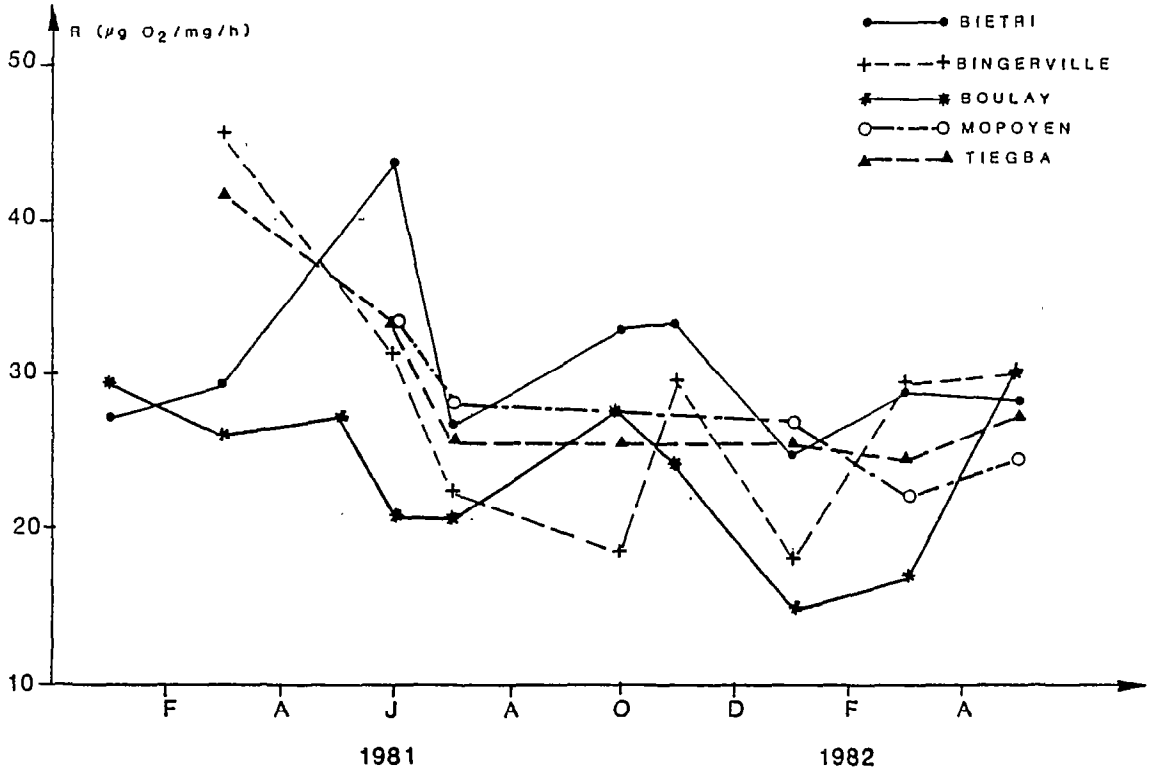


Figure 5. Variations des taux de respiration dans les cinq stations.

Tableau IV. Analyse des corrélations partielles entre les taux et rapports métaboliques et les facteurs environnementaux réalisées sur le zooplancton dominé par A. clausi, d'une part pour l'ensemble des incubations (1), et, d'autres part, sur les incubations où les Di sont compris entre 20 et 60 mgPS/l (2). T=température; S=salinité; Chla et Pig= concentrations en chlorophylle a et en pigments (Chla+Phaeopigments); C, N, P = carbone, azote et phosphore particulaires. Autres symboles, tableau I. Pour la relation entre les taux métaboliques et T, S ou WM, le descripteur des conditions trophiques est la chlorophylle a.

		n	ln(WM)	T	S	ln(Chla)	ln(Pig)	ln(C)	ln(N)	ln(P)	ln(C/N)	ln(N/P)
ln(R)	(1)	72	0.11 ns	0.32 **	-0.14 ns	0.03 ns	0.01 ns	0.01 ns	0.10 ns	0.29 *	-0.05 ns	-0.29 *
	(2)	53	0.27 ns	0.48 ***	-0.18 ns	-0.1 ns	-0.03 ns	-0.1 ns	-0.03 ns	0.21 ns	0.00 ns	-0.25 ns
ln(EN)	(1)	64	0.03 ns	0.01 ns	0.03 ns	0.10 ns	0.01 ns	0.08 ns	0.08 ns	0.23 ns	0.01 ns	-0.25 ns
	(2)	48	0.16 ns	0.11 ns	0.19 ns	0.09 ns	0.03 ns	0.14 ns	0.02 ns	0.28 ns	0.14 ns	-0.16 ns
ln(EP)	(1)	66	0.10 ns	0.10 ns	-0.16 ns	0.05 ns	0.05 ns	0.08 ns	0.07 ns	0.30 *	0.09 ns	-0.32 *
	(2)	48	0.08 ns	0.21 ns	0.05 ns	0.12 ns	0.16 ns	0.07 ns	0.09 ns	0.15 ns	0.07 ns	-0.24 ns
ln(O/N)	(1)	64	0.02 ns	0.19 ns	-0.14 ns	-0.1 ns	0.04 ns	-0.1 ns	0.01 ns	-0.07 ns	-0.08 ns	0.13 ns
	(2)	48	0.02 ns	0.22 ns	-0.33 *	-0.1 ns	-0.02 ns	-0.2 ns	-0.03 ns	-0.02 ns	-0.19 ns	0.01 ns
ln(N/P)	(1)	64	0.00 ns	-0.2 ns	0.10 ns	0.04 ns	-0.06 ns	0.02 ns	-0.03 ns	0.06 ns	-0.01 ns	-0.12 ns
	(2)	48	0.17 ns	-0.1 ns	0.23 ns	0.00 ns	-0.10 ns	0.09 ns	-0.06 ns	-0.08 ns	0.10 ns	0.03 ns
ln(O/P)	(1)	66	0.0 ns	0.05 ns	0.05 ns	0.00 ns	-0.01 ns	-0.1 ns	0.02 ns	-0.07 ns	-0.17 ns	0.13 ns
	(2)	48	0.24 ns	0.11 ns	-0.11 ns	-0.2 ns	-0.22 ns	-0.2 ns	-0.14 ns	-0.16 ns	-0.11 ns	0.06 ns

4 DISCUSSION

Représentativité des résultats

Les problèmes d'ordre méthodologique posés par les estimations de taux métaboliques réalisées sur du plancton fraîchement capturé sont liés au choix d'un temps et d'une densité d'incubation adéquats, ne biaisant pas ces estimations. Les travaux réalisés sur ce plan, bien que nombreux, ne semblent toujours pas concluants.

En ce qui concerne le choix du temps d'incubation, de nombreux auteurs ont montré que les taux de respiration ou d'excrétion étaient significativement supérieurs lorsqu'ils étaient mesurés sur un court laps de temps après la capture (ex : Roger 1978, Leborgne 1979, Ikeda et Skjodal 1980). Cependant, on ne sait pas si ces valeurs élevées résultent d'un effet de stress ou si elles sont réellement représentatives du métabolisme dans les conditions naturelles de nutrition. A l'opposé, les expériences de longue durée (24 heures) ont l'avantage d'intégrer d'éventuelles variations nycthémérales de l'activité, dont nous avons noté l'existence probable en lagune Ebrié. Cependant, on sait également que, lorsque le temps d'incubation augmente, interviennent une baisse de l'activité métabolique due à l'effet de jeûne (Ikeda, 1977) et une intensification de l'activité bactérienne qui perturbe les mesures (Le Borgne, 1979).

En ce qui concerne la densité d'incubation, les résultats de la littérature concernant le problème du surpeuplement ("crowding") sont assez contradictoires. Certains auteurs estiment qu'il est sans influence et d'autres jugent qu'il peut surestimer ou sous-estimer les taux (voir la revue de Le Borgne, 1986). Dans le cas présent, l'action de ce facteur est significative, et semble se traduire, pour le zooplancton à Acartia, par une augmentation suivie d' une diminution des taux de respiration et d'excrétion lorsque la concentration croît. Ce résultat se rapproche des observations expérimentales de Razouls (1972) sur Calanus typicus et Temora stylifera. Selon cet auteur, il y aurait antagonisme entre un effet stimulant qui prévaudrait dans la première phase d'augmentation de la densité, et un effet dépresseur ("effet de foule") qui prédominerait au-dessus d'un seuil de 0,4 - 0,5 ind/ml, variable suivant les espèces et les expériences. La concentration optimale représenterait donc un état d'équilibre entre ces effets antagonistes. Dans notre étude (voir fig. 3), cet état correspondrait à 30-40 mg PS/l d'Acartia, soit environ 7-8 individus par ml, chiffre très supérieur au seuil précédent. Chez Calanus finmarchicus et Daphnia magna, Zeiss (1963) observe pour sa part que l'augmentation de la concentration jusqu'à 10 individus par litre environ, s'accompagne d'une augmentation du taux de respiration chez la

première espèce et d'une diminution chez la seconde. Satomi et Pomeroy (1962) établissent un lien entre le type de réaction et la densité des organismes in situ. Ils constatent que l'augmentation de la respiration en incubation est d'autant plus forte que la concentration des animaux est supérieure à leur densité naturelle.

A notre connaissance, il n'existe aucune explication satisfaisante de l'effet stimulateur correspondant à la phase initiale d'augmentation de la densité d'incubation. Par contre plusieurs éléments sont susceptibles d'expliquer l'effet dépresseur observé dans les gammes de densité supérieures. Il s'agit notamment de l'accumulation de métabolites toxiques (Zeiss ibid.), ou de la sensibilité des animaux à une diminution de la teneur en 02 dissous (Ikeda 1977). Les variations interspécifiques semblent cependant importantes. Ainsi, Le Borgne (1982) estime que le zooplancton est assez peu sensible à la sous-saturation en oxygène. Pour leur part, Heisey et Porter (1977) observent que la respiration de Daphnia magna n'est pas affectée par la concentration en 02 alors que celle de Daphnia galeata mendotea varie linéairement avec ce facteur au-dessus d'un seuil de 3 mg/l. Ce seuil, qui peut être considéré comme un seuil de sensibilité à l'oxygène, varie suivant les espèces. Prasada Rao et Ganapati (1968) l'estiment à 2,5 et 3,5 mg/l pour deux espèces de barnacles; il serait particulièrement bas chez les Acartiidae si l'on se réfère aux travaux de Vargo et Sastry (1977) sur Acartia tonsa, ainsi qu'à nos propres observations sur la répartition d'Acartia clausi en baie de Bietri (espèce abondante tout près de l'oxycline) (Caumette et al. 1983).

Tous ces résultats sont guère probants. Ils montrent en particulier que les espèces ne réagissent pas nécessairement de la même manière au surpeuplement. Le choix rigoureux d'un temps et d'une densité d'incubation demeure donc très problématique. Il semblerait toutefois que, de façon générale, la réalisation d'un minimum de deux incubations journalières relativement courtes, également préconisé par Le Borgne et Dufour (1979), soit une solution satisfaisante dans les lagunes tropicales.

Analyse générale des données

Les taux moyens de respiration et d'excrétion du mesozooplancton obtenus au cours de notre étude, sont comparables aux données de la littérature relatives aux milieux tropicaux (lac Georges, Atlantique tropical, ...), et, tout au moins en ce qui concerne le zooplancton à Acartia, nettement plus élevés que dans les zones tempérées (tabl. V). Les présentes évaluations sont par ailleurs du même ordre de grandeur que celles précédemment obtenues par Le Borgne et Dufour (1979). Ces auteurs mettent en évidence, comme dans la présente étude, des différences sensibles entre le zooplancton dominé par Acartia et celui

Tableau V. Comparaison des présents résultats avec quelques données de la littérature. Entre parenthèses, les gammes de variation des taux.

Espèce ou type de zooplancton	T (°C)	TI (h.)	Respiration (µgO2/mg/h)	Excrétion (µgN/mg/h)	(µgP/mg/h)	O/N	N/P	Lieu	Référence
Espèces d'eau douce dominantes	28,8	4	18,52	1,21	0,34	13,5	8,1	Lagune Ebrié	présente étude
Espèces marines	27-30	3-6	21,76 (14,8-29,3)	1,92 (1,52-2,49)	0,49 (0,20-0,83)	10,2 (7,8-14,8)	11,6 (5,9-18,3)	Lagune Ebrié	présente étude
Espèces marines	26-28	3-6	20,45 (12,9-28,0)	1,66 (0,75-2,57)	0,38 (0,24-0,54)	12,3 (9,5-15,1)	9,0	Lagune Ebrié	Le Borgne & Dufour (1979)
Acartia clausi dominant	25-31	3-6	26,43 (18,0-45,3)	1,18 (0,57-2,66)	0,53 (0,29-1,44)	24,5 (18,1-40,6)	5,2 (2,8-10,3)	Lagune Ebrié	présente étude
A. clausi dominant	26-30	3-6	30,65 (16,4-39,9)	1,60 (1,00-2,42)	0,54 (0,27-0,68)	15,6 (9,8-22,6)	7,4	Lagune Ebrié	Le Borgne & Dufour
Acartia clausi	20	4	7,6 (5,6-12,1)	ND	ND	ND	ND	Méditerranée	Gaudy (1973)
A. clausi	15	4-5	10,35 (9,3-11,6)	0,65 (0,54-11,57)	ND	16,6 (15,6-17,6)	ND	Atlantique	Nival et al. (1974)
A. clausi et *A. tonsa* dominants	?	24	15,3	0,60	0,16	41,0	10,0	Baie de Narragansett	Martin (1968)
Acartia negligens (femelles)	24-25	2-6	21,0 (11-29)	ND	ND	ND	ND	Atlantique	Klekowski et al. (1977)
Thermocyclops hyalinus dominant	27	2-3	31,8	1,95	0,53	18,4	8,2	Lac Georges	Ganf & Blaska (1974)

dominé par des espèces marines. Le zooplancton "marin" semble être caractérisé par un taux de respiration plus faible, un taux d'excrétion azotée supérieur et un rapport O/N inférieur. On sait que le rapport atomique O/N fournit une indication sur la nature du substrat alimentaire métabolisé. Selon Redfield et al. (1963), compte tenu de la composition du zooplancton, ce rapport devrait théoriquement avoisiner 17 pour un métabolisme moyen. Cependant les données expérimentales révèlent l'existence d'importantes variations suivant les groupes d'organismes ou les auteurs (Malara, 1974), et, de façon générale, on considère que des valeurs supérieures à 7-10 témoignent d'un catabolisme à tendance glucido-lipidique. De cela, on peut conclure que les rapports O/N du zooplancton à Acartia dominant dénoteraient un catabolisme à tendance glucido-lipidique et correspondraient à un régime plutôt algivore (Conover et Corner 1968). A l'inverse, les faibles rapports caractérisant le zooplancton "marin" dénoteraient un catabolisme à tendance protéique, reflétant peut être la présence de carnivores (comme par exemple les chaetognates) ou d'omnivores.

Variations spatio-temporelles, et influence des facteurs écologiques

Nos résultats ne font apparaître aucune variation saisonnière ou régionale significative. Il est cependant possible que de telles variations existent mais n'apparaissent pas en raison du trop petit nombre de mesures et de leur variabilité. On remarquera que l'absence de variation saisonnière va de pair avec une certaine constance des compositions faunistique et élémentaire (en C, N et P) du peuplement (Pagano et Saint-Jean, en prép.) .

La relation entre la température et la respiration se traduit par un Q10 égal à 1,8. Cette valeur est relativement faible par rapport aux données reportées chez A. clausi en milieu tempéré (Gaudy 1973, Mayzaud 1973, Nival et al. 1974...) ou à celles que mentionnent Ganf et Blazka (1974) pour le zooplancton du lac Georges (Q10 = 2,5 entre 25 et 30°C). Toutefois, bien que faible, l'influence du facteur thermique explique sans doute que les taux de respiration les plus bas s'observent aux périodes où les températures sont minimales en lagune, (saison des pluies -- Juin-Juillet et période de petit upwelling côtier dans la zone estuarienne -- décembre), et que les taux les plus élevés s'observent en saison chaude (janvier à mai). Ce faible Q10 résulte sans doute en partie du fait que l'on se situe dans une gamme de températures élevées, dans laquelle les taux de variation induits par ce facteur diminuent. Il est également possible qu'intervienne un phénomène d'acclimatation aux températures du milieu naturel et à leur faible amplitude de variation annuelle (26 à 31°C) ou verticale (absence générale de

stratification ou de gradient important). De nombreux travaux mentionnés par Andrew (1985) ont montré l'importance de ce phénomène. Citons par exemple ceux de Epp et Lewis (1980), qui observent une certaine "stabilité" des taux métaboliques dans la gamme des températures rencontrées in situ, qui correspondrait en quelque sorte à une zone thermique optimale ou préférentielle.

L'influence des autres facteurs (salinité et nourriture) n'apparaît pas, bien que l'amplitude de variation de ces facteurs à l'échelle lagunaire soit importante.

L'absence de relation avec le facteur nutritif peut s'expliquer en partie par le fait que ces mesures ont été effectuées sur des animaux à jeun. Elle est en outre conforme aux observations de quelques auteurs ayant noté que la relation entre le métabolisme mesuré à partir d'incubations in situ et les conditions trophiques immédiatement antérieures n'apparaissait pas toujours nettement. Nous citerons Andrew (1985) qui, dans une étude sur le zooplancton d'un lac de barrage (Queen Mary reservoir), soupçonne que les variations saisonnières du taux de respiration dépendent de celles du seston malgré l'absence de corrélation significative entre les deux.

Pour Conover et Mayzaud (1975) l'action de la nourriture sur le métabolisme ne fait pas de doute, mais le type de réponse n'apparaît pas clairement ou varie suivant les constituants du matériel nutritif (Chla, C, N, hydrates de carbone, protéines). Cette opinion est confortée par le fait que, chez les copépodes, à quelques exceptions près (Calanus helgolandicus d'après Corner et al. 1965, et Calanus pacificus d'après Vidal 1980 et Miller et Landry 1984), on observe, en laboratoire, une relation positive entre l'ingestion et les dépenses métaboliques. C'est en particulier le cas chez A. clausi (Conover 1956). En lagune Ebrié une relation de ce type n'est pas à écarter, d'autant que le facteur nutritif influe sur la croissance et la fécondité chez A. clausi (Saint-Jean et Pagano 1984). Elle pourrait par ailleurs expliquer les différences observées entre les taux métaboliques moyens des cinq stations (fig. 5), tout au moins entre ceux des stations de Boulay et Bietri dont les concentrations en seston sont très éloignées (fig.4).

L'absence de liaison avec la salinité s'expliquerait par l'euryhalinité d'Acartia et son accoutumance aux variations naturelles de ce facteur. Cette assertion est notamment justifiée par les travaux de Lance (1965) et Farmer et Reeve (1978). Ces auteurs montrent que les individus d'Acartia tonsa placés expérimentalement à une salinité inférieure à celle de leur milieu naturel réagissent par une augmentation du taux de respiration. Lance observe en outre

une diminution du taux d'ingestion qui, combinée à l'augmentation du métabolisme, devrait enraciner des difficultés d'adaptation à la dessalure. Or l'espèce est abondante et se reproduit dans le milieu naturel (un estuaire). Il en conclue que l'augmentation du métabolisme constatée dans les expériences de courte durée résulterait d'un effet de stress osmotique, l'espèce régulant son métabolisme dans le milieu naturel grâce à un mécanisme homéostatique.

On notera que l'absence d'influence de la salinité sur le catabolisme contraste avec l'influence positive qu'exerce ce facteur sur la taille et le taux de croissance par stade copépodite (accroissement pondéral entre deux mues successives) (voir chap. 6 ou Saint-Jean et Pagano 1984), influence qui se manifeste en particulier par la plus petite taille et les taux de croissance plus faibles des populations des zones dessalées de l'Ouest. On en déduira que la réduction du taux de croissance dans ces zones n'est pas la conséquence d'une augmentation relative des dépenses métaboliques.

En conclusion, le présent travail confirme les bonnes capacités d'adaptation d'Acartia clausi au changement des conditions écologiques, et en particulier son euryhalinité, expliquant que cette espèce soit dominante. De façon plus générale, les divers phénomènes d'accoutumance précédemment évoqués laissent supposer que les variations du métabolisme en milieu naturel sont surtout sensibles lorsqu'existent des changements rapides et importants de ces conditions. Cela pourrait expliquer que la variabilité la plus importante s'observe

CHAPITRE 6. PRODUCTION

6.1. *Acartia clausi*

- Modèle de développement et de croissance
- Production d'oeufs
- Influence des facteurs environnementaux sur la vitesse de développement, la croissance et la fécondité : modélisation
- Analyses complémentaires sur l'influence des facteurs environnementaux
- Production

6.2. *Pseudodiaptomus hessei* et *Oithona brevicornis*

- Développement, croissance et fécondité
- Production

6.3. Discussion, conclusions

La production est un terme du bilan métabolique d'un individu ou d'une population particulièrement important dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes. Il représente en effet la quantité de matière qui peut être transférée, par prédation ou par voie indirecte, à un autre organisme ou groupe d'organismes sans qu'il y ait modification de la structure ou de l'état d'équilibre de ces écosystèmes. Les rapports entre les productions des organismes concernés expriment les rendements de ces transferts, et on parle de rendement écologique lorsqu'il s'agit des productions de populations rassemblées dans deux niveaux trophiques différents (primaire, secondaire, ...), si tant est que de tels niveaux existent au sens qui leur est habituellement attribué.

Selon Thieneman (*in* Winberg, 1971), la production d'une population pendant un intervalle de temps donné se définit comme "la somme des accroissements de poids de tous les individus présents au début et restant à la fin de l'intervalle, et des accroissements des individus nés et/ou morts durant cet intervalle". Elle est liée à deux phénomènes, la croissance en poids des individus avec l'âge, qui tend à faire croître la biomasse de la population, et la reproduction, qui tend à faire croître son effectif. Ces phénomènes, qui grossièrement se succèdent au cours du cycle biologique d'un individu, ont une importance variable suivant les espèces et les conditions écologiques.

Il existe de nombreuses méthodes d'évaluation de la production (Edmondson et Winberg, 1971; Winberg, 1971; Downing et Rigler, 1984). Les unes sont dites "physiologiques" car elles font appel à des mesures de tout ou partie des termes du bilan complémentaires de la production. Les autres prennent en compte de façon plus ou moins complète les phénomènes précédents. On peut les qualifier de "démographiques" car elles supposent, à des degrés divers, la connaissance d'éléments de la démographie des populations. Ces méthodes sont aussi fonction du mode de recrutement des populations, recrutement localisé dans le temps ou recrutement continu (cas général des milieux tropicaux).

Parmi les méthodes démographiques applicables aux populations d'organismes zooplanctoniques à recrutement continu, certaines on pour base l'estimation du taux de natalité de la population, et d'autres l'estimation de la fécondité, ainsi que de la croissance en poids au cours des phases juvénile ou adulte du développement.

Les premières ne nécessitent que peu de données expérimentales mais impliquent de nombreuses conditions qui ne sont jamais réalisées dans le milieu naturel. Cette famille de méthodes a pris naissance avec les travaux d'Elster (1954), qui ont été précisés ou développés depuis : Edmondson (1960 et 1968), Gras (1967), Korinek (1971), Paloheimo (1974), Gras et Saint-Jean (1978), Seitz (1979), Threkeld (1979) et Taylor et Slatkin (1981). De façon générale, leurs conditions d'application font qu'elles

conviennent aux espèces à développement court et peu diversifié, qui portent leurs oeufs, et dont la fécondité est relativement élevée. C'est en particulier le cas des rotifères et des cladocères.

Parmi les secondes, figure la méthode dite des croissances cumulées, qui s'apparente aux méthodes applicables aux populations uni ou multivoltines à cohortes différenciables (Winberg, 1971). Cette méthode n'implique normalement aucune condition sur l'état et la structure des populations et traduit directement, dans sa formulation, les deux phénomènes de production précédents. En revanche, elle nécessite une connaissance aussi détaillée que possible de ces structures, ainsi que des observations expérimentales relativement précises sur la croissance et la fécondité des espèces considérées. Cette méthode est par principe préférable aux autres, et s'applique bien aux espèces à développement long ou diversifié, à condition que leurs stades soient aisément identifiables. Les copépodes répondent à ces conditions. Plus récemment, Kimmerer (1983) a proposé de lui substituer une évaluation basée sur la mise en incubation et le suivi d'un échantillon de la population, mais cette méthode est théoriquement biaisée car la modification de la mortalité qui résulte de la mise en incubation modifie la structure, donc la production, de la population par rapport aux conditions naturelles.

De façon générale, la précision sur l'estimation de la production dépend de deux types d'erreurs indépendants : a) une erreur associée aux mesures d'activité (développement, croissance, ...) et aux relations entre l'activité et les facteurs écologiques; b) une erreur sur l'abondance et la structure des populations ainsi que sur leur variation dans le temps (problème de l'interpolation entre deux mesures). La seule manière de minimiser ce dernier type d'erreur est de réduire l'intervalle entre les mesures, cet intervalle n'étant fonction, dans le cas de recrutement continu, que du degré d'instabilité temporelle des populations.

La production des copépodes a été calculée par la méthode des croissances cumulées, et, à titre de comparaison, par la méthode basée sur les rapports C/N/P proposée par Le Borgne (1979) et déjà appliquée en lagune (Le Borgne et Dufour, 1979).

Pour chaque échantillon récolté, une valeur de production, fonction des facteurs environnementaux mesurés sur le lieu de pêche, est évaluée selon des modalités de calcul définies plus loin. Par principe, chaque valeur de production est considérée comme représentative du peuplement et des conditions pour un intervalle de 24 heures centré sur l'heure de prélèvement. L'objectif final de l'étude est davantage de chercher, grâce à la variété des situations (facteurs et peuplement) considérées, à établir un modèle de production prédictif intégrant les paramètres de production retenus,

facteurs environnementaux et structure des populations, que d'estimer la production annuelle de ces populations. L'instabilité spatio- temporelle des populations est trop importante et la fréquence d'échantillonnage trop faible pour qu'une estimation par interpolation de la production annuelle dans les différentes stations soit réellement significative. Les moyennes calculées à partir des productions par échantillon n'en ont pas moins une certaine représentativité sur ce plan.

Les modalités de récolte des données nécessaires au calcul de la production ont déjà été partiellement définies (introduction et chap. 1).

Rappelons que les données sur les facteurs environnementaux et la structure des populations ont été récoltées au cours de deux cycles annuels, avec une périodicité approximativement bimensuelle (1981-82) ou mensuelle (1984-85).

Les données sur le développement, la croissance et la fécondité d'*Acartia clausi* ont été obtenues sur la base de trois types d'observations expérimentales réalisées sur du matériel fraîchement récolté placé dans les conditions régnant sur le lieu de pêche (température, nourriture et eau du milieu naturel).

Les premières portent sur l'ensemble du développement, de l'oeuf à l'adulte, et sont destinées à établir le modèle de développement et de croissance de l'espèce; elles ont été effectuées à la station de Bietri en septembre-octobre 1980.

Les secondes portent sur le développement embryonnaire et sur deux stades copépodites successifs, le plus souvent les stades C4 et C5. Elles ont été effectuées en 1981-82 dans plusieurs stations et aux quatre principales saisons de manière à diversifier les conditions, et permettre d'établir des modèles liant la vitesse de développement et le taux de croissance aux facteurs environnementaux considérés (température, salinité, concentration en seston). L'extrapolation de ces modèles à l'ensemble du développement sera définie plus loin (chap. 6.1.5).

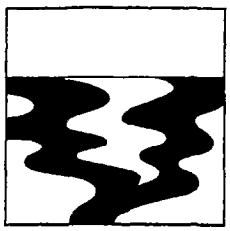
Les troisièmes sont destinées à évaluer la production journalière d'oeufs et ses variations avec les facteurs environnementaux ou la longueur des femelles, laquelle est systématiquement évaluée. Elles ont été effectuées en 1981-82 au cours des points fixes de 24 heures dans les cinq stations.

Nous présenterons tout d'abord les résultats (développement, croissance, fécondité et production) relatifs à *A. clausi*. Le cas des deux autres copépodes dominants, *P. hessei* et *O. brevicornis*, sera traité plus succinctement, les paramètres de croissance et de fécondité de ces deux espèces ayant été estimés sur la base de données sur la vitesse de développement empruntées à la littérature.

6.1. ACARTIA CLAUSI

6.1.1. Modèle de développement et de croissance

Les résultats obtenus à partir du premier type d'observations définis ci-dessus sont présentés dans la publication suivante. Ils montrent qu'il est possible d'admettre un développement isochrone et une croissance exponentielle au cours de la phase copépodite. Une analyse plus précise des observations et des données d'échantillonnage montre cependant qu'il s'agit d'une approximation. Cette analyse sera développée ultérieurement.



Croissance en poids d'Acartia clausi en lagune Ébrié (Côte d'Ivoire)

Marc PAGANO (1) et Lucien SAINT-JEAN (1)

RÉSUMÉ

*La durée des stades de développement d'*Acartia clausi *a été déterminée en laboratoire à 28 °C à partir d'individus provenant d'une baie à forte charge organique. Le stade embryonnaire est très court (0,4 jours). Bien que les stades C_4 et C_5 soient significativement plus longs que les trois premiers stades, le développement d'*Acartia *pendant la phase copépodite est pratiquement isochrone, avec une durée moyenne par stade de 0,79 jours (0,92 et 0,90 j. pour les stades 4 et 5). La croissance au cours de cette phase est exponentielle avec un taux de 0,58 µg de PS/µg/jour. Des variations de durée et de poids des stades sont observées et discutées. Une hypothèse sur l'influence de la nourriture sur ces deux variables est proposée. Les résultats obtenus sont comparés à quelques données de la littérature.*

MOTS-CLÉS : Développement embryonnaire — Développement juvénile — Croissance en poids — *Acartia clausi* - Lagune côtière — Côte d'Ivoire.

SUMMARY

THE GROWTH RATE OF *Acartia clausi* IN THE EBRIE LAGOON (IVORY COAST)

Egg, naupliar and copepodite development time of Acartia clausi *from a polluted organic bay, was studied at 28 °C. Egg development time is very short (0.4 days). Although C_4 and C_5 stages are longer than C_1, C_2 and C_3, the development of* Acartia *during copepodite phase is nearly isochronal. Mean duration time of a copepodite stage is 0.79 day (0.92 and 0.90 for C_4 and C_5). Growth is exponential throughout copepodite period, with a growth rate of 0.58 µg dW/µg/day. Variations in duration time and weight of stages have been observed and are discussed. An hypothesis about the influence of food is proposed to explain these variations. Results are compared with some litterature data.*

KEY WORDS : Embryonic development — Juvenil development — Growth in weight — *Acartia clausi* — Coastal Lagoon — Ivory Coast.

Chez les Copépodes la part de la croissance dans la production des populations est généralement prépondérante. Dans le cas des populations à recrutement continu, l'établissement de courbes de croissance implique des déterminations expérimentales de la durée et du poids des différents stades de développement. Les données complètes de ce type sont encore relativement peu nombreuses et hétérogènes (IVANOVA, 1973 ; GREEN, 1976 ; PAFFENHÖFER, 1976 ; MILLER *et al.*, 1977 ; LANDRY, 1978 ; GOPHEN, 1978 a ; GRAS et SAINT-JEAN, 1981 b). Il en résulte que les caractéristiques de croissance de ce groupe d'organismes sont encore mal connues. Les principales préoccupations actuelles ont trait, d'une part à l'influence des facteurs du milieu (température, nourriture...) sur la vitesse du développement et le poids (OMORI, 1970 ; MULLIN et BROOKS, 1970 ; SPINDLER, 1971 ; WEGLENSKA, 1971 ; GEILING et CAMPBELL, 1972 ; WHITEHOUSE et LEWIS, 1973 ; MUNRO, 1974 ; LANDRY, 1975 ; GOPHEN, 1976 ; PAFFENHÖFER, 1976 ; JACOBS et BOUWHUIS, 1979 ; VIDAL, 1980 a, b ; VIJVERBERG, 1980), et

(1) *Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V 18 Abidjan (Côte d'Ivoire).*

d'autre part au schéma de développement (rapports entre les durées des différents stades), ainsi qu'aux lois de croissance, susceptibles de caractériser de façon générale les Copépodes (IVANOVA, 1973 ; LANDRY, 1975 ; GREEN, 1976 ; MILLER *et al.*, 1977 ; VIDAL, 1980 a, b). Un des objectifs de ces recherches est de préciser les modalités d'application des données expérimentales aux populations naturelles objet d'études sur la production ou les transferts.

Les données traitées dans le présent travail ont été récoltées dans une station en période de crue du Comoé (septembre-octobre). D'autres données, qui seront analysées ultérieurement, ont été recueillies à d'autres stations et à d'autres périodes, dans le but d'évaluer l'ordre de grandeur des variations des taux de développement et de croissance, voire d'analyser l'influence du ou des facteurs qui déterminent ces variations.

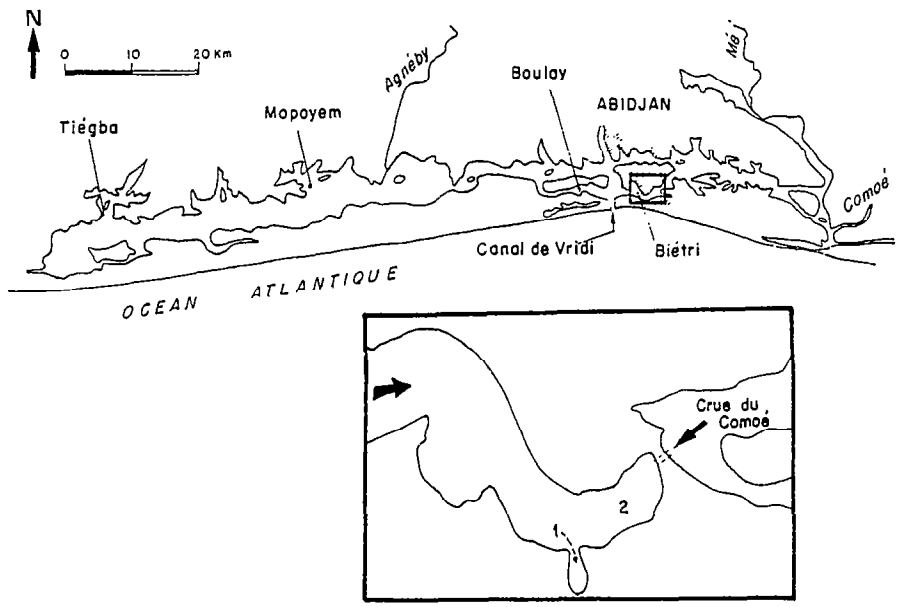


FIG. 1. — La lagune Ébrié et détail de la baie de Biétri

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. Milieu et matériel étudiés

La lagune Ébrié (fig. 1) s'allonge d'est en ouest sur 125 km, occupant une superficie de 560 km². Elle communique avec la mer par le canal de Vridi situé dans sa partie centre-est, région qui reçoit également les eaux de 3 fleuves dont le plus important est le Comoé (régime soudanien ; crue centrée sur octobre). C'est un milieu peu profond (4,8 m de profondeur moyenne) et très hétérogène sur les plans hydrochimique et biologique. Il peut être grossièrement subdivisé en une partie ouest stable, hypohaline et relativement riche en phytoplancton ($1 < S\ ‰ < 5$; 15-35 mg/m³ chlor. *a*), et en une partie centre-est, instable, soumise à la fois aux influences marine et continentale (Comoé), et plus pauvre en phytoplancton, si l'on excepte certaines baies à forte charge organique de la région d'Abidjan (PAGÈS *et al.*, 1979). La température varie saisonnièrement de 26-27 à 31-32 °C.

Le Calanoïde *Acartia clausi* est pratiquement la seule espèce du mésozooplancton dans la partie ouest, et il domine dans la majeure partie des régions centre et est, où abondent également des formes marines côtières (RAHM, 1964 ; REPELIN, sous presse).

Le matériel étudié provient de 2 stations situées dans une baie à forte charge organique de la région d'Abidjan, la baie de Biétri. La station 1 est dans une petite anse où existe une chimiocline, avec superposition d'un épilimnion aérobie riche en phytoplancton, bactérioplancton et détritus, et d'un hypolimnion anaérobie riche en hydrogène sulfuré. Au niveau du métalimnion se trouvent de fortes concentrations de bactéries photosynthétiques exploitées par le zooplancton (CAUMETTE *et al.*, sous presse). La station 2 est en bout de baie, ce qui la met plus tôt et plus longtemps au contact des eaux du Comoé au moment de la crue de ce fleuve (voir fig. 1).

1.2. Durée des stades de développement

La durée des stades a été évaluée en laboratoire aussitôt après la récolte du matériel dans le milieu naturel. Les individus sont isolés et élevés dans de petits cristallisoirs contenant environ 20 ml de milieu d'élevage. Ils sont maintenus dans ces conditions pour un temps correspondant à 1 ou 2 stades seulement. Des nauplii à un stade avancé sont ainsi isolées pour déterminer la durée du premier stade copépodite (D_{c1}), des stades C_1 pour évaluer D_{c2}, des stades C_2 pour évaluer D_{c3}, et ainsi de suite. Ces différentes évaluations sont menées de front. Les évaluations des durées des stades embryonnaire (D_e) et nauplien (D_n) se font à partir des œufs pondus par des femelles isolées et élevées de la même manière. Les cristallisoirs sont disposés dans une enceinte thermostatée réglée approximativement à la température du milieu naturel au moment des récoltes (28,1 °C). Le milieu d'élevage est de l'eau de lagune tamisée à 60 µm, prélevée et renouvelée deux fois par jour. La quantité de nourriture est estimée par dosage de la chlorophylle — prélèvement sur filtre Gelman type AE et dosage par la méthode de Holm Hansen *et al.* (1965). Les élevages sont contrôlés toutes les deux heures à l'aide d'un microscope stéréoscopique WILD M5. Les conditions d'éclairement sont anormales, les élevages étant maintenus à l'obscurité, sauf pendant les périodes de contrôle.

1.3. Poids des stades

Les poids des stades copépodites, excepté pour le stade C_1, ont été déterminés sur des échantillons de la population étudiée, après 8 mois de fixation au formol. Ce délai garantit la stabilisation du poids selon Durbin et Durbin (1978). Les individus sont triés, mesurés, rapidement rincés à l'eau distillée, puis recueillis dans des nacelles en aluminium prépesées, et enfin passés à l'étuve à 60 °C pendant 24 heures. Les pesées se font à l'aide d'une électrobalance Cahn, la précision étant de 1 µg environ pour des échantillons toujours supérieurs à 100 µg.

Le poids du stade C_1 a été déterminé après établissement d'une relation longueur-poids à partir des couples (L_c ; W) des 4 autres stades copépodites et des adultes (fig. 2). La relation (logW ; logLc) est linéaire entre les stades adultes et C_3, mais le stade C_2 se différencie de cette loi par un poids plus élevé relativement à sa longueur. Nous avons supposé qu'il en était de même pour le stade C_1, et le poids de ce stade a été estimé d'après la courbe tracée en tirets sur la figure. Cette estimation implique l'hypothèse que la variation (W ; Lc) est continue au cours de la phase copépodite. Il convient

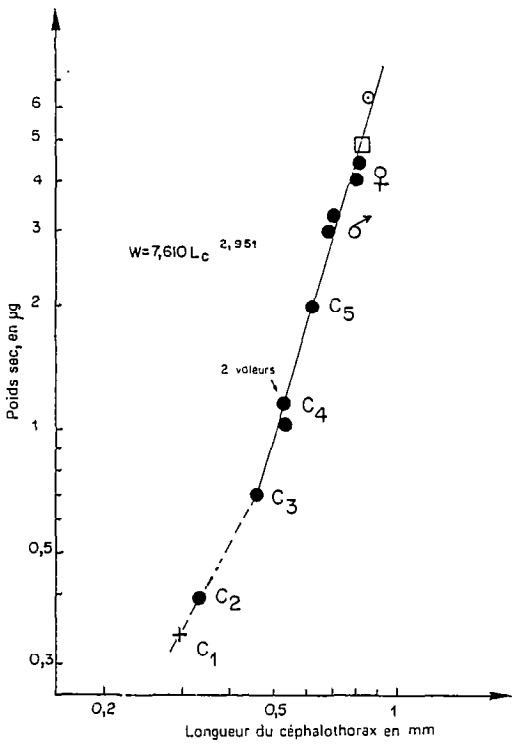


Fig. 2. — Relation longueur céphalothoracique (Lc, en mm) — poids sec (W, en µg) chez *Acartia clausi* en lagune Ébrié. ● Valeurs correspondant à du matériel, formolé depuis environ 8 mois, prélevé dans la station 1 à l'exception du stade C_2 (mélange avec des populations de plus petite taille provenant de 2 autres stations) ; □ valeur correspondant aux femelles de la station 1 après 1 mois de fixation ; ○ valeur correspondant à des femelles de la station 1 non formolées ; + estimation du poids du stade C_1 dans la station 1 (valeur utilisée dans la courbe de croissance) (voir texte)

de noter qu'un phénomène de même nature a été identifié par l'un d'entre nous pour des Copépodes du lac Tchad (données non publiées), et que Durbin et Durbin (1978) différencient de la même façon les stades C_1 et adulte, d'une loi commune aux stades C_2 à C_5 chez *A. clausi*. Toutefois ces deux auteurs n'observent pas la continuité entre la droite commune et le stade C_1 que nous avons adoptée, par principe et par nécessité, dans le présent travail. Il en résulte une relative incertitude sur l'estimation du poids du stade C_1.

Le poids moyen des nauplii a été évalué par interpolation graphique d'après la courbe de croissance, connaissant le poids des œufs et le poids initial des copépodites (fig. 4), en admettant une croissance exponentielle au cours de cette phase de développement.

Le poids des œufs a été estimé après évaluation du diamètre puis du volume, en prenant une densité égale à 1 et un rapport $\frac{\text{Poids sec}}{\text{Poids humide}}$ égal à 0.2 (valeur moyenne arrondie des rapports mentionnés par Bougis (1974) pour des copépodes).

Courbe de croissance

L'établissement de la courbe de croissance est basé sur le principe d'une différenciation *a priori* des phases nauplienne et copépodite, et sur d'autres modalités détaillées dans Gras et Saint-Jean (1981 b). La courbe relative à la phase copépodite est obtenue après linéarisation, par ajustement aux 5 points *âge-poids* des 5 stades. Cette courbe détermine le poids initial des copépodites (WiC), poids à la fin de la phase nauplienne. La courbe relative à la phase nauplienne est supposée exponentielle. Elle est déterminée par 2 points : le poids des œufs reporté à l'âge 0, et le poids WiC précédent (fig. 4). La courbe relative à la phase adulte est obtenue en portant une droite de pente nulle à l'ordonnée W_A, poids moyen des adultes, et en prolongeant la droite relative à la phase copépodite. Ces deux droites se coupent en un point, qui délimite arbitrairement deux étapes dans la phase adulte, la première au cours de laquelle le poids augmente, et la seconde où le poids est supposé stable, fluctuant autour d'une valeur moyenne. L'unité de temps adoptée pour représenter la courbe est la durée D_e du stade embryonnaire. Celle-ci dépend essentiellement de la température. L'expression de la durée des stades juvéniles ou des taux de croissance d'une espèce dans cette unité, donne donc, dans des limites à déterminer, des valeurs plus ou moins indépendantes du facteur thermique, et qui rendent compte des autres facteurs de développement. Les fondements et les avantages présumés de cette unité de temps dite « biologique » sont développés par ailleurs (Gras et Saint-Jean, 1978 a, b). La durée d'un stade en unités D_e est égale à la durée de ce stade en jours à une température T, divisé par la valeur en jours de D_e à cette température : D_i en $D_e = \frac{D_i \text{ en jours à T °C}}{D_e \text{ à T °C}}$. Pour les taux de croissance la conversion est : g en $\mu g/\mu g/D_e = g$ en $\mu g/\mu g/$ jour $\times D_e$ en jours.

2. RÉSULTATS

Quatre séries d'observations ont été faites. Les deux premières (I et II) ont été réalisées à la station 1 du 23 septembre au 3 octobre 1980. L'arrivée des eaux de crue du Comoé en cours d'étude a entraîné un changement des conditions de milieu, de telle sorte que la série II correspond à des salinités et à des concentrations de chlorophylle plus faibles, que les valeurs moyennes de la série I (1 ‰ et 7 ‰ en ce qui concerne la salinité ; 19 et 30 µg/l pour la chlorophylle) (fig. 3). Ces changements se sont accompagnés de modifications du développement. C'est pour essayer de préciser l'amplitude ou la nature de ces modifications que deux autres séries d'observations (III et IV) ont été effectuées du 7 au 11 octobre à la station 2, station depuis plus longtemps soumise à l'influence des eaux de crue. Le milieu d'élevage était de l'eau de lagune non diluée dans les séries I, II et III, et de l'eau de lagune diluée au 1/2 par adjonction d'eau filtrée à 0.3 µm (filtres Gelman type AE), dans la série IV.

La série I est complète, comprenant les évaluations des durées des stades embryonnaires (D_e), nauplien (D_n) et copépodites (D_{c1} à D_{c5}) (tabl. I). Les autres séries comportent des observations partielles (même tableau).

La courbe de croissance (fig. 4) a été établie à partir des données de la série I. Elle est commune aux deux sexes, les différences de poids entre mâles et femelles ayant été négligées. L'objet principal du présent travail était en effet d'obtenir les données de base nécessaires à l'évaluation de la production des populations naturelles, dans lesquelles les sexes

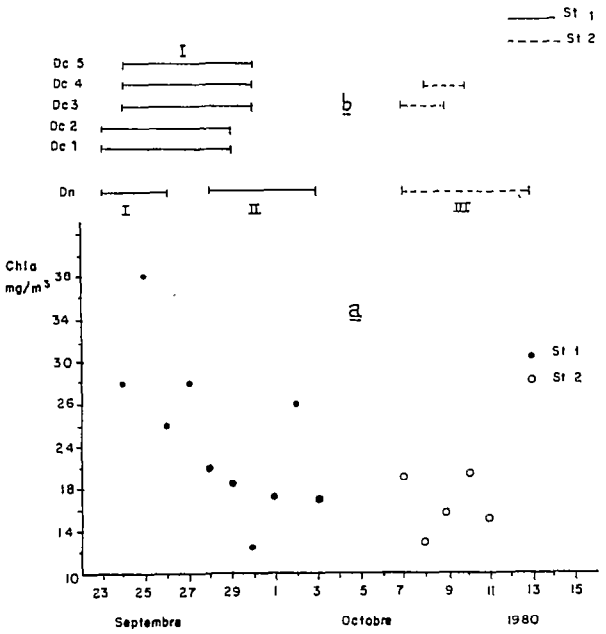


Fig. 3. — Conditions de nutrition en milieu d'élevage : *a)* concentration matinale de chlorophylle ; *b)* périodes d'observations pour les différents stades, définies par les jours d'obtention de la première et de la dernière valeur D_i

TABLEAU I

Durées moyennes en jours et intervalles de confiance, des stades embryonnaires (D_e), nauplien (D_n) et copépodites (D_{ci}), observées à 28 °C au cours de 4 séries d'observations effectuées dans les stations 1 et 2 de la baie de Bièlri

Station	Séries	Milieu (Chlor. a en µg/l.)	$D_e \pm 2\,s_m$ (Nbre de valeurs)	$D_n \pm 2\,s_m$ $\bar{l}^{(n)}$	$D_{c1} \pm 2\,s_m$ $\bar{l}^{(n)}$	D_{c2}	D_{c3}	D_{c4}	D_{c5}
1	I	Naturel (29,8)	0,395 ± 0,009 (223)	2,68 ± 0,05 (42)	0,78 ± 0,08 (23)	0,64 ± 0,07 (25)	0,73 ± 0,06 (24)	0,92 ± 0,07 (26)	0,90 ± 0,08 (35)
	II	Naturel (18,5)	0,425 ± 0,006 (299)	3,42 ± 0,21 (38)				Pas de différence significative entre ♂ et ♀	idem
2	III	Naturel (16,5)	0,390 ± 0,010 (157)	3,80 ± 0,16 (48)			0,60 ± 0,07 (18)	0,80 ± 0,12 (12)	
	IV	dilué 1/2 (9,0)					0,81 ± 0,12 (16)	0,94 ± 0,08 (9)	

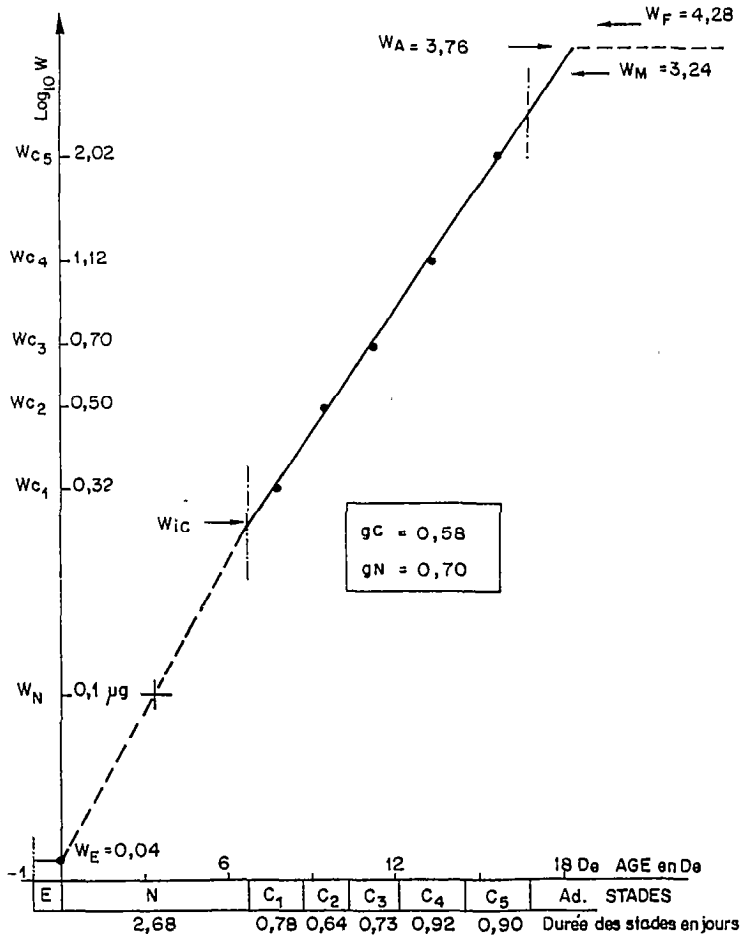


FIG. 4. — Courbe de croissance représentée en coordonnées semi-logarithmiques et dans une échelle d'âge ayant pour unité la durée D_e du stade embryonnaire. W_F, W_M, W_A = poids sec des femelles, des mâles, des adultes (moyenne des 2 sexes), obtenus par pesée ; W_E, W_N, W_{IC} = poids des œufs, des nauplii et poids initial des copépodites, estimés selon des modalités définies dans le texte. L'équation de la loi de croissance durant la phase copépodite est : $W = 0{,}263e^{0{,}229\,(z-6{,}78)}$ (âge z en unités D_e ; $z = 0$ à la naissance) ou $W = 0{,}263e^{0{,}580\,(x-2{,}68)}$ (âge x en jours). Pour la phase nauplienne les deux équations sont : $W = 0{,}04e^{0{,}277\,z}$ et $W = 0{,}04e^{0{,}702\,x}$

ne sont pas différenciés au niveau des stades juvéniles. On observe une croissance exponentielle au cours de la phase copépodite, avec un taux de 0,58 µg/µg/jour (0,23 par temps D_e). Le taux au cours de la phase nauplienne est légèrement supérieur (0,70 µg/µg/jour).

Des modifications de la durée des stades sont constatées entre les différentes séries d'observations, les plus sensibles concernant la phase nauplienne. Ces modifications vont de pair avec une évolution des conditions de nutrition illustrées dans la figure 3. Il apparaît ainsi : *(a)* que le changement des conditions à la station 1 est relativement brutal ; *(b)* que les conditions pour les stades copépodites varient au cours de la série I, les premières valeurs obtenues correspondant à des concentrations de chlorophylle plus élevées ; *(c)* que les conditions sont homogènes pour tous les stades dans la série III ; *(d)* que les conditions correspondant aux 3 séries de valeurs de D_n sont assez homogènes, mais diffèrent entre elles.

Les modifications du développement sont de deux sortes : une modification de la durée des stades seulement ; une double modification de la durée et du poids. Les *modifications de la durée* apparaissent à la station 1 entre les séries I et II, et à la station 2 entre les séries III et IV. Entre les séries I et II, il y a (tabl. I) diminution de la concentration de chlorophylle et doublement de la durée de développement des nauplii sans changement de la taille des C_1 qui en sont issus. Entre les séries III et IV, il y a diminution de la concentration de chlorophylle et augmentation significative des durées des stades copépodites 3 et 4 sans changement de taille (test *t*). Les *modifications de la durée et du poids* apparaissent entre les stations 1 et 2 à travers les observations I-III et II-III. Entre les observations I et III, il y a une baisse de la concentration de chlorophylle, qui s'accompagne d'une augmentation de D_n et d'une légère diminution de taille des C_1 qui en sont issus. Une diminution de la durée et de la taille des stades copépodites 3 et 4 est également observée (tabl. I, fig. 5). Entre les observations II et III, il y a diminution de D_n et de la taille des C_1 correspondants, alors que la concentration de chlorophylle ne varie pas (fig. 6). La variation de taille des C_1 entre les deux stations est très légère et non significative statistiquement. Cependant elle est probablement réelle car elle se trouve accompagnée d'une variation significative et croissante, de la taille des stades copépodites 3, 4 et 5 (fig. 5).

On notera que l'allongement de la durée de la phase nauplienne qui correspond à la dégradation des conditions de nutrition observée entre la série I et les séries II ou III, s'accompagne d'une augmentation de la dispersion des valeurs individuelles

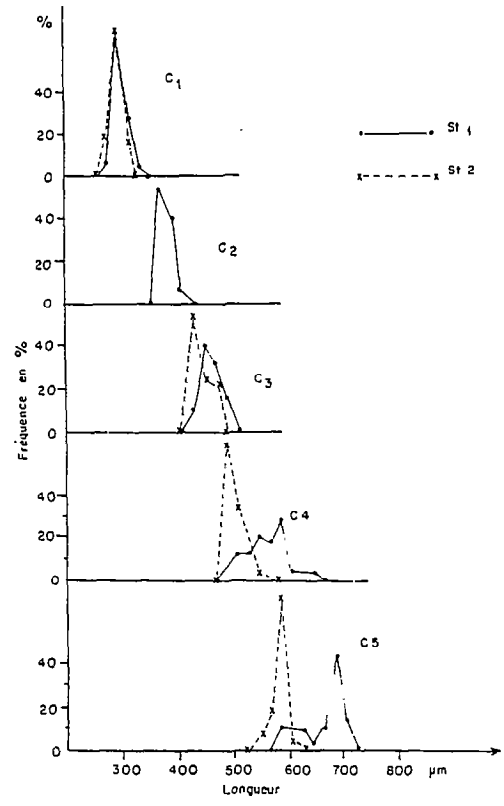


FIG. 5. — Histogramme des longueurs céphalothoraciques des stades copépodites dans les stations 1 et 2

(fig. 6). Une observation similaire a été faite à propos de deux Cyclopides d'eau douce (GRAS et SAINT-JEAN, 1981 a).

Les résultats obtenus appellent quelques commentaires que nous articulerons autour de trois thèmes : les variations de durée ou de poids liées aux conditions de nutrition, l'incidence de ces variations sur le taux de croissance, et l'étude comparée du schéma de développement et de la croissance des Copépodes.

3. DISCUSSION

3.1. Variations liées aux conditions de nutrition

La température au cours des différentes observations étant la même, les modifications du développement précédemment décrites sont vraisemblablement liées aux changements des conditions de nutrition. L'influence de ce facteur sur la durée et/ou le poids des stades juvéniles des Copépodes a en effet été démontrée par différents auteurs (OMORI, 1970 ; WEGLENSKA, 1971 ; JACOBS et BOUWHUIS, 1979 ;

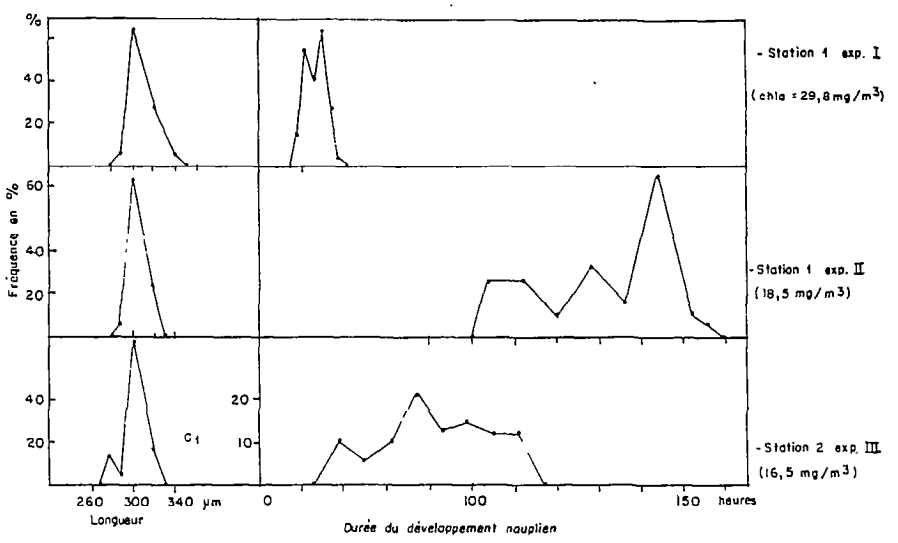


FIG. 6. — Distribution de fréquence des valeurs de D_n obtenues au cours des expériences I, II et III, et distribution des longueurs céphalothoraciques de quelques-uns des stades C_4 qui en sont issus ; S = 7‰ (I et 1‰ (II, III).

VIDAL, 1980 a, b...). Généralement, une détérioration des conditions de nutrition se traduit par un allongement du développement et/ou par une diminution du poids.

Nos observations ne sont pas entièrement cohérentes avec ce schéma. C'est ainsi que la diminution de la concentration de chlorophylle se traduit par un allongement de la phase nauplienne dans tous les cas, et par une diminution (I-III) ou par une augmentation (III-IV) de la durée des stades copépodites 3 et 4. L'analyse plus détaillée de ces variations, conjointement avec les variations de taille précédemment définies, permet d'avancer une hypothèse selon laquelle la double influence de la nourriture sur la durée et le poids des stades se ferait en deux temps. Une baisse en quantité de la nourriture entraînerait tout d'abord un allongement de la durée des stades. C'est le cas entre les séries I et II pour D_n et entre les séries III et IV pour D_{c3} et D_{c4}. Puis, les conditions de nutrition se maintenant, il y aurait diminution du poids et retour à un développement plus rapide, mais pas nécessairement identique au développement initial. C'est le cas entre les séries I et III. Dans le cadre de cette hypothèse, la situation II des nauplii correspondrait à une phase transitoire dans l'évolution des populations de la station 1 vers l'état des populations de la station 2, lesquelles caractérisent mieux les populations qui se développent dans les eaux de crue du Comoé à une certaine distance de ce fleuve, puisque ces eaux y sont installées et mélangées aux eaux autochtones depuis plus longtemps. Ceci est étayé par l'examen des histogrammes de longueur des stades copépodites 3, 4 et 5 aux stations 1 et 2 (fig. 5). Les distributions présentent une faible dispersion à la station 2 et une forte dispersion à la station 1. Les plus grandes dispersions observées à la station 1 traduiraient le mélange des populations autochtones, plus grandes, avec les populations des eaux de crue, plus petites. L'entrée des eaux de crue dans la station 1 se fait de façon significative vers le 27-28 septembre (baisse de la chlorophylle et aspect jaunâtre des eaux).

Notre hypothèse, qui permet d'expliquer les phénomènes constatés lors de nos observations, exprime une influence possible de la nourriture et n'exclut nullement l'intervention d'autres facteurs (S‰, T). On peut estimer qu'elle nuance ou complète, plus qu'elle ne contredit, les observations de VIDAL (1980 a), qui constate systématiquement des variations parallèles de la durée et du poids des stades. En effet, d'une part, la réponse à un changement des conditions de nutrition par variation de la durée des stades seulement, y est présentée comme une étape transitoire vers un état d'équilibre caractérisé par un couple durée-poids différent du couple correspondant à l'état initial. D'autre part elle diversifie les réponses possibles, dans la mesure où l'on admet que la durée et le poids peuvent chacun évoluer de façon non conforme (évolution entre les séries I et III) ou conforme au modèle « normal » (diminution de la durée et augmentation du poids lorsque les conditions de nutrition s'améliorent, ou vice versa). Les données

recueillies dans ce travail, bien que présentant l'avantage de reposer sur un protocole expérimental qui permet de se rapprocher de l'état des populations naturelles, sont cependant trop peu nombreuses ou trop inadaptées au problème soulevé, pour étayer convenablement l'hypothèse proposée.

3.2. Incidence des variations de la durée et du poids des stades sur la croissance

Faute d'observations complètes sur le développement et le poids à la station 2, nous n'examinerons pas en détail la traduction sur le taux ou la loi de croissance, des variations du poids et de la durée des stades observées ici entre les stations 1 et 2 (séries I et III). Toutefois, une analyse peut être faite de façon approximative à partir du schéma de développement et de la courbe longueur-poids relatifs à la station 1 (fig. 2). Cette loi est établie à partir de matériel formolé, mais nous l'appliquerons aux longueurs des individus vivants objet des élevages. Nous calculerons un taux de croissance par stade et un taux de croissance journalier entre les stades copépodites 1 et 5 :

$$\text{taux de croissance par stade} = \frac{\ln W_{c5} - \ln W_{c1}}{4} ;$$

$$\text{taux de croissance journalier} = \frac{\ln W_{c5} - \ln W_{c1}}{\text{intervalle de temps en jours entre } C_1 \text{ et } C_5}$$

La relation longueur-poids donne pour le stade copépodite 5, 2,34 µg dans la station 1 et 1,60 µg dans la station 2. Le poids du stade copépodite C_1 à la station 2 a été calculé d'après le poids du même stade à la station 1, en élevant au cube la différence de longueur observée, soit 2 %. On obtient ainsi 0,30 µg à la station 2, le poids des copépodites 1 de la station 1 étant égal à 0,32 µg. L'intervalle de temps entre les stades C_1 et C_5 a été calculé d'après l'expression $1/2\ (D_{c1}+D_{c5})+D_{c2}+D_{c3}+D_{c4}$. Il est égal à 3,13 jours à la station 1 (tabl. I, série I). Nous avons pris 85 % de cette valeur pour la station 2, soit 2,66 jours. Ce pourcentage correspond à la diminution des durées des stades copépodites 3 et 4 entre les séries I et III.

Les valeurs ci-dessus donnent des taux de croissance par stade sensiblement différents (0,50 et 0,42), mais des taux de croissance journaliers pratiquement identiques, avec 0,64 µg/µg/jour à la station 1 et 0,63 µg à la station 2.

Il semblerait ainsi que le taux de croissance journalier ne soit pas affecté par les variations de durée et de poids. Toutefois, de nouvelles observations sont nécessaires pour conclure.

3.3. Schéma de développement ; comparaison avec les données de la littérature

Une caractéristique du développement qui distingue la forme lagunaire d'*Acartia clausi*, d'autres Calanides marins ou d'eau douce, est la brièveté du stade embryonnaire (fig. 7). Cette caractéristique est importante. Elle influe de deux façons opposées sur le taux de natalité d'une population, en diminuant l'effectif des œufs (N_E) par rapport à l'effectif des individus libres jeunes+adultes (N_T), et en augmentant le taux de développement embryonnaire $1/D_e$. C'est en première analyse, ce que montre l'examen de la formule $b = \frac{1}{D_e} \ln (1+\frac{N_E}{N_T})$, qui exprime le taux de natalité d'une population stable à structure exponentielle (PALOHEIMO, 1974 ; GRAS et SAINT-JEAN, 1978 a).

De façon générale, le schéma de développement, qui peut être défini par les rapports entre les durées des différents stades, se caractérise par l'inégalité des phases nauplienne et copépodite. Le rapport

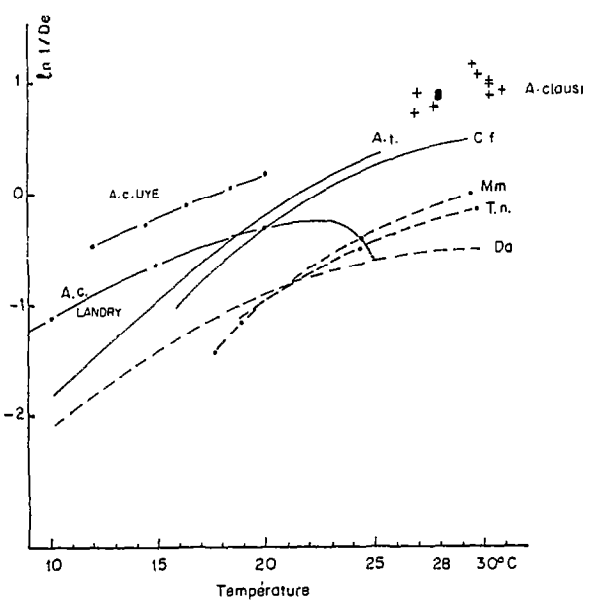


FIG. 7. — Variation du taux de développement embryonnaire avec la température représentée en coordonnées semi-logarithmiques ($\log_e$), pour quelques espèces marines ou lagunaires (trait plein) et d'eau douce (tirets). ● Valeurs d'*Acartia clausi* relatives au présent travail ; + Valeurs provenant d'autres observations. *D.a.* = *Daphnia ambigua* ; *T.n.* = *Thermocyclops neglectus* ; *M.m.* = *Moina micrura dubia* ; *C.f.* = *Centropages furcatus* ; *A.t.* = *Acartia tonsa* ; *A.c.* = *Acartia clausi*. Références mentionnées dans GRAS et SAINT-JEAN (1976), sauf *A.c.* UYE. La transformation logarithmique a été adoptée pour des raisons de représentation graphique

D_c/D_n est en effet évalué à 0.88 (1) dans la série III, et à 1,47 dans la série I, valeur biaisée du fait que D_c et D_n ne correspondent pas exactement à la même concentration moyenne de chlorophylle (cf. fig. 3). Seul le premier de ces rapports est compatible avec un développement juvénile isochrone (égalité de tous les stades : rapport $\frac{D_c}{D_n} = \frac{5}{6} = 0.83$ ou $D_n =$ 55 % de $D_c + D_n$) et il convient de remarquer qu'il correspond aux conditions de nutrition les plus défavorables.

Au niveau de la phase copépodite, on observe un allongement significatif (test F), mais relativement faible, de la durée des deux derniers stades par rapport aux trois premiers. Le rapport $\frac{D_{c4+5}}{D_{c1\,à\,3}} \times \frac{3}{2}$ est ainsi de 1.26 dans la série I, et l'on note des rapports $\frac{D_{c4}}{D_{c3}}$ de 1.33 et de 1,16 dans les séries III et IV (tabl. I).

Nos résultats diffèrent donc quelque peu de ceux de LANDRY (1975) et de UYE (1980), lesquels obtiennent, chez *A. clausi*, un développement plus isochrone, tant au niveau de la phase copépodite qu'au niveau du rapport D_c/D_n (0,9 et 0,8). Malgré tout ces résultats confirment le caractère assez particulier d'*A. clausi*, qui est en effet un des rares Copépodes où ait été observé un développement à peu près isochrone au niveau de la phase copépodite. Ce caractère particulier est souligné dans la figure 8, où ont été représentés les schémas de développement de quelques espèces, la plupart d'eau douce. On y voit que les développements sont dans l'ensemble hétérochrones, avec stades C_4 et C_5 plus longs.

Une comparaison plus générale des trois observations au niveau des valeurs de D_e et des rapports $\frac{D_n}{D_e}$(2), montre que la forme lagunaire s'apparente davantage à la forme étudiée par UYE, en ce sens que les deux ont un développement embryonnaire relativement court, et, de ce fait des rapports D_p/D_e plus élevés : respectivement 16.8 (ou 18,4 dans la série III en évaluant D_e par extrapolation à partir de D_{c3+4}) et 16.9, contre 9.1 pour la forme étudiée par LANDRY. Les différences ci-dessus sont visibles sur la figure 7, où la courbe (l_n $1/D_c$: T) d'*Acartia clausi* LANDRY se trouve décalée vers le bas.

Sur le plan de la croissance, nos observations se rapprochent également de celles de LANDRY (1978), en ce sens que, dans les deux cas, on peut admettre une croissance exponentielle au cours de la phase copépodite. Cette forme de croissance,

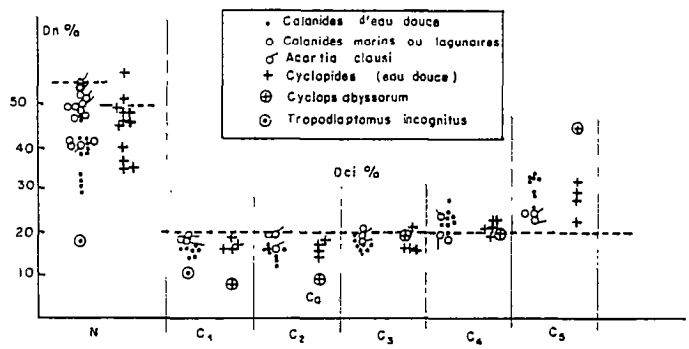


FIG. 8. — Schéma de développement juvénile de quelques Copépodes, traduit par le pourcentage de la durée de la phase nauplienne (D_n%) par rapport à la durée totale du développement, et par le pourcentage de chaque stade copépodite par rapport à la durée de cette phase (D_{ci}%). Les espèces considérées en D_n% seulement sont : *A. clausi* (UYE) ; *Temora stylifera* (ABOU DEBS ; NASSOGNE ; *Eurpina acutifrons, A. clausi, Oithona helgolandica, Centropages typicus, Clenocalanus, Clausocalanus acuicornis* (NASSOGNE ; *Eurytemora affinis* (HEINLE et FLEMER ; VIJVERBERG) ; *Eudiaptomus gracilis* (ECKSTEIN), *E. graciloides* (BOSSELMAN ; WEGLENSKA ; *Diaptomus pallidus* (GEILING et CAMPBELL) ; *Mesocyclops leuckarti* (GOPHEN ; VIJVERBERG) ; *Thermocyclops hyalinus* (BURGIS) ; *Cyclops vicinus* (AUVRAY et DUSSART ; SPINDLER ; VIJVERBERG) ; *Eucyclops serrulatus* (AUVRAY et DUSSART ; *Acanthocyclops robustus* (VIJVERBERG). Les espèces considérées à la fois en D_n% et en D_{ci}% sont : *Acartia clausi* (LANDRY et présent travail ; *Eurpina acutifrons* (NEUNES et PONGOLINI ; *Tropodiaptomus incognitus* et *Thermodiaptomus galebi* (GRAS et SAINT-JEAN) ; *Calamoecia lucasi* GREEN ; *Eudiaptomus gracilis* (MUNRO ; IVANOVA) ; *E. graciloides* (IVANOVA) ; *E. vulgaris* (JACOBS et BOUWHUIS ; *Pseudodiaptomus hessei* (HART et ALLANSON) ; *Thermocyclops neglectus* et *Mesocyclops leuckarti* GRAS et SAINT-JEAN ; *Cyclops vicinus* (MUNRO ; *Cyclops abyssorum* (WHITEHOUSE et LEWIS) ; *Acanthocyclops viridis* (IVANOVA).

(1) Valeur obtenue, en extrapolant à partir des valeurs D_{c3} et D_{c4} observées.

(2) $\frac{De - Dn}{De}$

TABLEAU II

Taux de croissance par stade copépodite, taux journalier et par temps D_e, pour quelques Copépodes marins, d'eau saumâtre et d'eau douce.

ESPECES	Taux de croissance gC			D_e (jours)	Température (salinité)	Références ; remarques
	par stade	journalier	par temps D_e			
Acartia clausi..... (Jakle's Lagoon ; USA)	ND	3,36 0,21 0,13	0,47 0,40 0,39	1,30 1,91 3,00	20°C 15 10 (26-34‰)	LANDRY, 1978 (valeurs de gC) ; LANDRY, 1975 (valeurs De) ; nourriture artificielle à saturation ; taux journaliers identiques pour les phases nauplienne et copépodite.
Acartia clausi tadentata.. (Bedford Basin ; Can.)	0,45	ND	ND	ND	9-13 (eau de mer)	SEKIGUCHI *et al.* ; art. valeur se référant au poids des femelles
Acartia clausi gabonensis. (Lagune Ebrié)	0,49	0,63	0,25	0,4	28 (1-7‰)	Présent travail ; nourriture naturelle mode de calcul différent de celui de la figure 3.
Acartia tonsa..... (Chesapeake Bay ; USA)	~ 0,34	~ 0,35	ND	ND	15	HEINLE, *in* MILLER *et al.* ; art. sat. ; d'après figure 7.
Acartia tonsa..... (Yaquina Bay ; USA)	~ 0,55	~ 0,54	1,14	2,11	21 (25‰)	JOHNSON *in* MILLER *et al.* ; art. sat. ; d'après figures 2 et 6.
Calanus helgolandicus.	~ 0,68	~ 0,27	ND	ND	15 (eau de mer)	PAFFENHÖFFER ; art. sat. ; d'après les tableaux 5 et 7 ; moyenne des élevages à *L. borealis* 101 µg.l^{-1} et *G. splendens*.
Tenora sylifera.....	0,52	0,16	ND	ND	16 (eau de mer)	ABOU DEBS ; art. ; d'après tabl. 4.7.1. et 4.7.4.
Neodiaptomus herveï.... (lac Sibaya ; Afr. Sud)	0,47	0,19	0,45	2,42	23 (eau douce)	HART et ALLANSON ; art. sat. De à 23°C évalué à partir de la valeur à 19°C d'après la courbe de KROGH ; le poids déduits de la fig.2
Calamoecia lucasi..... (lac Ototoa ; Nelle Zél.)	0,36	0,05 0,10 0,12	0,18 0,21 0,17	3,25 2,1 1,4	15 20 25 (eau douce)	GREEN ; art. sat. ; calculs dérivés d'une interprétation des données de croissance à 15°C (cf. GRAS et SAINT-JEAN, 1981b).
Tropodiaptomus thecyniatus..	0,53	0,12	0,18	1,47	30	GRAS et SAINT-JEAN, 1981b ; nat..
Thermodiaptomus galeti.....	0,62	0,41	0,57	1,40	30	
Mesocyclops leuckarti.....	0,66	1,07	1,02	0,96	30	
Thermocyclops neglectus.... (lac Tchad)	0,52	0,78	0,79	1,01	30 (eau douce)	
Mesocyclops leuckarti..... (lac Kinneret ; Israël)	0,33	0,05 0,13 0,17	0,31 0,18 0,13	6,2 1,4 0,8	15 22 27 (eau douce)	D'après GOPHEN, 1978a (durée de développement, tableau I) et GOPHEN, 1978b (poids, tableau I) ; art..

a priori optimale chez les Copépodes, a été également observée chez *Acartia tonsa* (*in* MILLER *et al.*, 1977), mais aussi chez *Calamoecia lucasi* ainsi que chez deux Cyclopides, *Mesocyclops leuckarti* et *Thermocyclops neglectus* (*in* GRAS et SAINT-JEAN, 1981 b). Il convient de souligner que ces trois dernières espèces sont des formes d'eau douce et présentent un développement nettement hétérochrone. D'autres lois ont été utilisées chez les Copépodes, notamment la loi puissance, et plus récemment l'équation de Chapman-Richards préconisée par VIDAL (1980 a).

Pour préciser et généraliser les comparaisons, trois sortes de taux relatifs à la phase copépodite, ont été calculés chez quelques espèces, tous impliquant une croissance exponentielle hypothétique (tabl. II) :

— *un taux de croissance par stade*, taux sans dimension qui reflète les différences morphologiques (l'accroissement relatif entre le premier stade et l'adulte) : il est calculé d'après la relation :

$$\text{gC par stade} = \frac{\ln W_A - \ln W_{c1}}{5}$$; W_A et W_{c1}, poids moyen des adultes et des copépodites 1 ;

— *un taux journalier*, qui prend en compte l'ensemble des paramètres et caractéristiques de croissance, notamment la température :

$$\text{gC par jour} = \text{gC par stade} \times \frac{5}{D_e}$$

— *un taux par unité de temps égale à la durée du stade embryonnaire*, unité de temps « biologique » utilisée pour tracer la courbe de croissance, et qui fournit une expression du taux relativement indépendante de la température (cf. p. 154) :

$$\text{gC par temps } D_e = \text{gC par jour} \times D_e.$$

Pour diverses raisons (imprécision des évaluations, petit nombre de données...), l'analyse de ces résultats ne peut être que très sommaire.

Les taux par stade sont relativement peu variables, témoignant de la relative homogénéité du groupe des Copépodes. Les minimums sont observés chez *Calamoecia lucasi*, une très petite forme de lac oligotrophe, et, curieusement, chez *A. tonsa* (baie de Chesapeake) et chez *M. leuckarti* (lac Kinnereth). Parmi les Calanides, les *A. clausi* lagunaires possèdent le taux journalier le plus élevé, mais il convient de

noter que le taux d'*A. lonsa* en baie de Yaquina en est voisin, malgré une température inférieure. Les taux des deux Cyclopides du Tchad à 30 °C sont les plus élevés du lot, que l'on se réfère aux valeurs journalières ou relatives au temps D_e. D'une manière générale l'utilisation du temps D_e comme référence dans les comparaisons, n'est guère concluante. Cette comparaison est en effet biaisée par le fait que les valeurs de D_e des formes d'eau douce sont très supérieures à celles des formes marines ou lagunaires. Seule *A. lonsa* en baie de Yaquina avec une valeur de D_e égale à 2.11 jours, fait exception à cette constatation provisoire, mieux illustrée dans GRAS et SAINT-JEAN (1976). Si l'on excepte cette espèce, on observe un déplacement latéral vers les taux de développement embryonnaire ($1/D_e$) élevés, des lois liant $1/D_e$ et la température, lorsqu'on passe des organismes d'eau douce aux organismes marins (fig. 7). Une correction des temps D_e tenant compte de ce déplacement devrait rendre davantage comparables les différents taux de croissance par temps D_e considérés. Le petit nombre des données considérées ici aussi bien que leur imprécision ne nous ont pas paru justifier un tel travail.

En conclusion, il apparaît que la relative similitude des 2 formes d'*Acartia clausi* sur le plan du développement et de la croissance, permet de considérer que le schéma de développement de cette espèce durant la phase copépodite est stable, bien qu'il diffère très sensiblement des schémas de la plupart des Copépodes (fig. 8). Cette relative stabilité et l'égalité approximative des stades, sont encore confirmées par des observations partielles réalisées à la station de Mopoyem (fig. 1), où les durées des stades copépodites 2, 3, 4 et 5 ont été évaluées à 0,84 — 0.88 — 0,76 et 0,91 jours à 31 °C. Cette conclusion, et le fait que la croissance au cours de la phase copépodite soit exponentielle, sont intéressants dans la mesure où ils facilitent les calculs de production et l'extrapolation des données expérimentales aux populations naturelles. En outre, le présent travail a permis de proposer une hypothèse de travail sur les modalités d'action de la nourriture sur le taux de développement et le poids. Le problème d'une éventuelle variation régionale ou saisonnière concomittante de ces deux variables, qui affecterait peu ou prou le taux de croissance, a également été soulevé. Peut-être les observations sur le développement réalisées dans d'autres stations et à d'autres époques, permettront-elles de préciser certaines de ces questions.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M. le 16 mars 1983

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABOU DEBS C., 1979. — Aspects de la physiologie et de la biologie de *Temora stylifera* DANA (Copépode Calanoïde) : éléments du bilan en carbone et azote et optimisation de la fertilité. Thèse, Paris, 162 p.

AUVRAY C., DUSSART B., 1966. — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopides (Crustacés Copépodes). I. Généralités : Cas des *Eucyclops*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 91, 3 : 477-491.

AUVRAY C., DUSSART B., 1967. — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopides (Crustacés, Copépodes). II. Cas des *Cyclops* et influence des facteurs extérieurs. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 92, 1 : 11-22.

BOSSELMANN S., 1975 a. — Population dynamics of *Eudiaptomus graciloides* in lake Esrom. *Arch. Hydrobiol.*, 75, 3 : 329-346.

BOSSELMANN S., 1975 b. — Production of *Eudiaptomus graciloides* in lake Esrom. *Arch. Hydrobiol.*, 76, 1 : 43-64.

BOUGIS P., 1974. — Écologie du plancton marin. II. Le zooplancton. *Masson et Cie Éd.*, Paris, 200 p.

BURGIS M. J., 1971. — The ecology and production of copepods particulary *Thermocyclops hyalinus*, in the tropical lake George, Uganda. *Freshwat. Biol.*, 1 : 169-192.

CAUMETTE (P.), PAGANO (M.), SAINT-JEAN (L.), sous presse. — Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries, et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Biétri (lagune Ébrié, Côte d'Ivoire). Relations trophiques. *Hydrobiologia*.

DURBIN (G. D.), DURBIN (A. G., 1978. — Length and weight relationships of *Acartia clausi* from Narranganselt Bay, R. I. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 958-969.

ECKSTEIN (H.), 1964. — Untersuchungen über der Einfluss des Rheinwasser auf die Limnologie des Schluchsees. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 28 : 119-182.

GEILING (W. T., CAMPBELL (R. S.), 1972. — The effect of temperature on the development rate of the major life stages of *Diaptomus pallidus* Herrik. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 2 : 304-307.

GOPHEN (M., 1976. — Temperature effects on life span, metabolism, and development time of *Mesocyclops leuckarti*. *Oecologia*, 25 : 271-277.

GOPHEN M., 1978 a. — Errors in the estimation of recruitment of early stages of *Mesocyclops leuckarti* caused by the diurnal periodicity of egg production. *Hydrobiologia*, 57, 1 : 59-64.

GOPHEN M., 1978 b. — The productivity of *Mesocyclops leuckarti* Claus in lake Kinneret (Israel). *Hydrobiologia*, 60, 1 : 17-22.

GRAS R., SAINT-JEAN L., 1976. — Durée du développement embryonnaire chez quelques espèces de Cladocères et de Copépodes du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. X, n° 4 : 233-254.

GRAS R., SAINT-JEAN L., 1978 a. — Taux de natalité et relations entre les paramètres d'accroissement et d'abondance dans une population à structure d'âge stable : cas d'une population de Cladocères à reproduction par parthénogenèse. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. XII, n° 1 : 19-63.

GRAS R., SAINT-JEAN L., 1978 b. — Durée et caractéristiques du développement juvénile de quelques Cladocères du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 12, 2 : 119-136.

GRAS R., SAINT-JEAN L., 1981 a. — Durée du développement juvénile de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14, 1 : 39-51.

GRAS R., SAINT-JEAN L., 1981 b. — Croissance en poids de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (2) : 135-147.

GREEN J. D., 1976. — Population dynamics and production of the Calanoid Copepod *Calamoecia lucasi* in a northern New Zealand lake. *Arch. Hydrobiol., suppl.* 50, 4 : 313-400.

HART R. C., ALLANSON B. R., 1975. — Preliminary estimates of production by a Calanoid Copepod in subtropical lake Sibaya. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1434-1441.

HEINLE D. R., FLEMER D. A., 1975. — Carbon requirements of a population of the estuarine Copepod *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.*, 31 : 235-247.

HOLM-HANSEN D., LORENZEN C. J., HOLMES R. W., STRICKLAND J. D. H., 1965. — Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 30 : 3-15.

IVANOVA M. V., 1973. — Growth patterns of Copepod Crustaceans. *Gidrobiol. Zh., Kiev*, 9 : 47-54.

JACOBS W. M., BOUWHUIS A. M. J., 1979. — The year cycle of *Eudiaptomus vulgaris* (Schmeil 1896) (Copepoda, Calanoida) in a small, acid water body during, 1973, development in the natural habitat and relationships between temperature and duration of development stages. *Hydrobiologia*, 64, 1 : 17-36.

LANDRY M. R., 1975. — The relationships between temperature and the development of life stages of the marine Copepod *Acartia clausi* Giesbr. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 5 : 854-857.

LANDRY M. R., 1978. — Population dynamics and production of a planctonic marine Copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 63, 1 : 77-119.

MILLER C. B., JOHNSON J. K., HEINLE D. R., 1977. — Growth rule in the marine Copepod genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 2 : 326-335.

MULLIN M. M., BROOKS E. R., 1970. — Growth and metabolism of two planctonic, marine Copepods as influenced by temperature and type of food — *in: Marine food chains*. Ed. STEELE, Oliver and Boyd, Edinburgh : 74-95.

MUNRO I. G., 1974. — The effect of temperature on the development of egg, naupliar and copepodite stages of the two species of Copepods, *Cyclops vicinus* Uljanin and *Eudiaptomus gracilis* Sars. *Oecologia*, 16 : 355-367.

NASSOGNE A., 1972. — Étude préliminaire sur le rôle du zooplancton dans la constitution et le transfert de la matière organique au sein de la chaîne alimentaire marine en mer Ligure. *Publication EUR 4823 f Luxembourg*, 237 p.

NEUNES H. W., PONGOLINI G., 1965. — The breeding of pelagic Copepod *Euter pina acutifrons* DANA in the laboratory. *Nature*, 208 : 571-573.

OMORI M., 1970. — Variations in length, weight, respiration rate, and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. *In: Marine food Chains*. Ed. STEELE. Oliver and Boyd. Edinburgh : 113-126.

PAGÈS J., LEMASSON L., DUFOUR Ph., 1979. — Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire. Cycle annuel. *Arch. Scient. C.R.O. Abidjan*, 5, 1 : 1-60.

PAFFENHÖFFER G. A., 1976. — Feeding, growth, and food conversion of the marine planktonic Copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 1 : 39-50.

PALOHEIMO J. E., 1974. — Calculation of instantaneous birth rate. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 4 : 692-694.

RAHM V., 1964. — Zur oekologie des zooplanktons der Lagune Ébrié (Elfenbeinküste). *Acta tropica*, 21, 1 : 1-47.

REPELIN R., sous presse. — Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nycthéméraux en lagune Ébrié. *Arch. Scient. C.R.O. Abidjan.*

SEKIGUCHI H., MC LAREN I. A., CORKETT C. J., 1980. — Relationships between growth rate and egg production in the Copepod *Acartia clausi hudsonica*. *Mar. Biol.*, 58 : 133-138.

SPINDLER K. D., 1971. — Investigations on the influence of external factors on the duration of the embryonnic development and on the moulting rythm of *Cyclops vicinus*. *Oecologia*, 7 : 342-355.

UYE (I. S., 1980. — Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steueri*. II. Isochronal larval development at various temperature. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 27, 1 : 11-18.

VIDAL (J.), 1980 a. — Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp. Mar. Biol.*, 56 : 111-134.

VIDAL (J.), 1980 b. — Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp. Mar. Biol.*, 56 : 135-146.

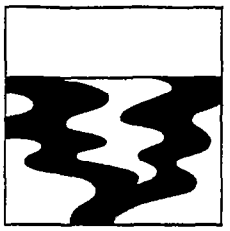
VIJVERBERG J., 1980. — Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepods from Tjeukemeer, The Netherlands. *Freshw. Biol.*, 10 : 317-340.

WEGLENSKA (T.), 1971. — The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity and production of planktonic crustacean filtrators. *Ekol. Pol.*, 19, 30 : 427-473.

WHITEHOUSE (J. W., LEWIS (B. G., 1973. — The effect of diet and density on development size and egg production in Cyclops abyssorum Sars 1863 (Copepoda, Cyclopoida). *Crustaceana*, 25, 3 : 225-236.

6.1.2. Production d'oeufs

Les observations réalisées en 1981-82 ont notamment permis de mettre en évidence un rythme journalier de production d'oeufs. Ces observations sont reportées dans la note ci-dessous axée sur ce rythme, ainsi que dans la note qui lui succède (par.6.1.3), où sont présentées les relations trouvées entre les facteurs environnementaux et la vitesse de développement, les taux de croissance en poids ou de production d'oeufs.



Rythme journalier de ponte chez Acartia clausi *en lagune Ébrié (Côte d'Ivoire)*

Lucien Saint-Jean et Marc Pagano (1)

Résumé

Un rythme journalier de ponte est mis en évidence chez Acartia clausi. *Les productions d'œufs sont maximales entre 22 et 8 heures (63 à 78 % de la production journalière) et minimales entre 14 et 20 heures (2 à 8 %). L'incidence d'un tel rythme sur les modalités d'échantillonnage pour l'étude de la structure et de la production des populations naturelles, est brièvement discutée.*

Mots-clés : Zooplancton — *Acartia clausi* — Rythme de ponte — Afrique — Côte d'Ivoire.

Summary

Daily rate of eggs production for *Acartia clausi* in the Ebrie Lagoon (Ivory coast)

A daily variation of eggs production is observed for Acartia clausi. *Productions are high between 22 and 8 hours (63 to 78 % of the daily production) and low between 14 and 20 hours (2 to 8 %). Such a rythm has consequences on sampling program for structure and production studies. They are briefly discussed.*

Key words : Zooplankton — *Acartia clausi* — Egg production — Africa — Ivory coast.

L'intérêt principal des études de fécondité chez les Copépodes réside dans le fait que la production d'œufs est à la base du recrutement des populations en même temps qu'elle constitue l'essentiel de la production des adultes. Par ailleurs la fécondité peut être considérée comme un bon indicateur de la qualité de l'environnement. C'est ainsi que les influences de la température et de la nourriture sont bien établies chez ces organismes (Gaudy, 1971 ; Dagg, 1977 et 1978 ; Landry, 1978 ; Parrish et Wilson, 1978 ; Gophen, 1978 ; Checkley, 1980 ; Sekiguchi *et al.*, 1980 ; Uye, 1981...).

Bien que l'existence possible d'un rythme journalier de ponte chez les organismes planctoniques ait déjà été soulignée (Edmondson, 1968), le cas le plus fréquemment rencontré chez les Copépodes semble être celui de pontes continues et régulièrement réparties. Cela apparaît indirectement à travers un certain nombre d'études sur le développement embryonnaire (Taube et Nauwerck, 1967 ; Burgis, 1970 ; Munro, 1974 ; Green, 1976 ; Gras et Saint-Jean, 1976), et a été observé chez *Acartia* par Dagg (1977), Parrish et Wilson (1978), et Uye (1981). A notre connaissance le seul exemple de rythme journalier de ponte signalé jusqu'ici est celui de *Mesocyclops leuckarti* dans le lac Kinneret (Gophen, 1978).

L'existence d'un tel rythme a été mise en évidence

(1) *Centre de Recherches Océanographiques, B.P. N° 18 Abidjan (Côte d'Ivoire).*

chez *Acartia clausi*, dans le cadre d'une étude plus générale sur la production et le métabolisme du zooplancton en lagune Ébrié.

1. MÉTHODES

L'étude porte sur les populations de 5 stations (fig. 1). Deux de ces stations, Tiegba et Mopoyem, se situent dans la partie ouest de la lagune, où les salinités sont comprises entre 1 et 5 ‰. Les trois autres Biétri, Boulay et Bingerville, se répartissent dans la partie centre-est, où l'on trouve des salinités très variables dans l'espace et dans le temps ($0 < S < 35$ ‰). Le zooplancton est récolté avec un filet WP2 (200 µm de vide de maille) traîné horizontalement à mi-profondeur.

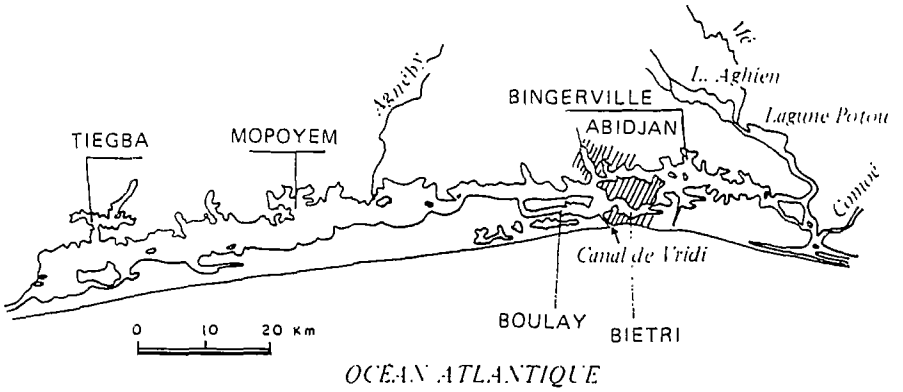
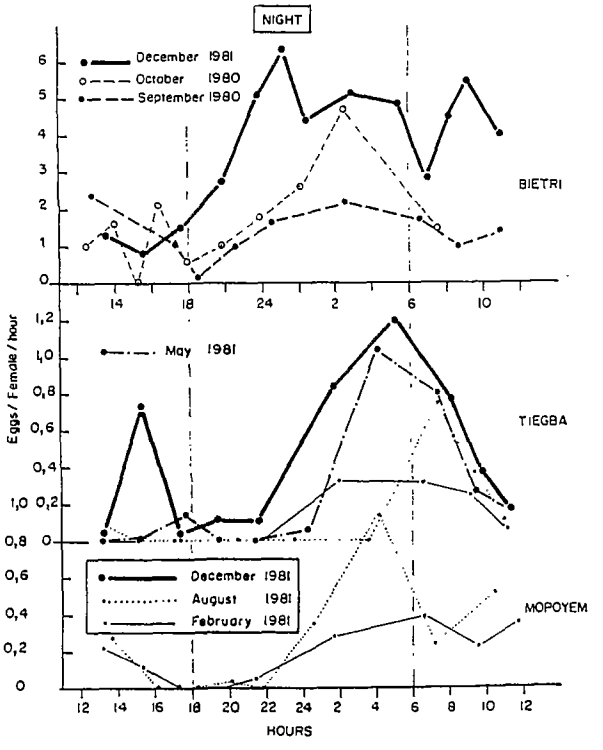


FIG. 1. — Lagune Ébrié et stations étudiées. Superficie : 560 km² ; profondeur moyenne : 4,8 m
The Ébrié Lagoon and the stations studied. 560 km² area ; 4.8 m mean depth

Acartia clausi émettant des œufs libres, la production journalière est évaluée par comptage sur des femelles mises en élevage aussitôt après leur collecte. Les femelles sont groupées par lots de 6-8 dans des petits cristallisoirs contenant environ 30 ml de milieu d'élevage. Il s'agit d'eau de lagune tamisée sur tissus filtrant de 60 µm de vide de maille. Deux types d'évaluations ont été faites, les unes en laboratoire et les autres *in situ*. Au laboratoire les cristallisoirs sont placés dans une enceinte thermostatée à la température du milieu. Les œufs sont récoltés approximativement toutes les deux heures. *In situ*, les récipients sont fermés, fixés dans une cage, et immergés à 1 m de profondeur. Les œufs sont récoltés à des heures variables 3 à 4 fois par jour. Dans tous les cas les femelles ne sont pas conservées plus de 24 heures dans ces conditions.

Le milieu d'élevage est prélevé et changé deux fois par jour dans les observations au laboratoire, et à l'occasion de chaque contrôle dans les obser-



→

FIG. 2. — Productions horaires d'œufs au cours de différentes séries d'observations réalisées en laboratoire à Biétri, Mopoyem et Tiegba
Hourly eggs production in distincts laboratory observations leads at Biétri, Mopoyem and Tiegba

vations *in situ*. Les organismes sont maintenus à l'obscurité, sauf pendant les contrôles, dans les observations au laboratoire ; ils sont soumis au rythme nycthéméral d'éclairement dans les observations *in situ*.

2. RÉSULTATS

Les résultats obtenus en laboratoire sont illustrés dans la figure 2 et ceux des observations *in situ* sont résumés dans le tableau 1.

Observations en laboratoire

Malgré l'existence de variations d'origines diverses (représentativité des lots de femelles, variabilité spatiotemporelle), il apparaît que les pontes se distribuent selon une courbe unimodale, au cours d'un cycle de 24 heures (fig. 2). De façon très générale,

TABLEAU I

Production journalière d'œufs et répartition des pontes dans 5 stations de la lagune Ébrié. Les 4 intervalles d'heures considérés sont approximatifs ; les intervalles réels sont mentionnés entre parenthèses lorsqu'ils en diffèrent trop

Daily egg production and distribution in time of the eggs laid for 5 stations of the Ebrie Lagoon. The 4 time intervals considered are approximative ; the true intervals are mentionned in parentheses when differing too much from the preceeding ones

Stations	Period	Number of females	Eggs/female/day	% of the daily egg production			
				17-22h.	22-6h.	6-12h.	12-17h.
BOUAY	06/81	20	0.3	20 (15-18)	60 (20-6)	20 (6-15)	
	07/	16	0.1	17 (13-22)	83	0 (6-13)	
	10/	21	1.7	0	70	30	0
	11/	14	5.1	24	56	19	1
	01/82	10	0.8	13	63	25	0
	05/	20	2.4	2	54	32	12
BIETRI	03/81	23	69.5	19 (16-21)	54 (21-8)	27 (8-16)	
	06/	15	40.2	28	42	17	13
	07/	10	59.5	14	54	16	13
	10/	18	39.8	11	69	17	2
	11/	14	12.0	9	48	21	21
	01/82	18	47.4	31	10	16	13
	03/	16	69.9	25	38	9	27
	05/	18	58.6	26	48	18	8
BINGERVILLE	06/81	20	9.5	4 (19-22)	80	16 (7-18)	
	07/	12	3.6	11 (13-22)	61	27 (6-13)	
	11/	21	9.0	2 (15-22)	69	29 (6-15)	
	01/82	22	5.1	10	53	14	23
	03/	23	38.2	24	59	8	8
	05/	25	82.9	17 (13-22)	53	17 (6-10)	13 (10-14)
MOPOYEM	06/81	21	8.3	1	15	52	2
	07/	10	6.1	0	75	18	7
	10/	13	6.6	1	74	24	0
	01/82	25	6.9	3	58	39	1
	03/	20	5.2	0	34	60	6
	05/	22	16.6	2	56	31	9
TIEGBA	03/81	23	12.8	2 (18-21)	73 (21-9)	25 (9-18)	
	06/	18	13.8	13	64	20	4
	07/	11	12.1		45 (20-6)	53 (6-13)	2 (13-20)
	10/	21	4.5	5	65	29	1
	01/82	21	11.4	3	62	30	4
	03/	13	6.7	0	38	58	4
	05/	23	19.9	8	55	23	16

la plupart des œufs (75 à 90 %) sont pondus entre 20 heures et 10 heures. Les maximums sont observés entre 22 heures et 8 heures (63 à 78 % des œufs pondus pendant 42 % du cycle journalier), et les minimums entre 14 et 20 heures (2 à 8 % des pontes ; 25 % du temps). Il ne semble pas y avoir de véritable arrêt des pontes à un moment quelconque du cycle ; il est donc préférable de parler de ralentissement de l'activité.

Des différences semblent se manifester entre stations : rythme plus marqué dans les deux stations de l'ouest (Mopoyem et Tiegba), avec ralentissement prolongé et reprise plus tardive des pontes. Ces différences sont mieux illustrées dans les histogrammes de la figure 3. Ceux-ci correspondent à la moyenne des productions horaires des différentes séries d'observations dans chaque station. Celles-ci sont calculées pour des intervalles de temps de deux heures et exprimées en pourcentage de la production journalière.

Observations in situ

Les intervalles de temps délimités par les contrôles effectués *in situ* ne s'harmonisent pas toujours très bien avec le rythme de ponte, tel qu'il se dégage des données ci-dessus. Les intervalles mentionnés dans le tableau 1 sont approximatifs, mais ils correspondent en gros à la majeure partie des contrôles réellement effectués. Les 2 contrôles les plus importants en égard au rythme de ponte, ceux de 22 heures et de 6 heures, ont été faits régulièrement.

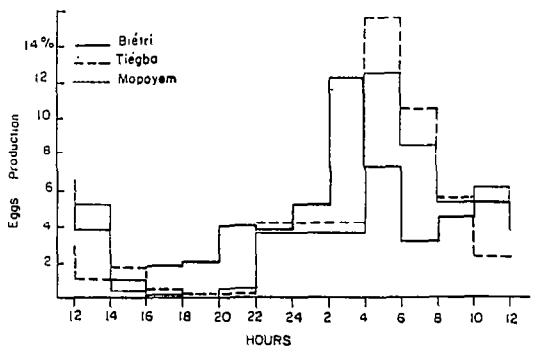


FIG. 3. — Productions horaires moyennes d'œufs exprimées en pourcent de la production journalière et calculées pour des intervalles de 2 heures, dans les 3 stations de la figure 2. Voir texte

Mean hourly eggs productions expressed as percent of the daily production, calculated for two hours intervals in the three stations considered in figure 2. See text for full explanation

Ces nouvelles données permettent de confirmer les constatations précédentes. Le rythme est mieux marqué dans les 2 stations de l'ouest qu'à Biétri, où seulement 49 % des pontes en moyenne s'effectuent entre 22 et 6 heures (33 % du temps). Un rythme très net, similaire à celui des autres stations, se manifeste à Boulay. Il en est de même pour la station de Bingerville. L'originalité des deux stations de l'ouest (reprise plus tardive des pontes et maximums retardés), qui apparaissait sur la figure 3, se confirme. En effet, à peine 1 et 4 % environ des pontes s'effectuent entre 17 et 22 heures à Mopoyem et Tiegba, contre 10, 20 et 17 % à Boulay, Biétri et Bingerville (tabl. I) ; 46 et 34 % des œufs sont émis entre 6 heures et 12 heures dans les 2 premières stations, contre 20, 16 et 13 % dans les 3 dernières.

3. DISCUSSION

Les observations précédentes montrent donc que l'activité de ponte d'*Acartia clausi* varie au cours de la journée. Si l'on néglige les différences observées entre stations, on peut admettre que la variation se caractérise par des taux de ponte maximums autour de 5 heures et par des minimums centrés sur 17 heures. On notera qu'un rythme à peu près comparable (pontes entre 19 et 4 heures) a été observé chez les poissons de 2 baies de la région d'Abidjan (REPELIN, sous presse).

L'unique exemple de variation journalière des pontes dont nous ayons connaissance chez les Copépodes est celui de *Mesocyclops leuckarti* dans le lac Kinneret (GOPHEN, 1978). Chez cette espèce une variation de l'effectif des œufs est observée *in situ*, avec des maximums entre 13 et 24 heures. Selon GOPHEN, la variation résulterait de la conjugaison de deux phénomènes. D'une part une influence de la lumière et de la température sur les processus de ponte et de développement embryonnaire, et d'autre part l'existence de migrations verticales. Cet auteur observe expérimentalement une augmentation des pontes avec la température entre 16 et 27 °C. Il constate aussi un accroissement de la production journalière d'œufs chez les femelles maintenues en permanence à l'obscurité, par rapport aux femelles soumises à une alternance de périodes d'obscurité et d'éclairement (12 h-12 h).

Il est possible que la diminution des radiations joue un rôle dans l'augmentation nocturne de l'activité de ponte chez *Acartia clausi*, bien que cette activité reste importante entre 6 et 12 heures, notamment dans l'ouest. Toutefois, l'explication la plus probable est que le rythme de ponte est la conséquence d'une variation de l'ingestion au cours de la journée (étude en cours) (fig. 4). L'influence de la nourriture sur la fécondité est en effet bien établie chez les Copépodes (GAUDY, 1971 ; LANDRY,

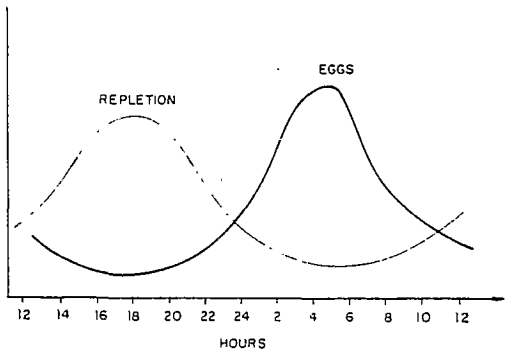


FIG. 4. — Allure des variations journalières de la production d'œufs et de la réplétion chez *Acartia clausi*. La réplétion est déterminée chez les adultes par dosage de la chlorophylle *a* et des phaeopigments contenus dans le tube digestif

Trends in the daily variations of the eggs production and of the repletion in Acartia clausi. *Repletion is obtained for the adults from measurement of chlorophyll a and phaeopigments in the gut*

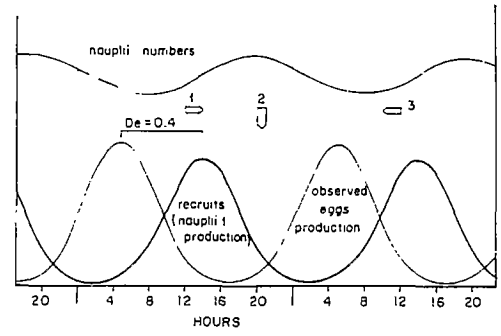


FIG. 5. — Variations journalières théoriques de la production d'œufs, de nouveaux-né nauplii 1, et de l'effectif des nauplii, dans une station type, et localisation dans le temps de la récolte de quelques-uns des paramètres déterminés dans cette station. 1. Arrivée et mise en élevage des femelles pour l'évaluation de la production d'œufs ; 2. échantillonnage du zooplancton ; 3. fin des élevages et départ de la station ; D_e = Durée du stade embryonnaire en jours. Voir texte

Theoretical daily variations of the eggs and new borns (nauplii 1) productions and of total nauplii numbers, in a given station, and localisation in time of different parameters recorded at this station. 1. Arrival and start of the experiments for the evaluation of the eggs production ; 2. zooplankton sampling ; 3. end of the experiments and departure from the station : See text for full explanation. D_e *= Egg development time in days*

1978 ; PARRISH et WILSON, 1978 ; CHECKLEY, 1980 ; SEKIGUCHI *et al.*, 1980 ; UYE, 1981). Il apparaît dans le cas présent que le maximum de ponte suit de 12 heures environ le maximum de réplétion (fig. 4). Par ailleurs, DAGG (1977) a montré que de courtes interruptions (plus de 3 heures) de l'alimentation, étaient suffisantes pour entraîner une diminution significative de la production journalière d'œufs chez *Acartia tonsa*. Bien qu'il n'y ait pas à proprement parler d'interruption de l'alimentation chez *A. clausi* (voir fig. 4), on peut estimer que l'importante variation de réplétion observée (de 1 à 6) est de nature à entraîner une variation de la production d'œufs.

L'existence d'un rythme journalier de ponte pose le problème, évoqué notamment par GOPHEN (1978), de la planification de l'échantillonnage des populations naturelles objet d'études de dynamique ou de production. L'échantillonnage à un moment quelconque de la journée ne peut donner qu'une représentation biaisée de la structure démographique. L'évaluation du biais est complexe, en particulier chez les formes, telles *Acartia*, qui émettent des œufs libres. Dans ce cas, peuvent intervenir en effet une mortalité des œufs par prédation différente de celles des mères, et un phénomène de décantation susceptible d'amener ces œufs dans des zones peu propices à leur éclosion ou à la survie des nauplii.

Les problèmes posés dans le cas d'*Acartia* en lagune Ébrié sont illustrés dans la figure 5. Cette figure schématise les variations des productions d'œufs et de recrues ainsi que de l'effectif des nauplii. Ces productions et cet effectif sont supposés constants d'un jour sur l'autre. Le maximum de production d'œufs se situe vers 5 heures (cf. fig. 3) et le maximum du recrutement horaire de nauplii vers 14 heures, la durée du stade embryonnaire étant de l'ordre de 9 heures (PAGANO et SAINT-JEAN, 1983). L'amplitude de variation des productions d'œufs et de nauplii 1 est similaire, le taux de mortalité des œufs étant supposé constant au cours de la journée. Cette variation se propage, imprimant des variations aux effectifs des autres stades de développement. Les maximums d'abondance des nauplii se situent vers 20 heures lorsque le recrutement journalier est pratiquement terminé.

Comme il est indiqué sur la figure, les mises en élevage destinées à évaluer la production d'œufs se font dès l'arrivée à la station (12 heures dans notre exemple). L'échantillonnage de la population est fait la nuit, vers 20-22 heures, de façon à améliorer l'efficacité de collecte, en minimisant les phénomènes d'évitement du filet et grâce à un positionnement plus favorable du zooplancton dans la couche d'eau. En effet, d'après le schéma classique, celui-ci est supposé migrer du fond vers la pleine eau au cours de la nuit.

D'après ce programme de récolte de données, la production d'œufs observée est donc rapportée à un effectif de nauplii maximum, qui englobe le recrutement correspondant aux pontes du jour précédent. Un biais est ainsi introduit, qui sera

d'autant plus important que les variations d'un jour sur l'autre des pontes et leur abondance seront grandes. La production d'œufs détermine en effet le recrutement journalier potentiel de la population, et l'amplitude des variations de l'effectif des nauplii va dépendre de la proportion que représente ce recrutement par rapport à cet effectif.

D'après la figure, il semblerait que deux échantillonnages, vers 8 heures et 20 heures soient susceptibles de fournir une estimation plus représentative de l'effectif des nauplii. De manière plus générale une multiplication de prélèvements sur 24 heures devrait améliorer la représentativité des effectifs des différents stades, donc de la structure démographique. Dans ce cas toutefois, un nouveau biais est introduit du fait que les prélèvements diurnes sous-estiment fortement l'abondance en raison d'une accentuation des phénomènes d'évitement du filet (données non publiées).

Il apparait ainsi que la solution des problèmes posés ne réside pas exclusivement dans une modification du plan d'échantillonnage.

Sur un autre plan, les présents résultats montrent que l'évaluation de la production des femelles sous forme d'œufs, ne peut se faire que par l'observation directe sur des périodes d'au moins 24 heures. Des évaluations moins précises sont néanmoins envisageables à partir de périodes plus courtes, mais à la condition que le rythme de ponte soit régulier et connu. C'est ainsi que l'intervalle 22-6 heures fournit dans notre cas un pourcentage élevé de la production journalière, de l'ordre de 65 % à Biétri et de 93-94 % à Tiegba et à Mopoyem.

Manuscrit reçu au Service des Editions de l'O.R.S.T.O.M. le 13 janvier 1983

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BURGIS (M.), 1970. — The effect of temperature on the development time of eggs of *Thermocyclops* sp, a tropical cyclopoid copepod from Lake George, Uganda. *Limnol. Oceanogr.*, 15 (5) : 742-747.

CHECKLEY (D. M.), 1980. — Food limitation of egg production by a marine, planktonic copepod in the sea off southern California. *Limnol. Oceanogr.*, 25 (6) : 991-998.

DAGG (M.), 1977. — Some effects of patchy food environments on Copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 22 (1) : 99-107.

DAGG (M.), 1978. — Estimated, in situ, rates of egg production for the Copepod *Centropages typicus* (Kroyer) in the New York Bight. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, 34 : 183-196.

EDMONDSON (W. T.), 1968. — A graphical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates. *Oecologia*, 1 : 1-37.

GAUDY (R.), 1971. — Étude expérimentale de la ponte chez trois espèces de copépodes pélagiques *(Centropages typicus, Acartia clausi* et *Temora stylifera)*. *Mar. Biol.*, 9 (1) : 65-70.

GOPHEN (M.), 1978. — Errors in the estimation of recruitement of early stages of *Mesocyclops leuckarti* (CLAUS) caused by diurnal periodicity of egg-production. *Hydrobiologia*, 57 (1) : 59-64.

GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1976. — Durée du développement embryonnaire chez quelques espèces de Cladocères et de Copépodes du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. X, n° 3 : 201-229.

GREEN (J. D.), 1976. — Population dynamics and production of the calanoid Copepod *Calamoecia lucasi* in a northern New Zealand Lake. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 50 (4) : 313-400.

LANDRY (M. R.), 1978. — Population dynamics and production of a planktonic marine Copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 63 (1) : 77-119.

MUNRO (I. G.), 1974. — The effect of temperature on the development of egg, naupliar and copepodite stages of two species of copepods *Cyclops vicinus* ULJANIN and *Eudiaptomus gracilis* SARS. *Oecologia*, 16 : 355-367.

PAGANO (M.), SAINT-JEAN (L.), 1983. — Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.* 16 (2) : 151-163.

PARRISH (K. K.), WILSON D. F., 1978. — Fecundity studies on *Acartia clausi* (Copepoda : Calanoida) in standardized cultures. *Mar. Biol.*, 46 : 65-81.

REPELIN (R.), sous presse. — Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nycthéméraux en lagune Ébrié. *Doc. Sci. C.R.O. Abidjan.*

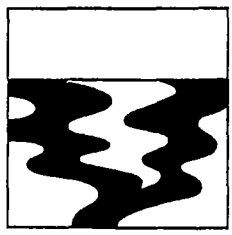
SEKIGUCHI (H.), MC LAREN (I. A.), CORKETT (C. J.), 1980. — Relationship between growth rate and Egg production in the Copepod *Acartia clausi hudsonica*. *Mar. Biol.*, 58 : 133-138.

TAUBE (I.), NAUWERCK (A.), 1967. — Zur populations dynamik von *Cyclops scutifer* SARS, I. Die temperaturabhänghigkeit der Embryonalentwicklung von *Cyclops scutifer* SARS in vergleich zu *Mesocyclops leuckarti* (CLAUS). *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, 47 : 76-86.

UYE (S. I.), 1981. — Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov : a simple empirical model of daily egg production. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 50 : 255-271.

6.1.3. Influence des facteurs environnementaux sur la vitesse de développement, la croissance et la fécondité: modélisation.

Dans ce paragraphe est reproduit *in extenso* un article paru dans la *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*.



Influence de la salinité, de la température et de la quantité de particules en suspension sur la croissance et la production d'œufs d'Acartia clausi en lagune Ébrié (Côte d'Ivoire)

Lucien Saint-Jean (1) et Marc Pagano (1)

Résumé

Le taux de croissance en poids des stades copépodites 4 et 5, ainsi que la production journalière d'œufs, ont été évalués à partir d'observations expérimentales, menées dans cinq stations représentatives des principaux secteurs lagunaires.

Le taux de croissance varie de 0,26 à 0,89 $\mu g.\mu g^{-1}.jour^{-1}$, et les valeurs extrêmes de la production d'œufs observées sont de 0,3 et 120,5 œufs par femelle par jour (0,002 et 0,55 $\mu g.\mu g^{-1}.jour^{-1}$). Les variations régionales sont importantes particulièrement en ce qui concerne la production d'œufs. De façon générale les zones dessalées de l'ouest ($S < 5$ ‰) présentent des valeurs plutôt faibles et les valeurs les plus fortes sont notées dans une baie à forte charge organique située dans la zone sous influence marine. Le taux de croissance des copépodites est toujours supérieur à la production d'œufs des femelles exprimée en $\mu g.\mu g^{-1}.jour^{-1}$. L'influence de la salinité, de la température et de la concentration en particules est analysée.

Mots-clés : Croissance en poids — Fécondité — *Acartia clausi* — Lagunes côtières tropicales — Côte d'Ivoire — Afrique.

Summary

Influence of salinity, temperature and food on weight increment and eggs production of *Acartia clausi* in Ebrie Lagoon (Ivory Coast)

Growth rate during stages C 4 and 5 and daily eggs production have been evaluated from experimental datas obtained in 5 stations representatives of the main ecological conditions of the Ebrie lagoon.

Growth rates range from 0.26 to 0.89 $\mu g.\mu g^{-1}.d^{-1}$ and eggs production from 0.3 to 120.5 eggs per female per day (0.002 to 0.55 $\mu g.\mu g^{-1}.d^{-1}$).

Regional variability are important particularly for eggs production. In the western part of the lagoon where salinities does not go upper than 5 ‰ those values are rather low; the highest ones can be found in the estuarine zone at a station (Bietri) which is rich in particulate organic mater and where salinity reach higher values during most of the year.

Daily growth rates are always greater than daily eggs production expressed as $\mu g.\mu g^{-1}.d^{-1}$.

How salinity, temperature and food affects growth and eggs production are analysed.

Key words : Weight increment — Fecundity — *Acartia clausi* — Tropical coastal lagoons — Ivory Coast — Africa.

(1) *Centre de Recherches Océanographiques, B.P. N° 18, Abidjan (Côte d'Ivoire).*

Rev. Hydrobiol. trop. 17 (3): 235-244 (1984).

La plupart des études sur la croissance et la production d'œufs chez les organismes planctoniques, en particulier chez les Copépodes, ont été réalisées en laboratoire sur des individus d'élevage soumis à des conditions plus ou moins représentatives des conditions naturelles. Plus rares sont les observations réalisées à partir de populations, d'un milieu et d'une nourriture naturels, qui permettent à certains égards de se rapprocher davantage de ces conditions.

Le présent travail repose sur des observations de ce type. Il concerne *Acartia clausi*, la principale espèce du mésozooplancton en lagune Ébrié, et a pour objet de fournir les données de base nécessaires au calcul de la production de ce Copépode.

1. MILIEU ET MÉTHODES

Les durées des stades copépodites 4 et 5 (Dc4 et Dc5) et les productions journalières d'œufs ont été déterminées dans différentes stations et époques, de manière à diversifier le plus possible les conditions écologiques.

Deux des stations, Mopoyem et Tiegba, se situent dans la partie ouest de la lagune, où la salinité reste toujours inférieure à 5 ‰, et les trois autres dans la zone estuarienne (fig. 1). Il s'agit de Biétri, où les salinités en surface vont de 1 à 30 ‰ environ, de Bingerville (0 à 16 ‰), et de Boulay (7 à 30 ‰). Biétri se caractérise en outre par des concentrations en particules très élevées (de 2 à 6,5 mg.C. l^{-1}).

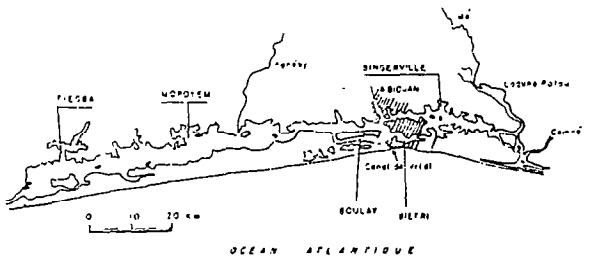


FIG. 1. — La lagune Ébrié et les stations étudiées

Deux types d'observations ont été réalisées : le premier, où la durée des stades et la production d'œufs sont déterminées simultanément (et se rapportent ainsi à la même population), et le second, où seule est déterminée la production d'œufs.

La durée des stades copépodites 4 et 5 est déterminée à partir d'individus mis en élevage, aussitôt après leur collecte, dans de l'eau de lagune filtrée à 60 µm (PAGANO et SAINT-JEAN, 1983).

La production journalière d'œufs est déterminée à partir de femelles (15 à 18) mises en élevage pour 24 heures aussitôt après leur collecte. Les récipients d'élevage sont, soit placés dans une enceinte thermostatée à la température du milieu (observations du type 1 ci-dessus), soit immergés à 1 mètre de profondeur sur le lieu de pêche (observations de type 2) (SAINT-JEAN et PAGANO, 1983).

Les facteurs contrôlés sont la température (T), la salinité (S), et la concentration en particules inférieures à 60 µm (Pi). La concentration particulaire est évaluée en *chlor. a* et *phaeopigments* (dosage au fluorimètre Turner selon la méthode de HOLMHANSEN *et al.*, 1965), et également en phosphore (Pp) (méthode MENZEL et CORWIN, 1965), en carbone (Cp) et en azote (Np) (analyseur CHN Hewlett Packard 180B), dans les observations de type 2 seulement.

La production journalière d'œufs est exprimée en nombre (NE) et en poids (PE). Exprimée en poids, elle représente l'essentiel de la *production des femelles*, et on a :

$$PF, \text{ en } \mu g.\mu g^{-1}.j^{-1} = \frac{NE.F^{-1}.j^{-1} \times \overline{W}E}{\overline{W}F}$$; $\overline{W}E$ et $\overline{W}F$ sont les poids moyens des œufs et des femelles, évalués selon des modalités décrites plus loin.

Trois expressions du *taux de croissance* ont été retenues, toutes impliquant une croissance exponentielle :

(a) un taux par stade : $gs = \ln \frac{W5}{W4}$, en $\mu g.\mu g^{-1}$. $stade^{-1}$, où W5 et W4 sont les poids des deux stades copépodites évalués selon les modalités mentionnées plus loin ;

(b) un taux journalier : $g = \frac{1}{D} \ln \frac{W5}{W4}$, en $\mu g.\mu g^{-1}$. $jour^{-1}$, où D est la durée moyenne en jours des stades copépodites 4 et 5 $\left(D = \frac{Dc4 + Dc5}{2}\right)$;

(c) un taux relatif à une unité de temps égale à la durée en jours (De) du développement embryonnaire : $gDe = g \times De$, en $\mu g.\mu g^{-1}.De^{-1}$.
De est évalué connaissant la température, d'après la relation suivante établie expérimentalement entre 26,9 et 31 °C : $1/De = 0{,}1493\ T - 1{,}770$; $r = 0{,}669$, significatif à 99 %.

La durée d'un stade juvénile en unités De s'exprime par le rapport D/De entre la valeur D en jours observée pour une température donnée, et la durée (en jours) du développement embryonnaire correspondant à la même température, calculée d'après la relation ci-dessus.

TABLEAU I

Taux de croissance relatifs aux stades copépodites 4 et 5, et productions d'œufs, obtenus dans les différentes stations étudiées. Dans la rubrique « observations de type 1 » (voir texte p. 236), il s'agit des valeurs moyennes, et les 2 chiffres entre parenthèses dans la colonne g représentent le nombre des valeurs de Dc4 et de Dc5 obtenues lors de chaque observation. Dans la rubrique « Type 2 », il s'agit des valeurs moyennes et des valeurs extrêmes (indiquées entre parenthèses). (a) : taux de croissance relatif aux stades copépodites 3 et 4. ND : non déterminé

		OBSERVATIONS DE TYPE 1				TYPE 2
Station	Date	g $\mu g\ \mu g^{-1}\ j^{-1}$	g DE $\mu g\ \mu g^{-1}\ j^{-1}$	Production d'oeufs nbre $F^{-1}\ j^{-1}$	$\mu g\ \mu g^{-1}\ j^{-1}$	Production d'oeufs en nbre $F^{-1}\ j^{-1}$ en $\mu g\ \mu g^{-1}\ j^{-1}$
BIETRI	10/80	0,63(26-35)	0,26	39,8	0,25	
-	-	0,48[a](18-12)	0,20	ND	ND	
-	12/81	0,89(15-14)	0,33	82,4	0,43	49,0(12 à 69,9)
-	02/83	0,74(12-18)	0,27	120,5	0,55	0,24(0,06 à 0,33)
-	05/83	0,68(17-21)	0,26	59,4	0,37	
-	06/83	0,69(18-23)	0,30	79,6	0,43	
BOULAY	05,81	0,40(16-6)	0,17	2,8	0,017	1,9(0,3 à 5,4)
-	06/83	0,53(17-24)	0,20	5,5	0,026	0,009(0,002 à 0,026)
BINGERVILLE	03/83	0,65(14-20)	0,23	18,9	0,09	
-	05/83	0,70(20-18)	0,26	32,7	0,20	24,7(3,6 à 82,9)
-	06/83	0,50(17-18)	0,20	40,4	0,32	0,15(0,02 à 0,48)
MOPOYEM	02/81	0,48(18-19)	0,17	5,6	0,06	8,3(5,2 à 16,6)
-	09/81	0,26(8-20)	0,12	8,6	0,11	0,11(0,06 à 0,22)
TIEGBA	05/81	0,35(3-10)	0,13	7,7	0,11	11,6(4,5 à 19,9)
-	12/81	0,38(7-5)	0,14	13,7	0,19	0,14(0,04 à 0,25)

On supposera, puisque De dépend essentiellement de la température, que la variabilité liée à ce facteur est éliminée pour les grandeurs ainsi exprimées (gDe : D/De). Une telle supposition, avancée de façon plus ou moins explicite par quelques auteurs (GRAS et SAINT-JEAN, 1969, 1978 ; UYE *et al.*, 1983), voire partiellement vérifiée dans les travaux de CORKETT et MC LAREN (1970), demande confirmation et analyse.

Les poids des stades copépodites et des femelles ont été calculés connaissant leur longueur céphalothoracique (L, en mm), à partir d'une relation entre cette longueur et le poids sec (W, en µg) établie pour du matériel formolé : $W = 7{,}61\ L^{2{,}951}$ (PAGANO et SAINT-JEAN, 1983). Les longueurs sont déterminées sur les individus vivants aussitôt après la mue pour les stades copépodites, et sur des échantillons plus grands récoltés au moment des observations pour les femelles. Le poids des femelles est en outre multiplié par un coefficient préétabli égal à 1,488, pour le corriger des pertes liées à la formolisation.

Le poids des œufs a été évalué d'après leur diamètre en utilisant le facteur de conversion proposé par MILLER *et al.* (1977), pour convertir le volume des nauplii en poids sec chez *A. lonsa*. Ce facteur est 1.676×10^2 µg par mm³, et donne un poids moyen arrondi égal à 0,04 µg.

2. RÉSULTATS

Les taux de croissance journaliers observés se situent entre 0,26 et 0,89 $\mu g.\mu g^{-1}.jour^{-1}$, avec, de façon générale, des valeurs plus faibles à Mopoyem et à Tiegba (0,26 à 0,46) (tabl. I). Les variations de la production d'œufs sont plus importantes, avec des valeurs généralement élevées à Biétri (jusqu'à 120,5 œufs par femelle par jour), moyennes dans l'ouest (de 4,5 à 19,9) et à Bingerville, et très faibles à Boulay (de 0,3 à 5,5) (tabl. I). Le trop petit nombre de valeurs obtenues et l'irrégularité de leur répartition dans le temps, ne permettent pas de définir de façon plus précise ou probante des différences régionales ou des variations saisonnières, en parti-

culier de la croissance. Par contre, en regroupant ces données, il devient possible d'analyser l'influence des facteurs contrôlés : température, salinité et concentration en particules.

2.1. Influence des facteurs température, salinité, et concentration en particules sur le taux de croissance journalier

Nous avons fait porter l'analyse respectivement sur le taux de croissance par stade et sur la durée moyenne des stades copépodites 4 et 5, dont le rapport donne le taux de croissance journalier ou par unité de temps *De*.

Taux de croissance par stade

Le calcul des coefficients de corrélation entre les facteurs et gs, révèle une liaison significative à 99 % avec la salinité ($r = 0{,}627$; $n = 49$) et l'absence de liaison avec la température et la concentration en particules exprimée en pigments ($r = 0{,}103$ et $0{,}255$) — des résultats comparables sont observés en ce qui concerne les liaisons entre la longueur céphalothoracique et ces trois facteurs. Il semble en fait (fig. 2), et cela se manifeste avec plus de netteté

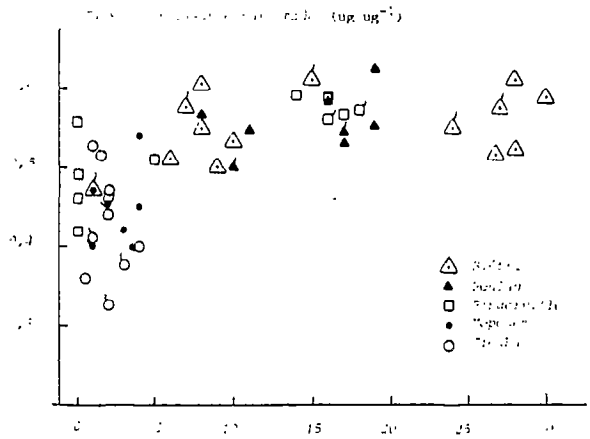


Fig. 2. — Variation du taux de croissance par stade (gs) en fonction de la salinité dans les stations étudiées

lorsqu'on considère la taille des adultes et des copépodites 4 et 5 (fig. 3), que l'on ait deux groupes de points, l'un correspondant aux salinités inférieures à environ 5 ‰, et l'autre aux salinités supérieures à ce seuil. Au-dessus de 5 ‰, longueurs et taux sont significativement plus élevés (test t), gs ayant pour valeur moyenne 0,560 $\mu g.\mu g^{-1}$. $stade^{-1}$ (0,452 en

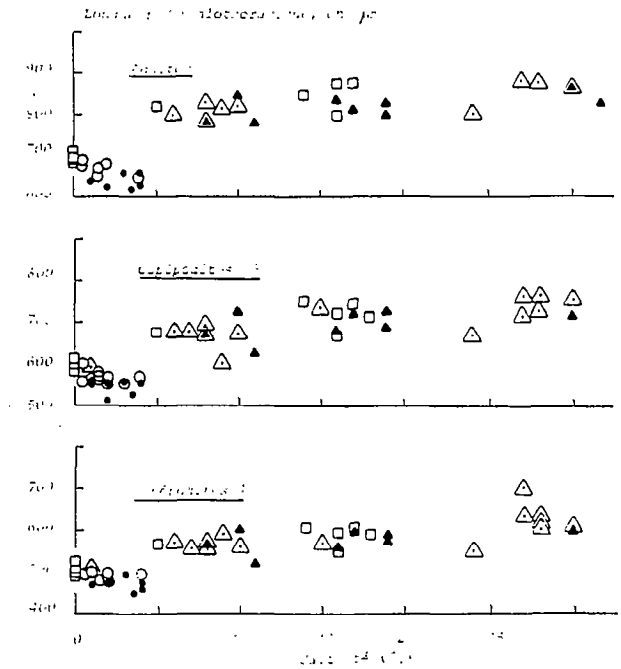


Fig. 3. — Variation de la longueur céphalothoracique (L) en fonction de la salinité, chez les adultes et les stades copépodites 4 et 5 d'*Acartia clausi*

dessous de 5 ‰). L'examen de la figure 3 suggère en outre, bien que les tests ne soient pas ici significatifs, que les populations de Mopoyem et de Tiegba sont de plus petite taille que les populations trouvées en zone estuarienne (à Bingerville et Biétri) durant les périodes de basses salinités. Il en serait de même en ce qui concerne le taux de croissance par stade, avec respectivement des valeurs moyennes de 0,441 et 0,484 pour ces deux groupes de populations. La différence, à confirmer, s'expliquerait par le fait que les populations de l'ouest sont soumises aux faibles salinités de façon permanente, alors que celles de la zone estuarienne ne le sont que de façon épisodique.

Durée moyenne des stades copépodites 4 et 5 (D)

Un examen de la distribution des points représentant les valeurs 1/D obtenues en fonction de chacun des trois facteurs considérés (fig. 4), montre que les points de Biétri se séparent assez nettement des autres dans les cas des facteurs température (T) et concentration en pigments (Pi). Ils se situent au-dessus dans le premier cas (4c) et ils marquent

un infléchissement du nuage de points au-delà de 30-35 $\mu g.l^{-1}$ dans le second cas (4b). Cet infléchissement est également très net lorsque les durées des stades sont exprimés en unités De, ce qui, rappelons-le, a pour conséquence d'éliminer la variabilité liée à la température (fig. 5).

Les coefficients de corrélation calculés pour chacune des deux familles de points ainsi différenciées (concentrations inférieures à 35 $\mu g.l^{-1}$ et Biétri), et pour l'ensemble des valeurs, sont reportés dans le tableau II. L'influence de la température sur D exprimé en jours, se manifeste seulement en dessous du seuil de 35 μg ($r = 0,676$ pour $n = 12$). L'influence de la concentration en pigments sur D exprimé en jours, n'est significative que lorsqu'on prend en compte la totalité des valeurs ($r = 0,641$ pour $n = 17$) : lorsque la durée est exprimée en unités *De*, tous les coefficients sont significatifs. Dans les différents cas la salinité n'explique qu'un très faible pourcentage de variance.

Bien qu'imparfaits, ces résultats nous autorisent à conclure provisoirement que la salinité n'exerce pas d'influence notable sur la vitesse de développement. Celle-ci n'est influencée que par la température et la concentration en particules.

TABLEAU II

Coefficients de corrélation entre les valeurs 1/D et De/D observées et les facteurs Pi (concentration en particules, ici exprimée en chl. *a*+phaeopigments), T (température) et S (salinité). n = nombre de couples ; ns = non significatif à une probabilité de 95 % ; * significatif à 95 % ; ** significatif à 98 % ; *** significatif à 99 %

Liaison entre		Pour $Pi < 35\ \mu g.l^{-1}$ (n = 12)	Biétri (n = 6)	Ensemble (n = 17)
1/D et	Pi	0,516 ns	0,576 ns	0,641***
	T	0,676**	0,232 ns	0,438 ns
	S	0,196 ns	0,330 ns	0,432 ns
De/D et	Pi	0,698**	0,835*	0,800***
	T	0,411 ns	-0,341 ns	0,143 ns
	S	0,114 ns	-0,140 ns	0,361 ns

Pour D exprimé en jours, la prise en considération des facteurs T et Pi dans un modèle de régression multilinéaire, entraîne un gain de variance hautement significatif ($F = 20,1$ pour 9 *ddl*) en dessous du seuil, et donne l'expression :

(1) $1/D = 0,0182\ Pi + 0,121\ T - 2,855.$

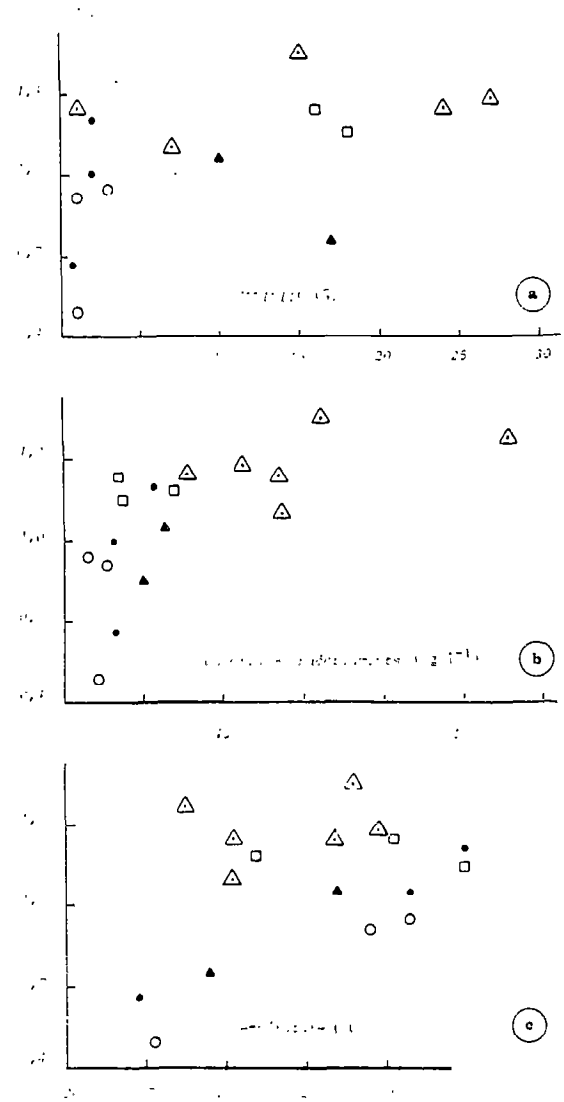


FIG. 4. — Distribution des valeurs 1/D observées en fonction de la salinité (a), de la concentration en particules (b) et de la température (c). Mêmes symboles que dans la figure 2

Au-dessus du seuil, l'équation obtenue est :

(2) $1/D = 0,0041\ Pi + 0,091\ T - 1,594,$

mais le gain de variance n'est pas significatif ($F = 3,99$ pour 3 *ddl*).

Dans l'échelle de temps De, où Pi explique de loin le pourcentage le plus élevé de variance en dessous et au-dessus du seuil, la distribution des points suggère une relation curviligne (fig. 5). Nous avons adopté le modèle de Michaelis Menten couramment utilisé dans les processus biologiques comportant des phénomènes de seuil. L'équation, obtenue par itération, est :

$$3,\ De/D = \frac{0.6\ Pi}{9 + Pi},$$

et donne un ajustement satisfaisant.

ESSAI DE MODÉLISATION DU TAUX DE CROISSANCE JOURNALIER

Partant des valeurs théoriques de gs retenues pour les différentes salinités et stations, et des équations ci-dessus, nous proposerons les deux modèles suivants pour exprimer les variations du taux de croissance journalier en fonction des facteurs contrôlés. Le premier est :

$$4\ \ g = gs \cdot \frac{1}{D},$$

1/D étant exprimé par l'équation (1) en dessous de 35 µg.l^{-1} et par l'équation (2) au-dessus. Cette dernière équation a été employée bien que n'étant pas significative (voir plus haut).
Le second modèle est :

$$5\ \ g = gs \cdot \frac{0.6\ Pi}{9 + Pi} \times \frac{1}{De},$$

où 1/De = 0.1493 T − 1.770.

Les valeurs de gs applicables dans les deux cas sont : 0.560 pour les salinités supérieures à 5 ‰ ; 0.484 pour S < 5 ‰ à Biétri et Bingerville ; 0.441 à Mopoyem et Tiegba.

Les valeurs de g ont été calculées d'après ces deux modèles pour les salinités, les concentrations, et les températures relatives aux différentes observations. Le test t portant sur la comparaison à une valeur 1 des pentes des droites d'ajustement aux couples (g observé ; g théorique) est hautement significatif dans les deux cas (fig. 6).

2.2. Influence des facteurs température, salinité, et concentration en particules sur la production d'œufs

Le calcul des coefficients de corrélation relatifs aux trois facteurs considérés (tabl. III) fait apparaître deux éléments essentiels : d'une part l'absence de liaison avec la température, et d'autre part la prépondérance du facteur concentration en particules, qui est le seul à être corrélé avec la production d'œufs exprimée en poids (PF). Les liaisons avec la salinité et la longueur céphalothoracique des femelles ne sont significatives que pour la production en nombre. Il est par ailleurs probable que la salinité n'exerce pas d'influence directe sur la ponte. Cette influence s'exercerait par le biais de la relation salinité-longueur déjà signalée (fig. 3).

En ce qui concerne l'influence de la concentration en particules, la meilleure relation est obtenue avec

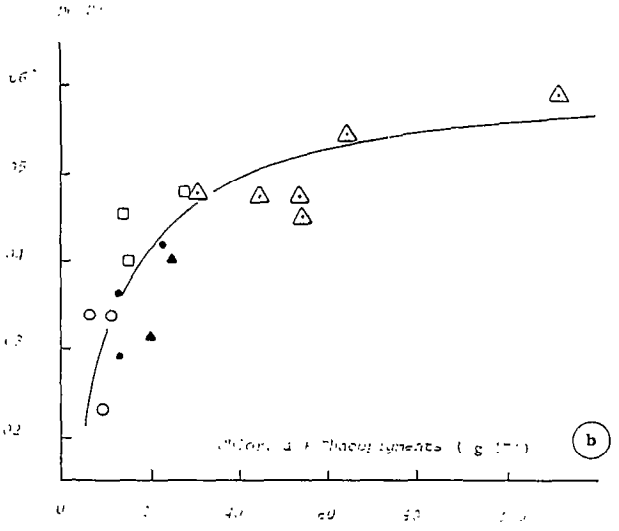


FIG. 5. — Distribution des valeurs De/D observées en fonction de la concentration en pigments. Mêmes symboles que dans la figure 2. En trait plein, la courbe de Michaelis Menten ajustée à l'œil

le phosphore qui, pour cette raison, a été retenu à titre d'illustration (fig. 7). La distribution des points (Pp : PF) suggère l'existence d'une concentration « seuil » au-delà de laquelle la liaison avec ce facteur tend à disparaître. Cela est particulièrement visible après transformation logarithmique des taux, le plateau qu'on observe alors ne pouvant être attribué, tant il est net, à la seule transformation (fig. 7b). Celle-ci permet de situer les seuils vers 35 µg.l^{-1} pour les pigments, comme dans la relation De/D = f (Pi, de la figure 5, et vers 30-40 µg.l^{-1} pour le phosphore. Les seuils en Cp et Np sont mentionnés dans le tableau IV.

3. DISCUSSION, CONCLUSIONS

Il est intéressant de comparer le taux de croissance (g) et la production d'œufs exprimée en poids (PF), qui représentent respectivement le taux de production individuel de jeunes et d'adultes d'une même espèce. Les premiers sont systématiquement supérieurs aux seconds (tabl. I, fig. 8), les rapports g/PF étant très élevés à Boulay et voisins de 2 dans de nombreux cas. g et PF sont corrélés au seuil de risque de 1 % (r = 0.691 pour n = 14), et la droite d'ajustement (axe majeur réduit) a pour équation : g = 1.048 PF + 0.325.

Selon cette expression, le rapport g/PF tendrait vers la valeur limite 1.048 lorsque PF augmente. Cette limite est approchée pour des valeurs de PF (et de g) très élevées, supérieures à 1 µg.µg^{-1}.j^{-1}, de sorte que l'égalité g = PF est hautement improbable.

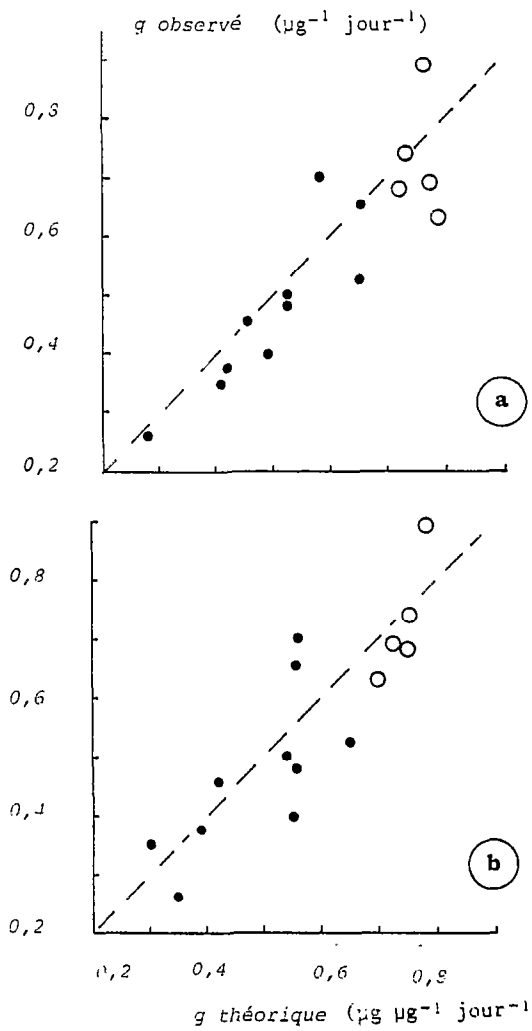


Fig. 6. — Distribution des points 'g théorique ; g observé' pour les deux modèles adoptés (voir texte). Les droites en tirets représentent le cas d'égalité entre g observé et g théorique. (a) modèle utilisant la régression multilinéaire : 1/D = f (Pi, T) ; (b) modèle utilisant la courbe de Michaelis Menten : De/D = f (Pi)

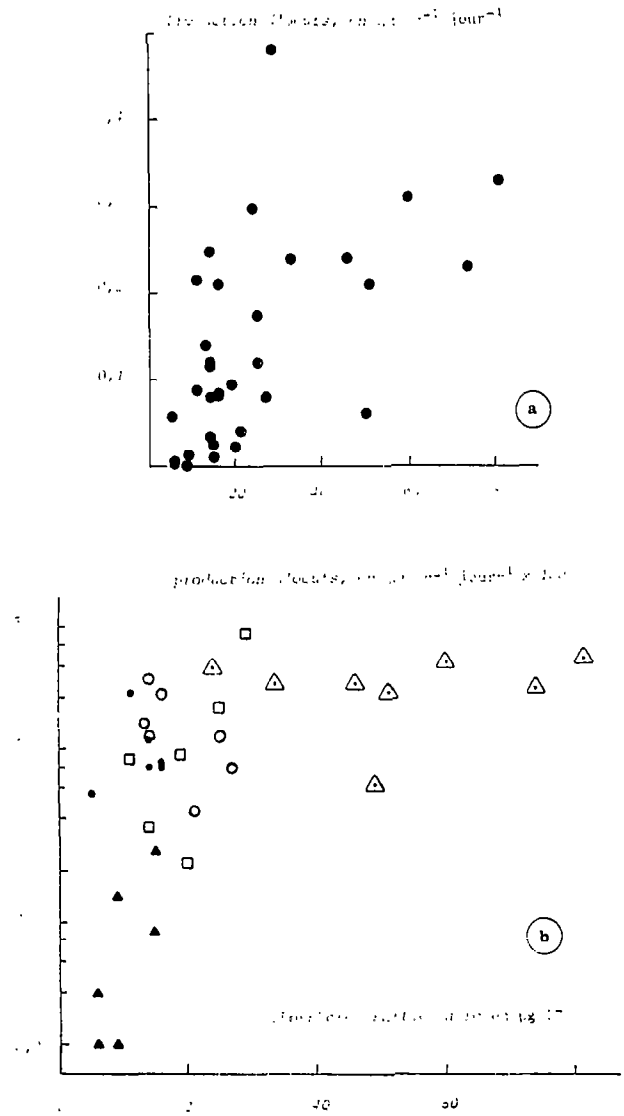


Fig. 7. — Variation de la production d'œufs des femelles exprimée en poids (PF) en fonction de la concentration en phosphore particulaire, avant (a) et après (b) transformation logarithmique des valeurs de production

Tableau III

Coefficients de corrélation entre la production d'œufs et différents facteurs. Pp : concentration en particules exprimée en phosphore ; L : longueur céphalothoracique des femelles. Pour les autres symboles, voir le tableau II

	Pi	Pp	T	S	L
Nombre d'oeufs par F par jour	0,573*** (n = 33)	0,660*** -	0,150ns -	0,478*** -	0,507 *** -
Poids d'oeufs (en µg) par µg par jour	0,504*** (n = 33)	0,575*** -	0,190ns -	0,184 ns -	0,190ns -

TABLEAU IV

Exemples de concentrations seuils au-delà desquelles la liaison entre la concentration de nourriture et g ou PF tend à disparaître. (a) : d'après la figure 18 ; il ne s'agit pas d'une valeur seuil, mais de la valeur maximale dans la relation linéaire observée par l'auteur entre la concentration et la production d'œufs

Référence	Espèce	Concentrations seuil approximatives pour :	g ou PF	Milieu et source de nourriture
Présent travail	A. clausi	35 µg chl. + phaeop.l^{-1}	g et PF	eau et nourriture naturelle.
		3000 µg C l^{-1}		
		350 µg N l^{-1}	PF	
		35 µg P l^{-1}		
LANDRY (1978)	A. clausi	25 µg chl a l^{-1}(a)	PF	eau et nourriture naturelle.
CHECKLEY (1980)	Paracalanus	7,4 µg N l^{-1}	PF	Thalassiosira
VIDAL (1980)	Calanus pacificus	100-200 µg C l^{-1}	g	"
	Pseudocalanus sp	50-200 µg C l^{-1}	g	
UYE (1981)	A. clausi	1 µg chl.a l^{-1}	PF	Thalassiosira + Dunaliella
	A. steueri	1.5 µg chl.a l^{-1}		

Sur ce point nos résultats sont donc en contradiction avec ceux de LANDRY (1978), qui observe des productions d'œufs égales ou supérieures aux taux de croissance, ainsi qu'avec les conclusions de SEKIGUCHI *et al.* (1980) qui admettent l'égalité des deux.

Des différences notables semblent exister entre croissance en poids et ponte, en ce qui concerne le degré d'influence des différents facteurs. C'est ainsi que l'on peut constater que l'amplitude des variations de la production d'œufs est beaucoup plus forte : de 1 à 25, contre 1 à 4 pour la croissance. D'autre part, en première analyse, la croissance semble être plus ou moins soumise à l'influence des trois facteurs considérés, et en particulier de la température, alors que la ponte ne semble dépendre que du facteur nourriture, qui cependant n'explique qu'un pourcentage de variance relativement modeste (33 %). Outre les incertitudes d'ordre expérimental, ce pourcentage pourrait être lié à la description trop imprécise du facteur nourriture, le spectre de taille des particules considéré (0,3 à 60 µm) dépassant largement les tailles optimales de sélection définies par NIVAL et NIVAL (1976) pour *A. clausi* (4 et 12 µm, selon les stades, pour les plus petites). Par ailleurs la production d'œufs dépendrait en partie des conditions de nutrition du (ou des) jour précédent, ce que suggèrent des études antérieures sur les rythmes de ponte et de nutrition (SAINT-JEAN et PAGANO, 1983 ; PAGANO et SAINT-JEAN, *sous presse*). Quoi qu'il en soit, le fait que la production d'œufs soit essentiellement fonction du facteur nourriture, renforce l'idée émise notamment par PARRISH et WILSON (1978), selon laquelle la fécondité est un bon indicateur de la qualité nutritive d'un milieu.

La relation entre la concentration de nourriture et la durée de développement ou la production d'œufs correspond à la forme curviligne habituellement observée ou admise, avec notamment une concentration « seuil » au-delà de laquelle la liaison tend à disparaître (CHECKLEY, 1980 ; VIDAL, 1980 ; UYE, 1981). Une relation similaire a également été obtenue à partir de cultures d'algues (*Tetraselmis*) en ce qui concerne la production d'œufs (données non publiées).

Dans le cas présent, la concentration seuil est très élevée (35 µg.l^{-1} de chlor. *a* et de phaeopigments, et 40 µg.l^{-1} dans le travail cité ci-dessus), supérieure à la plupart des valeurs signalées dans la littérature pour des Copépodes marins (tabl. IV). Corrélativement, les concentrations pour lesquelles la liaison est forte, c'est-à-dire en dessous de ce seuil, sont elles-mêmes particulièrement élevées, et seules les valeurs mentionnées par LANDRY à propos d'une forme lagunaire d'*A. clausi* s'en rapprochent (voir tabl. IV). Il y a ainsi une sorte de décalage vers les fortes concentrations, de la relation sous sa forme habituelle.

Bien que la prise en compte de particules qui dépassent sans doute largement les dimensions du

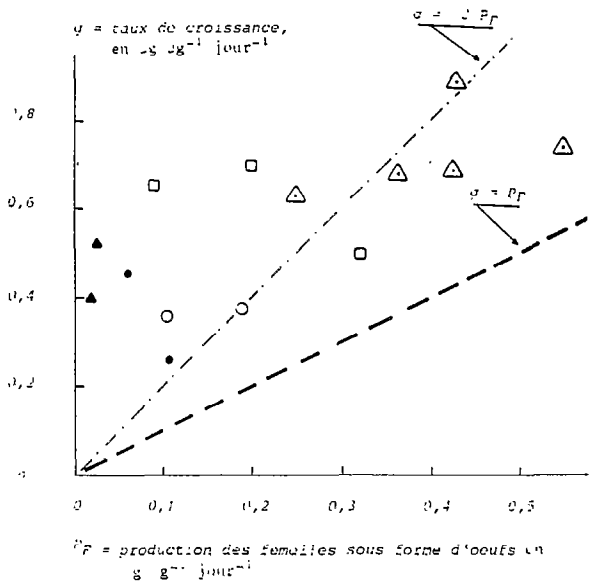


FIG. 8. — Couples de points (taux de croissance; production d'œufs) obtenus dans les 5 stations étudiées (données du tableau I).

matériel consommable par *Acartia* surévalue l'abondance de ce matériel, il est probable que ce phénomène de décalage est réel et témoigne d'une adaptation de l'espèce aux concentrations élevées qui caractérisent son milieu.

L'influence de la salinité s'exerce principalement sur la taille et sur gs, qui tous deux diminuent très sensiblement au-dessous d'un seuil de 5 ‰. A notre connaissance, aucun exemple comparable n'existe dans la littérature, sinon une évolution inverse (augmentation de la taille lorsque la salinité diminue) observée chez le Copépode d'eau saumâtre *Sulcanus conflictus* (RIPPINGALE et HODGKIN, 1977). S'il est possible d'admettre un isolement génétique pour les populations de petite taille de l'ouest, ce phénomène est à rejeter dans la zone estuarienne, soumise à un fréquent renouvellement. Dans cette zone, la baisse de salinité consécutive aux pluies et aux crues qui débutent en mai-juin, entraînerait directement une diminution du taux de croissance par stade et par suite de la taille. Des études complémentaires sur la distribution de fréquence des tailles et sur la respiration, devraient permettre de préciser cette question.

Quoi qu'il en soit, à en juger d'après ces premières données, la baisse de la salinité entraînerait une évolution dégressive des potentialités de l'espèce. Les populations des zones dessalées de l'ouest semblent en effet présenter des caractéristiques assez stables, avec les poids individuels, les taux de croissance, et les productions d'œufs les plus faibles, exception faite de Boulay en ce qui concerne la production d'œufs.

Sur un plan général, les présents résultats confirment la valeur de la méthodologie appliquée, à savoir la réalisation d'observations sur des individus, un milieu, et une nourriture naturels. Des résultats plus significatifs devraient pouvoir être obtenus en multipliant les observations de ce type à la condition d'améliorer le contrôle des facteurs, et notamment de la nourriture : prise en considération d'une gamme de taille de particules davantage en rapport avec le matériel ingéré, identification de ces particules, estimation des concentrations avant et pendant les observations.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'ORSTOM le 6 septembre 1984

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHECKLEY (D. M. J.), 1980. — The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply : laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 430-446.

CORKETT (C. J.), Mc LAREN (I. A., 1970. — Relationships between development rates of eggs and older stages of copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 161-168.

GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1969. — Biologie des crustacés du lac Tchad. I. Durées de développement embryonnaire et post-embryonnaire : premiers résultats. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, 3 : 43-60.

GRAS (R.), SAINT-JEAN L., 1978. — Taux de natalité et relations entre les paramètres d'accroissement et d'abondance dans une population à structure d'âge stable : cas d'une population de Cladocères à reproduction par parthénogenèse. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, 12 : 19-63.

HOLM-HANSEN (O., LORENZEN C. T., HOLMES R. W., STRICKLAND (J. D. H.), 1965. — Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 30 : 3-15.

LANDRY (M. R.), 1978. — Population dynamics and production of a planktonic marine Copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 63 : 77-119.

MENZEL (D. W., CORWIN (J.), 1965. — The measurement of total phosphorus in seawater based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 280-282.

MILLER (C. B.), JOHSON J. K., HEINLE D. R., 1977. — Growth rules in the marine genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 326-335.

NIVAL (P.), NIVAL (S.), 1976. — Particle retention efficiencies of an herbivorous Copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages : effects on grazing. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 24-38.

PAGANO (M., SAINT-JEAN L., 1983. — Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 : 151-163.

PAGANO (M., SAINT-JEAN (L.). — Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte d'Ivoire), obtenues par des mesures de la fluorescence de broyats d'animaux. *Hydrobiologia, sous presse.*

PARRISH (K. K., WILSON D. F., 1978. — Fecondity studies on *Acartia tonsa* (Copepoda : Calanoida) in standardized culture. *Mar. Biol.*, 46 : 65-81.

RIPPINGALE (R. J., HODGKIN E. P., 1977. — Food availability and salinity tolerance in a Brackish water copepod. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 28 : 1-7.

SAINT-JEAN (L.), PAGANO M., 1983. — Rythme journalier de ponte chez *Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 : 145-150.

SEKIGUCHI (H.), Mc LAREN I. A.), CORKETT C. J., 1980. — Relationship between growth rate and egg production in the Copepod *Acartia clausi hudsonica*. *Mar. Biol.*, 58 : 133-138.

UYE S. I., 1981. — Fecundity studies of neritic calanoid Copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov : a simple empirical model of daily egg production. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 50 : 255-271.

UYE S. I., IWAI Y., KASAHARA S., 1983. — Growth and production in the inshore marine Copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the Central part of the Inland Sea of Japan. *Mar. Biol.*, 73 : 91-98.

VIDAL J., 1980. — Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp.. *Mar. Biol.*, 56 : 111-134.

6.1.4. Analyses complémentaires sur l'influence des facteurs environnementaux

Modélisation de la relation fécondité - nourriture.

La distribution des points PF - Concentration de la figure 7 de l'article ci-dessus, suggère une relation curvilinéaire. Conformément à d'autres études (notamment Uye, 1981), nous avons opté pour le modèle de Michaelis-Menten qui semble le mieux traduire l'hypothèse, satisfaisante d'un point de vue biologique, d'une ponte maximale et constante au delà d'une concentration seuil. Le modèle a été établi pour la relation avec la concentration en phosphore (Pp), estimateur le mieux corrélé avec le taux de ponte (tab. III de l'article précédent). L'équation obtenue est (en désignant par GF, au lieu de PF, la production sous forme d'oeufs):

GF = 0,35 (Pp - 8) / (5,5 + Pp).

La comparaison entre les valeurs observées et les valeurs théoriques montre que le modèle est satisfaisant : r=0,510 pour n=31; pente non significativement différente de 1 ; ordonnée à l'origine non différente de 0.

Influence de la salinité et de la concentration de nourriture sur la taille des individus et le taux de croissance par stade chez *A. clausi*.

L'étude précédente concernant l'influence des facteurs écologiques sur la taille et le taux de croissance par stade, est complétée ici par une analyse des corrélations partielles englobant l'ensemble des données (1981-82 et 1984-85) et appliquée aux différents stades copépodites.

D'une façon générale, la taille et le taux de croissance par stade ne sont presque jamais corrélés avec la température, alors qu'ils le sont presque systématiquement avec la salinité et parfois avec la concentration en pigments (tabl. 6.I et 6.II).

Lorsqu'on considère l'ensemble des valeurs (lagune) il y a augmentation du coefficient de corrélation longueur - salinité entre le stade C1 et les stades adultes, et diminution du coefficient longueur - pigments, lequel n'est significatif qu'au stade C1. On peut en conclure que l'influence de la salinité prendrait progressivement le pas sur le facteur nourriture au cours du développement. Cette hypothèse est dans une certaine mesure confirmée par l'examen des corrélations dans les différentes stations ou zones. Plus exactement, tout se passe comme si la valeur ou le degré de signification des coefficients de corrélation était en relation avec la gamme de variation des facteurs,

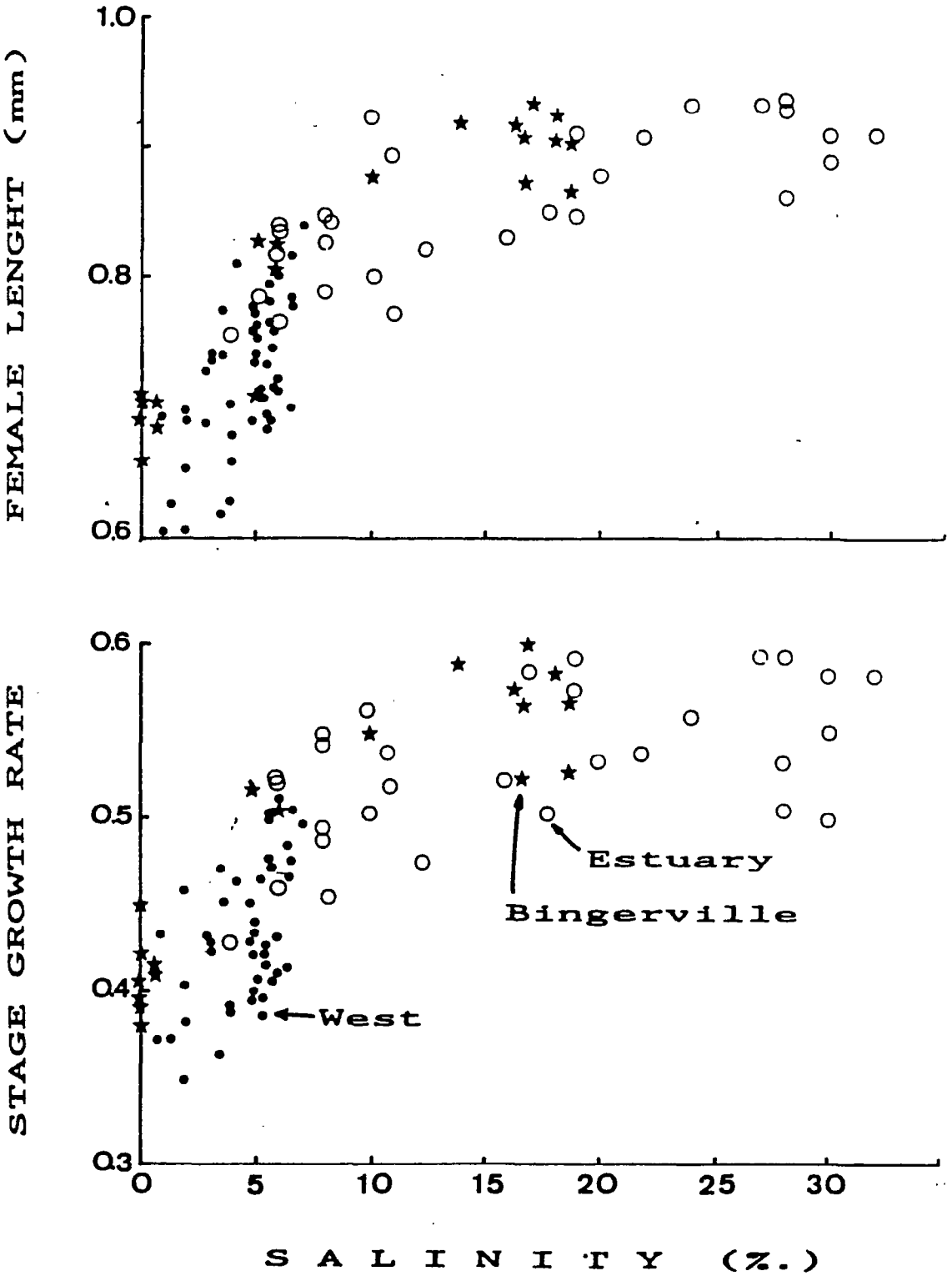


Figure 6.1. Variation de la longueur céphalothoracique et du taux de croissance par stade en fonction de la salinité chez *Acartia clausi*. Données provenant des deux cycles annuels dans les cinq stations.

est curvilinéaire, avec une zone d'inflexion située entre 5 et 7 de salinité, qui sépare les eaux oligohalines caractérisées par un taux élevé d'augmentation en fonction de la salinité , des eaux plus salées dans lesquelles ce taux est plus faible. La transformation logarithmique des données linéarise la distribution des points, permettant d'adopter les deux relations log-linéaires suivantes:

ln (Lc) = -0.457 + 0.103 ln S (n=114; R^2=63%) et

ln (GS) = -0.998 + 0.120 ln S (n=114; R^2=58%).

Ce type de régulation de la longueur, dans lequel la salinité fait figure de facteur principal, diffère de ce qui est observé dans les milieux marins ou d'eau douce, dans lesquelles les facteurs déterminants sont la nourriture et la température (Durbin *et al.*, 1983 ; Warren *et al.*, 1986). Cela n'est guère surprenant, quoique contraire aux résultats d'Ambler (1985), qui, dans une lagune saumâtre, ne note aucune influence significative de la salinité sur la longueur chez *Acartia tonsa*. Ces résultats s'expliquent peut être du fait que les observations de cet auteur s'inscrivent dans une gamme de salinités de 18 à 30, dans laquelle, selon nos données, l'influence de ce facteur s'atténue. Il est en revanche plus surprenant de constater que nos observations concordent avec celles de Moraitou-Apostopoulou *et al.* (1986). Comparant les résultats obtenus dans deux biotopes méditerranéens, les Golfes d'Amvrakicos et de Saronicos (affecté par des arrivées d'eau douce), ces auteurs observent en effet une influence similaire de la salinité chez les adultes d'*Acartia clausi*. Une comparaison, en cours, de ces résultats et des nôtres montre en particulier qu'il n'y a pas, chez les femelles et dans la gamme de salinité commune aux trois biotopes (salinités supérieure au seuil de 5-7), de discontinuité entre les relations établies en lagune Ebrié et en Méditerranée. Ce résultat, et, plus généralement, l'influence de la salinité sur la longueur et la croissance des copépodes, s'il se confirmait, devrait permettre notamment de prévoir les diminutions de biomasse et de production des populations d'*Acartia* dans les zones où se produisent des arrivées massives d'eau douce : estuaires, lagunes, embouchure des fleuves (panache rhodanien). Cependant, dans ces situations, peut-être le principal facteur contrôlant la biomasse et son renouvellement est-il la mortalité que ces arrivées d'eau douce entraînent probablement.

6.1.5. Production

Ce paragraphe a fait l'objet d'une communication au 22ème Symposium Européen de Biologie Marine (Barcelone août 1987) et d'un texte intitulé "Biomass and production of the calanoid copepod *Acartia clausi* in a tropical coastal lagoon" publié

(Pagano et Saint-Jean, 1989).

La **production journalière** de la population correspondant à chacun des échantillons récoltés au cours des deux cycles annuels dans les cinq stations, a été calculée par la méthode des croissances cumulées d'après la relation générale:

P =(BI x GI) + (BF x GF).

Bi et Gi sont respectivement la biomasse et le taux journalier de croissance en poids des stades juvéniles (ensemble des nauplies et différents stades copépodites); BF et GF représentent la biomasse et le taux de production sous forme d'oeufs des femelles (µg d'oeufs produits par µg de femelle par jour). La biomasse est égale au produit de l'effectif par le poids individuel. Le taux de production des mâles adultes est supposé nul.

Les **poids** des oeufs (0,045 µg) et des nauplies (0,16 µg) sont supposés constants et évalués selon des modalités définies dans le chapitre 2. Les poids des stades copépodites et adultes sont évalués dans chaque échantillon à partir des deux relations longueur - poids présentées dans ce même chapitre.

Les **taux de croissance** des stades copépodites et naupliens sont évalués sur la base des observations expérimentales précédemment exposées et des conditions suivantes: a) la croissance en poids durant la phase nauplienne est exponentielle (taux de croissance des différents stades d'une même phase identiques) comme au cours de la phase copépodite; b) le rapport entre les taux de croissance de ces deux phases **(GN/GC)** est constant.

Rappelons que le taux journalier de croissance des stades copépodites est donné par la relation:

GC = GS x 1/D.

où GS est le taux de croissance par stade copépodite exprimé en µg/µg/stade et où D est la durée en jour d'un stade copépodite moyen. GS est calculé d'après la relation:

GS = 1/4 ln(W5/W1).

où W5 et W1 sont les poids des stades C5 et C1 appliqués au centre des intervalles d'âge de ces deux stades.

D est fonction de la température (T) et de la concentration en pigments (Pig) (cf 6.1.3) :

1/D = 0,6 Pig(0.149 T -1,77)/(9 +Pig).

Le taux de croissance des stades naupliens est donné par la relation:

GN = 1,405 GC.

Le **taux de production des femelles sous forme d'oeufs** a été estimé expérimentalement *in situ* en 1981-82 (Par. 6.1.3). En 1984-85, il l'a été à partir des concentrations en phosphore d'après la relation de Michaelis-Menten suivante déduite des observations de 1981-82 (cf 6.1.4) :

GF = O,35(P-8)/(5,5+P).

Variations spatio-temporelles de la production et du rapport P/B

Le nombre insuffisant de données (6 ou 7 valeurs en 1981-82 et 11 en 1984-85; cinq stations) ne nous autorise pas à employer les traitements relatifs aux séries temporelles. Nous ferons donc, comme pour la biomasse, une étude essentiellement descriptive, en nous efforçant de dégager les aspects des variations régionales et saisonnières qui semblent être les plus significatifs. Ces variations sont illustrées dans les figures 6.2 et 6.3, les moyennes par station étant reportées dans le tableau 6.III.

Dans l'ensemble, les variations de la production (fig. 6.2) s'apparentent à celles de la biomasse (Chap. 2; fig. 2.3), les valeurs les plus élevées étant notées en saison sèche, à l'exception de Boulay où *Acartia* disparaît pendant une bonne partie de cette saison (épisode marin).

Le taux journalier de production (rapport P/B) varie de 0,04 à 0,64 en 1981-82 et de 0,1 à 0,68 en 1984-85, aucun modèle saisonnier de variation ne semblant se dégager (fig.6.3). La variabilité de ce taux est relativement faible (coefficient de variation compris entre 11 et 73% selon les stations et les cycles annuels), comparée à celles de la production (55 et 140%) et de la biomasse (44 et 155%). Ainsi les variations de production semblent être essentiellement imputables aux variations de biomasse et non à celles du taux de production. Les valeurs moyennes et la variabilité des facteurs environnementaux et des paramètres de production évaluées à l'échelle lagunaire, ont été reportés à titre indicatif dans le tableau 6.IV. La température présente les fluctuations les plus faibles (CV de l'ordre de 6%), suivie de la concentration en pigments et de la salinité. En ce qui concerne les paramètres de production, la plus importante source de variabilité provient de la structure démographique, et, en particulier, du pourcentage de mâles (production nulle) et de femelles. La structure est globalement représentée par le poids individuel moyen de la population. Les valeurs moyennes du P/B dans les cinq stations sont peu différentes, excepté à Boulay en 1981-82 où l'on observe des taux très bas (tabl. 6.III). Ces taux résultent, d'une part, de la faible proportion de jeunes dans la population, et d'autre part, de pontes très basses, comprises entre 0,3 et 3 oeufs par femelle par jour (contre 6 à 20 oeufs dans l'Ouest et jusqu'à 70 oeufs dans la baie de Bietri) (par.6.2). La comparaison des données relatives aux mois communs des deux cycles annuels (tab.6.V), montre que les taux de production sont supérieurs en 1984-85 (significativement supérieurs à Bietri, Boulay et Mopoyem).

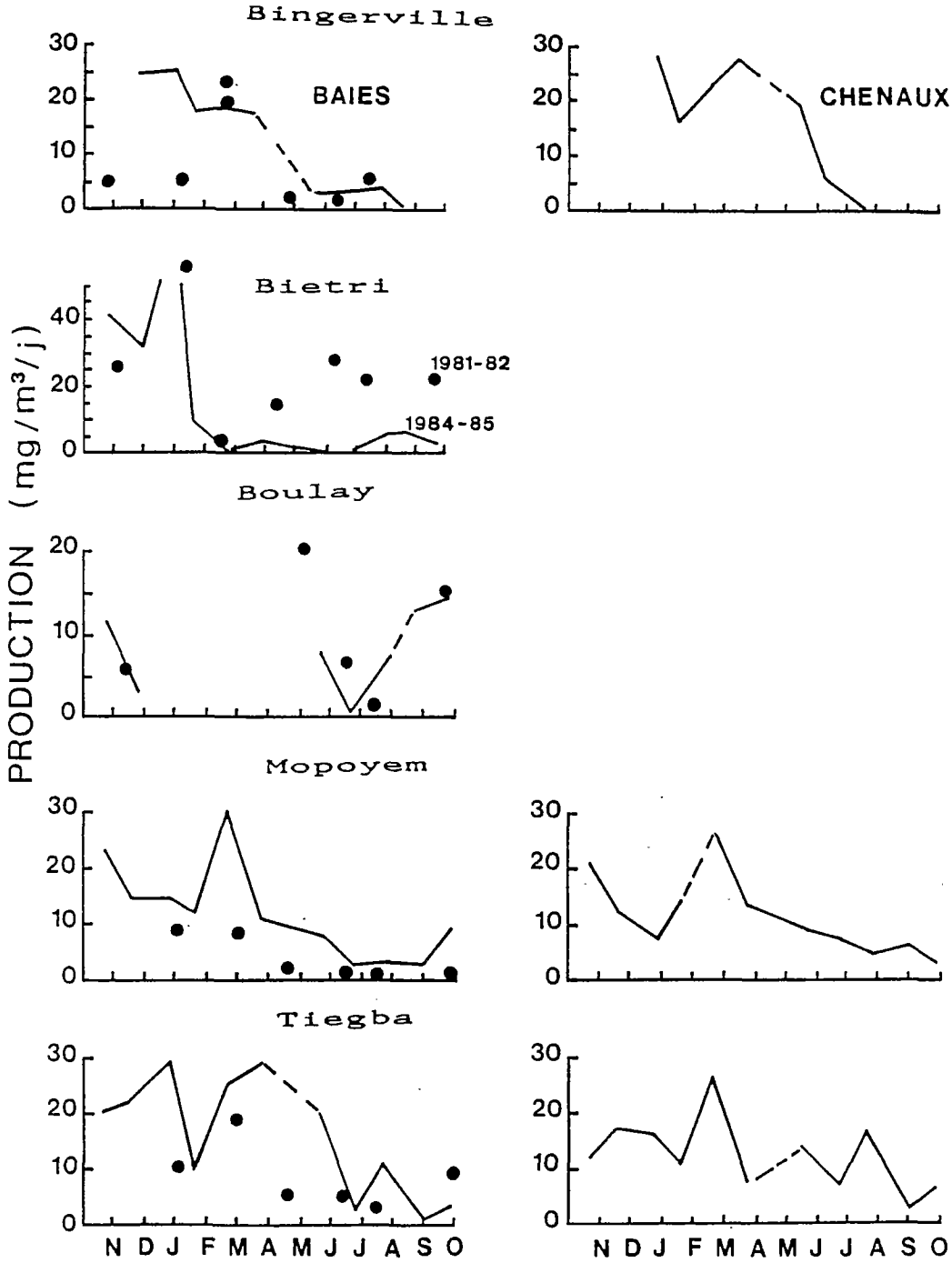


Figure 6.2. Variations de la production totale (PT) chez *Acartia clausi* dans les 5 stations en 1981-82 et 1984-85.

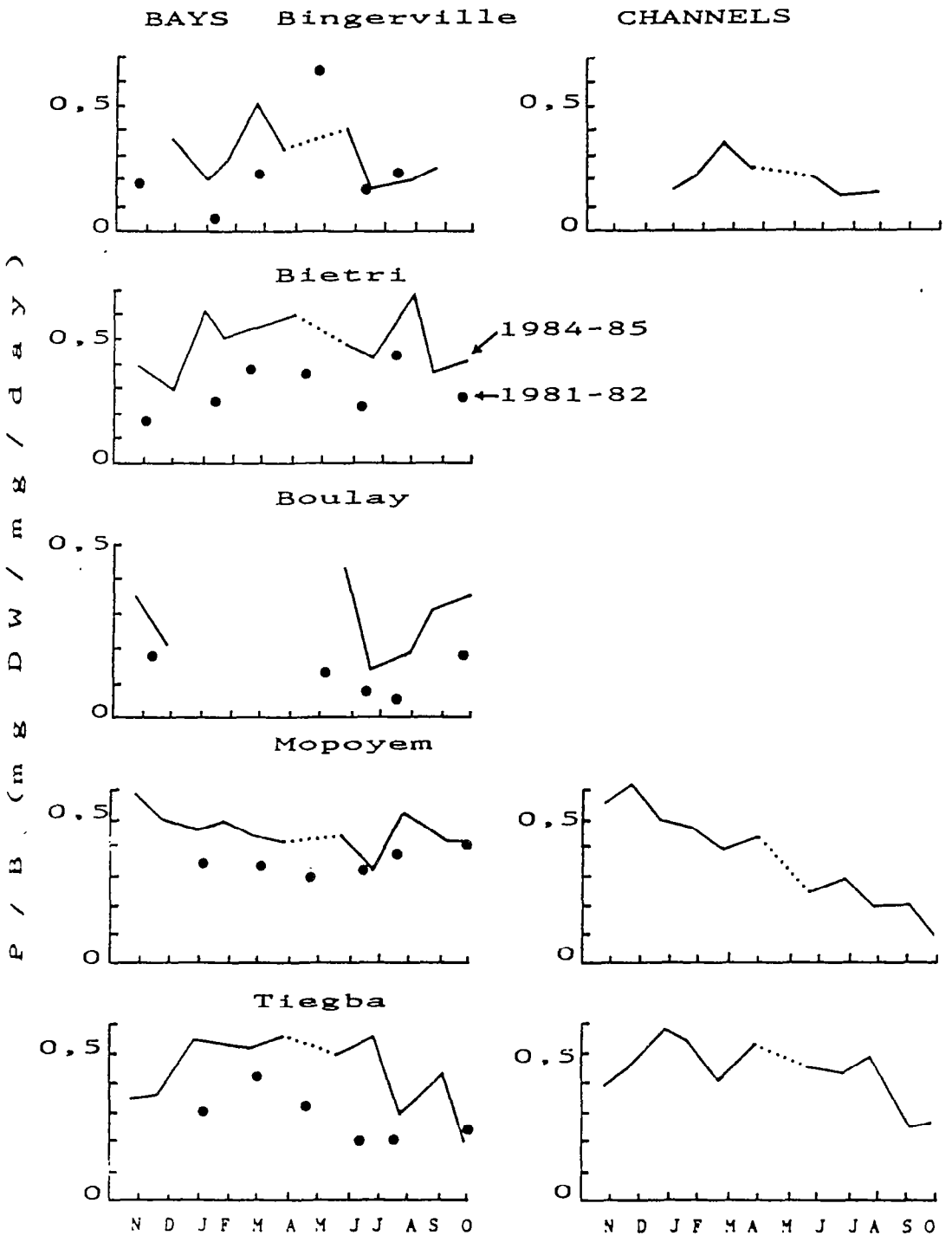


Figure 6.3. Variations du taux de production de la population (P/B) chez *Acartia clausi* dans les 5 stations en 1981-82 et 1984-85.

Tableau 6.III. Production journalière totale (mg de PS) des nauplii, des copepodites et des femelles d'A. clausi et taux de production de la population (P/B) ± limites de confiance à 95%, évaluées pour les différentes périodes au cours des 2 cycles. A Boulay et à Bingerville, les valeurs correspondent aux périodes de dominance d'Acartia.

Station		Cycle	n	Nauplii	Copépodites	Femelles	Total	P/B
Binger-	baie	81-82	6	1.4 ± 1.1	2.9 ± 2.9	1.6 ± 3.1	5.9 ± 6.8	0.25 ± 0.22
ville	baie	84-85	9	3.1 ± 2.5	6.9 ± 4.8	2.6 ± 2.1	12.6 ± 7.6	0.30 ± 0.08
	chenal	84-85	7	2.5 ± 1.9	10.5 ± 6.4	4.1 ± 3.3	17.1 ± 9.8	0.21 ± 0.07
Bietri	baie	81-82	7	2.1 ± 1.0	13.0 ± 9.7	11.7 ± 12.6	26.8 ± 21.1	0.29 ± 0.09
	baie	84-85	11	2.4 ± 2.7	10.2 ± 10.6	2.7 ± 2.9	15.4 ± 14.4	0.48 ± 0.08
Boulay	baie	81-82	5	0.4 ± 0.6	9.4 ± 10.7	0.1 ± 0.1	9.9 ± 10.9	0.12 ± 0.07
	baie	84-85	7	2.3 ± 2.4	4.8 ± 3.1	1.1 ± 0.6	8.2 ± 4.5	0.28 ± 0.10
Mopoyem	baie	81-82	6	1.5 ± 1.7	1.6 ± 1.9	0.1 ± 0.2	3.2 ± 3.7	0.34 ± 0.04
	baie	84-85	11	4.6 ± 2.3	6.6 ± 3.2	0.9 ± 0.5	12.1 ± 5.8	0.45 ± 0.05
	chenal	84-85	11	4.2 ± 2.1	6.1 ± 2.5	1.0 ± 1.0	11.2 ± 4.8	0.36 ± 0.11
Tiegba	baie	81-82	6	3.1 ± 3.4	4.0 ± 2.8	0.7 ± 0.2	7.9 ± 5.8	0.28 ± 0.08
	baie	84-85	11	4.8 ± 2.7	8.0 ± 4.1	2.7 ± 1.8	15.5 ± 7.1	0.44 ± 0.08
	chenal	84-85	11	3.5 ± 1.3	6.8 ± 2.3	1.7 ± 1.2	12.1 ± 4.4	0.43 ± 0.07
Ensemble		81-82	30	1.7	6.2	2.8	10.7	0.26
Baies		84-85	49	3.5	7.3	2.0	12.8	0.39

Tableau 6.IV. Variabilité des facteurs environnementaux et des paramètres de développement et de croissance calculée sur l'ensemble des données relatives à A. clausi au cours des deux cycles annuels. CV = coefficient de variation; autres symboles dans le texte.

Cycle et station		Facteurs du milieu			Taux de développement		Taux de croissance				Poids moyen
		T°C	S	Pig (µg/l)	1/De	1/D	GN	GS	GC	GF	(µg/ind)
1981-82 (baies)	moy.	28.3	9.6	15.0	2.45	0.81	0.54	0.48	0.38	0.13	1.36
	mini	24.6	0.0	0.8	1.90	0.11	0.09	0.35	0.06	0.00	0.25
n=33	maxi	30.9	32.0	61.7	2.84	1.25	0.98	0.60	0.70	0.48	4.96
	CV	6.0	105.5	88.7	10.4	32.7	39.0	17.2	39.0	90.4	92.4
1984-85 (baies)	moy.	28.7	9.4	41.1	2.51	1.11	0.72	0.46	0.52	0.20	0.91
	mini	25.8	0.0	4.1	2.08	0.44	0.25	0.39	0.18	0.01	0.22
n=50	maxi	30.9	30.0	127.9	2.84	1.56	1.10	0.58	0.78	0.31	3.96
	CV	4.7	84.5	73.0	8.1	25.7	26.8	12.5	26.8	36.9	89.8
1984-85 (baies	moy.	28.8	8.2	35.8	2.53	1.06	0.69	0.46	0.49	0.19	0.90
et chenaux)	mini	25.8	0.0	2.3	2.08	0.27	0.14	0.38	0.10	0.00	0.19
	maxi	30.9	30.0	127.9	2.84	1.56	1.10	0.58	0.78	0.31	3.96
n=81	CV	4.7	85.7	79.6	7.9	31.0	32.2	12.3	32.2	45.3	84.2

Contribution des stades de développement à la biomasse et à la production de la population.

De façon générale, la contribution des femelles à la production de la population est toujours inférieure à celle des stades juvéniles, alors que leur contribution à la biomasse est parfois très importante (Bingerville, Boulay et Bietri) (fig.6.4.). Cela provient du fait que leur taux de production est généralement plus faible que celui des stades juvéniles (fig.8 de la note du paragraphe 6.1.3 et tabl.6.IV).

Les profils moyens de répartition de la biomasse varient suivant les stations, reflétant les variations de la structure démographique. A Bingerville, Bietri et Boulay, on observe ainsi une augmentation quasi exponentielle du pourcentage de biomasse depuis le stade C1 jusqu'au stade adulte. Les profils sont plus équilibrés dans l'Ouest (Mopoyem et Tiegba). La contribution des nauplies est particulièrement faible à Bietri et à Boulay en 1981-82, probablement en raison de mortalités importantes des oeufs dans le premier cas et de très faibles taux de ponte dans le second. Il n'y a quasiment pas de différence entre les profils des deux cycles annuels à Bingerville et Tiegba. Une augmentation significative du pourcentage de femelles intervient en 1984-85 à Mopoyem.

La contribution des nauplies à la production est importante (24 à 47%), sauf, pour les raisons invoquées ci-dessus, en 1981-82 dans les deux stations estuariennes. La contribution des femelles à la production, qui correspond à la fraction de la production que la population consacre à sa reproduction, est, si l'on excepte le cas de Boulay en 1981-82, généralement plus faible dans l'Ouest, où elle représente, sur les deux cycles, entre 4 à 17% de la production totale. A Boulay la faible production des femelles en 1981-82 est très probablement liée aux conditions de nutrition défavorables (faibles concentrations de seston et forts pourcentages de détritus) généralement constatées au cours de ce cycle (chap. 1.2). On notera que les productions plus élevées estimées d'après les concentrations en phosphore en 1984-85, qui correspondent donc à des conditions de nutrition plus favorables, sont, en quelque sorte, confirmées par les proportions nettement supérieures de *nauplii* observées au cours de ce cycle (voir figure 6.4).

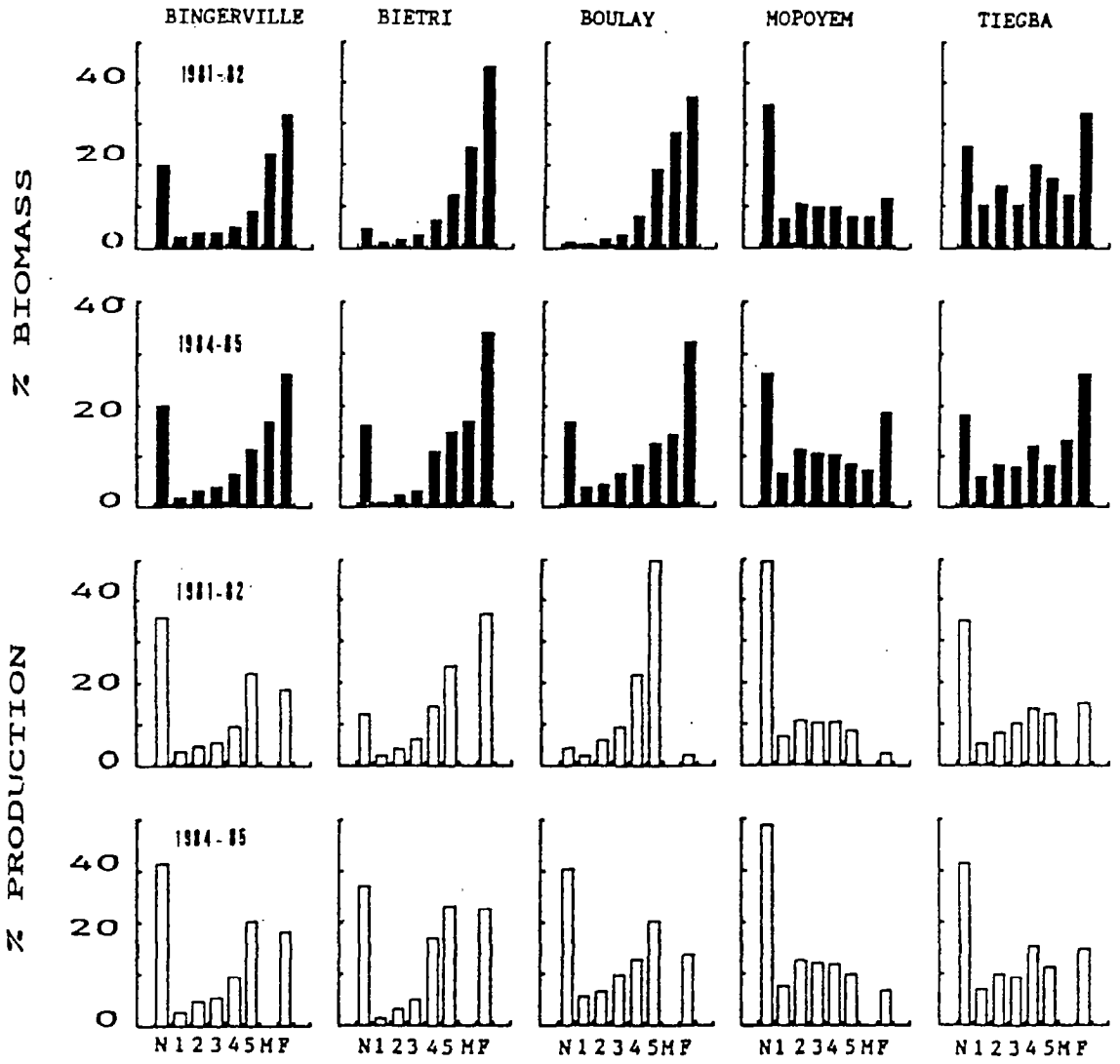


Figure 6.4. Contribution annuelle moyenne, exprimée en %, des nauplies des stades copépodites et des adultes d'*Acartia clausi* à la biomasse et à la production de la population dans les cinq stations étudiées (baies). N=nauplies; 1 à 5= copépodites 1 à 5; M=mâles; F=femelles.

Tableau 6.V. Comparaison de la production et des rapports P/B correspondant aux mois communs des deux cycles chez A. clausi et test t de comparaison de moyennes appariées après transformation logarithmique des données. * p<0.05 ; ** p<0.01.

Station	Nombre de mois	Production 1981-82 (a)	1984-85 (b)	a/b	t	P/B 1981-82 (a)	1984-85 (b)	a/b	t
Bingerville	6	5.75	12.21	0.47	0.53	0.21	0.31	0.68	1.30
Bietri	7	26.84	16.53	1.62	2.81 *	0.29	0.49	0.59	4.44 **
Boulay	4	6.71	8.48	0.79	0.27	0.12	0.26	0.45	6.14 **
Mopoyem	5	3.60	13.83	0.26	4.37 **	0.36	0.46	0.78	4.38 **
Tiegba	5	8.54	17.30	0.49	1.36	0.28	0.42	0.67	2.22

Tableau 6.VI. Coefficients de corrélation partielle observés entre le taux de production *d'A. clausi* (P/B journalier) [ln(x+1)] et les facteurs environnementaux ainsi que le poids individuel moyen de la population (voir texte), dans les différentes stations en 1984-85. * p<0,05; ** p<0,01; *** p< 0,001; le mode de transformation des variables est indiqué entre crochet et le nombre de valeurs entre parenthèses dans les différentes stations.

Facteurs	**Bingerville**	**Bietri**	**Boulay**	**Mopoyem**	**Tiegba**
Température					
Baie (11)	0,899 ** (9)	0,482 (11)	0,447 (7)	0,834 ** (11)	0,294
Chenal (11)	0,757 * (8)			0,000 (11)	0,568
Ensemble (22)	0,440 (17)			5,567 ** (22)	0,342
Salinité [ln (x+1)]					
Baie	-0,071	0,666 *	-0,246	-0,241	-0,053
Chenal	0,644			-0,407	0,552
Ensemble	0,114			-0,022	0,166
Pigments [ln (x)]					
Baie	0,811 *	0,418	0,531	0,312	0,856 **
Chenal	-0,648			0,905 ***	0,946 ***
Ensemble	0,585 *			0,854 ***	0,880 ***
Poids moyen [ln (x)]					
Baie	-0,972 ***	-0,891 ***	-0,679	-0,917 ***	-0,910 ***
Chenal	-0,127			-0,650 ***	-0,938 ***
Ensemble	-0,830 ***			-0,796 ***	-0,904 ***

Influence des facteurs environnementaux et modélisation de la production

Une analyse des corrélations partielles a été faite, dans le but d'évaluer la contribution des divers facteurs environnementaux et de la structure démographique aux variations du taux de production de la population. Le coefficient de corrélation partielle permet en effet de s'affranchir statistiquement des liaisons entre facteurs et d'identifier ainsi leur influence propre. Les données ont été préalablement transformées (ln (x) ou ln (x+1)) de manière à tendre vers la normalité des distributions, vérifiée par un test de Kolmogorov-Smirnov, et vers la stabilité des variances. L'analyse a été effectuée dans chacune des stations en 1984-85 et en regroupant les données des deux cycles au niveau régional puis lagunaire. Les données correspondant à des biomasses d'*Acartia* négligeables n'ont pas été prises en compte. On notera également que deux des variables, la température et la concentration de nourriture, sont préalablement introduites dans l'analyse sous forme de modèle au niveau du calcul de la production. La structure est considérée à travers le poids moyen individuel de la population (WM = BT/NT). Elle intervient uniquement au niveau des proportions de nauplies, de copépodites et d'adultes puisque les taux de croissance ou de production d'oeufs sont supposés constants à l'intérieur de ces phases de développement.

L'analyse des corrélations portant sur les stations (tabl.6.VI) n'est guère probante. En effet, on ne relève pas de véritable cohérence dans le degré de signification des coefficients relatifs aux différentes stations ou sites (baie, chenal, ensemble baie + chenal). Ce fait est sans doute en rapport avec les faibles variations saisonnières du taux de production et le petit nombre de valeurs. On constate cependant que le P/B est corrélé négativement avec le poids individuel moyen dans toutes les stations, sauf à Boulay et dans le chenal de Bingerville.

L'analyse de régression par sélection pas à pas des variables réalisée sur les données par station aboutit aussi à des résultats assez incohérents, allant de l'absence de régression (Boulay) à des modèles à un ou plusieurs facteurs hautement significatifs et expliquant jusqu'à 80% de la variance totale.

Lorsqu'on passe aux échelles régionale et lagunaire, l'influence des quatre facteurs devient partout hautement significative, sauf en ce qui concerne la température dans l'estuaire et à Bingerville et la salinité dans l'Ouest (tabl.6.VII). L'analyse de régression conduit au modèle suivant, qui inclut les quatre variables et explique 88% de la variance totale :

P/B = exp [-0,343 +0,072 lnPlg -0,088 lnWM +0,03 ln(S+1) +0,012 T] -1.

L'analyse de variance sur la régression totale donne un F hautement significatif (F = 202,9 pour 4 et 104 ddl). La droite de régression de P/B observé en P/B estimé d'après le modèle, a pour pente 1,01 et passe par l'origine, montrant que le modèle est

satisfaisant à l'échelle lagunaire (fig. 6.5). Les coefficients de corrélation simple entre les P/B observés et estimés calculés dans les différentes stations sont également significatifs, sauf à Bietri et à Boulay en 1981-82 (tabl.6.VIII). On peut en conclure que le modèle est également satisfaisant à l'échelle locale.

Les deux premiers facteurs (Pig et WM) contribuent, de façon à peu près identique, à l'essentiel de la variation factorielle du taux de production. La relation avec la structure démographique (WM) est particulièrement intéressante, montrant que P/B augmente de façon log-linéaire en fonction inverse du poids (fig. 6.6):

ln P/B = -0,377ln WM - 1,288 (r=-O,570; n=109).

Cette relation est similaire à celles que mentionne Zaika (1970) pour diverses espèces marines dont *A. clausi* .

L'existence et la haute signification du modèle général résultent dans une certaine mesure de l'utilisation de modèles pour évaluer les taux de croissance et de production d'oeufs (en 1984-85 seulement). Ces modèles ont en effet pour conséquence de réduire la variabilité apportée par ces paramètres. Une démarche plus rigoureuse aurait pu consister à évaluer les taux de production plus ou moins "indépendamment" des variables explicatives, en utilisant des méthodes physiologiques ou basées sur l'estimation du temps de renouvellement en nombre de la population. Cependant, la représentativité des valeurs de production, qui dépend dans une large mesure de la méthode et des modalités d'évaluation retenues, nous semble être une condition plus importante que cette indépendance. La méthode des croissances cumulées étant généralement considérée comme la mieux adaptée aux populations de copépodes à recrutement continu, on peut en définitive estimer que le modèle est acceptable.

Les facteurs environnementaux considérés dans le modèle agissent, soit au niveau de l'individu en modifiant sa croissance et sa fécondité, soit au niveau de la population en transformant sa structure.

Les modalités d'action des facteurs au niveau de l'individu ont été en partie définies et introduites dans le modèle.

Les modalités d'action au niveau de la population sont complexes et n'ont pas été analysées dans le cadre du présent travail. D'une part, elles sont susceptibles de se manifester plus ou moins suivant le protocole de récolte des données retenu car toutes n'ont pas le même temps de latence. Par exemple, l'effet du facteur nutritif sur la fécondité (donc sur la production des femelles) va précéder l'effet de ce même facteur sur la structure et sur le taux de production de la population qui en découle. Il en

Tableau 6.VII. Coefficients de corrélation partielle entre le P/B journalier d'*A. clausi* et les facteurs environnementaux ainsi que le poids individuel de la population (WM) calculés pour l'ensemble des données relatives aux deux cycles (lagune) ou en regroupant les stations par zones écologiques (voir texte). Autres symboles voir tabl.6.VI.

Station	n	Temperature	Salinité [ln(x+1)]	Pigments [ln(x)]	WM [ln(x)]
P/B[ln(x+1)]					
Bingerville	22	0.29	0.47 *	0.56 **	-0.87 ***
Estuaire	30	0.18	0.44 *	0.86 ***	-0.81 ***
Ouest	56	0.57 ***	0.24	0.91 ***	-0.86 ***
Lagune	109	0.34 ***	0.49 ***	0.85 ***	-0.83 ***

Tableau 6.VIII : Coefficients de corrélation simple entre les valeurs de P/B observées et calculées (d'après le modèle) dans les différentes stations pour les deux cycles annuels chez *A. clausi*. * p< 0,05 ; ** p< 0,01 ; *** p< 0,001 ; n = nombre de valeurs.

Cycle annuel	Bingerville	Bietri	Boulay	Mopoyem	Tiegba
1981-82	0,926 **	0,536	0,510	0,840 *	0,990 ***
1984-85					
baies	0,960 ***	0,928 ***	0,775 *	0,904 ***	0,885 ***
chenaux	0,810 *			0,956 ***	0,940 ***

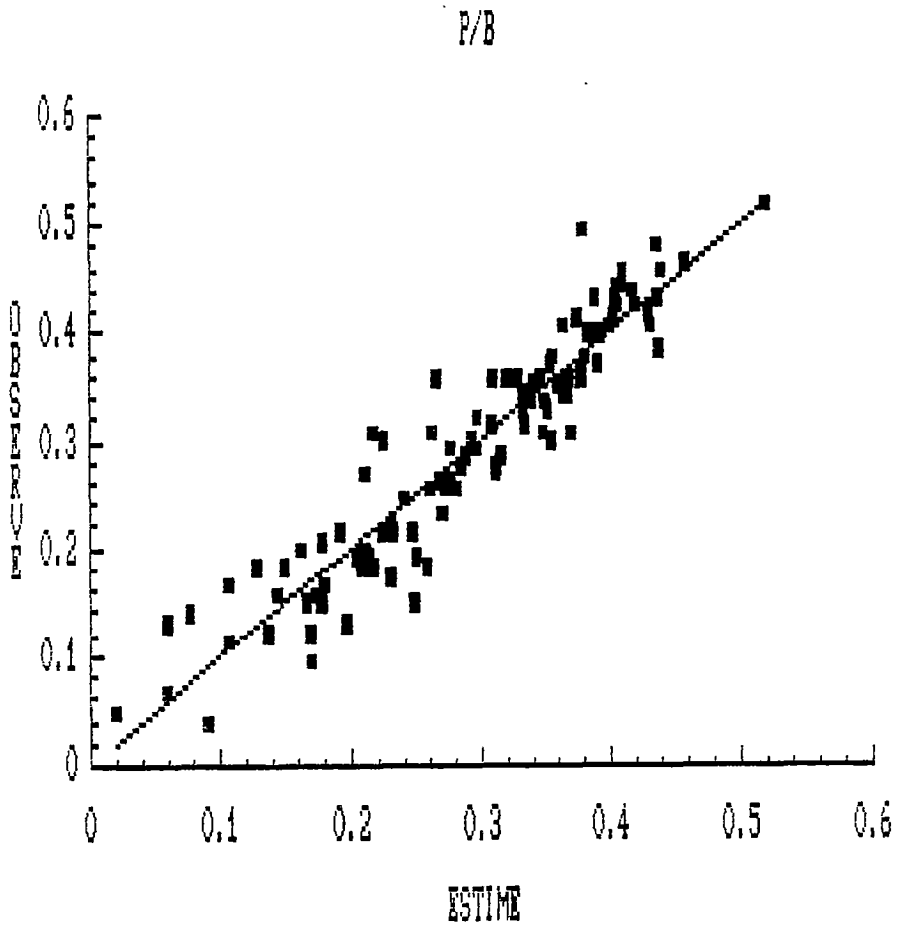


Figure 6.5. Distribution des couples de points correspondant aux valeurs de P/B observés et de P/B estimés d'après le modèle empirique, chez *A. clausi* (ensemble des données) et droite d'ajustement (moindres carrés).

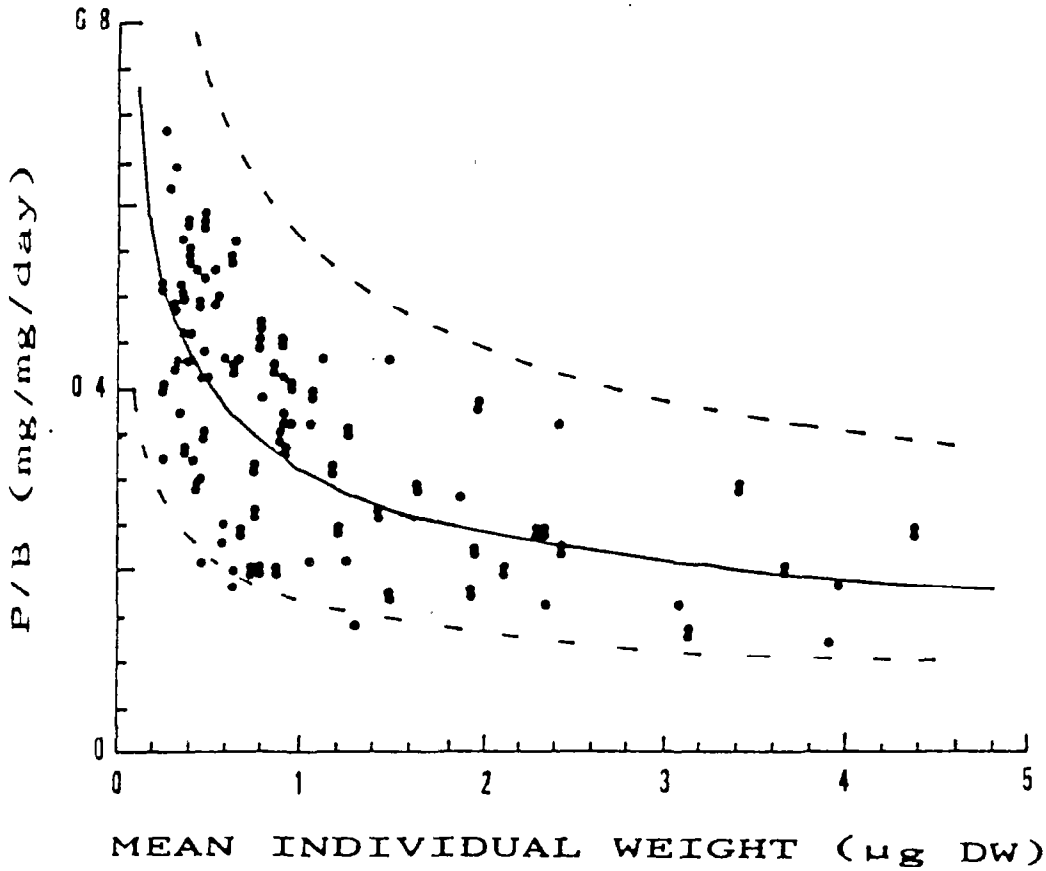


Figure 6.6. Variation du taux de production de la population (P/B) en fonction du poids individuel moyen chez *A. clausi* (ensemble des données).

résulte que, de façon générale, l'étude de l'influence des facteurs par des analyses de corrélations portant sur des données recueillies *in situ* nécessite à la fois la prise en considération de conditions variées (obtenue ici grâce à la multiplication des échantillonnages dans le temps et dans l'espace), et un suivi des populations sur plusieurs jours, non réalisé dans le présent travail. D'autre part, la structure dépend des facteurs de mortalité sur lesquels nous ne disposons d'aucune information précise. Une telle analyse est cependant envisagée.

6.2. PSEUDODIAPTOMUS HESSEI ET OITHONA BREVICORNIS

6.2.1.Développement, croissance et fécondité

Données et Méthodes.

Les taux de croissance et de production d'oeufs nécessaires aux évaluations de la production ont été estimés à partir de données originales sur le poids et la fécondité et de données sur le développement empruntées à la littérature.

Chez les deux espèces, les données de fécondité, **nombre total d'oeufs, nombre de femelles ovigères et non ovigères**, ont été déterminées sur tous les échantillons dans lesquels l'espèce était suffisamment abondante pour que soit définie sa structure démographique. Chez *P. hessei*, les **longueurs** des différents stades copépodites et des adultes ont été déterminées sur un échantillon moyen ayant servi à l'élaboration des relations taille-poids (chap.2.3.2). Seule la longueur des femelles est mesurée dans tous les échantillons, la longueur des autres stades copépodites et adultes étant déduite de la longueur des femelles en appliquant les rapports trouvés dans l'échantillon moyen. Chez *O. brevicornis*, les longueurs moyennes de l'ensemble copépodites+adultes ont été évaluées sur deux échantillons composites rassemblant, d'une part, les deux stations de l'Ouest, et d'autre part, les stations des zones estuarienne et est. Les valeurs trouvées sont ensuite appliquées aux différents échantillons de ces zones.

Les **poids des stades copépodites et adultes** sont déduits des longueurs précédentes d'après les relations longueur-poids mentionnées dans le chap. 2.3. Le poids des nauplies (WN) et celui des oeufs (WE) sont supposés constant. WN est évalué d'après les courbes de croissance (voir ci-dessous) et WE d'après le volume des oeufs, comme chez *Acartia*.

Les **durées de développement** ont été déduites des données de Hart et Allanson (1975) et de Hart (1981) en ce qui concerne *P. hessei*, et de Uchima (1979) en

ce qui concerne *O. brevicornis*. Ces données, qui montrent que le développement des deux espèces n'est pas isochrone au cours de la phase copépodite, permettent d'établir des courbes de croissance de référence (fig.6.7), selon les modalités appliquées à *A. clausi* (Par.6.1.1). Les poids des stades copépodites qui y sont reportés sont évalués d'après les relations longueur - poids du chapitre 2.3. appliquées aux longueurs mentionnées par les auteurs.

Chez les deux espèces, comme chez *Acartia*, il semble que l'on puisse admettre une croissance exponentielle au cours de la phase copépodite (voir figure). En supposant qu'il en est de même pour la phase nauplienne et que les différents stades restent dans des rapports de durée constants, on peut déduire de cette courbe deux caractéristiques: a) le poids des nauplies, que l'on fait correspondre à l'ordonnée du centre de classe de cette phase; b) les rapports (GN/GC) entre les taux de croissance des phases nauplienne et copépodite, **1.177** chez *P. hessei* et **0.650** chez *O. brevicornis*.

La calcul de la durée moyenne, en jours, d'un stade copépodite (D), qui fait abstraction des différences de durée entre stades visibles sur la figure, repose sur l'hypothèse que le rapport D/De est constant et conforme aux données ci-dessus. Par hypothèse, elle n'est fonction que de la température, par le biais des relations entre la durée de développement embryonnaire et ce facteur. On a:

D = 1.060 De chez *Pseudodiaptomus*, et **D = 0.486 De** chez *Oithona*.

Chez *P. hessei*, la loi de variation de De en fonction de la température adoptée est celle établie par Hart (1981) dans le lac Sibaya entre 18 et 28°C. Il s'agit de la relation suivante :

De = 512.4 T-1.716, où De est exprimé en jours.

Faute de données dans la littérature, la relation appliquée à *O. brevicornis* est déduite de la précédente. Elle a été établie à partir de la valeur de De à 20°C chez *O. brevicornis* (3.5 jours d'après Uchima), et du rapport entre les durées de développement embryonnaire des deux espèces. On aboutit à :

De = 589 T-1.716.

Le taux journalier de croissance au cours de la phase copépodite a été calculé, comme chez *A. clausi*, connaissant D et le taux de croissance par stade (GS) :

GC = (1/4 ln(W5/W1))/D.

Le taux de production sous forme d'oeufs des femelles (GF) est calculé d'après la relation :

GF = (WE.NE/NF)/(De.WF), où NE/NF représente le nombre d'oeufs par femelle, WF le poids des femelles et WE celui des oeufs.

Le seul facteur dont les variations soient prises en compte dans le calcul de ces taux est donc la température, qui agit sur ces taux à travers De et D.

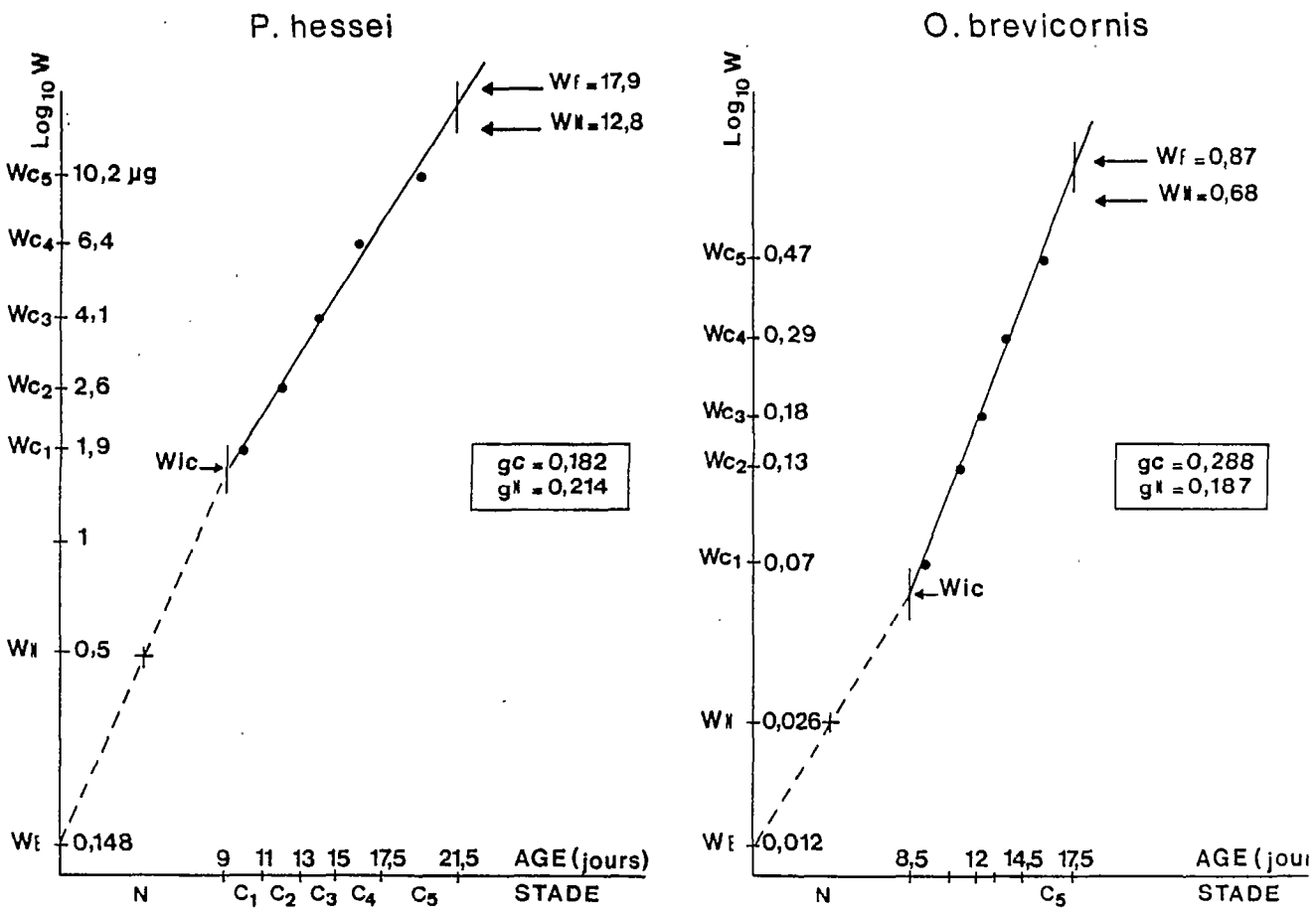


Figure 6.7. Courbes de croissance chez *P. hessei* et O. *brevicornis* représentées en coordonnées semi-logarithmiques (voir texte). WF et WM = poids individuels des mâles et des femelles adultes. WE, WN et Wic = poids des oeufs, des *nauplii* et poids initial des copépodites; GN et GC = taux de croissance journaliers au cours des phases nauplienne et copépodite estimés d'après les droites d'ajustement.

précédemment indiquées (6.2.1.). Pour chacune des deux espèces les échantillons pris en considération sont ceux où les effectifs sont suffisants pour définir la structure démographique, i.e., ceux de la zone ouest et de saison humide à Bingerville chez *P. hessei*, et les échantillons de toutes les stations, excepté certains à Bingerville et dans l'Ouest, chez *O. brevicornis*.

Le taux journalier de production de *Pseudodiaptomus* varie entre 0,05 et 0,026 et celui d'*Oithona* entre 0,05 et 0,44. Aucun modèle saisonnier de variation ne semble se dégager (fig.6.9 et 6.10), et les différences entre stations sont peu importantes (tabl.6.XI). Chez *Oithona* les P/B moyens sont également peu différents, mais il convient de noter que les valeurs observées à Boulay et dans le chenal de Bingerville sont plus faibles que les autres (0.12 - 0.13 contre 0.19 - 0.27).

La répartition de la biomasse et de la production entre les stades naupliens, copépodites et adultes sont voisines de celles d' *A. clausi*, la plus grande partie de la biomasse étant fournie par les adultes (43 à 82% chez *Pseudodiaptomus* en moyenne par station et 40 à 79% chez *Oithona*), et la plus grande partie de la production par les stades juvéniles (tabl.6.XII). Cependant l'écart entre les pourcentages de biomasse et de production fournis par les adultes est ici plus fort du fait que le taux de production des femelles de ces deux espèces est, selon nos estimations, beaucoup plus faible. On notera que les contributions des nauplies et des adultes à la production sont particulièrement faible chez *O. brevicornis* (environ le quart de la production de la population).

Les différences régionales et interannuelles ne peuvent être évaluées avec la même précision que chez A. clausi. On remarquera la faible contribution des femelles à la production observée dans le chenal à Bingerville (6% contre 28% dans la baie) chez *P. hessei*, et à Mopoyem (baie et chenal) chez *O. brevicornis*.

L'influence des facteurs environnementaux et de la structure démographique sur le P/B a été testée par une analyse des corrélations partielles sur l'ensemble des données (tabl. 6.XIII). On n'observe aucune relation significative avec la salinité ou la concentration en pigments, bien que ces facteurs soient corrélés à la fécondité ou la taille (voir plus haut). L'analyse fait apparaître une liaison hautement significative avec la température et la structure (WM), qui résulte en partie des modalités de calcul de la production. Les données de base ayant servi à évaluer la production de ces deux espèces étant moins précises que chez *A. clausi*, nous ne proposerons pas de modèle d'estimation du P/B. Seul sera présenté, à titre de comparaison, un modèle exprimant ce taux en fonction du poids individuel moyen (voir plus loin).

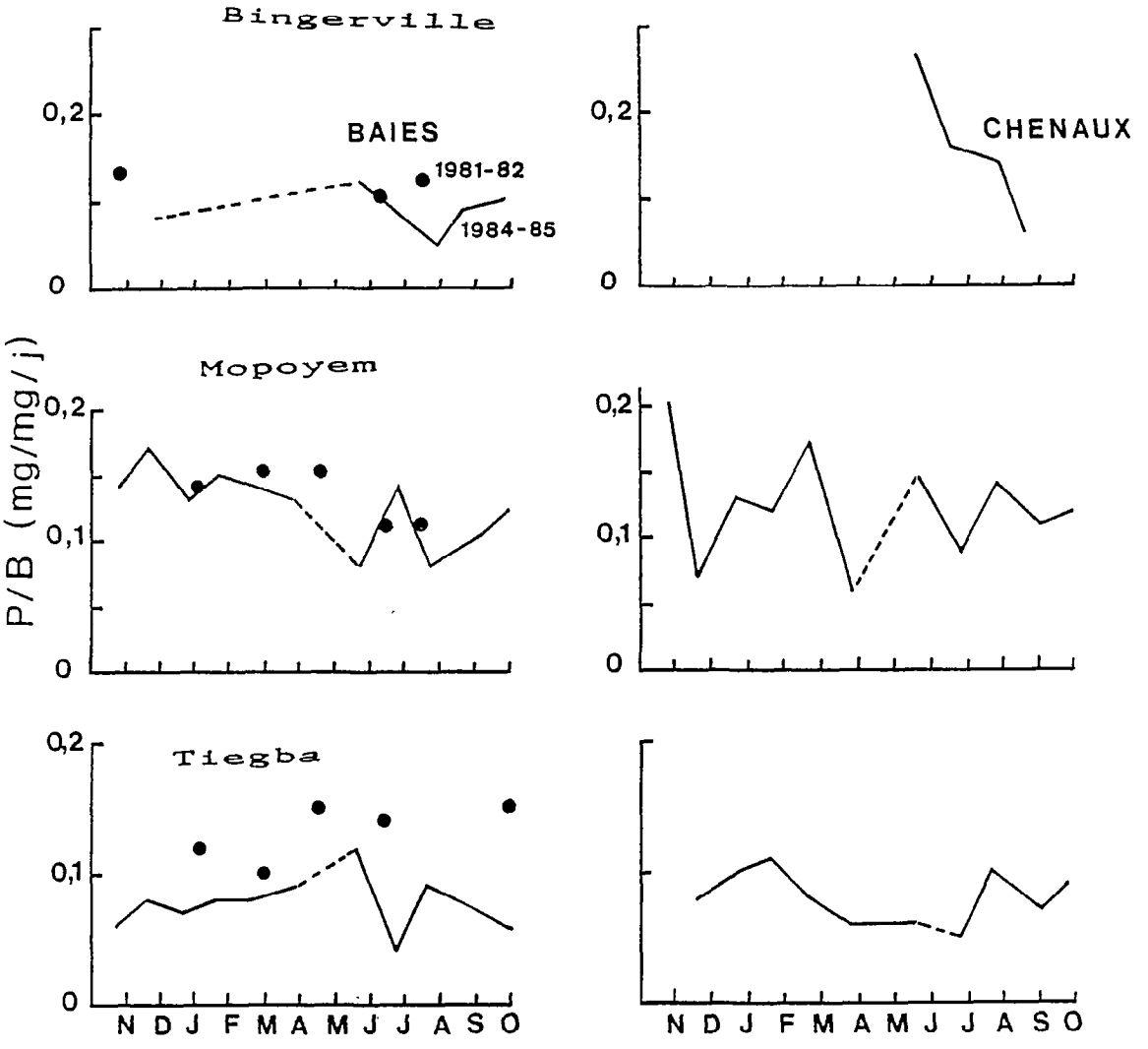


Figure 6.9. Variations du taux de production de la population (P/B) déteminé chez *P. hessei* dans les stations où cette espèce est significativement présente en 1981-82 (points) et 1984-85 (lignes).

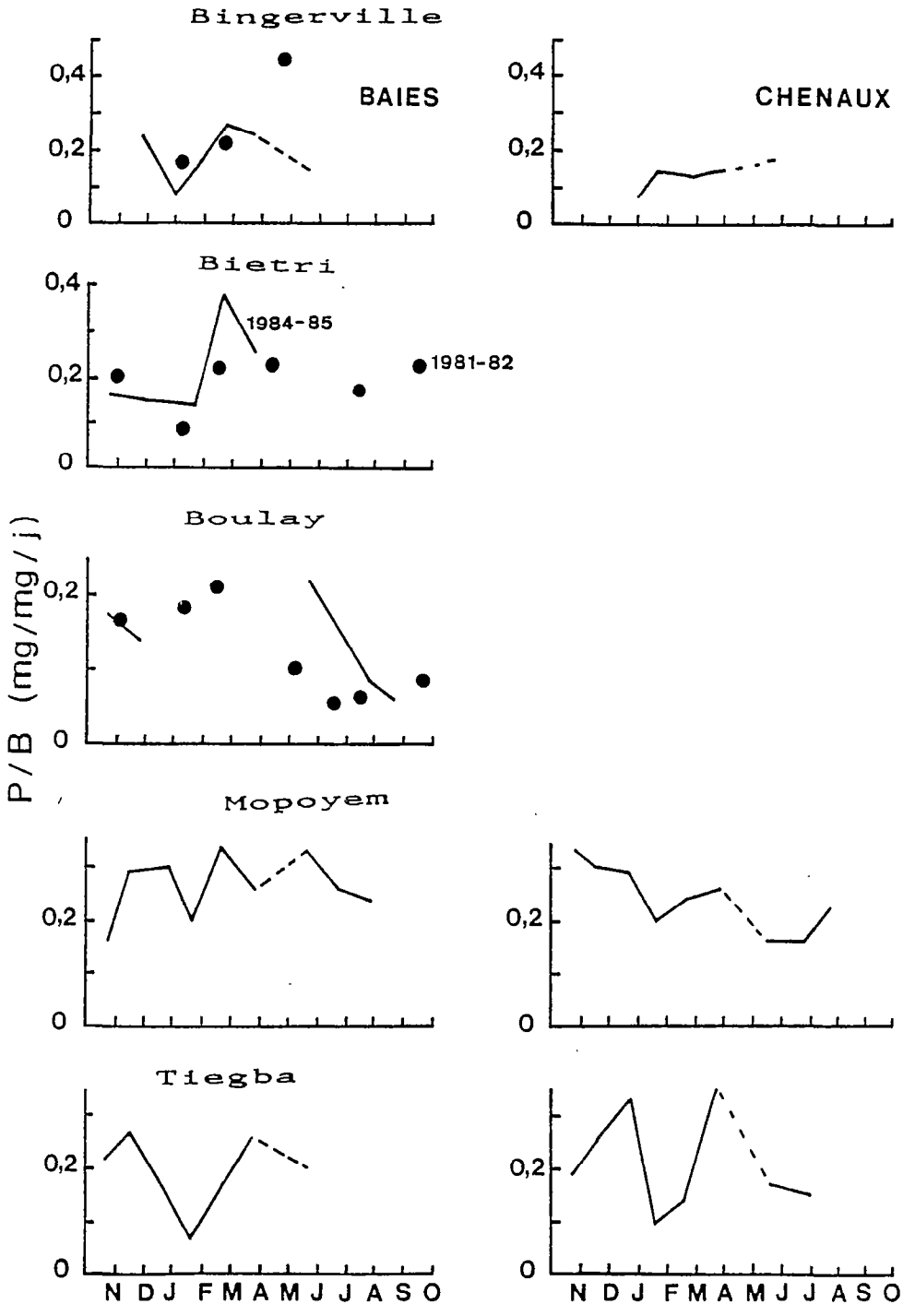


Figure 6.10. Variations du taux de production de la population (P/B) déterminé chez *O. brevicornis* dans les 5 stations en 1981-82 (points) et 1984-85 (lignes).

Tableau 6.XI.Abondances et productions moyennes chez Pseudodiaptomus hessei et Oithona brevicornis. *m= moyenne; cv%= coefficient de variation en %. Symboles voir texte.*

Station		Cycle		Pseudodiaptomus hessei Nt nb/m3	Bt mg/m3	Pt mg/m3/j	P/B	Oithona brevicornis Nt nb/m3	Bt mg/m3	Pt mg/m3/j	P/B
Bietri	baie	1981-82	m	≈0	≈0	≈0	nd	145270	30.08	5.84	0.19
			cv%	-	-	-	-	115	96	115	32
	baie	1984-85	m	≈0	≈0	≈0	nd	121992	46.36	7.84	0.22
			cv%	-	-	-	-	92	135	121	46
Binger-ville	baie	1981-82	m	1035	5.31	0.59	0.11	101327	29.49	6.21	0.27
			cv%	67	90	80	12	118	133	134	55
	baie	1984-85	m	2183	11.49	0.86	0.09	96835	25.61	4.79	0.18
			cv%	75	97	83	26	65	51	67	39
	chenal	1984-85	m	2321	4.11	0.73	0.15	104409	39.51	5.05	0.13
			cv%	74	65	69	55	15	32	38	26
Boulay	baie	1981-82	m	≈0	≈0	≈0	nd	51279	18.05	2.00	0.12
			cv%	-	-	-	-	102	115	107	53
	baie	1984-85	m	≈0	≈0	≈0	nd	87979	26.04	4.23	0.13
			cv%	-	-	-	-	114	111	111	48
Mopoyem	baie	1981-82	m	927	3.18	0.44	0.13	≈0	≈0	≈0	nd
			cv%	56	58	65	17	-	-	-	-
	baie	1984-85	m	3837	12.70	1.57	0.13	24852	3.65	1.03	0.26
			cv%	55	61	65	23	115	113	124	22
	chenal	1984-85	m	2496	8.80	1.03	0.12	55417	9.91	2.11	0.24
			cv%	83	74	87	35	68	89	76	25
Tiegba	baie	1981-82	m	2684	12.61	1.47	0.13	≈0	≈0	≈0	nd
			cv%	62	92	73	18	-	-	-	-
	baie	1984-85	m	4313	23.46	1.89	0.08	13203	2.57	0.41	0.19
			cv%	89	92	94	25	77	104	111	35
	chenal	1984-85	m	3699	23.38	1.78	0.08	18483	4.10	0.84	0.21
			cv%	74	95	84	26	94	96	118	43
Lagune	baies	1981-82		1549	7.03	0.83	0.13	99292	25.87	4.69	0.19
	baies	1984-85		3444	15.88	1.44	0.10	68972	20.85	3.66	0.20
	Chenaux	1984-85		2839	12.10	1.18	0.12	59436	17.84	2.67	0.19
	Ensemble	1984-85		3141	13.99	1.31	0.11	65396	19.72	3.29	0.20

Tableau 6.XII .Contributions des nauplii (N) des copépodites (C) et des adultes (A) à la biomasse (B) et à la production (P) totales chez P. hessei et O. brevicornis. valeurs moyennes en %.

Station		Cycle	%BN	%BC	%BA	%PN	%PC	%PA
P.HESSEI								
Binger-	baie	1981-82	5.6	21.0	73.4	14.2	46.0	39.8
ville	baie	1984-85	8.5	16.7	74.7	25.5	46.7	27.8
	chenal	1984-85	17.0	40.1	42.9	34.9	59.5	5.6
Mopoyem	baie	1981-82	8.9	27.9	63.2	20.5	55.4	24.2
	baie	1984-85	10.7	27.8	61.4	25.9	58.7	15.4
	chenal	1984-85	10.4	28.4	61.2	23.4	59.3	17.3
Tiegba	baie	1981-82	7.0	30.2	62.8	14.7	57.9	27.3
	baie	1984-85	6.1	12.1	81.9	23.9	43.3	32.8
	chenal	1984-85	5.4	13.2	81.4	19.3	43.7	37.0
Lagune	baies	1981-82	7.2	26.4	66.4	16.5	53.1	30.4
(moy/st)	baies	1984-85	8.4	18.9	72.7	25.1	49.6	25.3
	chenaux	1984-85	10.9	27.2	61.8	25.8	54.1	20.0
O.BREVICORNIS								
Bietri	baie	1981-82	10.7	24.827	64.5	17	64	19.7
	baie	1984-85	3.5	26.323	70.2	5	55	39.5
Binger-	baie	1981-82	10.8	40.489	48.7	10	84	5.4
ville	baie	1984-85	3.5	26.966	69.5	6	79	15.1
	chenal	1984-85	2.1	19.115	78.8	6	79	15.5
Boulay	baie	1981-82	3.2	19.3	77.5	6.1	78.5	15.4
	baie	1984-85	2.4	21.8	75.9	4.5	79.9	15.5
Mopoyem	baie	1984-85	8.9	51.5	39.6	9.3	85.8	4.8
	chenal	1984-85	7.3	46.2	46.5	8.6	85.7	5.7
Tiegba	baie	1984-85	19.8	22.2	57.9	28.3	55.3	16.4
	chenal	1984-85	5.6	37.2	57.2	8.1	76.7	15.3
Lagune	baies	1981-82	8.3	28.2	63.5	11.0	75.5	13.5
(moy/st)	baies	1984-85	7.6	29.8	62.6	10.6	71.1	18.3
	chenaux	1984-85	5.0	34.2	60.8	7.4	80.4	12.2

Tableau 6.XIII.Coefficients de corrélations partielles pour la relation entre le P/B et les facteurs température, salinité, concentration en pigments et poids moyen (WM) chez Oithona et Pseudodiaptomus. Analyse réalisée sur les données transformées (Lnx).*,**, *** voir tabl.6.I.

Espèce	n	Temp.	Sal.	Pig.	WM
P.hessei	67	0.440 ***	-0.038 ns	-0.237 ns	-0.739 ***
O.brevicornis	71	0.407 ***	0.211 ns	0.110 ns	-0.718 ***

6.3. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Comparaisons des trois espèces de copépodes

Les trois espèces ont des taux de croissance par stade copépodite voisins (tabl.6.XIV). Elles ne diffèrent qu'au niveau du taux de croissance journalier, *P. hessei* ayant les taux les plus bas (0,26 mg/mg/jour contre 0,3 à 0,67 µg/µg/j pour les deux autres espèces), en liaison avec une durée de développement copépodite en moyenne plus longue : 7 jours, contre 4,1 chez *Oithona* et 4,5 chez *Acartia*. Cependant il convient de rappeler que les données de développement relatives à *P. hessei* et à *O. brevicornis* sont empruntées à la littérature, de sorte cette différence n'est pas certaine.

La comparaison des trois espèces sur le plan de la fécondité est moins aléatoire, car l'incertitude provenant de l'utilisation de valeurs de De de la littérature est a priori plus faible, De dépendant peu des facteurs autres que la température. Si l'on excepte les valeurs de Boulay en 1981-82, *A. clausi* se caractérise par des taux beaucoup plus élevés : 0.11 à 0.29 µg/µg/j, contre 0.06 à 0.11 chez *P. hessei* et 0.02 à 0.08 chez *O. brevicornis*. La différence résulte en partie des durées de développement embryonnaire nettement plus élevées attribuées aux deux dernières espèces. On notera que l'existence de pourcentages beaucoup plus faibles de nauplii chez *P. hessei* et *O. brevicornis* peut être considéré comme une confirmation des taux de production d'oeufs très inférieurs qui leur sont attribués.

Si on admet la validité des estimations de production chez *P. hessei* et chez *O. brevicornis*, on constate que les deux calanides consacrent à la reproduction (= production des femelles sous forme d'oeufs) un pourcentage de leur production sensiblement identique et que ce pourcentage est légèrement plus faible chez *O. brevicornis* (tabl. 6.XII et 6.XV). De façon plus générale, il apparaît que le taux journalier de production de la population est en moyenne maximum chez *A. clausi* et minimum chez *P. hessei*, la seconde espèce ayant des taux en moyenne quatre fois plus faibles que la première en 1984-85 (tabl. 6.XV). On remarquera que ces différences concordent, en les accentuant, avec les écarts de biomasse existant entre ces espèces à l'échelle lagunaire (cf. chap.2.2), et il est intéressant (et logique) de constater qu'*A. clausi*, espèce la plus euryhaline et qui domine en termes de biomasse, présente en moyenne les taux de production les plus élevés.

Chez les trois espèces, le plus fort pourcentage de variation du P/B provient de la structure démographique globalement représentée par le poids individuel moyen (WM) (fig.6.11).

Tableau 6.XIV. Taux de croissance au cours de la phase copépodite (GS en µg/µg/stade et GC en µg/µg/jour) et taux de production des femelles sous forme d'oeufs (GF en µg/µg/jour) chez les trois principales espèces de copépodes.

Station	année	A. clausi			P. hessei			O. brevicornis		
		GS	GC	GF	GS	GC	GF	GS	GC	GF
Bingerville	1981-82	0.49	0.40	0.150	0.45	0.25	0.100	0.49	0.54	0.024
	1984-85	0.48	0.40	0.190	0.44	0.25	0.056	0.49	0.54	0.040
Bietri	1981-82	0.53	0.58	0.230	abs	abs	abs	0.49	0.49	0.052
	1984-85	0.49	0.67	0.290				0.49	0.53	0.084
Boulay	1981-82	0.55	0.30	0.010	abs	abs	abs	0.49	0.47	0.021
	1984-85	0.53	0.42	0.110				0.49	0.47	0.030
Mopoyem	1981-82	0.41	0.36	0.110	0.45	0.26	0.096	abs	abs	abs
	1984-85	0.41	0.50	0.160	0.45	0.27	0.056	0.42	0.44	0.030
Tiegba	1981-82	0.39	0.32	0.140	0.44	0.26	0.106	abs	abs	abs
	1984-85	0.44	0.56	0.022	0.45	0.27	0.063	0.42	0.47	0.049
Moyenne baies	1981-82	0.48	0.38	0.130	0.45	0.26	0.101	0.46	0.50	0.033
	1984-85	0.49	0.52	0.190	0.45	0.26	0.058	0.46	0.49	0.047

Tableau 6.XV. Poids individuels moyens (WM en µg PS), productions journalières (PT) et taux de production journaliers (P/B) calculés pour les trois espèces principales de copépodes dans les différentes stations %PF= 100*PF/PT= pourcentage de la production consacrée à la reproduction (PF=prod. des femelles).

Station	année	A. clausi				P. hessei			O. brevicornis		
		WM	PT	P/B	%PF	WM	PT	P/B	WM	PT	P/B
Bingerville baie	1981-82	1.46	5.90	0.25	38	5.00	0.59	0.11	0.25	6.21	0.27
	1984-85	1.04	12.60	0.30	27	4.70	0.86	0.09	0.32	4.79	0.18
chenal	1984-85	ND	17.10	0.21	31	2.30	0.73	0.15	0.38	5.05	0.13
Bietri baie	1981-82	2.14	26.80	0.29	78	abs	abs	abs	0.21	5.84	0.19
	1984-85	1.21	15.40	0.48	22				0.37	7.84	0.22
Boulay baie	1981-82	2.46	9.90	0.12	3	abs	abs	abs	0.39	2.00	0.12
	1984-85	1.28	8.20	0.28	15				0.38	4.23	0.13
Mopoyem baie	1981-82	0.35	3.20	0.34	4	3.60	0.44	0.13	abs	abs	abs
	1984-85	0.47	12.10	0.45	8	3.50	1.57	0.13	0.16	1.03	0.26
chenal	1984-85	0.66	11.20	0.36	10	4.10	1.03	0.12	0.16	2.11	0.24
Tiegba baie	1981-82	0.50	7.90	0.28	9	4.00	1.47	0.13	abs	abs	abs
	1984-85	0.70	15.50	0.44	21	5.50	1.89	0.08	0.15	0.41	0.19
chenal	1984-85	0.67	12.10	0.43	17	6.00	1.78	0.08	0.21	0.84	0.21
Moyenne baies	1981-82	1.36	10.70	0.26	26.2	4.20	0.83	0.13	0.29	4.69	0.19
	1984-85	1.09	12.80	0.39	15.6	4.60	1.44	0.10	0.28	3.66	0.20

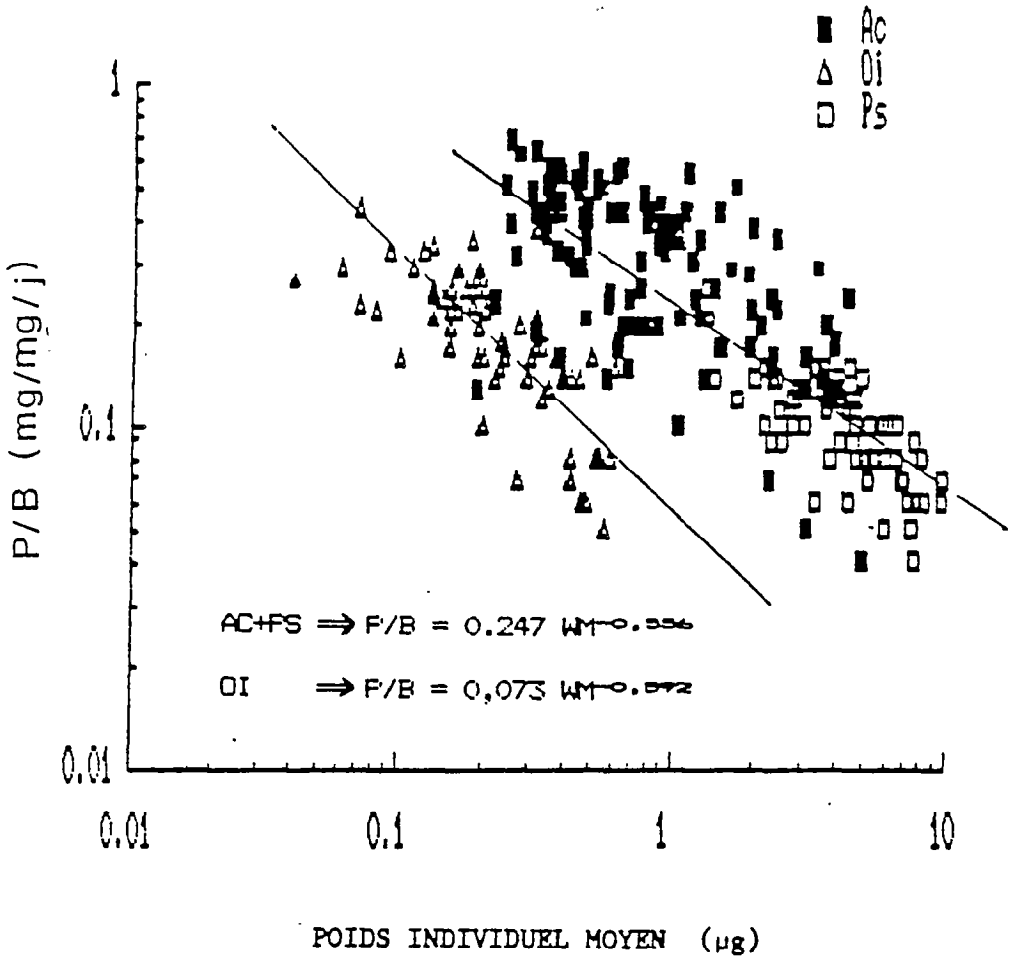


Figure 6.11. Variation du taux de production de la population (P/B) en fonction du poids individuel moyen chez les trois copépodes dominants du peuplement et équations des droites d'ajustement (droites de régression).

Les relations trouvées chez *P. hessei* et *O. brevicornis* sont respectivement :

ln P/B = -0.539 ln WM - 1.531 (n=67;r=-0.717), et

ln P/B = -0.591 ln WM - 2.627 (n=71; r=-0.729).

Les pentes de ces relations ne diffèrent significativement, ni entre elles (test t), ni par rapport à la pente obtenue chez *Acartia* (-0.577). Les ordonnées à l'origine d'*A. clausi* et de *P. hessei* ne différant pas significativement, on admettra une loi commune pour ces deux espèces :

ln P/B = -0.556 ln WM - 1.400 (n=176; r=-0.819).

Il existe en revanche un net décalage vers le bas des points d'*Oithona* (voir figure), cette espèce plus petite ayant ainsi, pour un même poids moyen, une P/B plus faible. Il serait intéressant de pouvoir vérifier, par des observations expérimentales sur le développement et la croissance de *P. hessei* et d'*O. brevicornis*, la validité de cette constatation, en contradiction avec la loi généralement admise, selon laquelle le taux de production des organismes varie de façon inversement proportionnelle à leur taille.

Comparaison avec les données de la littérature

Les productions et les P/B évalués chez *A. clausi* se situent dans la gamme des valeurs précédemment déterminées en lagune par Leborgne et Dufour (1979) (tabl.6.XVI). Cependant, le fait que ces valeurs se rapportent à des collectes au filet WP2 (200µm) dans lesquelles prédominent les adultes, et notamment les mâles, dont on a vu qu'ils étaient moins productifs, font qu'elles sont en réalité sensiblement supérieures aux nôtres. Les taux de production établis pour les échantillons également récoltés WP2 dans la présente étude sont en effet de l'ordre de 0,15 (chap.7). Il est très probable que la différence tient aux méthodes d'estimation employées dans l'un et l'autre cas : méthode des rapports N/P dans le travail de Leborgne et Dufour et méthode des croissances cumulées dans le cas présent. Plusieurs éléments permettent de penser que les valeurs plus faibles du présent travail sont plus réalistes. D'une part, la méthode des croissances cumulées est généralement considérée comme une méthode de référence dans le cas des populations de copépodes à recrutement continu. D'autre part, les taux de croissance et de fécondité observés expérimentalement chez A. clausi, qui déterminent en partie la représentativité des valeurs de production du présent travail, sont parmi les plus élevées des données de la littérature concernant cette espèce ou d'autres copépodes. Enfin, comme on le verra dans le chapitre suivant, l'application de la méthode de rapports N/P à nos données conduit à des résultats dans la plupart des cas aberrants. Le seul, ou le principal élément susceptible d'avoir, dans notre étude, entraîné une sous-estimation de la production est que les mâles sont supposés

Tableau 6.XVI . Biomasses (BT en mg/m3), productions (PT en mg/m3/j), P/B journaliers et contributions des nauplii (%N) et des adultes (%A) à la biomasse et à la production totale (en%) chez quelques *Acartia*. (a) = en supposant C=40% de PS; (b) = C4 à adultes dominants.

Espèces	Site	T°C	Biomasse			Production			P/B	Reference
			BT	%N	%A	PT	%N	%A		
A. tranteri	Pacific Ocean (Australie)	11-22	7.3	-	-	0.9			0.1	Kimmerer et Mc Kinnon, 1987
A. tonsa	Patuxent estuary (USA)	24-26	125.5	66	10	60.2	71	-	0.47	Heinle, 1966
"	Rhode River Estuary (Summer)(USA)	-	5.2	28	25	2.7	28	21	0.52	Allan *et al.*, 1976
"	Etang de Berre (France)	15	-	-	-	4.1	1	5	0.28	Gaudy *et al.*, 1985
A. clausi	Méditerranée (France)	15-20	8.5	6	63	13	27	8	0.15	Gaudy, 1976
"	Pacific Ocean (Japan)	5-20	-	-	-	0.1-8.5	-	-	0.05-0.33	Uye, 1982 (a)
"	Jackle's Lagoon (USA)	5-20	116.8	-	-	18.4	15	30	0.16	Landry, 1978
"	Lagune Ebrié (Côte d'Ivoire)	26-30	4.6-89.7	-	-	2.7-36.8	-	-	0.21-0.74	Le Borgne et Dufour, 1979 (b)
"	"	26-31	47.7	17	48	10.7	16	26	0.26	Presente étude; 1981-82
"	"	26-31	32.7	19	41	12.8	27	16	0.39	" " ; 1984-85

Tableau 6.XVII. Biomasse moyenne des principaux groupes, pourcentage de la biomasse qu'ils représentent (BT%), production et taux de production du peuplement (voir texte). Symboles des espèces dans les autres tableaux.

Stations	Cycle	Biomasses (mg/m3) AC	PS	OI	CLA	ROT	BT	% BT	Prod. totale	P/B
Bingerville baie	1981-82	34.40	3.19	12.64	3.02	2.98	59.51	94.49	11.35	0.24
	1984-85	39.05	7.06	15.37	2.44	1.08	70.30	92.45	16.47	0.23
	1984-85	64.11	2.05	21.54	0.23	0.26	91.58	96.29	16.37	0.18
Bietri baie	1981-82	110.86	0.25	25.78	0.23	1.49	159.10	87.12	32.97	0.22
	1984-85	35.58	0.28	23.56	0.04	1.39	67.04	90.77	19.94	0.38
Boulay baie	1981-82	57.53	ND	13.33	6.41	0.00	114.48	67.50	11.99	0.09
	1984-85	27.63	0.35	20.77	0.04	1.72	64.82	77.91	12.40	0.20
Mopoyem baie	1981-82	9.72	2.75	0.00	0.00	0.86	16.47	80.98	4.22	0.24
baie	1984-85	26.07	12.70	2.99	0.00	4.83	48.23	96.59	17.90	0.33
chenal	1984-85	31.49	8.80	8.11	0.00	6.28	59.84	91.39	18.40	0.29
Tiegba baie	1981-82	25.95	10.79	0.01	0.00	0.47	42.01	88.58	9.40	0.21
baie	1984-85	35.18	23.46	1.65	0.00	3.22	64.53	98.41	19.93	0.28
chenal	1984-85	27.47	21.27	3.00	0.00	4.20	57.16	97.87	17.24	0.30
Baies	1981-82	47.69	4.24	10.35	1.93	1.16	78.31	83.73	13.99	0.20
Baies	1984-85	32.70	8.77	12.87	0.50	2.45	62.98	91.22	17.33	0.28
Moyenne générale		35.82	9.50	12.12	0.34	2.87	65.44	92.71	17.33	0.27

avoir une production nulle. Mais cette supposition est très généralement faite et se rapproche vraisemblablement de la réalité.

Quoi qu'il en soit, la comparaison avec quelques données de la littérature relatives à des espèces identiques ou cogénériques (tabl.6.XVI), montre que les taux de production d'*A. clausi* en lagune Ebrié sont supérieurs aux quelques valeurs reportées pour la même espèce en milieu tempéré. Cependant la différence n'est pas considérable. Des valeurs légèrement plus fortes sont par ailleurs obtenues en milieu marin tempéré chez *A. tonsa*. Cela tendrait à confirmer la remarque de Middlebrook et Roff (1985) selon laquelle les taux de production seraient comparables à l'intérieur d' aires géographique relativement vastes. Il est cependant difficile d'adopter cette remarque compte tenu du peu de données disponibles, de la diversité des méthodes utilisées et de leur imprécision. Des différences plus importantes existent en ce qui concerne la répartition de la biomasse et de la production entre stades naupliens, copépodites et adultes. Les quelques données reportées dans le tableau ne semblent pas pouvoir être regroupées selon un schéma spécifique. Cela suggère que la répartition par stade de la biomasse et de la production n'obéit pas à des critères spécifiques liés au schéma de développement. La structure démographique, qui détermine dans une large mesure ces répartitions, serait davantage liée aux conditions trophiques et de mortalité propres à chaque espèce dans son milieu. Cette remarque demande toutefois à être confirmée par une analyse plus exhaustive des données de la littérature.

A notre connaissance peu d'études ont été réalisées sur les genres *Oithona* et *Pseudodiaptomus*.

La production (0,83 et 1,44 mgPS/m3/j en moyenne en 1981-82 et 84-85) et le taux de production (0,10-0,13) de *P. hessei* en lagune Ebrié sont très voisins de ceux reportés par Hart et Allanson (1975) pour la même espèce dans le lac Sibaya, à des températures (19 et 27°C) et à des concentrations en pigments (< 3µg/l) plus faibles : P/B = 0,11 et P compris entre 0,32 et 3,54 mg/m3/j. Les taux de production de cette espèce sont par contre très sensiblement inférieurs à ceux de *P. marinus* dans les eaux japonaises étudiée par Uye et al (1983) (0,2 à 0,3 pour des températures de 20 à 25°C. On notera, qu'à ces taux de production correspondent, chez cette espèce de poids similaire (6,5µgC/femelle contre environ 7µg pour *P. hessei*), des taux de croissance (0,355 µg/µg/j) et de fécondité (0,183) à 20°C, plus élevés que chez *P. hessei* dans notre étude : 0,26 et 0,06-0,10 à 26- 30°C.

En ce qui concerne *O. brevicornis*, les présentes estimations sont, à notre connaissance, les premières. Pour ce qui est des espèces cogénériques, on citera les P/B journaliers légèrement inférieurs obtenus par Nassogne (1972) pour *O. helgolandica* en Méditerranée occidentale (0,11 à 0,23).

Sans vouloir étendre l'étude comparative à d'autres espèces et organismes zooplanctoniques, on peut conclure, à la vue des taux de production des trois espèces de copépodes précédentes, que la productivité du zooplancton lagunaire est "moyenne". Une estimation globale de cette production à partir de relations entre le taux de production et le poids individuel des organismes, nous est interdite par le fait que les lois établies pour les trois copépodes diffèrent, même si cette différence est faible. Cette estimation a donc été faite en additionnant la production des trois copépodes précédents et en évaluant la production des rotifères et des cladocères à partir de taux de production choisis de façon arbitraire mais qui reflètent les données de la littérature relativement abondantes concernant ces organismes. Ces taux sont de 0,7 pour les rotifères et de 0,5 pour les cladocères. On aboutit à des taux de production moyens de l'ordre de 0,2 pour un ensemble copépodes + rotifères + cladocères qui représente en moyenne plus de 85% de la biomasse du peuplement (tabl. 6.XVII). Selon cette estimation, le peuplement fournirait une production annuelle de l'ordre de 16000 tonnes de poids sec, soit 307 kg par hectare, correspondant à un temps de renouvellement de la biomasse de 3,6 jours.

Chapitre 7. BILAN METABOLIQUE CHEZ A. CLAUSI

7.1. Méthodes

7.2. Variations de l'ingestion et importance relative des différents termes du bilan

7.3. Relations entre les termes du bilan ou les rendements exprimés en carbone du mesozooplancton et les facteurs environnementaux

7.4. Remarques sur l'estimation du K2 par la méthode des rapports N/P

7.5. Conclusions

Etablir le bilan métabolique d'un individu ou d'une population, c'est déterminer la quantité de matière ou d'énergie ingérée et son utilisation. Ce bilan peut s'écrire sous la forme simplifiée suivante :

I - F = A = E + P

où **I** représente la quantité de matière ingérée ou ration, **F**, la matière non assimilée (fèces), **A** la matière assimilée et **E** la matière éliminée par voie respiratoire et/ou excrétion liquide. **P** représente la production au sens précédemment défini, c'est-à-dire la quantité de matière ou d'énergie fixée par croissance en poids et reproduction. Le rapport entre les quantités assimilée et ingérée est le rendement d'assimilation **RA** :

RA = A/I.

On définit généralement deux rendements de production, le rendement brut (**K1 = P/I**) et le rendement net de production (**K2 = P/A**), qui représentent respectivement la part de la ration ingérée et de l'assimilation que l'organisme ou la population consacre à la production. K2 peut aussi s'exprimer sous la forme :

K2 = 1/(1 + E/P), qui fait apparaître le rapport entre les pertes métaboliques et la production.

Le rendement K2 peut être également calculé d'après les variations du rapport atomique C/N/P dans la séquence nourriture --> consommateur --> élimination. Cette méthode, qui trouve son origine dans les travaux de Ketchum (1962) et de Butler *et al* (1969 et 1970), est détaillée par Le Borgne (1978). Selon la terminologie de cet auteur, K2 est évalué en termes d'azote ou de phosphore selon les équations :

K2P = (a1a4-a2)/(a3-a2) et

K2N = a3/(a1-a4) K2P,

où **a1, a2** et **a3** représentent les rapports N/P dans les particules ingérées, l'excrétion et le zooplancton, et **a4**, le rapport entre les rendements d'assimilation de l'azote et du phosphore (a4=RAN/RAP). Si l'on suppose que l'N et le P sont assimilés avec le même rendement, (soit a4=1) les formules se simplifient :

K2P = (a1-a2)/(a3-a2) et **K2N = K2P a3/a1.**

C'est généralement sous cette forme simplifiée que le rapport K2 est évalué.

L'établissement des bilans métaboliques permet à la fois de quantifier le devenir de l'énergie qui traverse les niveaux trophiques successifs, et, dans une certaine mesure, d'apprécier les potentialités d'adaptation d'un individu ou d'une population aux conditions environnementales du milieu (Lamotte, 1972). Aux objectifs du présent travail qui s'inscrivent dans ce cadre, s'ajoute une analyse comparée des deux méthodes d'évaluation du rendement K2 précédemment définies.

7.1.MÉTHODES

L'étude porte uniquement sur les données de 1981-82, période au cours de laquelle ont été réalisées simultanément des mesures de métabolisme et de production ainsi que des analyses de la composition élémentaire du seston, du zooplancton et des produits d'excrétion.

Les bilans ont été établis en termes de C, d'N, et de P sur les échantillons de mesozooplancton récoltés au filet de 200 µm ayant servi aux mesures de métabolismes, et, par extrapolation, sur les échantillons récoltés au filet de 64 µm (ensemble de la population). **Les données de base sont les taux d'excrétion, de respiration et de production, desquels on déduit l'assimilation et l'ingestion.**

On considère que tout le carbone, l'azote et le phosphore sont respectivement éliminés par voie respiratoire et par excrétion liquide, de sorte que les pertes sont probablement sous-estimées. Il n'a pas été tenu compte d'une éventuelle excrétion de carbone dissous faute de données personnelles ou de données de la littérature applicables aux copépodes. Celle-ci représenterait jusqu'à 30% du C de la respiration chez un amphipode étudié par Dagg (1976), mais, si l'existence d'une excrétion carbonée sous forme d'urée et d'acides aminés est démontrée chez les copépodes, son importance est très controversée (revue de Le Borgne 1986).

L'extrapolation des données de respiration et d'excrétion à l'ensemble de la population repose sur la relation classique de la forme $E = a.W^b$ liant le métabolisme d'un individu à son poids (W évalué pour chaque échantillon et désigné par WM). Faute d'avoir pu établir une relation empirique à partir de nos propres données sur le mesozooplancton (chap.5), nous avons adopté une valeur de b égale à - 0,333 correspondant à la loi de surface lorsque E est exprimé par unité de poids.

La production est calculée par la méthode des croissances cumulées selon le protocole précédent, y compris dans les échantillons de mesozooplancton. Rappelons que ces échantillons sont souvent dominés par les stades terminaux d'*A. clausi*.

La consommation d'oxygène est convertie en C en supposant que le quotient respiratoire est égal à 1 et correspond à la métabolisation d'un substrat alimentaire de type glucido-lipidique. La production est convertie en C, N, P ou PO à partir des données du chapitre 2 concernant la composition du mesozooplancton dominé par *Acartia* :
PS = 0,918 PO = 0,451 C = 0,125 N = 0,01 P.

Par hypothèse, le rendement d'assimilation est constant et identique pour le C, l'N et le P. Il est égal à 69,4%, valeur moyenne déduite des trois séries d'observations de juin 1981 à Boulay, où ont été mesurées conjointement l'ingestion, la respiration, l'excrétion et la production (chap.4). Ces deux hypothèses sont critiquables. Divers travaux ont en effet montré que le rendement d'assimilation pouvait varier avec la

quantité (théorie de l'alimentation superflue de Beklemishev) et la qualité (notamment la teneur en cendres) de la nourriture ingérée, avec la température, l'état physiologique des animaux (âge, sexe, état de maturité...), etc. (voir les revues de Bougis 1974, Conover 1978 et Pourriot *et al.* 1982). Par ailleurs les rendements d'assimilation du carbone, de l'azote et du phosphore diffèrent probablement. C'est du moins ce qu'observent Butler *et al.* (1970) chez Calanus (RAN=77% et RAP=62,4%), et Gerber et Gerber (1979) pour les copépodes d'une lagune tropicale (RAC allant de 84 à 87% et RAN de 89 à 91%).

7.2. VARIATIONS DE L'INGESTION ET IMPORTANCE RELATIVE DES DIFFÉRENTS TERMES DU BILAN

Les taux de production du mesozooplancton ont une variabilité relativement importante (coefficient de variation de 63%) par rapport à celle des taux d'excrétion (CV=44%) et de respiration (CV=17%) (tabl.7.I). On déduit de ces données des taux d'ingestion théoriques peu variables, compris entre 54,5 et 159% en termes de carbone, mais dont la variabilité, il convient de le signaler, est limitée par le choix d'un rendement d'assimilation constant. Conformément aux variations des taux de production et de métabolisme avec le poids individuel (fig.6.11 et relation précédente), les différents termes du bilan augmentent lorsqu'on considère l'ensemble de la population (voir les moyennes par station du tableau). La production subit la plus forte augmentation, passant en moyenne de 15 à 26% du carbone corporel, ce qui explique qu'il y ait également augmentation des rendements de production.

La ration journalière exprimée en carbone représente en moyenne 100% du poids corporel pour le mesozooplancton et 150% pour l'ensemble de la population, soit respectivement 52 et 80% en termes d'azote et 195 et 297% en termes de phosphore. Ces rations théoriques sont très inférieures aux valeurs observées expérimentalement sur des adultes nourris d'algues de culture (628% et 481% en C avec Dunaliella et Tetraselmis) (tabl.7.II). Cependant elles sont comparables aux rations estimées par mesure de la fluorescence intestinale sur les adultes (67 à 180%) et se situent dans la gamme des valeurs de la littérature concernant les copépodes nourris de particules naturelles (cf.chap.4). Cela valide, dans une certaine mesure, les rations théoriques établies, les bilans dans leur ensemble, ainsi que les rendements et rapports qui en découlent. Toutefois, la gamme de variation des données reportées est très grande et les causes de variation de la ration trop nombreuses pour que cette conclusion soit acceptée sans réserves.

Tableau 7.I. Bilan métabolique calculé pour les échantillons de mesozooplancton dominé par Acartia (filet de 200µm) en 1981-82 et valeurs moyennes estimées pour l'ensemble de la population (filet de 64 µm) dans les cinq stations, la même année. WM=poids individuel moyen; CV=coefficient de variation; R, P, I et E=taux de respiration, de production, d'ingestion et d'excrétion; ND=non déterminé.

STATION	DATE (mois)	WM	Carbone (mg/mg/j) R	P	I	R/P (%)	K1 (%)	K2 (%)	Azote (mg/mg/j) E	I	K2 (%)	Phosphore (mg/mg/j) E	I	K2 (%)
Bietri	6	4.3	0.868	0.201	1.540	431.6	13.1	18.8	0.510	1.132	28.3	3.449	5.259	5.5
	7	3.0	0.531	0.347	1.265	152.9	27.4	39.5	ND	ND	ND	ND	ND	ND
	10	4.5	0.652	0.232	1.274	280.3	18.2	26.3	0.249	0.694	48.3	1.320	2.237	15.0
	11	5.4	0.663	0.103	1.094	642.2	9.4	13.6	0.188	0.416	35.7	1.474	2.253	6.6
	1	7.3	0.494	0.168	0.945	294.1	17.8	25.6	0.109	0.396	61.1	1.094	1.803	13.4
	3	5.9	0.574	0.262	1.194	219.3	21.9	31.6	0.328	0.842	44.8	1.507	2.527	14.9
	5	6.5	0.562	0.189	1.072	297.9	17.6	25.3	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Binger-	6	2.7	0.621	0.097	1.025	642.1	9.4	13.6	ND	ND	ND	ND	ND	ND
ville	7	2.4	0.445	0.123	0.812	362.2	15.1	21.8	ND	ND	ND	ND	ND	ND
	11	2.5	0.587	0.103	0.985	571.9	10.4	15.0	0.134	0.338	43.8	1.042	1.635	9.0
	1	6.5	0.359	0.022	0.545	1610.2	4.1	5.9	0.207	0.328	9.8	0.737	1.084	3.0
	3	6.4	0.585	0.163	1.068	358.4	15.3	22.0	0.269	0.617	38.1	1.147	1.872	12.6
	5	2.9	0.598	0.512	1.587	116.8	32.3	46.5	0.162	0.963	76.6	1.294	2.580	28.6
Boulay	5	4.6	0.544	0.068	0.874	797.9	7.8	11.2	0.203	0.387	25.4	0.950	1.455	6.7
	6	5.1	0.414	0.051	0.666	805.1	7.7	11.1	0.180	0.330	22.5	0.749	1.143	6.5
	7	3.7	0.410	0.034	0.633	1220.5	5.3	7.6	0.147	0.258	18.7	0.888	1.317	3.7
	10	3.3	0.552	0.106	0.939	521.3	11.3	16.2	0.269	0.535	28.5	1.140	1.780	8.6
	11	5.0	0.482	0.074	0.794	653.7	9.3	13.4	0.141	0.307	34.6	0.934	1.439	7.4
	5	5.1	0.605	0.049	0.934	1238.1	5.2	7.5	0.164	0.303	23.2	1.121	1.671	4.2
Mopoyem	6	1.9	0.667	0.146	1.162	455.8	12.6	18.1	0.248	0.564	37.4	0.701	1.210	17.4
	7	1.6	0.558	0.168	1.038	331.8	16.2	23.4	0.253	0.602	40.3	1.030	1.711	14.2
	10	2.2	0.548	0.131	0.970	418.0	13.5	19.5	0.203	0.477	39.6	0.931	1.518	12.5
	1	2.7	0.537	0.116	0.933	464.3	12.4	17.9	0.187	0.432	38.6	0.931	1.496	11.2
	3	2.1	0.440	0.140	0.829	313.5	16.9	24.4	0.223	0.519	39.0	1.085	1.750	11.6
	5	2.1	0.488	0.183	0.958	266.2	19.1	27.5	0.119	0.431	61.2	1.198	1.972	13.4
Tiegba	6	2.4	0.660	0.169	1.185	389.3	14.3	20.6	0.433	0.860	28.4	1.980	3.071	8.0
	7	3.0	0.509	0.136	0.921	375.2	14.7	21.2	0.191	0.466	41.9	1.769	2.721	7.2
	10	2.9	0.508	0.103	0.874	493.0	11.8	17.0	0.153	0.365	40.7	1.094	1.711	8.7
	1	2.7	0.508	0.128	0.909	396.0	14.1	20.3	0.118	0.352	52.5	0.893	1.459	12.7
	3	2.2	0.484	0.173	0.939	280.0	18.4	26.5	0.216	0.555	44.9	1.056	1.756	14.2
	5	2.1	0.543	0.254	1.138	214.0	22.3	32.1	0.140	0.562	65.1	1.294	2.210	16.5
Moyenne		3.7	0.548	0.153	1.003	503.7	14.4	20.7	0.213	0.516	39.6	1.215	1.950	10.9
CV (%)		44.4	17.7	63.4	22.6	66.5	43.6	43.6	43.4	40.0	37.7	44.0	42.3	49.6
Minimum		1.6	0.359	0.022	0.545	116.8	4.0	5.9	0.109	0.258	9.8	0.701	1.084	3.0
Maximum		7.3	0.868	0.512	1.587	1610.2	32.3	46.5	0.510	1.024	76.6	3.449	5.259	28.6
Ensemble de la population														
Bietri		2.1	0.768	0.292	1.521	262.8	19.2	27.7	0.342	0.851	45.1	2.144	3.436	11.7
Bingervil		1.5	0.786	0.251	1.481	313.8	16.9	21.8	0.262	0.769	44.0	2.073	3.325	11.1
Boulay		2.6	0.584	0.118	1.002	494.2	11.8	16.3	0.216	0.477	34.9	1.121	1.771	9.3
Mopoyem		0.4	0.929	0.351	1.828	264.9	19.2	28.1	0.352	1.005	51.1	1.657	2.868	17.8
Tiegba		0.5	0.856	0.286	1.632	299.3	17.5	25.1	0.334	0.886	48.8	2.139	3.465	12.7
Moyenne		1.4	0.785	0.260	1.493	327.0	16.9	23.8	0.301	0.798	44.8	1.827	2.973	12.5

Les pertes métaboliques représentent en moyenne environ la moitié de la ration en termes de C (rapport E/I du tableau 7.II), proportion inférieure à celle qu'observent Gerber et Gerber (1979) mais très supérieure à celle notée par Kiorboe *et al.* (1985). Les rapports E/P sont beaucoup plus variables, aussi bien en lagune (tabl.7.I) qu'en comparaison avec les quelques données de la littérature reportées dans le tableau 7.II, où l'on observe des pertes représentant de 0,3 à 13 fois la production. Cette plus grande variabilité est essentiellement imputable à la production.

Les rendements bruts de production reportés dans le tableau 7.II sont toujours inférieurs à 50%. Les rendements nets observés en lagune Ebrié sont en moyenne de l'ordre de 24% en termes de carbone. Ils se situent parmi les plus faibles valeurs de la littérature reportés dans ce même tableau. En outre ils sont nettement inférieurs aux rapports antérieurement estimés en lagune par Le Borgne et Dufour (1979) d'après la méthode des rapports N/P. Comme nous le verrons plus loin, les évaluations de ces auteurs seraient, selon nous, surestimées. Quelques différences régionales apparaissent, les valeurs les plus élevées étant notées à Bietri, station la plus eutrophe, et les plus faibles à Boulay, station la plus oligotrophe (tabl.7.I). Les faibles valeurs de Boulay ne sont pas nécessairement caractéristiques de cette station ou de la zone estuarienne rurale, car elles résultent de deux phénomènes (une faible fécondité des femelles et de forts pourcentages d'adultes) qui ne se reproduisent pas identiquement en 1984-85.

Il existe des différences importantes entre les rendements en C, N, et P, avec des valeurs maximums pour l'azote (40% pour le mesozooplancton et 45% pour l'ensemble de la population) et minimums pour le phosphore (11 et 13%). Ces différences correspondent en partie au phénomène de rétention d'N par le zooplancton sur lequel s'appuie la méthode d'évaluation du K2 d'après les rapports C/N/P, et reflètent les diverses hypothèse qu'impliquent les modalités de calcul adoptées. Il convient néanmoins de noter les faibles rendements en phosphore qui proviennent de rapports E/P élevés et témoignent d'une métabolisation plus intense et rapide de cet élément.

Les relations existant entre les différents termes du bilan en carbone ainsi qu' entre ces termes et les rendements de production ont été étudiées pour le mésozooplancton (tabl.7.III, fig.7.1). Les corrélations I-R et I-P sont hautement significatives, ce qui n'est guère surprenant puisque ces termes sont liés entre eux en vertu de la relation :

I=(R+P)/0,694.

Tableau 7.II. Moyennes des termes du bilan d'énergie, et comparaison avec quelques valeurs de la littérature. (a) déduit du bilan. M=pertes métaboliques (R ou E). Autres symboles dans le tableau 7.I.

Organismes (WM)	nourriture (concentr. par litre)	substrat assimilé	% du poids par jour			Rapports en %				Références
			Met. (M)	Prod. (P)	Ing. (I)	M/P	M/I	P/I (K1)	P/(M+P) (K2)	
A.clausi>200µ (3,7µg)	naturelle (2mgC)	C	55.0	15.3	100.3 (a)	359.5	54.8	15.3	20.7	présente étude
		N	21.3	15.3	51.6 (a)	139.2	41.3	29.7	39.6	
		P	121.5	15.3	195.0 (a)	794.1	62.3	7.8	10.9	
A.clausi >60µ (1,4µg)	naturelle (2mgC)	C	78.0	26.1	149.4 (a)	298.9	52.2	17.5	23.9	présente étude
		N	30.3	26.1	79.8 (a)	116.1	38.0	32.7	44.8	
		P	180.7	26.1	294.4 (a)	692.3	61.4	8.9	12.6	
A.clausi Ad. (4,8µg)	Dunaliella (>5mgC)	C	-	-	627.5	-	-	-	-	présente étude
	Tetraselmis (>5mgC)	C	-	-	481.4	-	-	-	-	
	Chromatium (1,2mgC)	C	-	-	53.5	-	-	-	-	
A.clausi>200µ	naturelle (>4µgchl)	N	40.4	62.9	147.6 (a)	64.2	27.4	42.6	61.1	Le Borgne et Dufour 1979 (lagune Ebrié)
		P	113.5	62.9	252.0 (a)	180.4	45.0	25.0	36.9	
A.tonsa femelles	Rhodomonas baltica (0,9mgC)	C	18.3	58.5	150.0	31.2	12.2	39.0	76.0	Kiorboe et al 1985
		N	30.5	58.5	147.6	52.1	20.7	39.7	65.0	
Undinula vulgaris (210µg)	naturelle (0,035µgC)	C	62.7	4.8	78.7	1306.3	79.7	6.1	7.2	Gerber et Gerber, 1979 (Enewetak atoll)
		N	25.0	8.9	37.0	280.9	67.6	24.1	27.3	
Melange copépodes (22µg)	naturelle (0,033µgC)	C	88.2	8.6	111.8	1025.6	78.9	7.7	8.9	,,
		N	30.0	30.0	65.0	100.0	46.2	46.2	50.0	
Calanus spp. C5-Ad	naturelle	N	6,2-15	-	-		-	-	53.5	Butler et al 1969 (Clyde Sea)
		P	9,1-26	-	-		-	-	41.0	

De même, les relations significatives K2-I et K2-P ainsi que l'absence de relation entre K2 et R, correspondent à l'amplitude, déjà commentée, des variations respectives de R (faible) et de P (forte), ainsi qu'aux modalités de calcul. La relation significative entre P et R, également attendue, est plus intéressante dans la mesure où ces deux variables sont évaluées de façon indépendante. Elle semble être curvilinéaire, montrant que les pertes métaboliques diminuent en valeur relative par rapport à la production au fur et à mesure que celle-ci augmente. Ce phénomène apparaît notamment à l'examen des relations R-I et P-I. La distribution des points R-P se linéarise après transformation logarithmique, donnant l'équation de régression :

$\ln R = 0{,}134 \ln P - 0{,}340$, ($R^2$=0,25; n=32).

Tableau 7.III. Coefficients de corrélation simples entre les termes du bilan en carbone du mesozooplancton dominé par Acartia calculés après transformation logarithmique sur les données de 1981-82. **=p<0,01 ; ***=p<0,001.

	Ingestion	Production	Respiration
Ingestion	1		
Production	0.858 ***	1	
Respiration	0.854 ***	0.504 **	1
K2	0.701 ***	0.968 ***	0.282 ns

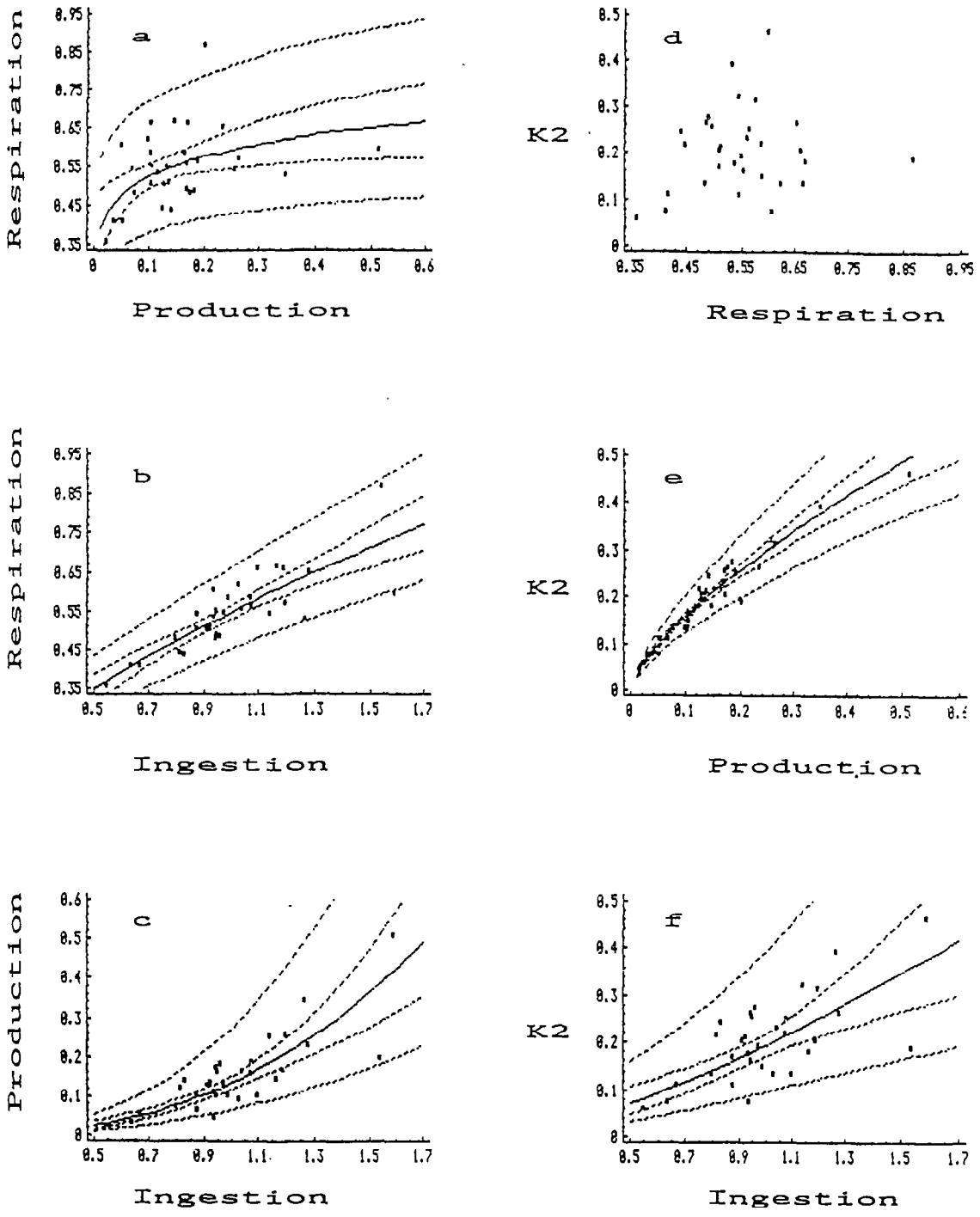


Figure 7.1. Relations entre les termes du bilan en carbone (a,b,c), et variations du rendement net de production avec la respiration, la production et l'ingestion (d,e,f).

7.3. RELATIONS ENTRE LES TERMES DU BILAN OU LES RENDEMENTS EXPRIMÉS EN CARBONE DU MESOZOOPLANCTON ET LES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

Les relations entre les termes P ou R et les facteurs environnementaux ont déjà été établies (chap. 5 et 6). Cependant, elles se présentent ici de façon particulière du fait que R se rapporte aux moyennes journalières et P à des échantillons de mesozooplancton. Il est probable que ces particularités expliquent en grande partie l'absence de corrélation entre R et T, P et T et P et S (tabl.7.IV). Il en est de même en ce qui concerne la liaison avec le poids individuel, qui est significative avec R mais pas avec P. On retrouve en revanche la corrélation entre la production et la concentration en pigments, car ce facteur influe aussi bien sur la croissance des stades juvéniles que sur la fécondité des femelles qui dominent dans les échantillons de mesozooplancton.

Il apparaît également des corrélations positive entre I ou K2 et la concentration en pigments, ainsi qu'une corrélation négative entre K2 et le poids individuel.

Tableau 7.IV. Coefficients de corrélation simples entre les termes du bilan et les facteurs environnementaux (ensemble des données de 1981-82). Le mode de transformation des données est indiqué entre parenthèse. *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001.

		Température	Salinité ln(x+1)	Pigments ln(x)	Poids individuel ln(x)
Ingestion [ln(x)]	simple	0.159 ns	-0.064 ns	0.505 **	-0.151 ns
	partiel	0.229 ns	0.052 ns	0.546 **	-0.214 ns
Production [ln(x)]	simple	0.106 ns	-0.077 ns	0.269 ns	-0.039 ns
	partiel	0.124 ns	-0.105 ns	0.291 ns	0.028 ns
Respiration [ln(x)]	simple	0.186 ns	-0.132 ns	0.588 ***	-0.292 ns
	partiel	0.327 ns	-0.152 ns	0.681 ***	-0.432 *
K2 [ln(x)]	simple	0.182 ns	-0.153 ns	0.571 ***	-0.331 ns
	partiel	0.133 ns	0.178 ns	0.679 ***	-0.475 *

Les variations de P, I et K2 en fonction de la concentration en pigments (fig.7.2) semblent être curvilignes, révélant une atténuation de l'influence du facteur nutritif au delà d'un seuil de l'ordre de 20-25 mg Pig/m3. Elles dérivent des liaisons de même type constatées expérimentalement entre le même facteur et les taux de croissance et de production d'oeufs (chap.6). On remarquera aussi que l'augmentation de l'ingestion en fonction de la concentration en pigments, cadre avec l'augmentation de la réplétion maximale en fonction de ce facteur précédemment constatée *in situ* (chap.4.4, fig. 3). Ces résultats sont également conformes aux données de la littérature. Citons les revues de Conover (1978), de Bougis (1974) et de Pourriot et Champ (1982) en ce qui concerne la ration journalière ou l'assimilation, les travaux de Vidal (1980) sur Calanus pacificus, de Barthel (1983) sur Eurytemora affinis et de Gaudy et Pagano (1987) sur Eurytemora velox, en ce qui concerne le K2, et enfin ceux de Vidal (*ibid*) et de Paffenhöffer (1976) sur *Calanus pacificus*, ou de Petipa (1967 *in* Paffenhöffer *ibid*) sur *Calanus helgolandicus* et sur *Acartia clausi*, pour les variations du K2 en fonction du poids individuel. D'après ces deux derniers auteurs une diminution du rendement de production (K1 dans ces études) interviendrait au cours du développement copépodite, faisant suite à une période d'accroissement qui couvre la phase nauplienne et le début de la phase copépodite (jusqu'au stade C3 selon Petipa).

De façon générale, la forme même des variations de la production, de l'ingestion et du K2 en fonction de la concentration, montre qu'il existe, en dessous du seuil de saturation, une gamme de concentration à l'intérieur de laquelle le facteur nutritif peut être considéré comme limitant, malgré la valeur absolue assez élevée de ces concentrations. Le fait que ce seuil de saturation corresponde à des concentrations beaucoup plus élevées qu'en milieu oligotrophe, pourrait traduire, comme nous l'avons déjà dit à propos des relations avec la fécondité et la croissance (chap.6), une adaptation des organismes à un environnement trophique plus favorable sur le plan quantitatif. Il convient cependant de noter que la biomasse totale du seston ne fournit pas nécessairement une estimation de la quantité de nourriture accessible à ces organismes. Les données de la littérature (voir Chap. 8) montrent en effet que *A. clausi* et les calanides en général collectent plus efficacement le nanoseston que l'ultraseston. Or ce dernier représente en lagune une fraction non négligeable, parfois dominante, du seston (chap.1.2). *A. clausi* pourrait donc être occasionnellement soumis à des limitations nutritives plus importantes que ce que les relations ci-dessus laissent supposer (chap.8).

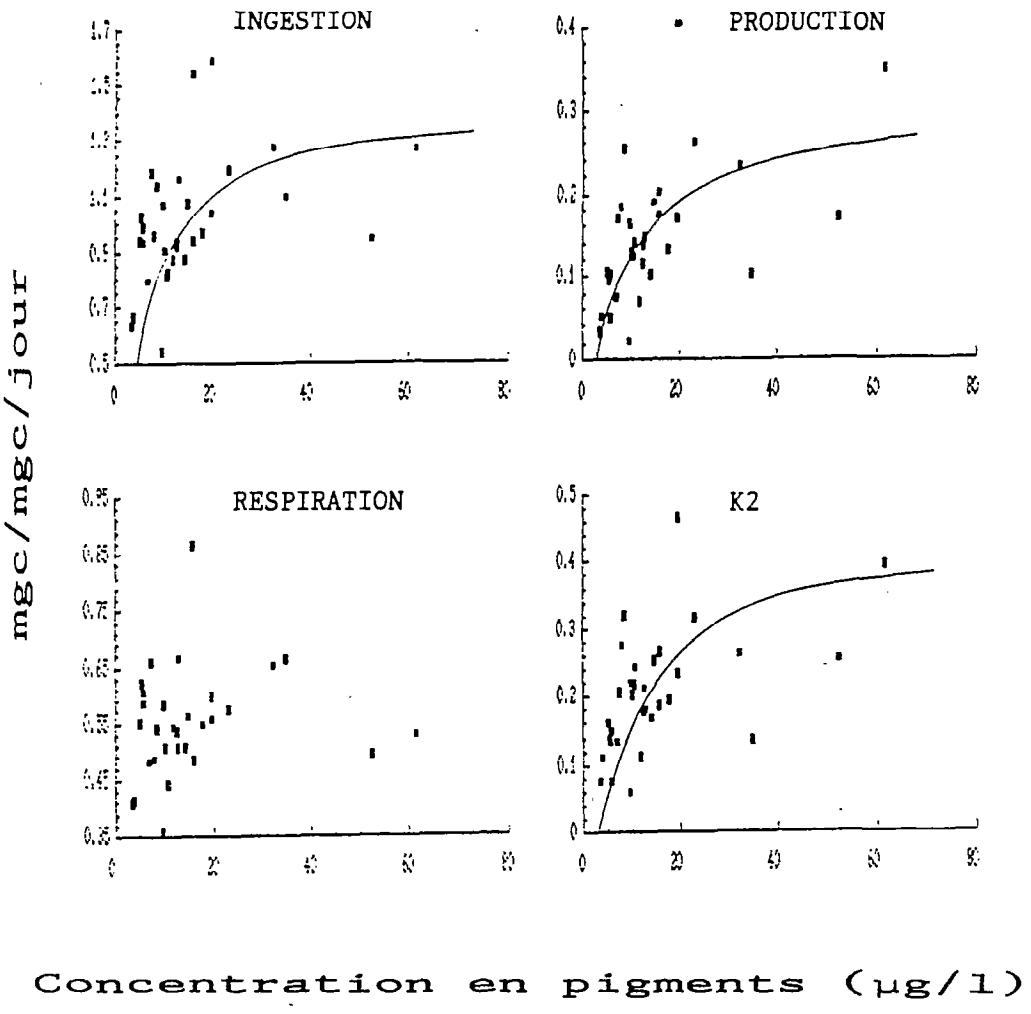


Figure 7.2. Variation des principaux termes du bilan et du rendement net de production en fonction de la concentration en pigments.

7.4. REMARQUES SUR L'ESTIMATION DU K2 PAR LA MÉTHODE DES RAPPORTS N/P

Les K2 obtenus par la méthode des rapports N/P sont très variables et souvent irréalistes (K2 >1) (tabl 7.V). En moyenne ils sont nettement supérieurs aux valeurs déduites du bilan, mais aucune corrélation significative n'existe entre les deux types d'estimations (coefficient de corrélation de Spearman égal à 0,23 pour K2N et à 0,17 pour K2P avec n=27). Ces rendements donnent des taux de production souvent aberrants.

Contrairement à ces valeurs, les rendements observés antérieurement en lagune par Le Borgne et Dufour (1979) sont plausibles, avec des valeurs comprises entre 0,41 et 0,80 pour K2N et entre 0,24 et 0,48 pour K2P. Ces rendements sont toutefois très supérieurs à ceux déduits des termes E et P du bilan dans le présent travail. Par ailleurs ils conduisent à des taux de production de la population, qui, pour les raisons déjà exposées (voir chap.6), sont vraisemblablement surestimés. Les coefficients a2 et a3 de ces auteurs ne diffèrent pas significativement des nôtres (test t). En revanche, le coefficient a1 est en moyenne beaucoup plus faible (12,8 contre 43,7), expliquant pour une large part la supériorité des K2. Les différences constatées au niveau des rapports a1 ne proviennent pas des méthodes d'analyse et de conservation des échantillons qui sont identiques. Elles pourraient être liées au mode d'échantillonnage du seston (bouteille et pompe à différents niveaux ou seulement en surface pour Le Borgne et Dufour, colonne d'eau échantillonnée au tube dans notre étude) ou, plus probablement, aux variations des conditions écologiques entre les deux études.

Quoi qu'il en soit, ces résultats montrent que la méthode des rapports N/P sous sa forme simplifiée (a4 =1) est critiquable, tout au moins lorsqu'elle est appliquée à certaines conditions.

Selon nous, les principales critiques portent sur l'existence d'une variabilité importante liée à l'introduction de rapports dans les modalités de calcul, et sur le degré de réalisation de deux de ses conditions d'application : l'égalité des rendements d'assimilation pour l'N et le P (soit a4=1) et la représentativité du coefficient a1 par rapport au coefficient de la nourriture effectivement ingérée. C'est la non réalisation de cette dernière condition qu'invoque Roger (1978) pour expliquer les résultats également aberrants obtenus avec cette méthode chez l'euphausiacé Meganictyphanes norvegica. Il faut également préciser qu'il s'agit d'estimations "instantanées" du K2, pour lesquelles se pose le problème de l'extrapolation à des laps de temps supérieurs auxquels se rapportent nécessairement les notions de bilan métabolique ou de production.

Tableau 7.V. Calcul des rendements net et du taux de production du mesozooplancton par la méthode des rapports N/P, et comparaison avec les valeurs de ce rendement déduites du bilan. Symboles dans le texte.

STATION	DATE (mois)	Méthode des rapports N/P						Bilans	
		a1	a2	a3	K2P	K2N	P/B	K2P	K2N
Bietri	1	13.7	6.1	27.7	0.35	0.71	0.67	ND	ND
	3	42.8	8.0	35.7	1.26	1.05	-7.28	ND	ND
	6	15.9	4.1	28.6	0.48	0.87	3.35	0.06	0.28
	7	18.2	ND	26.6	ND	ND	ND	ND	ND
	10	14.9	5.2	27.7	0.43	0.80	0.91	0.15	0.48
	11	22.5	3.5	24.2	0.92	0.99	13.33	0.07	0.36
	1	40.0	2.1	41.2	0.97	1.00	71.71	0.13	0.61
	3	60.9	6.0	24.3	3.00	1.20	-2.01	0.15	0.45
	5	24.8	ND	28.6	ND	ND	ND	ND	ND
Bingerville	3	34.9	7.2	30.6	1.18	1.04	-9.57	ND	ND
	6	14.7	ND	26.9	ND	ND	ND	ND	ND
	7	19.8	ND	30.1	ND	ND	ND	ND	ND
	10	18.8	8.7	30.3	0.47	0.76	1.23	ND	ND
	11	23.3	3.6	21.9	1.08	1.01	-11.31	0.09	0.44
	1	25.8	7.8	32.4	0.73	0.92	2.34	0.03	0.10
	3	26.2	6.5	27.9	0.92	0.98	12.98	0.13	0.38
	5	21.4	3.5	25.9	0.80	0.97	5.08	0.29	0.77
Boulay	1	14.8	9.9	26.1	0.30	0.53	0.80	ND	ND
	3	106.3	17.1	30.6	6.61	1.90	-0.87	ND	ND
	5	39.7	5.9	32.5	1.27	1.04	-5.35	0.07	0.25
	6	22.5	6.6	28.2	0.73	0.92	2.02	0.06	0.22
	7	114.9	4.6	36.4	3.47	1.10	-1.62	0.04	0.19
	10	21.9	6.5	31.4	0.62	0.89	1.91	0.09	0.28
	11	35.5	4.2	25.3	1.48	1.06	-2.52	0.07	0.35
	1	84.2	11.2	29.9	3.90	1.38	-1.50	ND	ND
	3	256.6	5.0	28.2	10.84	1.19	-2.49	ND	ND
	5	43.5	4.0	27.4	1.69	1.06	-2.82	0.04	0.23
Mopoyem	6	41.6	9.8	24.3	2.19	1.28	-1.15	0.17	0.37
	7	40.5	6.8	28.4	1.56	1.09	-3.19	0.14	0.40
	10	33.0	6.0	29.1	1.17	1.03	-6.39	0.12	0.40
	1	41.2	5.5	25.3	1.81	1.11	-1.87	0.11	0.39
	3	125.6	5.7	37.3	3.79	1.13	-2.17	0.12	0.39
	5	44.5	2.7	20.8	2.31	1.08	-1.82	0.13	0.61
Tiegba	3	23.6	5.5	27.2	0.83	0.96	7.82	ND	ND
	6	30.2	6.0	25.5	1.24	1.05	-9.42	0.08	0.28
	7	40.0	3.0	34.9	1.16	1.01	-15.21	0.07	0.42
	10	22.4	3.9	28.1	0.76	0.96	3.40	0.09	0.41
	1	30.4	3.7	24.5	1.28	1.03	-3.49	0.13	0.53
	3	52.8	5.7	38.7	1.43	1.05	-4.97	0.14	0.45
	5	45.5	3.0	22.6	2.17	1.08	-2.04	0.17	0.65
Moyenne		43.7	6.0	28.8	1.81	1.03	0.79	0.11	0.40
CV		99.5	47.8	15.8	110.4	20.7	1703.9	49.7	37.7

En ce qui concerne la condition a4 = 1, on calcule que le coefficient qu'il faudrait appliquer pour obtenir les valeurs de K2 données par la méthode des bilans, est égale à 0,2. Elle correspond à un rendement d'assimilation du phosphore cinq fois supérieur à celui de l'azote. Ce coefficient est très irréaliste, les seules données de la littérature disponibles pour les copépodes étant a4=0,81 (Butler *et al* 1970).

Les valeurs de a1 du présent travail, en particulier celles de 1981-82, se situent parmi les plus élevées de la littérature. Rien ne permet de supposer qu'un biais méthodologique soit la cause de cette particularité (chap.1.2). Ces fortes valeurs résulteraient de l'abondance des détritus à faible teneur en phosphore. Quoi qu'il en soit, en reprenant le raisonnement ci-dessus, et en supposant que a4 est égal à 0,8 (Butler *et al*, *ibid.*), on évalue à 10,41, le rapport a1 moyen nécessaire pour aboutir aux valeurs de K2 déduites du bilan. Ce rapport est très inférieur aux données d'observation (voir tableau); par ailleurs, il est faible en comparaison des valeurs mentionnées dans la littérature pour le phytoplancton (13 à 19). On pourrait envisager des combinaisons de a1 et a4 plus réalistes donnant les K2 cherchés (par exemple a4=0,5 et a1=16), mais rien ne nous permettrait d'apprécier la représentativité de tels rapports.

En ce qui concerne la représentativité de a1 vis à vis de la nourriture effectivement ingérée, on notera que les stades terminaux d'*A. clausi* migrant vers le fond en cours de journée, il est permis de douter que les échantillons de seston récoltés sur la colonne d'eau soient parfaitement représentatifs des aliments réellement consommés par ces organismes.

Il convient en outre de rappeler que la méthode, telle qu'elle a été utilisée, prend en compte le rapport a3 "de constitution" du zooplancton et non le rapport relatif à la matière réellement produite : tissus pour les stades juvéniles mais oeufs pour les femelles. Peut-être introduit-on ainsi un biais significatif s'il existe des différences importantes de composition élémentaire entre les oeufs et les tissus.

D'une façon plus générale, cette méthode simplifie à l'extrême des mécanismes très complexes, établissant un lien direct entre une donnée qualitative, i.e. la différence de constitution élémentaire dans la séquence nourriture-consommateur-excrétion, et un résultat quantitatif, le rendement de production et la production. A notre connaissance aucune autre méthode d'évaluation de la production ne lui est comparable sur ce plan, toutes reposant exclusivement sur des estimations de taux d'activité directement liés à la production (taux de natalité, de consommations d'oxygène pour la production algale, etc...) ou complémentaires de celle-ci (méthodes physiologiques).

Pour poser et aborder de façon pragmatique les problèmes que soulève cette méthode, on considérera le cas des mâles et des femelles adultes. On peut supposer qu'ils ingèrent une nourriture identique (d'où égalité des rapports a1), et qu'ils ont

sensiblement les mêmes rapports N/P de constitution (a3) et d'excrétion (a2). Ils devraient donc avoir des K2 et des P/B identiques ou voisins. On sait cependant que la production des mâles, qui se limite à l'élaboration des spermatophores, est négligeable comparée à celles des femelles. La production étant calculée d'après la relation définissant le K2 (P = K2 * E), on est donc amené à supposer que toute la différence de production entre les deux stades provient des taux d'excrétion. Ces deux stades constituent ainsi un matériel d'expérimentation de choix pour tester de façon simple (sans mesure de a4) la validité de cette méthode.

Une première analyse critique ne faisant pas appel à des observations complexes d'ordre physiologique pourrait donc consister à évaluer les K2 et la production des mâles et des femelles d'une même espèce par les deux méthodes (rapports N/P + excrétion et croissances cumulées). Il est également envisageable de faire une simulation sur modèle, de manière à mieux définir les processus et hypothèses qu'implique cette méthode, notamment à rechercher et analyser des biais qui pourraient être éventuellement introduits lorsqu'on considère des échantillons naturels comprenant des organismes, stades de développement, espèces, ayant des métabolismes très différents (production de tissus ou d'oeufs; production forte ou négligeable, etc...), ou qui présentent des rythmes nycthéméraux d'activité bien marqués.

7.5. CONCLUSIONS

Le présent travail montre que les valeurs d'ingestion (ou de ration) calculées par addition des termes production et élimination du bilan sont vraisemblables. L'ingestion journalière moyenne obtenue pour l'ensemble de la population d'*A. clausi* équivaut à 150% du poids corporel en carbone. Ce chiffre sera repris pour estimer de la contribution du zooplancton aux transferts de matière (chap.8).

L'existence de rendements nets de production relativement faibles montre que les populations d'*A. clausi* de lagune Ebrié sont assez peu efficientes. D'après ces rendements, le mesozooplancton dominé par cette espèce ne transformerait en production, c'est-à-dire en matière transmissible aux consommateurs potentiels de zooplancton, que 21% du carbone qu'il assimile (24% pour l'ensemble de la population).

Gerber et Gerber (1979), qui obtiennent des rendement encore plus faibles en termes de carbone, estiment qu'il s'agit d'une caractéristique du zooplancton tropical attribuable à des pertes métaboliques plus élevées qu'en milieu tempéré. Cette conclusion est peut-être justifiée. C'est du moins ce que laissent supposer les rapports E/P relativement forts observés en lagune Ebrié et dans l'atoll d'Enewetak étudié par ces

auteurs. On remarquera cependant que les faibles K2 observés dans cet atoll sont aussi, et peut-être surtout, le résultat d'une production particulièrement basse probablement liée à la rareté de la nourriture (0,03 mg C/l) et à sa forte teneur en détritus (Gerber et Marshall, 1979). L'essentiel de la différence entre les observations de ces auteurs et les nôtres porte en effet sur le terme production.

On peut également supposer que les faibles rendements observés en lagune résultent des fortes teneurs en détritus du seston en 1981-82 (chap. 1.2). Chervin (1978) observe en effet, sans en proposer l'interprétation, une relation inverse entre le K2 et le pourcentage de détritus dans la nourriture. Dans cette hypothèse, ces rendements ne seraient pas nécessairement représentatifs de la lagune en général, les teneurs en détritus étant susceptibles de varier, comme le montrent les valeurs inférieures de 1984-85.

Quoi qu'il en soit, des rendements relativement faibles, ainsi que l'existence d'une limite à leur augmentation en fonction de la concentration en seston (fig.7.2), expliquent sans doute en partie que les biomasses et les rapports zooplancton/phytoplancton ou seston soient en moyenne assez faibles en lagune Ebrié (chap. 8).

Sur un plan méthodologique le présent travail montre que l'évaluation du K2 et de la production par la méthode des rapports C/N/P est problématique. Les remarques et les réserves avancées, qui sont provisoires et partielles, permettent de définir les directions vers lesquelles engager des recherches pour tester la validité et les limites de cette méthode, peu appliquée jusqu'ici et dont l'intérêt majeur est d'être simple et applicable à un mélange de populations.

8. DISCUSSION GENERALE : IMPORTANCE DU ZOOPLANCTON DANS L'ÉCOSYSTEME

8.1. Caractéristiques générales

- Abondance
- Statut trophique et organismes zooplanctophages
- Rapports zooplanctophages/zooplancton/seston
- Structure dimensionnelle de l'ensemble des particules et organismes pélagiques

8.2. Rôle du zooplanton dans le fonctionnement de l'écosystème: analyse globale

- Contribution au recyclage de l'azote et du phosphore
- Broutage et rendements écologiques

8.3. Incidence de la sélection des particules et de la structure dimensionnelle du seston

8.4. Incidence des migrations sur les relations trophiques

- Relations phyto-zooplancton
- Relations zooplancton-zooplantophages

Les résultats précédents sont d'inégale valeur. Ils permettent cependant de préciser l'importance et le rôle du zooplancton dans le fonctionnement de l'écosystème. Ceux-ci sont généralement fonction de l'abondance, du régime alimentaire et de l'activité (ingestion, production, dépenses métaboliques) des organismes qui composent le peuplement. Ils dépendent également de phénomènes d'ordre comportemental dont certains ont fait l'objet d'observations : rythme de migration, de nutrition et de ponte. Le rôle et l'importance du zooplancton seront définis dans le cadre de ces divers thèmes, en considérant les aspects structuraux puis les aspects fonctionnels incluant les phénomènes ci-dessus.

8.1. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES

8.1.1. Abondance

La biomasse moyenne annuelle de l'ensemble du zooplancton évaluée sur les cinq stations est du même ordre de grandeur en 1981-82 (64 mg PS/m^3) et 1984-85 (79 mg dans les baies seulement). Le petit nombre de stations, le caractère particulier de certaines d'entre elles (Bietri, Boulay et Mopoyem baie) ainsi que l'existence de différences sensibles entre chenal et baie à Bingerville et Mopoyem, ne permettent pas d'affirmer que les biomasses observées dans ces stations sont très exactement extrapolables aux zones dans lesquelles elles se situent: la zone estuarienne urbaine ou rurale pour Bietri ou Boulay, et le secteur V dans la zone ouest en ce qui concerne la baie de Mopoyem. Nous l'avons néanmoins admis pour évaluer la biomasse du zooplancton à l'échelle lagunaire (tabl.8.I).

Tableau 8.I. Superficie , stock de zooplancton et de macroplancton (en tonnes de poids sec), dans les différentes zones de la lagune Ebrié, évalué en 1981-82 et 1984-85 d'après les biomasses observées dans les stations considérées; voir les modalités de calcul dans le texte.

Secteur (zone)	Superficie (km2)	1981-82 Acartia	Zoopl.	Macrop.	1984-85 Acartia	Zoopl.	Macrop.	Stations représentatives
2 (Est)	62	11.7	20.9	2.4	17.5	27.7	7.1	Bingerville
3 (Estuaire)	71	45.0	74.2	4.7	17.0	36.3	4.6	Bietri, Boulay
4	86	10.5	17.2	3.3	6.4	12.9	3.2	(voir texte)
5+6 (Ouest)	305	26.6	43.8	34.1	44.8	86.1	32.9	Mopoyem, Tiegba
Stock lagunaire	524	93.8	156.1	44.5	85.7	163.0	47.8	
kg PS/ha		1.8	3.0	0.9	1.6	3.1	0.9	

Cette évaluation repose sur la subdivision du milieu en secteurs adoptée dans les études précédentes (tabl.1.I), avec en outre : a) regroupement des zones estuarienne urbaine et rurale en admettant pour densité moyenne la moyenne des densités de Bietri et Boulay; b) calcul de la biomasse dans le secteur IV, non échantillonné dans le présent travail, en prenant pour densité la moyenne des densités de Mopoyem et Boulay. Dans les deux cycles, la biomasse lagunaire avoisine 160 tonnes de poids sec (ou 1060 tonnes de poids humide en supposant que PS=0,15PH), soit une densité moyenne de 63,5 mg PS/m^3 et 3,1 kg/hectare. On notera que la zone ouest, qui représente 58% du volume d'eau lagunaire, renferme 52% du stock de zooplancton en 1984-85 mais seulement le tiers en 1981-82.

En moyenne, le peuplement est dominé par *A. clausi* (plus de 50%), *O. brevicornis* et *P. hessei*, ces espèces, et les copépodes dans leur ensemble, constituant 89% de la biomasse totale. Les rotifères et les cladocères sont quantité négligeable (4-5%), mais peuvent être importants localement ou de façon épisodique (chap.2).

Les **organismes méroplanctoniques**, dont la plupart correspondent sans doute à des formes autochtones, ne constituent qu'un faible pourcentage de la biomasse et des effectifs du peuplement: 1,5 et 2,8 % de la biomasse et 10,5 % et 34,8 % des effectifs respectivement en 1981-82 et 1984-85. Les pourcentages les plus élevés correspondent à une prépondérance des larves de mollusques et sont observés dans l'Ouest. Sur ce plan, la lagune se différencie d'autres milieux lagunaires où le méroplancton représente parfois l'élément dominant: lagunes du delta du Pô (Ferrari *et al.*, 1982; Etang de Berre en 1987-88 (Gaudy, comm. pers.), Etang de Thau (Lam Hoai, 1985); Bassin d'Arcachon (Castel et Couties, 1979 (*in* Lam Hoai, 1985)). La plupart de ces organismes sont des larves d'espèces benthiques (ou inféodées au fond), dont elles assurent la diffusion et reflètent la fécondité et le recrutement. Leurs variations d'abondance sont, à ce titre, intéressantes à examiner. Dans cet ordre d'idée, on peut signaler que les zoé de crabes ne sont abondantes qu'en saison sèche à Boulay (surtout), Bietri et Bingerville. Cela confirme la localisation en zone estuarienne de l'aire de ponte du crabe de lagune le plus commun en eaux libres, Callinectes latimanus (Charles-Dominique et Hem, 1981), en supposant qu'il s'agisse bien des larves de cette espèce. Enfin, les oeufs pélagiques de poissons sont surtout récoltés dans l'Est et en zone estuarienne, confirmant les informations disponibles sur la reproduction des formes susceptibles de produire de tels oeufs : *Ethmalosa fimbriata* et *Liza spp* principalement (Albaret, comm. pers.). Rappelons que ces oeufs sont essentiellement récoltés de nuit.

Le **macroplancton**, dans lequel prédominent les mysidacés, présente des biomasses élevées dans toutes les zones sauf à Bietri en ce qui concerne les mysidacés. La faible représentation des mysidacés dans cette station est sans doute en relation avec l'existence d'une zone anoxique en profondeur, puisqu'il s'agit de formes qui vivent sur le fond durant la journée. En moyenne, ces biomasses équivalent au quart de celles du zooplancton proprement dit, mais elles sont beaucoup plus élevées dans l'Ouest, où les mysidacés dominent très largement: 40% en 1984-85 et 77% en 1981-82 (tabl.2.IV).

De façon générale, le zooplancton lagunaire est dominé par les copépodes (89% de la biomasse). Sa biomasse est faible comparée à celle d'autres milieux saumâtres ou d'eau douce de zone intertropicale (voir tabl.2.IX). Elles est en moyenne à peine supérieure à celle de la station marine côtière située au large du canal de Vridi (zooplancton >200µm et macroplancton).

Le taux de production de l'espèce principale, A. clausi, qui représente plus de 50% de la biomasse, est toutefois relativement élevé : 0,3-0,4 mg PS/mg/jour en moyenne pour les deux cycles. Selon une estimation portant sur plus de 85 % de sa biomasse (chap.6), le peuplement fournirait une production annuelle de l'ordre de 16000 tonnes de poids sec (soit 307 kg par hectare) correspondant à un temps de renouvellement de la biomasse de 3,6 jours.

8.1.2. Statut trophique et organismes zooplanctophages

Aucune étude directe du régime alimentaire des organismes du zooplancton n'a été faite. D'après les données de la littérature (Bougis (1974), Hart (1977) et Itoh (1970) notamment), *A. clausi*, *P. hessei* ainsi que *Paracalanus* (*cf) scotti* sont principalement algivores-détritivores. Il en serait de même pour *O. brevicornis* si l'on en juge par l'étude sur le développement juvénile effectuée par Uchima (1979) (animaux d'élevage nourris avec des algues de culture à tous les stades), ainsi que pour la plupart des autres groupes pondéralement moins importants: rotifères, sauf *Asplanchna*, larves de mollusques, cladocères, tuniciers. Les polychètes ont un régime plus problématique, susceptible de varier suivant le stade de développement (de la trochophore à l'adulte).

Seuls sont connus comme carnivores, les stades terminaux de *M. ogunnus*, les chaetognathes et les méduses. Selon les observations de Verriopoulos (comm. pers.), les nauplii de cirripèdes de grande taille consommeraient également du zooplancton. Par ailleurs, compte tenu de la similitude des appendices buccaux des deux espèces, il est possible qu'*A. clausi*, comme *A. tonsa* (Richman *et al.*, 1977), ingère occasionnellement des nauplies ou d'autres microorganismes. Enfin, Le Borgne et

Dufour (1979) ont signalé la présence épisodique de cténophores en zone estuarienne. Dans l'ensemble, les invertébrés carnivores sont en moyenne très peu abondantes, mais ils peuvent présenter des périodes de grande prolifération localisées dans l'espace ou dans le temps, à l'exemple des chaetognathes et des méduses en région estuarienne pendant la saison sèche.

Les **consommateurs de zooplancton** autres que les précédents ne sont pas connus de façon certaine.

Aucun poisson zooplanctophage strict ou exclusif à l'état adulte ne semble exister. Seuls sont observés des consommateurs "opportunistes" ou "occasionnels". Parmi les premiers figurent deux filtreurs pélagiques: *Ethmalosa fimbriata*, dont la biomasse est probablement élevée, et *Sardinella* qui est épisodiquement abondante au voisinage du canal de Vridi. Les observations de Nieland et Lazzaro (*in* Charles Dominique, 1982) montrent que l'ethmalose consomme aussi bien des algues et des détritus que du zooplancton. A côté de ces espèces, il convient de citer les juvéniles de *Chloroscombus* (Albaret, comm. pers.), et sans doute ceux de *Pellonula*, qui sont abondants et présentent une activité nocturne en lagune Aby (Charles Dominique, comm. pers.). En lagune Ebrié, les grands *Pellonula* sont carcinophages et ichthyophages (Albaret, comm. pers.), de sorte qu'un régime zooplanctophage au stade juvénile est admissible et même probable, des exemples de changement de régime de ce type ayant déjà été décrits (Lauzanne, 1975). De façon plus générale, il est probable que la plupart des espèces passent aussi par une phase larvaire de zooplanctophage, mais celle-ci est probablement très brève. C'est le cas par exemple, en étang de pisciculture, pour les larves d'*Heterobranchus longifilis* chez lesquelles la phase exclusivement zooplanctophage ne dure que les 5-6 premiers jours (observations personnelles communes avec M. Legendre). Parmi les consommateurs occasionnels, nous citerons également *Liza falcipinnis* (alimentation sur le fond) et les juvéniles de *Chrisychthys* (principalement malacophage) (Konan, 1983; Albaret, comm. pers. et Albaret et Legendre, 1985).

Selon Odum et Heald (1972), de nombreux mysidacés sont filtreurs de particules, mais certains sont également omnivores ou zooplanctophages. Des travaux récents (Fulton, 1982, Bremer et Vijverberg, 1982, Murtaugh, 1983, Nero et Sprules, 1986) ont d'ailleurs montré le rôle important que jouent probablement ces organismes comme régulateurs de la biomasse du zooplancton. De façon générale, ils peuvent s'alimenter en pleine eau et/ou sur le fond, présentant deux grands types de collecte de la nourriture : filtration et capture active de proies et de particules (Tattersall et Tattersall, 1951). Rien cependant ne permet actuellement d'affirmer que les mysidacés lagunaires sont zooplanctophages.

Il apparaît ainsi que le zooplancton, tout au moins dans l'Ouest et dans l'Est (58 et 13% du volume d'eau lagunaire), est presqu'exclusivement constitué de consommateurs primaires. De façon générale, les zooplanctophages semblent a priori peu abondants, excepté si les mysidacés appartenaient à cette catégorie dans les zones et époques où ces organismes présentent leur maximum d'abondance (Ouest et saison humide à Bingerville).

8.1.3. Rapports zooplanctophages/zooplancton/seston

De façon très générale, la biomasse du zooplancton ne représente qu'un très faible pourcentage de la biomasse du seston et du phytoplancton inférieurs à 64 µm dont il est supposé se nourrir. Dans toutes les stations sauf à Boulay en 1981-82, le zooplancton exprimé en carbone (C = 0,45 PS) représente en effet en moyenne moins de 5% du C algal et de 0,4 à 4% du C total (tabl.8.II). Les pourcentages les plus faibles, qui correspondent à une quasi disparition du zooplancton, sont observés à Bietri en 1985 au début de la saison des pluies (0,02% du C total en juin), dans la baie de Mopoyem en saison des pluies de 1981-82 (0,09 %) et dans le chenal de Bingerville pendant la crue du Comoé de 1984-85 (0,04%). Il est difficile de dégager des variations saisonnières significatives. Par contre, si l'on fait abstraction des cas de Bietri et de Bingerville en saison des crues, il semble que les rapports zopplancton/phytoplancton soient plus élevés dans la région estuarienne au sens large (Boulay et Bingerville) que dans les régions oligohalines de l'Ouest (tabl.8.II). L'opposition entre ces régions a également été observée en 1974-75 (Dufour, 1984), avec toutefois des rapports plus élevés, qui, à notre sens, résultent principalement d'une surestimation de l'abondance du zooplancton.

De façon générale, ces rapports sont faibles, mais s'insèrent dans l'éventail relativement large des données de la littérature (8.III). Il est difficile d'associer ces faibles valeurs à l'état d'eutrophie de la lagune, car deux exemples opposées figurent parmi les données reportées, ceux du lac Georges (eutrophe) et du lac Sibaya (oligotrophe), tous deux se caractérisant par des rapports voisins de 1%. Le problème de l'abondance relative du zooplancton en relation avec l'eutrophisation est trop complexe pour être traité à ce niveau global.

Les rapports entre le zooplancton et les zooplanctophages ne peuvent être évalués puisqu'on ne connaît pas exactement la nature et l'abondance des seconds. On remarquera cependant, en ne considérant que les mysidacés et en supposant que ces organismes sont zooplanctophages stricts ou omnivores, que l'on aboutit à

Tableau 8.II. Biomasse moyenne annuelle, exprimée en C, du seston (C total), du phytoplancton estimée à partir des concentrations en chlorophylle (C algal), du zooplancton (Cz) (Cz) et rapports correspondants dans les cinq stations étudiées au cours des deux cycles.

Station		Cycle	Seston mg/m3 C algal	Seston mg/m3 C total	Zoopl. Cz	Rapports (%) Ca/Ct	Rapports (%) Cz/Ca	Rapports (%) Cz/Ct
Bietri	baie	1981-82	2005.6	3219.4	72.0	62.3	3.59	2.24
	baie	1984-85	2672.1	3397.0	30.3	78.7	1.13	0.89
Bingerville	baie	1981-82	692.8	1526.0	27.5	45.4	3.96	1.80
	baie	1984-85	699.4	1385.7	31.8	50.5	4.55	2.30
	chenal	1984-85	523.8	970.9	41.4	53.9	7.90	4.26
Boulay	baie	1981-82	309.2	1311.9	52.5	23.6	16.98	4.00
	baie	1984-85	581.3	776.2	30.5	74.9	5.24	3.93
Mopoyem	baie	1981-82	996.1	2051.0	7.5	48.6	0.75	0.36
	baie	1984-85	2032.7	2430.7	22.0	83.6	1.08	0.90
	chenal	1984-85	1121.6	1137.7	27.1	98.6	2.42	2.38
Tiegba	baie	1981-82	755.8	1858.0	19.0	40.7	2.52	1.02
	baie	1984-85	2887.4	3160.2	29.3	91.4	1.01	0.93
	chenal	1984-85	3028.4	2708.8	25.9	111.8	0.86	0.96
Ensemble		1981-82	951.9	1993.3	35.7	47.8	3.80	1.79
Baies seulement		1984-85	1774.6	2229.9	28.8	79.6	1.60	1.29

Tableau 8.III: Biomasses du phytoplancton (Phy) et du zooplancton herbivore (Z) dans différents biotopes exprimée en mgC par m3 sauf: * cal/m3; ** mgP/m2; (1) en supposant une couche oxygénée de 20m.

Biotope	Prof. (m)	Temp. (°C)	Phy	Z	Z/Phyt (%)		Références
MER NOIRE		15-17	233	133	57.1	*	Petipa 1978 et 1979
MER D'AZOV		15-24	2828	714	25.3	*	,,
ATLANTIQUE TROPICAL							
zone océanique		27-29	108	22	20.3	*	,,
z.d'upwelling		17-20	180	838	655.6	*	,,
z. d'upwelling			224	27.5	12.3	**	Le Borgne et al., 1983
z. oligotrophe			75	7.8	10.4	**	,,
S. côtière Abidjan	35	20-31		19,5			Le Borgne et Binet,1979
Estuaire de la Bot (Afr. Sud)		15-25		37.4			Coetzee,1985
BAIE DE BISCAYNE	3	25,5	34	3.3	9.98		Reeve et Cosper 1973
JACKLE'S LAGOON	2.4	5 - 20	1440	155	10.8		Landry 1978
LAGUNE EBRIE	4.8						
1974-75		26-31	1815	62	3.4		Dufour 1984
1981-82			952	36	3.8		cette étude
1984-85			1774	29	1.6		,,
ETANGS LAYO	1	26-31	1864	114	6.1		Legendre et al 1988
LAC TCHAD							
htes eaux	3.9	18-31	1500	150	10		Saint-Jean 1983
basses eaux	1.5	,,	4740	150	3.2		
LAC GEORGES	2.2		20800	217	1		Burgis et al 1973
LAC SIBAYA	13	18:28	180	2.6	1.4		Hart 1975
Lac Kinneret	25.6	18-25	150-1350 3000-27000	90 1800	60-6.7		Seruya et al., 1980 (1) printemps et été-automne
Lac Naivasha	4,7	19-23		40.9			?
Lac Lanao		24-30	24	13.8	57.5	**	Lewis, 1979
Lac Ototoa	12-16	10-25	58.2	5.1	8.8		Green, 1976 (Calamoecia lucasi)

des rapports mysidacés/zooplancton de 77% dans l'Ouest en 1981-82 et de 28% dans la même zone en 1984-85 (tabl.8.II). Il s'agit de valeurs très élevées, qui témoigneraient d'une pression de prédation particulièrement forte, même si l'on considère que le zooplancton ne représente qu'une faible fraction des aliments ingérés. Ces rapports moyens correspondent à la situation qui existe entre le zooplancton et les mysidacés durant la nuit, car les proies et leurs prédateurs présumés se trouvent alors en pleine eau. Cependant, si ces organismes se concentraient et s'alimentaient durant la journée au même endroit que les stades terminaux d'*A. clausi* et de *P. hessei*, ce rapport atteindrait, en cours de journée, des valeurs beaucoup plus élevées, de l'ordre de 90% dans l'Ouest en 1984-85.

Au total, il apparaît que la lagune se caractérise par des rapports très faibles entre le zooplancton phytophage et le phytoplancton ou le seston. Les rapports zooplancton/zooplanctophages ne peuvent être établis dans l'état actuel des connaissances. Il est important que des informations dans ce domaine (régime alimentaire des mysidacés, identification et abondance des zooplanctophages en général, rythme d'alimentation) soient obtenues pour parfaire la structure trophique dans les principales régions de la lagune.

8.1.4 Structure dimensionnelle de l'ensemble des particules et organismes pélagiques

L'examen de la répartition en classes de taille de la biomasse du seston, du zooplancton et des mysidacés (fig.8.1), montre qu'il existe une diminution importante de la biomasse entre environ 10-15 µm d'ESD et 60 µm de longueur (plus petite dimension des organismes zooplanctoniques recensés). Ce "vide" relatif se retrouve aussi bien dans les analyses au compteur de particules que dans les filtrations différentielles où il est beaucoup plus net. Comme nous l'avons déjà indiqué, cet intervalle est probablement occupé par des particules et organismes de forme allongée (diatomées, algues filamenteuses), dont la longueur "théorique" a été estimée pour les trois dernières classes d'ESD (voir figure). Toutefois, même si, pour cette raison ou du fait de l'agrégation de microparticules, les limites ou l'importance réelle de ce vide ne correspondaient pas à ce qu'en donnent les analyses, il semble certain que la biomasse des "particules" intermédiaires entre le nanoplancton et le zooplancton est très faible. Il pourrait s'agir d'une caractéristique importante sur le plan des relations trophiques si ces particules constituaient l'essentiel du stock de nourriture

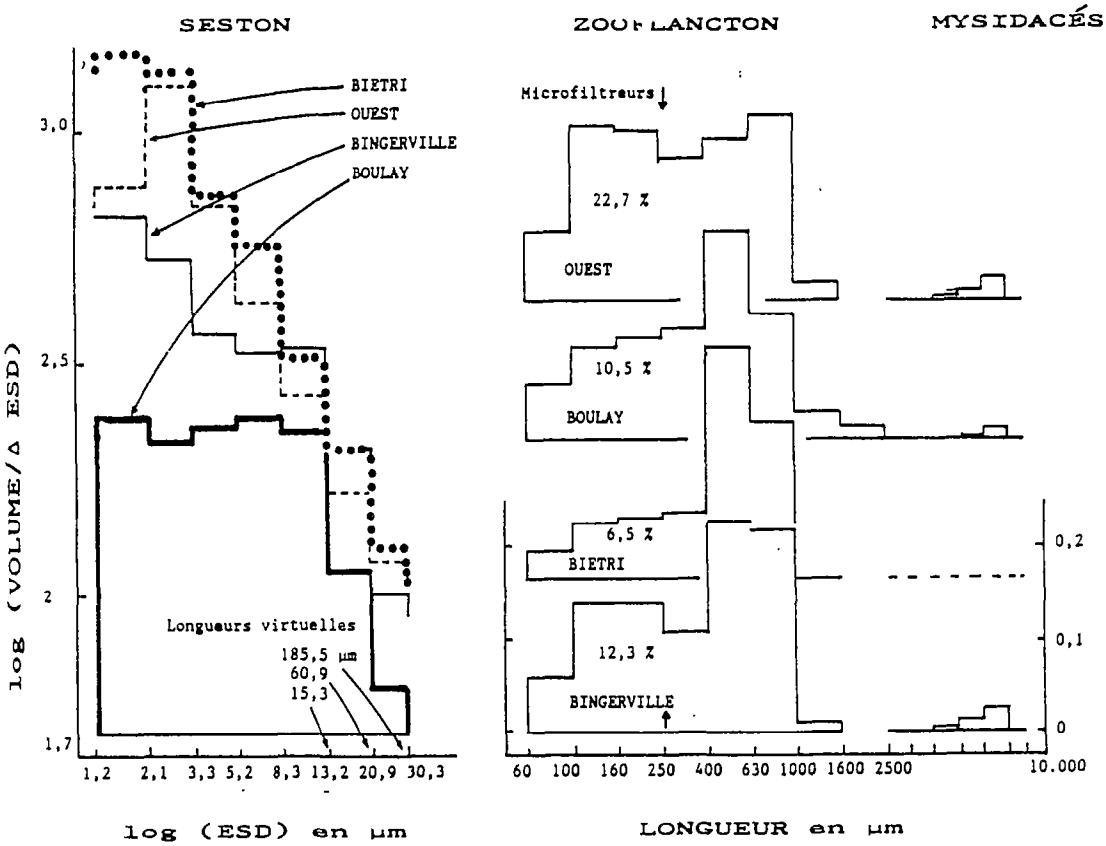


Figure 8.1. Répartition par classe de taille du poids moyen annuel de seston (mg PH/l, déduit des mesures au coulter counter), de zooplancton (PH = PS/0,15) et de mysidacés, dans les cinq stations (baies) en 1984-85.

des poissons ou d'autres filtreurs de grande taille. Par ailleurs, bien que les protozoaires n'aient pas été particulièrement recherchés, l'absence de biomasse dans l'intervalle 10 - 60 µm où l'on s'attendrait à les trouver, suggère que ces organismes sont peu importants en lagune, notamment à Bietri. A moins qu'ils ne figurent soit parmi les microparticules inférieures à 10 µm, soit dans la fraction > 60 µm, à l'image des tintinides, parfois abondants à Boulay et à Bietri. On peut également envisager l'hypothèse que leur absence présumée résulte en fait d'un développement par poussées de biomasse très brèves, dues à des taux de production et de mortalité élevés, que le pas d'échantillonnage trop grand n'aurait pas permis d'enregistrer.

Sprules et Muravan (1986) ont proposé un modèle descriptif général englobant l'ensemble des particules et organismes pélagiques, y compris les poissons, considérés sous leur aspect dimensionnel. Ces auteurs en font un modèle aussi bien prédictif de la production terminale que descriptif de l'état du milieu en relation avec son eutrophisation. Ce modèle a été appliqué au seston, et non au seul phytoplancton (fig. 1.12). Faute de données sur les échelons trophiques supérieurs son extension à l'ensemble des organismes pélagiques n'est pas réalisable dans l'immédiat, mais elle est envisagée pour l'ensemble seston-zooplancton-mysidacés après complément d'analyse.

8.2 RôLE DU ZOOPLANCTON DANS LE FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME: ANALYSE GLOBALE.

8.2.1. Contribution au recyclage de l'azote et du phosphore

Cette contribution ne peut être appréciée avec précision par manque d'informations concernant les flux (taux d'assimilation du phytoplancton) et les formes d'azote et de phosphore excrétées. On peut cependant penser qu'elle est faible. En effet, l'azote et le phosphore excrétés journellement ne représentent en moyenne que 0,5% de l'azote (entre 0,2 et 0,8% selon les stations) et 3,3% du phosphore dissous. On peut également estimer que la contribution du zooplancton à la production dite de régénération est réduite, bien que, d'après Le Borgne (1986), les copépodes, qui dominent le peuplement, excrètent principalement des phosphates et de l'ammoniaque, formes directement assimilables par le phytoplancton.

8.2.2. Broutage et rendement écologique.

En adoptant une ration journalière en carbone égale à 150% du carbone corporel (chap. 4 et 7), on peut évaluer la consommation journalière des populations d'*Acartia* à 32 mgC/m^3/j en 1981-82 et à 22 mg en 1984-85, soit 1,6 et 1,1% du carbone particulaire total et 3,3 et 1,2% du carbone algal (consommations calculées d'après les données moyennes des tableaux 2.IV et 8.II). Si l'on étend ces estimations à la totalité du zooplancton, on aboutit à des pourcentages toujours faibles, de 2,7 et 5,6% en 1981-82 et de 2,1 et 2,4% en 1984-85.

La production primaire nette pour l'ensemble de la lagune a été estimée en 1974-75 (Dufour, 1984). Deux valeurs sont fournies, la première (409 g O2/m^2/an, soit 127,8 g C et 73 mgC/m^3/j si l'on adopte une profondeur moyenne de 4,8m) correspondant à une respiration algale équivalant à 71% de la production brute, et la seconde (135 gC/m^3/j) correspondant à une respiration de 46%, que l'auteur estime plus probable. L'application de ces estimations à nos données est aléatoire étant donné l'extrême sensibilité de la production primaire nette à des facteurs environnementaux ou morphométriques (luminosité, épaisseur de la zone euphotique..) sur lesquels nous disposons d'informations insuffisantes. Dufour (1984) propose un modèle empirique dans lequel entrent la transparence mesurée au disque de Secchi et deux concentrations en chlorophylle, l'une dans la zone euphotique et l'autre dans la zone de mélange. Nous n'avons pas utilisé ce modèle, ne disposant que des concentrations "sur la colonne" et de la transparence en 1981-82. Nous avons par contre adopté les valeurs de 1974-75 en appliquant une simple correction de proportionnalité pour tenir compte des variations entre périodes de la concentration moyenne en pigments. On aboutit à une production nette de 84,5 mgC/m^3/j en 1981-82 (pour l'hypothèse d'une respiration équivalant à 46% de la production brute) et de 217,7 mg en 1984-85. Selon ces évaluations, *Acartia* ingèrerait en moyenne de 37,8% (32/84,5) à 10,1% (22/217,7) de la production primaire nette. Ces pourcentages peuvent paraître élevés si l'on considère que la biomasse de zooplancton est faible par rapport à celle du phytoplancton. Ils résultent en partie de la relative faiblesse du taux de production primaire, qui équivaut en effet à un temps de renouvellement de la biomasse de l'ordre de 12 - 13 jours, très supérieur au temps de renouvellement d'*A. clausi* (environ 3 jours) et de l'ensemble du zooplancton. Les chiffres réels sont probablement plus faibles, car les besoins alimentaires du zooplancton sont également satisfaits par les bactéries et détritus en suspension dans l'eau, dont le pourcentage irait, selon les stations, de 37 à 56% du carbone total en 1981-82 et de 5 à 44% en 1984-85 (chap.1).

Rendement écologique.

Le rendement du transfert entre le phytoplancton et le zooplancton, rapport entre les productions de ces deux niveaux trophiques, est estimé à 8,5% et à 4% en termes de C pour les deux cycles annuels. L'écart important entre ces deux valeurs provient principalement des différences de production primaire, telle que celle-ci a été évaluée (voir ci-dessus). Malgré l'existence de rapports zooplancton/phytoplancton très faibles en termes de biomasse, on aboutit ainsi à des rendements conformes aux données de la littérature, parmi lesquelles on peut citer le cas du lac Lanao (4,4%, Lewis, 1979). Cela provient peut être du fait que les taux de production primaire sont relativement faibles. Les rendements calculés par Le Borgne et Dufour (1979) sont plus élevés (19,8% en moyenne), résultant, selon nous, d'une surestimation du taux de production du zooplancton. quoi qu'il en soit, il convient de noter que ces rapports ne représentent pas le rendement de transfert entre producteurs et consommateurs primaires, car il existe d'autres phytophages (l'ethmalose en particulier).

La prise en considération de la sélection des particules par les copépodes, de la structure dimensionnelle du seston et des migrations verticales du zooplancton, permet d'interpréter ou d'élargir certaines des conclusions précédentes, concernant en particulier les très faibles rapports zooplancton/phytoplancton ou seston observés à Bietri et dans l'Ouest.

8.3. INCIDENCE DE LA SELECTION DES PARTICULES ET DE LA STRUCTURE DIMENSIONNELLE DU SESTON

Comme cela a déjà été signalé (chap. 1), les connaissances acquises sur la sélection des particules par les organismes planctoniques et sur la structure dimensionnelle du seston, laissent supposer que la quasi totalité du seston lagunaire inférieur à 64 µm est consommable par le zooplancton. En outre, la majeure partie de ces particules s'inscrivent dans une gamme de taille (5 à 15µm d'ESD environ) où le zooplancton exercerait en général le broutage le plus intense, tout au moins en eau douce (Hessen *et al.*, 1986). Le problème de la sélection des particules est complexe (voir la synthèse sur cette question dans Pourriot *et al.*, 1982) et encore très ouvert. Parmi les éléments de discussion les plus récents, figure la détection et la capture active des algues, qui serait un mode d'alimentation répandu chez les calanides. Chez *Eucalanus pileatus*, Price et Paffenhöffer (1985) estiment que ce mode de collecte interviendrait de façon significative à partir d'une taille de l'ordre de 11 µm d'ESD. D'autres travaux (Allan *et al*, 1977; Richman *et al*, 1977; Poulet, 1978; Price et

Paffenhöffer, 1985; Koza et Korinek, 1985; Gaudy et Pagano, 1987) tendent à démontrer l'existence de phénomènes d'adaptation à l'éventail ou à la densité des proies disponibles, avec notamment une sélection des particules dont la taille correspond au pic de biomasse.

Un certain partage des ressources de nourriture impliquant au moins des différences dans l'aptitude à ingérer les particules les plus petites ou les plus grandes, est néanmoins probable, *a fortiori* à l'échelle d'une population. Dans cet ordre d'idée, on peut admettre, comme le font Pourriot *et al.* (*ibid.*) à titre d'hypothèse de travail, que les petits organismes exercent un broutage plus intense sur les particules de petit volume et les organismes plus grands sur les particules plus grosses.

Les travaux portant sur la sélection des particules chez *A. clausi* sont assez nombreux. Citons ceux de Nival et Nival (1976), Allan *et al.* (1977), Richman *et al.* (1977), Roman (1977) et Poulet (1978)). Allan *et al.* en particulier constatent que les *nauplii* VI ingèrent, sans sélection, des particules dans une gamme très large, voisine de celle des copépodites et adultes. Avec Richman *et al.*, ils notent aussi que les copépodites et adultes tendent à collecter préférentiellement les particules les plus grosses. Nival et Nival estiment pour leur part que l'efficacité de collecte serait maximale à partir de 7 µm chez les adultes, et que ce maximum croîtrait depuis les C1 (5 µm) jusqu'à ce stade. Tous ces travaux, ainsi que les résultats reporté par Hessen *et al.* (1986), concordent pour situer aux environs de 3 µm d'ESD la "taille minimum" au dessus de laquelle les particules sont collectées avec efficience par les stades copépodites et adultes d'*Acartia*. Il est probable qu'une "limite" voisine s'applique à *Pseudodiaptomus hessei*, autre calanide abondant en lagune. Poulet (1978) observe par ailleurs des caractéristiques de sélection comparables chez *Oithona similis*, de sorte que l'on peut admettre la même limite en ce qui concerne *O. brevicornis*, soit pour la quasi totalité des copépodes présents en lagune. Cette hypothèse n'exclue cependant pas que des proies plus petites soient plus ou moins intensivement consommées, d'autant que certains des travaux cités (Allan *et al.*; Richman *et al.*) ne sont pas nécessairement probants sur ce point étant donné la faible proportion des très petites particules dans la nourriture offerte. L'ingestion de particules jusqu'à environ 1,5 µm d'ESD est d'ailleurs constatée par Gaudy et Pagano chez *A. tonsa*, Friedman (1980 *in* Pourriot *et al.*) mentionnant pour sa part une limite de 0,5 µm pour des calanides dulçaquicoles.

Ces diverses observations ont conduit à distinguer **trois fractions au sein du seston:**

- La première (1,2-3,3 µm d'ESD) serait principalement, ou exclusivement, exploitée par les *nauplii*, les rotifères, les larves de mollusques, les cladocères et les tintinnides. Il conviendrait peut-être d'ajouter les appendiculaires (représentés par un *Oïkopleuridae*

/du genre *Folia* selon Rahm (1964)), Flood (1978) (*in* Runge et Ohman, 1982), ayant constaté qu'*Oikopleura* ingérait des particules de l'ordre de 0,3 µm. Ces formes constituent de 7 à 23% de la biomasse totale du zooplancton (fig.8.1).

- **La seconde fraction (3,3 à 13,2 µm)** correspond à des particules de volume compris entre 19 et 1200 µm3 et comprend virtuellement des algues filamenteuses ou allongées. Elle constituerait le stock de nourriture d'une large partie de la communauté, dominée toutefois par les copépodites et adultes des divers copépodes.
- **La troisième fraction (>13,2 µm),** à laquelle on peut ajouter les très grosses particules exclues de l'analyse, serait exploitée par ces mêmes copépodes et par divers autres organismes (dont certains poissons?).

Si on admet que les détritus organiques et minéraux ont la même distribution, on constate que la fraction 1 représente environ 25% de la biomasse totale du seston à l'échelle lagunaire, avec des pourcentages plus élevés à Bietri et beaucoup plus faibles à Boulay, et que la fraction 2 en représente la moitié (tabl. 8.IV).

Cette subdivision du seston permet d'établir des rapports zooplancton/phytoplancton ou seston *a priori* plus représentatifs et de préciser le degré d'exploitation du seston, en associant chacune des fractions précédentes aux organismes qui l'exploitent (tableau 8.IV). Ces rapports sont exprimés en poids humide (PH de zooplancton = PS/0,15) et en carbone, en supposant des teneurs en C et en chlorophylle constantes dans toute la gamme de taille . Selon ces rapports, la fraction 1 serait la moins exploitée, en particulier à Bietri où le rapport Z1/S1 exprimé en C n'est que de 0,2% en moyenne, et la fraction 2 la plus intensément exploitée, avec des rapports Z2/S2 atteignant 6,5% à Boulay. Il convient de remarquer que l'exploitation de la seconde est probablement supérieure à ce qu'indiquent ces pourcentages car la biomasse Z2 n'incorpore pas tous les organismes qui s'en alimentent. Si, à titre indicatif, on considère que les organismes de grande taille prélèvent les 2/3 de leur ration sur cette fraction, on calcule que le broutage représenterait jusqu'à 100% de la production fournie par cette fraction.

On en vient finalement à supposer que la faiblesse des rapports zooplancton/phytoplancton précédents (tabl.8.II), qui laissent supposer que la nourriture est en excès, ne traduit pas les conditions trophiques réelles des différentes composantes du peuplement. Ces conditions resteraient très favorables pour les organismes de la fraction Z1, mais il pourrait exister, chez les calanides, de véritables phénomènes de limitation alimentaire liés à d'éventuelles déplétions de la fraction 2, encore que, comme on vient de le voir, un glissement vers la sélection des particules les plus abondantes (plus grandes ou plus petites) soit alors susceptible d'intervenir. Par ailleurs, le broutage, du fait du déséquilibre

créé par la sous-exploitation relative de la fraction 1 et l'exploitation plus intensive de la fraction 2, pourrait intervenir dans l'évolution de l'abondance et de la structure du seston vers l'état lagunaire ou eutrophe (augmentation parallèle de l'abondance et de la proportion d'ultrananoseston) (chap.1.2). Le pourcentage généralement élevé de calanides (qui n'exploitent pas la fraction 1) dans le peuplement correspondant à ces états, favoriserait en effet cette évolution, tendant en outre à faire baisser le rapport zooplancton/phytoplancton ou seston. Une analyse plus détaillée des données prenant en compte les résultats par jour-station devrait permettre de préciser le degré de vraisemblance de ces suppositions. Il serait également intéressant de reconsidérer sous cet angle le problème des corrélations entre biomasse zooplanctonique et phytoplancton ou seston. Une telle analyse est envisagée.

Tableau 8.IV. Biomasse moyenne annuelle totale et par fraction du seston exprimées en poids humide (PH, mesuré au compteur de particules) et en carbone (C= Ctotal x % de PH), et biomasse moyenne du zooplancton également fractionné, calculées pour les différentes stations en 1984-85, et rapports zooplancton/seston correspondants. S1= 1.2 à 3.3 µm d'ESD; S2= 3.3 à 13.2; S3= > 13.2; Z1= nauplies, rotifères, etc.. Z2= copépodites et adultes de copépodes, etc... voir texte.

Station	Esti-	SESTON (mg/l)				ZOOPLANCTON (mg/m3)			RAPPORTS ZOOPLANCTON/SESTON			
	mateur	Total	S1	S2	S3	Total	Z1	Z2	Ensem-ble	Z1/S1	Z2/S2	Z2/S2+S3
Binger-	PH	7.83	1.19	3.37	2.45	528.3	65.1	463.3	6.75	5.47	13.75	7.96
ville	%PH		16.94	48.06	35.00		12.3	87.7				
	C	1.39	0.23	0.67	0.48	31.8	3.9	27.9	2.29	1.67	4.19	2.42
Bietri	PH	10.28	2.89	4.70	2.68	414.3	27.1	387.3	4.03	0.94	8.24	5.25
	%PH		28.10	45.78	26.12		6.5	93.5				
	C	3.40	0.95	1.56	0.89	30.3	2.0	28.3	0.89	0.21	1.82	1.16
Boulay	PH	4.18	0.46	2.26	1.46	451.2	47.3	403.9	10.79	10.29	17.87	10.86
	%PH		10.99	54.14	34.87		10.5	89.5				
	C	0.78	0.09	0.42	0.27	30.5	3.2	27.3	3.93	3.56	6.50	3.96
Ouest	PH	8.53	2.19	3.96	2.38	384.6	87.1	297.5	4.51	3.98	7.51	4.69
	%PH		25.65	46.44	27.91		22.7	77.3				
	C	2.80	0.72	1.30	0.78	26.5	6.0	20.5	0.95	0.83	1.58	0.99

8.4. INCIDENCE DES MIGRATIONS VERTICALES SUR LES RELATIONS TROPHIQUES

Nous examinerons successivement les conséquences des migrations sur les relations zooplancton-phytoplancton et zooplancton- zooplanctophages, en prenant pour base les répartitions verticales nocturne et diurne observées dans les zones sans gradient vertical physique ou chimique schématisées dans la figure 8.2 (données récoltées aux stations de Mopoyem et Bingerville en 1984-85). La biomasse de zooplancton a été partagée entre trois niveaux d'après les données de l'étude précédente sur la répartition verticale. On suppose par ailleurs que le seston est réparti uniformément sur la colonne d'eau de jour comme de nuit, et qu'il y a continuité avec le matériel particulaire du fond. La variation verticale de la production phytoplanctonique est illustré à titre indicatif en tirets dans le compartiment seston. Les relations trophiques qui découlent de cette répartition et des informations présentées dans le paragraphe 8.1.2, sont symbolisées par un trait lorsqu'elles sont certaines ou très probables et par un tiret dans le cas inverse.

8.4.1. Relations phyto-zooplancton

Par principe, un système est efficient lorsque le maximum de la production d'un niveau trophique est consommée sur place et immédiatement. Dans un tel système, les migrations peuvent intervenir à deux niveaux: celui du lieu de consommation et celui du délai entre production et consommation. Il est probable que ces deux mécanismes soient d'autant plus sensibles que la productivité des organismes est élevée et susceptible de varier brutalement, ce qui est généralement le cas des milieux tropicaux. Un délai de 12 heures, qui correspond à la périodicité des phénomènes migratoires, est en effet relativement important pour des formes dont le temps de renouvellement est de un ou de quelques jours.

On peut avancer l'hypothèse que la concentration en profondeur des copépodites et adultes d'Acartia et de Pseudodiaptomus au cours de la journée favorise la production algale en réduisant le broutage à l'endroit et au moment où s'effectue la photosynthèse.

Une analyse précise de cette hypothèse nécessiterait de connaître de multiples facteurs:

- variations verticale et temporelle (sur 24 heures) de la concentration du phytoplancton et de l'intensité des processus de photosynthèse et de multiplication algale;

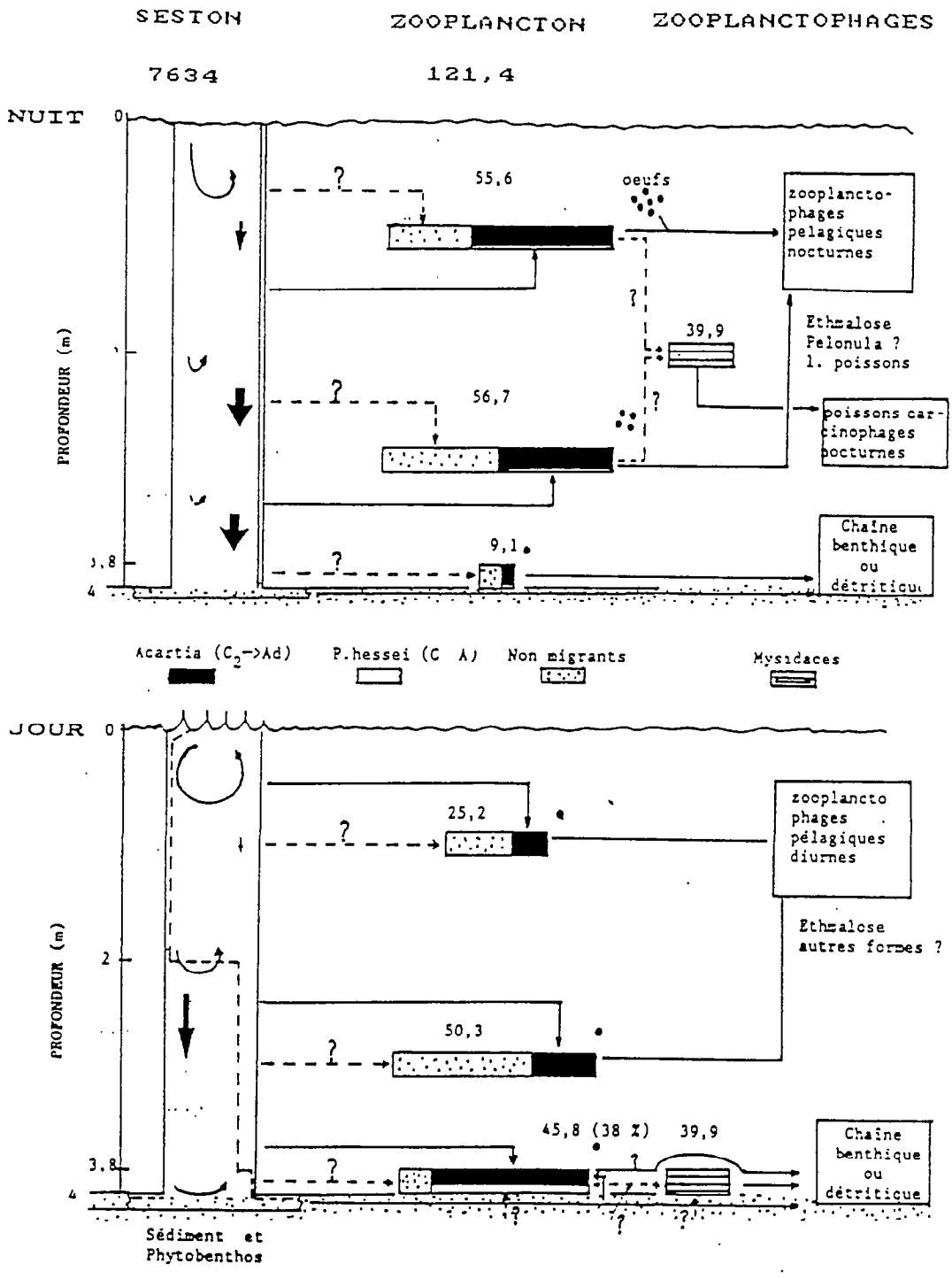


Figure 8.2. Représentation schématique de l'incidence des migrations verticales du zooplancton et des mysidacés sur les relations trophiques et le rendement des transferts (voir texte). Les biomasses sont en mg C/m^2. Les tirets schématisent un gradient de production, les flèches rectilignes la décantation ou la remise en suspension, et les flèches courbes les mouvements turbulents (d'origine thermique la nuit).

- importance et incidence du brassage vertical des masses d'eau sur le gradient de biomasse et la production algale;
- loi d'accroissement en nombre des populations dans les conditions naturelles;
- importance des apports de matériel particulaire résultant des activités bactérienne et phytobenthique et des remises en suspension des sédiments; etc...

Pour ce qui est du zooplancton, elle impliquerait des données précises sur les migrations et le comportement nutritionnel des organismes en cause.

Quelques informations existent sur la nature des formes migratrices et les gradients d'abondance de jour et de nuit (chap. 3), mais la périodicité exacte des mouvements migratoires, ou les variations des gradients d'abondance liées aux conditions de milieu (hydrodynamiques en particulier) ne sont pas connues. Les seules données disponibles sur la nutrition (chap.4.1) montrent que l'alimentation des adultes d'*Acartia* est plus intense en milieu de journée. Toutefois il est possible que ce rythme, identifié sur des individus pêchés à mi-profondeur, n'existe pas chez les individus ayant migré en profondeur, et varie suivant les stades de développement ou, géographiquement, en fonction des conditions écologiques, trophiques en particulier. En ce qui concerne *Pseudodiaptomus*, Hart (1977) a mis en évidence un rythme inverse (nutrition plus active la nuit en pleine eau) chez les adultes et les stades terminaux de cette espèce dans le lac Sibaya, mais qui ne s'applique pas nécessairement aux populations lagunaires. De ces informations, on peut déduire des combinaisons répartition verticale - nutrition probablement rencontrées en lagune dans les zones non stratifiées exposées aux vents (fig. 8.2) : formes réparties de façon "homogène" de jour comme de nuit et dont le rythme de nutrition, s'il existe, n'est pas connu; formes "migrantes" qui tendent à se concentrer en profondeur le jour et se nourriraient soit le jour (*Acartia*), soit la nuit en pleine eau (*Pseudodiaptomus*).

Il est évident que ces diverses informations sont insuffisantes pour proposer dès à présent une simulation du phénomène ou même un examen précis de l'hypothèse précédente. Tout au plus peut-on proposer une analyse théorique très simplifiée destinée à mieux identifier les problèmes posés, de telle sorte que cette hypothèse ne soit pas avancée tout à fait gratuitement.

Analyse théorique

Dans cette analyse, seul le processus de multiplication cellulaire a été pris en considération. Elle repose sur l'élaboration d'un modèle impliquant deux conditions principales:
- l'accroissement en nombre des cellules algales est exponentiel (limitation par le broutage mais pas de limitation nutritionnelle ou chimique); ce taux n'est jamais nul;

- toute la mortalité résulte du broutage.

Par simplification, l'intensité du broutage (nombre de cellules consommées par unité de temps), fonction des biomasses de zooplancton et de particules, a été globalement exprimé par un taux de mortalité: $d=\delta N/N\delta t$ (N= nb de particules; t=temps). Ce taux varie donc à la fois avec la biomasse du zooplancton (B) et avec le taux de filtration (F, volume filtré et vidé de ses particules par unité de temps et de biomasse): broutage = d x N = B x F x N.

Le modèle est réalisé sur logiciel Multiplan. Les taux varient de façon discrète, et sont, comme l'effectif des cellules phytoplanctoniques, totalement fictifs. Les modalités de calcul sont illustrées dans le tableau 8.V à partir d'un exemple correspondant à des conditions définies plus loin (cas n°5 du tableau 8.VI).

Le cycle journalier est subdivisé en 24 classes horaires i, numérotées de 1 à 24, caractérisées par un taux horaire de multiplication (bi) et de broutage (di), avec di et bi ≥ 0. Il part de 6 heures (t_0) et comporte deux périodes de 12 heures (jour et nuit, J et N) à l'intérieur desquelles ces taux sont supposés constants.

Le milieu a été subdivisé verticalement en trois couches désignées par (j) et numérotées de 1 à 3 : couches superficielle (0 à 2 m), moyenne (2-3 m) et profonde (3-4 m). La distribution verticale des cellules phytoplanctoniques est supposée homogène au temps t_0, chaque couche contenant un nombre de cellules proportionnel à son épaisseur.

Les taux horaires des différentes couches sont proportionnels. On pose également:

bi (nuit) = bi (3), ce qui implique bi(3) constant sur 24 heures.

L'effectif initial de chaque classe horaire i dans chaque couche est numéroté Ni(j), avec, au temps t_0: N1(1)=50 et N1(2)= N1(3)=25.

L'effectif initial de la classe suivante est :

Ni + 1 = Ni exp(bi-di);

l'effectif moyen (Nmi) est donné par intégration de la fonction exponentielle de variation de l'effectif à l'intérieur de chaque classe:

Nmi = (1/(bi-di)) x (Ni exp(bi-di)-1).

Le broutage horaire est désigné par Nci, nombre de cellules consommées durant la classe horaire i:

Nci = di x Nmi;

la production horaire de cellules est:

Npri = bi x Nmi.

Tableau 8.V. Exemple de calcul des paramètres d'évolution de l'effectif et des paramètres de croissance d'une population fictive de 100 cellules soumises à un broutage diurne concentré en profondeur (cas n°5 du tabl.8.VI) (voit texte). Classes 1 à 12: b1=0.059; b2=0.5b1, b3=0.25b1; d1=0.006, d2=8.4d1, d3=42.2d1. Classes 13 à 24: b1=b2=b3=0.25b1; d1=d2=d3=0

		Couche 1 (0 à 2 m)					Couche 2 (2 à 3 m)					Couche 3 (3 à 4 m)					Colonne (population totale)				
taux horaires			b1	d1				b2	d2				b3	d3							
			0.0593	0.006	/HEURE			0.0296	0.0505	/HEURE			0.0148	0.2532	/HEURE		SOMMES				
HEURE	classe (i)	Ni(1)	Nci(1)	Npri(1)	Npr-Nc	Nmi(1)	Ni(2)	Nci(2)	Npri(2)	Npr-Nc	Nm(2)	Ni(3)	Nci(3)	Npri(3)	Npr-Nc	Nm(3)	Ni	Nc	Npr	Npr-Nc	Nm
6	1	50.000	0.308	3.045	2.737	51.356	25.000	1.249	0.734	-0.516	24.741	25.000	5.632	0.330	-5.302	22.244	100.000	7.190	4.109	-3.081	98.341
7	2	52.737	0.325	3.212	2.887	54.168	24.484	1.223	0.718	-0.505	24.231	19.698	4.438	0.260	-4.178	17.526	96.919	5.986	4.190	-1.796	95.924
8	3	55.624	0.343	3.388	3.045	57.133	23.979	1.198	0.704	-0.495	23.731	15.520	3.496	0.205	-3.292	13.809	95.123	5.037	4.296	-0.741	94.673
9	4	58.669	0.362	3.573	3.212	60.261	23.485	1.173	0.689	-0.484	23.242	12.228	2.755	0.161	-2.594	10.880	94.382	4.290	4.424	0.134	94.382
10	5	61.881	0.381	3.769	3.387	63.559	23.000	1.149	0.675	-0.474	22.762	9.634	2.171	0.127	-2.043	8.572	94.515	3.701	4.571	0.870	94.894
11	6	65.268	0.402	3.975	3.573	67.039	22.526	1.126	0.661	-0.465	22.293	7.591	1.710	0.100	-1.610	6.754	95.385	3.238	4.736	1.498	96.086
12	7	68.841	0.424	4.193	3.768	70.709	22.061	1.102	0.647	-0.455	21.833	5.981	1.347	0.079	-1.269	5.322	96.883	2.874	4.919	2.045	97.863
13	8	72.610	0.447	4.422	3.975	74.579	21.606	1.080	0.634	-0.446	21.383	4.712	1.062	0.062	-0.999	4.193	98.928	2.589	5.118	2.530	100.155
14	9	76.584	0.472	4.664	4.192	78.662	21.161	1.057	0.621	-0.436	20.942	3.713	0.836	0.049	-0.788	3.304	101.458	2.366	5.334	2.968	102.907
15	10	80.777	0.498	4.920	4.422	82.968	20.724	1.036	0.608	-0.427	20.510	2.925	0.659	0.039	-0.620	2.603	104.426	2.192	5.566	3.374	106.080
16	11	85.199	0.525	5.189	4.664	87.510	20.297	1.014	0.596	-0.419	20.087	2.305	0.519	0.030	-0.489	2.051	107.800	2.059	5.815	3.756	109.647
17	12	89.862	0.554	5.473	4.919	92.300	19.878	0.993	0.583	-0.410	19.672	1.816	0.409	0.024	-0.385	1.616	111.557	1.956	6.080	4.124	113.588
18	13	94.782	0.000	1.416	1.416	95.488	19.468	0.000	0.291	0.291	19.613	1.843	0.000	0.028	0.028	1.857	116.093	0.000	1.734	1.734	116.958
19	14	96.197	0.000	1.437	1.437	96.914	19.759	0.000	0.295	0.295	19.906	1.871	0.000	0.028	0.028	1.885	117.827	0.000	1.760	1.760	118.704
20	15	97.634	0.000	1.458	1.458	98.361	20.054	0.000	0.299	0.299	20.203	1.899	0.000	0.028	0.028	1.913	119.586	0.000	1.786	1.786	120.477
21	16	99.092	0.000	1.480	1.480	99.830	20.353	0.000	0.304	0.304	20.505	1.927	0.000	0.029	0.029	1.941	121.372	0.000	1.813	1.813	122.276
22	17	100.572	0.000	1.502	1.502	101.321	20.657	0.000	0.309	0.309	20.811	1.956	0.000	0.029	0.029	1.970	123.185	0.000	1.840	1.840	124.103
23	18	102.074	0.000	1.524	1.524	102.834	20.966	0.000	0.313	0.313	21.122	1.985	0.000	0.030	0.030	2.000	125.025	0.000	1.867	1.867	125.956
24	19	103.598	0.000	1.547	1.547	104.370	21.279	0.000	0.318	0.318	21.437	2.015	0.000	0.030	0.030	2.030	126.892	0.000	1.895	1.895	127.837
1	20	105.145	0.000	1.570	1.570	105.929	21.597	0.000	0.323	0.323	21.758	2.045	0.000	0.031	0.031	2.060	128.787	0.000	1.923	1.923	129.746
2	21	106.716	0.000	1.594	1.594	107.511	21.919	0.000	0.327	0.327	22.083	2.075	0.000	0.031	0.031	2.091	130.710	0.000	1.952	1.952	131.684
3	22	108.309	0.000	1.618	1.618	109.116	22.247	0.000	0.332	0.332	22.412	2.106	0.000	0.031	0.031	2.122	132.662	0.000	1.981	1.981	133.650
4	23	109.927	0.000	1.642	1.642	110.746	22.579	0.000	0.337	0.337	22.747	2.138	0.000	0.032	0.032	2.154	134.644	0.000	2.011	2.011	135.646
5	24	111.569	0.000	1.666	1.666	112.400	22.916	0.000	0.342	0.342	23.087	2.170	0.000	0.032	0.032	2.186	136.654	0.000	2.041	2.041	137.672
6		113.235			0.000		23.258			0.000		1.709			0.000		138.203				0.000
taux journaliers		r(1)	RA(1)	PR(1)	δN(1)		r(2)	RA(2)	PR(2)	δN(2)		r(3)	RA(3)	PR(3)	δN(3)		r	RA	PR	δN	
		0.7279	5.0415	68.2764	63.2349		-0.0694	13.4014	11.6596	-1.7417		-4.5259	25.0348	1.8245	-23.2103		0.3366	43.4776	81.7605	38.2829	
		m(1)		b11	d11		m(2)		b21	d21		m(3)		b31	d31		m		b	d	
		86.8776	(RA/PR)1	0.7859	0.0580		25.1075	(RA/PR)2	0.4644	0.5338		5.1283	(RA/PR)3	0.3558	4.8817		113.7188	RA/PR	0.7190	0.3823	
		86.8776	0.0738				21.7129	1.1494				5.1283	13.7213					0.5318			

L'évolution de la population algale sur 24 heures dans chaque couche, est caractérisée par une production, un broutage et un accroissement en nombre journaliers, qui s'écrivent:

PR(j) = Σ Npri;

RA(j) = Σ Nci;

δN(j) = PR(j) - RA(j).

L'effectif moyen journalier (Nm(j)) est calculé par intégration des deux fonction exponentielles décrivant l'évolution de l'effectif de jour et de nuit: expressions de la même forme que Nmi (ci-dessus) dont on fait la moyenne.

L'évolution sur 24 heures de l'effectif ainsi que de la production **(PR)**, du broutage (ou ration **RA**) et de l'accroissement net **(δN)** de l'ensemble de la population (sur la colonne d'eau), sont obtenus en additionnant les valeurs relatives à chacune des trois couches. L'évolution de l'effectif total de la population n'est pas nécessairement multiexponentielle de sorte que l'effectif moyen journalier a été systématiquement évalué en faisant la moyenne des effectifs horaires moyens sur la colonne d'eau:

Nm = (Σ Nmi)/24.

Les taux de multiplication, de broutage et d'accroissement journaliers de l'ensemble de la population sont respectivement désignés par **b, d** et **r** et évalués en rapportant PR, RA et δN à Nm. On a également considéré les taux journaliers de multiplication , de broutage et d'accroissement, ainsi que l'effectif moyen de la population de chaque couche en supposant qu'elle a évolué sans échange avec les autres. Ces taux sont calculés en rapportant PR(j), RA(j) et δN (j) à cet l'effectif moyen (Nm(j)).

Différents cas ont été considérés selon les modalités de changement des taux de multiplication et de broutage (tabl.8.VI).

Les deux premiers représentent les conditions initiales qui définissent d'une part, la capacité de multiplication de la population **en l'absence de broutage**, et d'autre part, la ration prélevée par le zooplancton **en l'absence de migration** ; on suppose que la ration couvre les besoins alimentaires de l'ensemble du zooplancton dont la biomasse est supposée constante.

Le cas n°1 correspond donc à di=cst=0. Le taux de multiplication diurne décroît de la couche 1 à la couche 3; le taux nocturne est constant et égal au taux diurne dans la couche 3. Ces taux sont évalués par approximations successives de telle manière que la population produise son effectif initial (100 cellules) en 24 heures. **Ces taux de multiplication demeurent inchangés dans les cas suivants**, puisqu'ils définissent la capacité de multiplication de l'ensemble de la population, supposée constante.

Tableau 8.VI. Analyse schématique et simplifiée de l'incidence des migrations sur le développement du phytoplancton pour différents types de migration et d'alimentation du zooplancton (voir texte). Les taux et quantités sont exprimées en nombre de cellules (valeurs arrondies) et se rapportent à un effectif initial fictif de 100 cellules J= jour, N= nuit, RA= nb. de cellules consommées par jour (ration); PR et δN= production de cellules et accroissement net de la population après 24 heures; b, d et r= taux de multiplication, de broutage et d'accroissement de la population. Pour plus de détails, voir le texte.

Cas	Conditions	Taux horaires		Quantités et taux journaliers						
		di	bi	RA	PR	δN	RA/PR	b	d	r
1	bi > 0 varie verticalement le jour, constant la nuit pas de broutage: di = 0	N; 0 J; 0	J; 0.059 0.03 0.015 N; 0.015	0.0	100.0	100.0	0.000	0.638	0	0.638
2	mêmes conditions que 1 sauf: di >0 et constant	N; 0.014 J; 0.014	idem	43.5	87.0	43.5	0.500	0.664	0.332	0.332
3	mêmes conditions que 1 sauf: di nuit = 0 di jour >0 et constant	N; 0 J; 0.035	idem	43.5	75.7	32.2	0.570	0.668	0.383	0.284
4	mêmes conditions que 1 sauf: di nuit >0 et constant di jour = 0	N; 0.024 J; 0	idem	43.5	93.8	50.3	0.460	0.674	0.312	0.361
5	mêmes conditions que 1 sauf: di nuit = 0 di jour >0 et varie verticalement	N; 0 J; 0.006 0.050 0.253	idem	43.5	81.8	38.3	0.530	0.719	0.382	0.337
6	mêmes conditions que 1 sauf les valeurs des taux de multiplication	N; 0 J; 0	J; 0.084 0.008 0.004 N; 0.004	0.0	100.0	100.0	0.000	0.601	0.000	0.601
7	mêmes conditions que 6, sauf: di nuit = 0 di jour >0 et varie verticalement	N; 0 J; 0.0065 0.055 0.276	idem	43.5	92.0	48.6	0.470	0.725	0.342	0.382

Le cas n°2 correspond à un taux de broutage horaire non nul et constant (pas de migration, alimentation continue). Ce taux, également évalué par approximations successives, est tel que l'ensemble de la population consomme journellement 50% de sa production (RA/PR=0,5). La ration ainsi obtenue (43,5 cellules) **demeure identique dans les cas suivants** puisqu'elle couvre par hypothèse les besoins alimentaires de l'ensemble de la population, quelles que soient les modalités de variation de di, c'est-à-dire quels que soient la répartition verticale de la biomasse du zooplancton et son rythme d'alimentation.

Les trois autres cas correspondent à des répartitions ou à des rythmes d'alimentation différents. Le cas n°3 correspond à une alimentation diurne de même intensité sur toute la colonne d'eau. Le cas n°4 correspond à une alimentation nocturne uniformément répartie sur la colonne d'eau et illustre le type de broutage exercé par les copépodites et adultes de *Pseudodiaptomus*. Le cas n°5 correspond à un broutage diurne concentré en profondeur et illustre le type de broutage exercé par une fraction des copépodites et adultes d'*Acartia*.

Deux autres situations correspondant à un gradient de taux de multiplication algale plus fort sont également mentionnés: le cas n°6 (absence de broutage) qui reproduit le cas n°1 précédent, et le cas n° 7 (alimentation diurne concentrée en profondeur) qui reproduit le cas n°5.

Discussion

Divers commentaires pourraient être faits à propos des paramètres mentionnés dans le tableau, mais nous retiendrons principalement ceux qui concernent l'accroissement net de la population algale (δN) et le rapport RA/PR puisque l'objectif est d'évaluer quel pourrait être l'effet des migrations sur le développement du phytoplancton.

Il apparaît ainsi qu'un broutage nocturne uniformément réparti sur la colonne (cas n°4 supposé représentatif de *Pseudodiaptomus*) est favorable à l'augmentation de la production et de la biomasse algale (δN et r augmentent; RA/PR diminue), par rapport à un broutage uniformément réparti dans l'espace et dans le temps (n°2). Un broutage diurne uniformément réparti sur la colonne d'eau (n°3; représentatif des organismes non migrants ?) est le plus défavorable des cas considérés, mais un broutage diurne en profondeur (n°5 ou 7 représentatifs des stades terminaux d'*Acartia*), est intermédiaire et se révèle plus favorable qu'un broutage diurne homogène. Le modèle montre en outre que l'accroissement net est d'autant plus important que le gradient vertical de bi est fort (comparaison des cas n°5 et 7).

A ce stade d'analyse, l'hypothèse de départ selon laquelle les migrations favoriseraient le développement du phytoplancton et contribuerait à accroître les rapports zooplancton/seston est donc admissible. En valeur relative, le type de migration et de nutrition de Pseudodiaptomus contribuerait le plus à cette augmentation. Bien que le type de combinaison migration-nutrition qu'elle présente soit moins favorable, la contribution d'Acartia serait toutefois supérieure en raison de la plus grande abondance moyenne de cette espèce.

Le modèle prévoit cependant trois types d'évolutions très irréalistes: une accumulation de cellules dans la couche superficielle en l'absence de broutage (cas n°1 et 6 principalement), un épuisement du phytoplancton dans la couche profonde (n°5 et 7), et enfin (voir Ni sur la colonne, tabl.8.V) une diminution du phytoplancton au cours de la journée contraire à ce qui est observé (chap.4.4, fig. 2 et 4). Le phénomène d'accumulation est tel que le doublement de l'effectif initial est obtenu avec un taux de multiplication inférieur à 0,693. Dans les conditions naturelles, cette accumulation est probablement atténuée par sédimentation et/ou par brassage des eaux.

Ceci ne remet pas en cause les conclusions précédentes, mais permet d'avancer l'hypothèse que les formes ayant migré en profondeur le jour s'alimenteraient également aux dépends des particules qui se trouvent sur ou au voisinage du fond. Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que les organismes en cause ne sont pas répartis dans le dernier quart de la colonne d'eau comme le prévoit le modèle, mais plutôt concentrés dans les 20 derniers centimètres, voire sur le fond. Ceci rendrait presque "obligatoire" l'utilisation de telles particules, tout au moins chez *Acartia* et à condition que ces individus présentent le même rythme de nutrition que ceux qui se trouvent en pleine eau. Une partie des besoins alimentaires des populations migrantes seraient ainsi satisfaits sans prélèvement de la production primaire contemporaine du broutage. Il en résulterait un accroissement net de biomasse algale (δN) supérieur, dû à une baisse du broutage exercé par l'ensemble du zooplancton sur le phytoplancton. De façon plus générale, il pourrait y avoir en réalité une subdivision diurne de la population d'*Acartia* entre des formes vivant en pleine eau et exploitant le phytoplancton productif, et des formes vivant au fond et exploitant un stock de particules alimenté par décantation à partir des couches sus-jacentes, par remise en suspension des particules sédimentées (production algale des cycles antérieurs), et grâce aux productions du phytobenthos et de la flore bactérienne. Une hypothèse similaire a été avancée à propos des migrations en baie de Bietri (chap.3).

Il convient de noter que deux phénomènes, exclus dans les conditions de base (voir plus haut), pourraient intervenir dans un sens inverse de celui prévu par l'hypothèse de départ (développement du phytoplancton). Le premier serait l'existence d'une limitation effective du développement algal consécutive à une sur-concentration.

Le second serait lié à la baisse de la production de régénération de sels nutritifs (PO4, NH4) qu'entraîne la diminution de la biomasse du zooplancton en pleine eau par suite des migrations.

Quoi qu'il en soit, ces quelques remarques démontrent la complexité des problèmes posés et la fragilité de l'hypothèse d'une activation de la production phytoplanctonique du fait des migrations. Elles conduisent aussi à proposer quelques modifications simples (réalisables sur logiciel multiplan) du modèle susceptibles de le rendre plus réaliste et d'approfondir l'analyse. Trois modifications sont envisageables. La première serait d'introduire les phénomènes évoqués ci-dessus (alimentation de la couche profonde par décantation, remise en suspension des sédiments ou production benthique), de telle sorte qu'il n'y ait pas épuisement de la couche profonde. La seconde serait d'adopter des gradients de multiplication plus conformes aux données de la production primaire, avec des taux horaires plus réalistes (à déterminer). La troisième modification serait d'exprimer directement le broutage en dissociant la biomasses zooplanctonique du taux de filtration, de manière à refléter plus exactement les rapports d'abondance et les relations alimentaires entre les diverses fractions de la population: migrants - non migrants, alimentation diurne ou nocturne, en pleine eau ou près du fond, alimentation intermittente ou continue et d'intensité constante ou variable.

Conséquences associées au délai entre production et consommation.

La migration en profondeur d'une partie du zooplancton a également pour effet de différer la consommation d'une partie du matériel produit. Les cellules produites et non consommées par le zooplancton présent dans la zone de production ont tendance à sédimenter. Cette sédimentation s'accentue probablement dans le courant de la nuit par cessation des mouvements turbulents liés aux vents (voir fig.8.2). Il est donc possible, sinon probable, qu'une partie de la production du jour, après avoir subi une dégradation partielle par voie bactérienne aérobie, se dépose sur le fond, où elle sera reprise au niveau de la chaîne benthique, puis, après remise en suspension, partiellement consommée par le zooplancton ayant migré en profondeur le jour suivant. Ce mécanisme pourrait favoriser d'une part, l'augmentation du rapport zooplancton/phytoplancton (non transformation immédiate de cette fraction de la production algale en zooplancton), et d'autre part, le développement de la chaîne benthique de transfert de matière, d'autant que la faible profondeur du milieu favorise une alimentation intensive de cette chaîne à partir de la production primaire. Mais ces phénomènes dépassent le rôle du zooplancton car ils mettent en jeu l'exploitation de la production primaire par voie bactérienne. Il convient également de signaler que les migrations rendent *a priori* moins efficiente l'exploitation des poussées occasionnelles

de phytoplancton (par afflux de sels nutritifs par exemple) qui s'amorcent et s'amplifient nécessairement de jour, engendrant *in fine* une accumulation de biomasse algale.

L'analyse précédente, longue et incomplète porte sur des phénomènes réels mais dont l'importance sur le fonctionnement de l'écosystème ne peut être mesurée. Bien qu'ils engendrent des effets cumulatifs, le rôle de ces phénomènes est peut être secondaire car les biomasse de zooplancton en cause sont faibles. Par ailleurs, comme cela a été dit, il n'est pas certain que la diminution du broutage le jour en pleine eau résultant des migrations, ait la conséquence énoncée dans l'hypothèse de départ. Il s'agit donc encore d'une analyse à caractère spéculatif, qui toutefois, à notre sens, mérite d'être approfondie. Dans ce but des informations de base complémentaires sur les phénomènes nycthéméraux (rythme d'alimentation, de multiplication algale,...) sont nécessaires. Toutefois deux voies de recherches sont envisageables indépendamment de ces informations. D'une part, développer l'analyse sur modèle; d'autre part, réaliser des études in situ de nature descriptive sur les gradients, les phénomènes de sédimentation et de migration, dans quelques situations très différentes (zones exposées et non exposées aux vents, zones stratifiées).

8.4.2. Relation zooplancton-zooplanctophages

Comme on l'a dit les poissons zooplanctophages identifiés en lagune sont peu nombreux. Peu d'informations ont été acquises sur le rythme d'activité alimentaire de ces poissons, mais quelques remarques peuvent être faites sur ce point. D'une part, il est probable qu'un grand nombre de larves, et de jeunes ont une activité nocturne. C'est ce que suggèrent les observations de Charles Dominique (comm. pers.) en lagune Aby sur les jeunes de *Pellonula*, et le fait que de telles larves ne soient récoltées de façon significative au filet à plancton que la nuit (chap.3). Mais cette probable migration en pleine eau ne signifie pas qu'il y ait accentuation de l'activité alimentaire la nuit. En ce qui concerne l'ethmalose, les études réalisées par Lazzaro et Nieland (*in* Charles Dominique, 1982) n'apportent pas la preuve qu'un rythme nycthéméral d'activité alimentaire existe chez cette espèces.

Les migrations diurnes du zooplancton vers le fond ont une double conséquence:

- elles diminuent la concentration de proies dans les couches superficielles où elles entraînent, de plus, une augmentation de la proportion des formes de petite taille, étant

donné que les proies plus grosses (copépodites et adultes de calanides) descendent;
- elles accroissent de façon considérable la densité en profondeur, en particulier tout près du fond ou au contact de celui-ci (jusqu'à 2,5 g PS/m^3 en moyenne selon nos estimations (chap.3)).

Cela signifie, une diminution des ressources alimentaires pour les poissons pélagiques à activité diurne, une vulnérabilité accrue du zooplancton au niveau du fond, et, peut-être, l'introduction de différences de taux de mortalité entre stades de développement d'*Acartia*. Le degré de concentration en profondeur variant suivant les stades (chap.3), il en résulte en effet une exposition à des mortalités variables en nature ou en intensité suivant leur position, essentiellement suivant qu'ils se trouvent en pleine eau ou sur le fond.

Une autre conséquence importante des migrations est que le zooplancton est partiellement incorporé dans la chaîne de consommation benthique ou détritique. Konan (1983) observe ainsi un nombre significatif de calanides dans les contenus stomacaux de jeunes *Chrysichthys* péchés en cours de journée. Or on sait que cette espèce, est malacophage aux stades juvénile et adulte. Du zooplancton est également trouvé dans les contenus stomacaux de *Liza falcipinnis*, considéré comme "limivore" (Albaret, comm. pers.). Toutefois, ces données ne permettent pas d'apprécier la part pondérale que représente le zooplancton dans la ration de ces espèces.

Il est enfin possible, comme cela a déjà été signalé, que les mysidacés soient zooplanctophages ou omnivores et s'alimentent le jour. Ils disposeraient alors, le jour près du fond où ils se trouvent sans doute (à moins qu'ils ne migrent vers les berges ou les zones de végétation), d'une densité importante de proies. La biomasse de mysidacés étant dans certaines zones ou à certaines époques pratiquement égale à la biomasse du zooplancton localisée près du fond le jour (fig.8.2), ces organismes pourraient limiter le développement du zooplancton. D'autant que la prédation s'exercerait principalement sur les femelles, plus abondantes que les stades juvéniles à cet endroit.

Ainsi, il apparaît que les phénomènes comportementaux (sélection des particules et migrations verticales) sont susceptibles d'influer sur le fonctionnement de l'écosystème. Ils contribuent à expliquer l'efficience apparemment faible du transfert de biomasse entre le phytoplancton et le zooplancton. Au niveau des relations trophiques, les migrations verticales, du fait de la faible profondeur du milieu, qui est probablement la cause de la concentration sur le fond ou près de celui-ci d'une grande quantité d'organismes, provoquent une certaine imbrication entre les chaînes pélagique et benthique de transfert de matière.

CONCLUSIONS GENERALES

Le présent travail aboutit à quelques constatations notables d'ordre méthodologique.

Sur le plan de l'échantillonnage, il apparaît que l'heure de prélèvement est un critère sur lequel il convient de porter une attention particulière. On a pu constater en effet que les prises de jour sous-estimaient, parfois très fortement (jusqu'à cinq fois en moyenne pour les adultes d'*A. clausi*), l'abondance des stades copépodites et adultes des deux calanides par rapport aux prises nocturnes, biaisant la structure démographique de ces populations. Par ailleurs, le fait d'échantillonner le jour masque pratiquement l'existence de deux éléments importants du peuplement : le calanide Pseudodiaptomus hessei et les mysidacés. Il est possible que cela explique l'absence de ces espèces dans les premiers inventaires de la faune lagunaire. Dans le cas présent, toutes choses égales par ailleurs, la variabilité liée à ce critère est sans commune mesure avec celle qui provient des critères habituellement considérés pour connaître et réduire l'erreur d'échantillonnage. L'utilisation de régressions ne permet pas d'estimer avec une précision satisfaisante les densités vraies (supposées égales aux densités nocturnes) à partir d'échantillons récoltés le jour. La seule solution envisageable dans l'immédiat est donc d'échantillonner la nuit lorsqu'il est nécessaire d'évaluer avec précision la structure des populations et l'abondance des différentes composantes d'un peuplement. Dans une certaine mesure, ce résultat met en cause les visites en continu de réseaux de stations, tout au moins en lagune Ebrié. La plus faible efficacité de collecte observée le jour chez certains organismes a été essentiellement attribuée à leur position au voisinage du fond. Par ailleurs, le phénomène a été en partie amplifié du fait que le filet n'a pas été posé sur le fond, mais arrêté à 20 cm de celui-ci. Il est donc important de souligner que les présents résultats ne sont pas nécessairement généralisables, puisqu'ils tiennent en grande partie à des facteurs d'ordre comportemental et hydrodynamiques propres à chaque espèce ou milieu.

Un autre résultat à signaler est que les prises nocturnes au filet sous-estiment d'environ 32% les prises à la trappe de Schindler quels que soient les organismes. Ceci confirme dans une certaine mesure la valeur de référence de ce dernier type d'engin.

***

En ce qui concerne l'évaluation de la production, on constate que l'application à nos données de la méthode dite des rapports C/N/P donne des valeurs aberrantes dans la plupart des cas considérés. Les causes possibles de ce résultat sont discutées et

des voies de recherches proposées pour "tester" cette méthode.

***

Une grande partie des présents résultats sur l'activité des organismes repose sur des observations expérimentales réalisées *in situ* ou au laboratoire sur du matériel fraîchement récolté, placé et élevé sur des temps très courts dans les conditions du lieu de pêche. La technique adoptée est, en quelque sorte, intermédiaire entre les expérimentations de laboratoire au sens strict (animaux acclimatés aux conditions d'élevage soumis aux variations des facteurs dont on veut tester l'influence), et la technique des enceintes d'élevage *in situ* (travail sur des fractions de la population ou sur des cohortes; fréquence des contrôles plus faible). Appliquée au développement, cette technique, qui repose donc sur le suivi en laboratoire d'individus isolés pendant un ou deux stades, semble être particulièrement intéressante. Sans entrer dans un débat sur ses avantages (par rapport aux deux précédentes), on peut, dans le cas présent, considérer que le fait d'avoir obtenu des modèles empiriques liant certains taux d'activité aux facteurs environnementaux, est un argument favorable à son utilisation.

Ce résultat a été en partie facilité par l'hétérogénéité spatio-temporelle des conditions écologiques (exploitée par le programme établi), qui permet de multiplier les combinaisons entre facteurs et facilite l'analyse factorielle des données. Un autre élément favorable a été l'absence de conditions drastiques susceptibles de ralentir fortement, ou de bloquer, les processus métaboliques. Il s'agit d'une caractéristique fréquente dans les milieux tropicaux pérennes, de sorte que le protocole expérimental retenu semble adapté à ces milieux. Mais peut être serait-il aussi performant en milieu tempéré pendant les saisons favorables. Diverses améliorations d'ordre technique sont cependant nécessaires. Par ailleurs, la réalisation d'observations plus nombreuses aurait sans doute permis de déboucher sur des modèles plus précis, couvrant une gamme de conditions encore plus large. Dans ce but, il paraît préférable, pour des raisons pratiques et contrairement à ce qui a été fait en 1981-82, malgré l'existence d'une variabilité interannuelle, de dissocier les observations expérimentales des récoltes de données de terrain. Il semble donc préférable, à l'avenir, d'appliquer un protocole reposant, par exemple, sur un cycle annuel consacré aux observations expérimentales et un cycle de récolte de données de terrain. Il serait également utile de coupler ce type d'observations avec des observations de laboratoire au sens strict. Ce couplage a en effet permis de confirmer la position du seuil de concentration de nourriture dans la relation entre la concentration et le taux de production d'oeufs. Il a également permis d'aborder les problèmes liés à la qualité nutritive des aliments, chose *a priori* plus difficile à faire à partir d'une analyse multifactorielle de données d'observations *in situ*.

De façon générale enfin, on peut penser qu'on devrait ainsi aboutir, à la fois à des données représentatives et à une meilleure évaluation de l'influence propre à chaque facteur.

En ce qui concerne l'estimation de la ration journalière, notre travail tend à confirmer l'intérêt porté depuis peu à la méthode basée sur des mesures *in situ* de la fluorescence intestinale des organismes. Il s'agit, d'une méthode comparable à la précédente, en ce sens qu'elle est techniquement assez simple, et qu'elle permet a priori d'obtenir directement, pour l'ensemble des conditions correspondant à chaque échantillon considéré, des données aussi représentatives que possible des conditions naturelles et de l'état des populations. D'autre part, le fait de mesurer la réplétion est déjà, en soi, une information intéressante. Les problèmes à résoudre pour évaluer la ration à partir des mesures de fluorescence sont cependant encore nombreux (chapitre 4).

***

Le présent travail permet également de formuler quelques conclusions très générales concernant les facteurs qui contrôlent la composition, l'abondance et l'activité des organismes, et, plus généralement, sur le rôle et l'importance du zooplancton dans le fonctionnement de l'écosystème.

L'analyse globale du rôle des facteurs environnementaux s'appuie sur le tableau A, qui résume, sous forme synoptique, les résultats des analyses de corrélations présentées dans le texte.

Ainsi, il semble que les dépenses métaboliques soient peu dépendantes des facteurs environnementaux. On peut toutefois penser que ce résultat est en partie lié aux conditions expérimentales (animaux non nourris) et à la dominance d'*A. clausi*, espèce euryhaline et euryèce, dans les échantillons de mesozooplancton objet des mesures de respiration et d'excrétion.

***.

Le degré d'influence des différents facteurs sur les autres caractéristiques varie régionalement, reflétant sans doute les fluctuations de ces facteurs dans les zones considérées ou à l'échelle de la lagune.

Tableau A. Recapitulation synoptique de l'influence de la température, de la salinité et de la richesse trophique sur les peuplements ,la biomasse et les taux d'activités. O=pas d'influence les signes + et - indiquent les ionfluences positives ou négatives. Le nombre de signe est fonction du degré de la relation. AC= A. clausi ; OI= O. brevicornis ; PS= P. hessei ; BR= B. plicatilis nd= non déterminé.

	Communautés	Biomasses					Respiration	P/B
		AC	PS	OI	BR	Total	AC	AC
OUEST								
Température	0	+++	nd	nd	nd	+++	+	++
Salinité	+	0	0	+++	0	++	0	0
Rich. troph.	0	0	nd	nd	nd	0	0	+++
ESTUAIRE								
Température	0	0	nd	nd	nd	0	+	0
Salinité	+++	-	---	+	---	0	0	+
Rich. troph.	+++	0	nd	nd	nd	0	0	+++
EST								
Température	0	0	nd	nd	nd	0	+	0
Salinité	+++	+++	---	+++	++	0	0	+
Rich. troph.	+	0	nd	nd	nd	0	0	+++
LAGUNE								
Température	0	+	nd	nd	nd	++	+	+++
Salinité	++	++	---	+++	---	+++	0	+++
Rich. troph.	+++	0	nd	nd	nd	0	0	+++

La salinité semble jouer un rôle fondamental à l'échelle lagunaire. Elle influe sur la composition du peuplement et sur les différences régionales de biomasse totale, avec, de façon générale, des valeurs supérieures en saison sèche dans les zones estuarienne et est. Dans les régions à salinité très variable (l'estuaire et l'Est), l'absence d'influence de ce facteur sur la biomasse totale (voir tableau) masque en fait une influence au niveau de la composition faunistique. Cette influence se traduit par une alternance dans le temps et dans l'espace de trois types de communautés ("marine", "lagunaire" et "continentale"), qui atteignent des biomasses totales comparables. Dans ces régions, on peut considérer qu'il existe une certaine homéostasie en termes de biomasse.

La salinité ne semble avoir aucun effet direct sur l'activité ou les caractéristiques biologiques des organismes, hormis un effet positif sur la taille chez *A. clausi* et peut être chez *O. brevicornis*. De cet effet résulte une opposition entre des formes d'eaux oligohalines de petite taille observées dans l'Ouest toute l'année et à Bingerville à en saison humide, et des formes plus grandes trouvées en zone estuarienne toute l'année et dans l'Est en saison sèche. La relation entre la salinité et la longueur se caractérise par une zone seuil (5-7 de salinité) au dessous de laquelle l'influence de ce facteur est forte. Plus généralement, il semble que des salinités de cet ordre aient une signification particulière pour quelques espèces importantes, certaines (*P. hessei*, *B. plicatilis*) ne proliférant qu'au dessous de ce seuil, et d'autres (*O. brevicornis*) qu'au dessus. On peut qualifier ces espèces de sténohalines, bien que leur présence significative déborde parfois largement ce seuil. On signalera par ailleurs que *B. plicatilis* est abondante dans des milieux à concentrations en sels bien supérieure comme les mares natronées du Kanem, au Tchad (Pourriot *et al.* 1967). Les modalités d'action de la salinité sur l'activité métabolique qu'impliquent les variations d'abondance des trois ces espèces précédentes, n'ont pas été mises en évidence, seule l'espèce euryhaline *A. clausi* ayant été l'objet d'observations expérimentales dans ce domaine.

On signalera qu'un seuil de salinité du même ordre semble avoir une signification biologique pour d'autres organismes. Il correspondrait, selon nos données, à la limite supérieure de développement de fleurs d'eau à *Microcystis* (voir Chap.1.2). Il représenterait aussi une zone frontière importante pour la reproduction de plusieurs espèces de poissons (Albaret et Charles-Dominique, comm. pers.).

Quoi qu'il en soit, ce type d'action, confère à la salinité un caractère limitant. Il ferait de la zone ouest, où les salinité sont peu variables mais avoisinent le seuil critique de 5-7, une région sujette à de fortes variations interannuelles. Par contre la zone est, où la salinité est très fluctuante autour de ce seuil, est davantage sujette à des variations saisonnières brutales, aussi bien sur le plan de la composition que de l'abondance (voir par exemple la chute de biomasse d'*A. clausi* et de la biomasse totale

dès le début de la saison des pluies à Bingerville).

Les conditions trophiques semblent jouer un rôle sur la composition du peuplement et son évolution, mais ce rôle n'apparaît pas sur la base des analyses de corrélation lorsqu'on considère la biomasse totale à l'échelle lagunaire (voir tableau). L'effet le plus spectaculaire (et donc vraissemblable) est celui qui correspond à l'évolution vers des communautés à dominance d'*A. clausi*, lorsqu'on passe de conditions trophique "moyennes" à une situation d'eutrophie, phénomène observé en zone estuarienne (passage de Boulay à Bietri, cf. Chap. 2.2). Cependant, cette influence n'est peut être qu'apparente, le facteur trophique étant susceptible de masquer d'autres facteurs non mesurés et directement liés à la pollution.

A l'échelle de l'individu, par contre, ce facteur exerce une influence positive sur la croissance et la fécondité (donc sur le taux de production). Cette influence a été bien identifiée chez *A. clausi*, avec un seuil de concentration au delà duquel elle s'atténue. Ce seuil de concentration permet, de façon générale, de différencier d'une part, la zone ouest et les régions polluées, où ce facteur serait non limitant, et d'autre part, les zones estuarienne et est, où il présenterait ce caractère, soit dans l'espace (opposition entre la zone estuarienne rurale pauvre représentée par Boulay et les zones eutrophes de l'agglomération d'Abidjan), soit dans le temps (épisode "marin" de saison sèche à Boulay, et épisode continental de saison humide à Bingerville). Par ailleurs, compte tenu de ce que l'on sait sur la sélection des particules par les copépodes et sur les caractéristiques du seston (teneur en détritus et sa structure dimensionnelle), on peut supposer que des limitations alimentaires réelles sont susceptibles d'intervenir en lagune (cf. chap. 8.3).

La température, comme les conditions trophiques, agit sur la vitesse de développement, donc sur le recrutement et le taux de production. Son influence sur la biomasse ne se manifeste que dans l'Ouest, peut être du fait que cette région est soumise à des conditions hydrologiques plus stables. Il ne s'agit pas d'un facteur limitant à proprement parler, bien qu'il semble partiellement responsable des importantes variations saisonnières de biomasse observées dans l'Ouest.

La hiérarchie qui semble ainsi exister entre la salinité, les conditions trophiques et la température, n'est guère surprenante. Elle est probablement réelle, correspondant aux caractéristiques du milieu (forte amplitudes des variations de la salinité, biomasses de seston généralement fortes, températures élevées et peu variables), mais elle découle aussi du protocole de récolte des données retenu, qui

contribue à la mettre en valeur.

***

De façon générale, on peut estimer que les facteurs environnementaux sont dans leur ensemble favorables au développement du zooplancton. Malgré cela, les biomasses sont peu importantes. Il en résulte des rapports zooplancton/phytoplancton (ou seston) généralement faibles, qui témoignent de mauvais rendements de transfert entre zooplancton et phytoplancton. On peut également estimer que la contribution du zooplancton aux transferts de matière dans l'écosystème est réduite, inférieure *a priori* à ce que permettraient les conditions thermiques et trophiques favorables du milieu.

Certains éléments peuvent être avancés pour expliquer ces phénomènes.

Un premier élément est d'ordre faunistique et correspond à la très faible abondance des formes à forte productivité telles que les cladocères et les rotifères. Les causes qui expliquent le faible développement de ces formes sont certainement d'ordre osmotique. On sait en effet qu'elles sont très diversifiées et abondantes dans les eaux douces, alors que seulement quelques genres sont signalés en mer, milieu qui est pourtant caractérisé par l'extrême diversification de ses peuplement zooplanctoniques. Outre leur taux de production généralement plus élevé, ces formes présentent une reproduction par parthénogénèse et développent généralement une stratégie de reproduction de type r, qui les rend plus aptes à exploiter les afflux importants de production primaire susceptibles d'intervenir (voir plus haut). Cela se vérifie dans des étangs de pisciculture limitrophes (Layo) (Legendre *et al.* 1985). Enfin, il s'agit, tout au moins de façon générale chez les cladocères, d'organismes capables d'ingérer les particules de très petite taille (< 3 µm), qui seraient probablement, sinon inexploitées, du moins mal exploitées *via* la chaîne des consommateurs en leur absence. Du fait de la dominance des copépodes, le zooplancton lagunaire n'est donc pas apte à exploiter avec efficience le matériel nutritif dont il dispose, même si le copépode qui domine, *A. clausi*, est un des plus productifs. Par ailleurs on a constaté que les rendement net et brut de production étaient plutôt faibles, en partie du fait de dépenses métaboliques assez élevées. Enfin, sur le plan démographique, les structures se caractérisent dans l'ensemble par l'importance pondérale des adultes et des derniers stades copépodites (notamment les mâles), dont le taux de production est généralement plus faible que le taux des premiers stades.

D'autres facteurs sont d'ordre comportemental et liés à un phénomène à rythme nycthéméral: la migration verticale d'un fraction de la population, dominante en termes de biomasse. Ces migrations favorisent très certainement l'accumulation de

biomasse phytoplanctonique par des mécanismes que nous avons tenté de définir. Elles entraîneraient par ailleurs une diminution du rendement de transfert entre zooplancton et zooplanctophages pélagiques diurnes, par soustraction d'une fraction du stock de nourriture de ces derniers. Les migrations favoriseraient ainsi l'eutrophisation du milieu. Elles concourent enfin indirectement (du fait de cette accumulation) et directement (consommation "accidentelle" des individus concentrés sur le fond durant la journée par les organismes de la chaîne benthique) à favoriser le développement de la chaîne benthique ou détritique de transfert de matière.

Le rôle de la prédation comme facteur limitant n'a pas été pris en compte. Il est toutefois possible, que ce facteur joue un rôle important, en particulier si les mysidacés s'avéraient zooplanctophages ou omnivores. Ces organismes sont en effet abondants dans certaines régions (Ouest) et à certaines époques (Bingerville, saison humide). Si, par ailleurs, ils s'alimentaient le jour aux dépends des particules et microorganismes du fond, il existerait à un rapport prédateur/proie très élevé, rendant encore plus probable leur rôle dans la régulation de la biomasse de zooplancton, d'autant que la prédation s'exercerait principalement, en ce qui concerne *A. clausi*, sur les stades copépodites terminaux et sur les femelles.

***

Il s'avère ainsi qu'une étude sur l'abondance et l'alimentation des Mysidacés et, plus généralement du micronecton et des espèces présumées zooplanctophages (Ethmalose), est indispensable à une bonne compréhension du fonctionnement de l'écosystème et de la contribution qu'y apporte le zooplancton.

De façon plus générale, le présent travail met en évidence l'importance, des phénomènes nycthéméraux d'ordre biologique (nutrition, ponte, migrations en relation avec l'abondance phytoplanctonique et la prédation, ...) ou physique (turbulences crées par les vents), sur les caractéristiques fonctionnelles de l'écosystème et, *in fine*, sur la répartition d'abondance des espèces,.

Des recherches ponctuelles dans ces domaines semblent pouvoir être proposées en lagune et plus généralement dans les eaux plates très ventées, où ces phénomènes semblent devoir jouer un rôle prépondérant.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABOU DEBS C., 1979. Aspects de la physiologie et de la biologie de *Temora stylifera* Dana (Copépode Calanoïde): éléments du bilan en carbone et azote et optimisation de la fertilité. Thèse, Paris, 162 pp.

ALBARET J.J. & LEGENDRE M., 1985. Biologie et écologie des Mugilidae en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Intérêt potentiel pour l'aquaculture lagunaire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18,4: 281-303.

ALLAN J.D., KINSEY T.G. & JAMES M.C., 1976. Abundances and production of copepods in the Rhode River Subestuary of Chesapeake Bay. *Chesapeake Sci.*, 17, 2: 86-92.

ALLAN J.D., RICHMAN S., HEINLE D.R & HUFF R., 1977 . Grazing in Juvenile stages of some estuarine , calanoid copepods. *Mar.biol.*,43: 317-331.

AMBLER J.W., 1985. Seasonnal factors affecting egg production and viabili-ty of eggs of *Acartia tonsa* Dana from east lagoon, Galveston Texas. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 20: 743-760.

ANDREW T.E., 1985. Seasonal variations in the metabolic rates of zooplankton populations in a Thames Valley reservoir *Hydrobiologia*,127: 41-52.

ANONYME, 1968. Zooplancton Sampling. *Monogr. oceanogr. methodol., UNESCO* 2, 174 p.

ANTIA N.J., BERLAND B.R., BONIN D. & MAESTRINI S.Y., 1975. Comparative evaluation of certain inorganic sources of nitrogen for phototrophic growth marine microalgae. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 55 (3): 519-539.

ARASHKEVICH E.G., 1977. Duration of food digestion in marine copepods. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 24 suppl.: 431-438.

ARFI R., DUFOUR P. & MAURER D., 1981. Phytoplancton et pollution: premières études en baie de Biétri (Côte d'Ivoire). Traitement mathématique des données. *Oceanol. Acta*, 4: 319-329.

ARFI R., PAGANO M. & SAINT-JEAN L., 1988. Communautés zooplanctoniques dans une lagune tropicale (lagune Ebrié Côte d'Ivoire) variations spatio-temportelles. *Rev. Hydrobiol. Trop.*

ARMSTRONG F.A.J. & TIBBITS S., 1968. Photochemical combustion of organic matter in sea-water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*,, 48: 143-152.

AUBIN A. & LEBLANC A., 1986. Effets des variables abiotiqsues sur la biomasse animale de sept mares temporaires d'eau douce du Québec méridional. *Hydrobiologia*, 139: 143-152.

AUVRAY C. & DUSSART B., 1966. Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopides (Crustacés, Copépodes). I. Généralités: Cas des *Eucyclops*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 91, 3: 477-491.

AUVRAY C. & DUSSART B., 1967. Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopides (Crustacés, Copépodes). II. Cas des Cyclops et influence des facteurs extérieurs. Bull. Soc. Zool. Fr., 92, 1: 11-22.

BANSE K., 1977. Determining the carbon to chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.*, 41: 199 - 212.

BAYS J.S. & CRISMAN T.L., 1983. Zooplancton and trophic state relationships in florida lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40:1813- 1819.

BARTHEL K.G., 1983. Food uptake and growth efficiency of *Eurytemora affinis* (*Copepodae Calanidae*). *Mar. Biol.*, 74: 269-274.

BECKMAN B.R. & PETERSON W.T., 1986. Egg-production by *Acartia tonsa* in Long-Island Sound. *J. Plank. Res.*, 8, 5: 917-926.

BEERS J.R., 1966. Studies on the chemical composition of the major zooplankton in the Sargasso Sea of Bermuda. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 520-528.

BIEBL H. & PFENNIG N., 1979. CO2 fixation by anaerobic phototrophic bacteria in lakes, a review. *Arch. Hydrobiol.*, 12: 48-58.

BINET D., 1977. Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 15 (2): 89-109.

BINET D., 1978. Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Cah. ORSTOM sér. Océanogr.*, 16, 1: 19-61.

BLAZKA P., BRANDL Z. & PROCHAZKOVA L., 1982. Oxygen consuption and ammonia and phosphate excretion in pound zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 27 ,2: 294-303.

BOHRER R., 1980. Experimental studies on diel vertical migration. *In*: KERFOOT W. (ed.). Evolution and Ecology of Zooplankton Communities. Univ. Press, Lond.: 65-68.

BOLTOVSKOY D., PEDROZO FL. & BATTISTONI P.A., 1984. The effects of wind and diel vertical migrations on the distribution of freshwater zooplankton. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 19,3: 137-154.

BOTTRELL H.H., DUNCAN A. GLIWICZ Z.M., GRYGIEREK E., HERZIG A., HILLBRICHT-ILKOVSKA A.,KURASAVA H., LARSSON P. & WEGLENSKA T., 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, 24: 419-456.

BOUCHER J., RAZOULS C. & RAZOULS S., 1976. Composition chimique élémentaire en Carbone et Azote de *Centropages typicus* et *Temora stylifera.* Analyse des variations en fonction de la physiologie et des conditions écologiques. *Cah. Biol.mar.*, 51: 357-360.

BOUGIS P., 1974. Ecologie du plancton marin. II. Le zooplancton. Masson et Cie Ed., Paris, 200 p.

BOSSELMAN S., 1975 a. Population dynamics of *Eudiaptomus graciloides* in lake Esrom. *Arch. Hydrobiol.*, 75, 3: 329-346.

BOSSELMAN S., 1975 b. Production of *Eudiaptomus graciloides* in lake Esrom. *Arch. Hydrobiol.*, 76, 1: 43+64.

BOYD C.M., SMITH S.L. & COWLES T.J., 1980. Grazing patterns of Copepods in the upwelling system of Peru. *Limnol. Oceanogr.*, 15(4): 583-596.

BREMER P., & VIJVERBERG J., 1982. Production, population biology and diet of *Neomysis integer* (Leach) in a shallow Frisian lake (The Netherlands).

Hydrobiologia, 93: 41-51.

BRINTON E., 1967. Vertical migration and avoidance capability of Euphausiids in the California Current. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 4: 451- 483.

BURGIS M., 1970. The effect of temperature on the development time eggs of *Thermocyclops sp.*, a tropical cyclopoid copepod from Lake George, Uganda. *Limnol. Oceanogr.*, 15(5): 742-747.

BURGIS M., 1971. The ecology and production of copepods particulary *Thermocyclops hyalinus*, in the tropical lake George, Uganda. *Freshwat. Biol.*, 1: 169-192.

BURGIS M., 1974. Revised estimates for the biomass and production of zooplankton in lake George, Uganda. *Freshwat. Biol.*, 4: 535-541.

BURGIS M.J, DARLINGTON J.P.E.C., DUNN I.G., GANF, G.G., GWAHABA J.J., & Mc GOWAN L.M., 1973 . The biomass and distribution of organisms in lake George, Uganda. *Proc. R. Soc. Lond.* B, 184: 271-298.

BUTLER E.I., CORNER E.D.S. & MARSHALL S.M., 1969. On the nutrition and metabolism of zooplankton. VI. Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 49: 977-1001.

BUTLER E.I., CORNER E.D.S. & MARSHALL, S.M., 1970. On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the clyde sea-area. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50: 525-560.

CARLSON R.E., 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 2: 361-369.

CAUMETTE P., 1985. Développement des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans des lagunes peu profondes et des lagunes stratifiées. Etude de leur rôle dans le cycle du soufre et dans la production de biomasse. Thèse d'Etat Univ. Aix-Marseille II, 175 pp.

CAUMETTE P., PAGANO M. & SAINT-JEAN L., 1983. Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Bietri (Lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). Relations trophiques. *Hydrobiologia*, 106: 135-148.

CHAMPALBERT G., GAUDY R. & KERAMBRUN P., 1973. Résultats préliminaires sur la composition chimique élémentaire comparée en Carbone hydrogène et azote de quelques copépodes récoltés dans le Golfe de Marseille. *C.R. Acad. Sci. de Paris. Série D*: Sciences naturelles, 277 (5): 529-532.

CHAMPALBERT G. & KERAMBRUN P., 1979. Influence du mode de conservation sur la composition chimique élémentaire de *Pontella mediterranea (Copepoda: Pontellidae)*. *Mar. Biol.*, 51: 357-360.

CHAMPALBERT G. & KERAMBRUN P., 1982. Evolution de la constitution chimique élémentaire de *Pontella mediterranea* au cours des dernières générations annuelles dans le Golfe de Marseille. *J. Plank. Res.*, 4 (2): 287-297.

CHARLES-DOMINIQUE E., 1982. Exposé synoptique des données biologiques sur l'ethmalose *Ethmalosa fimbriata* S. Bowdich 1825. *Rev. Hydrobiol. trop.*

CHARLES-DOMINIQUE E. & DURAND J.R., 1982. Les lagunes de Côte d'Ivoire. Bibliographie provisoire. *Arch. Sci. C.R.O. Abidjan*, 8: 1- 26.

CHARLES-DOMINIQUE E. & HEM S., 1981. Biologie et pêche des crabes du genre *callinectes* Stimpson, 1860 (Décapodes, *Portunidae*) en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Résultats préliminaires. *Doc. Sci. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan*, 12,1: 95-121.

CHECKLEY D.M., 1980 a. The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply: laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.*, 25(3): 430-446.

CHECKLEY D.M., 1980 b. Food limitation of egg production by a marine planktonic copepod in the sea off southern California. *Limnol. Oceanogr.*, 25 (6): 991-998.

CHERVIN M., 1978. Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods. *Mar. Biol.*, 49: 265-275.

CLUTTER, RJ. & M. ANRAKU, 1968. Avoidance of samplers. in zooplancton sampling, *UNESCO Ed*: 57-76.

COETZEE D.J., 1981. Zooplancton distribution in relation to environmental condition in the Swartlei system southern Cape. *J. Limnol. Soc. South Afr.*, 7 (1): 5-12.

COETZEE D.J., 1985. Zooplankton and some environmental conditions in the Bot River estuary. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 45(3): 363-377.

CONNORS H.B., BIGGS D.C. & NINIVAGGI D.V., 1980. Particle size dependent maximum grazing rates for *Temora longicornis* fed natural particle assemblages. *Mar. Biol.*, 56: 65-70.

CONOVER R.J., 1956. Oceanography of long Island Sound. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa.*, 15: 156-233.

CONOVER R.J., 1978. Transformation of organic matter. *In* Marine Ecology. IV Dynamics, Ed. O. Kinne. J. Wiley & Sons, London: 221-499.

CONOVER R.J., & CORNER E.D.S., 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 48: 49-75.

CONOVER R.J. & MAYZAUD P, 1975. Respiration and nitrogen excretion of neritic zooplankton in relation to potential food supply. *10 th Eur. Symp. Mar. Biol., Vol 2*, Ostend, Belgium: 151-163.

CORKETT C.J. & MAC LAREN I.A., 1970. Relationships between development rates of eggs and older stages of copepodes *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50: 161-168.

CORNER E.D.S., COWEY C.B. & MARSHALL S.M., 1965 . On the nutrition and metabolism of zooplankton. III. Nitrogen excretion by *Calanus. J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 45: 429-442.

CULVER D.A. & BRUNSKILL G.J., 1969. Fayetteville green Lake, New York. 5. Studies of primary production and zooplankton in a meromictic maerl lake. *Limnol. Oceanogr.* 14: 862-873.

DAGG M.J., 1976. Complets carbon and nitrogen budgets for the carnivorous amphipod *Callipus laeviusculus* (Kroyer). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 61: 297-357.

DAGG M., 1977. Some effects of patchy food environments on Copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 22 (1): 99-107.

DAGG M., 1978. Estimated, *in situ*, rates of egg production for the copepod *Centropages typicus* (Kroyer) in the New york Bight. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, 34: 183-196.

DAGG M.J., 1983. A method for the determination of copepod feeding rates during short time intervals. *Mar. Biol.*, 75: 63-67.

DAGG M.J. & D.W. GRILL, 1980. Natural feeding rates of *Centropages typicus* females in the New York Bight. *Limnol. Oceanog.*, 25, 4: 597 - 609.

DAGG M.J. & WYMANN K.D., 1983. Natural ingestion rates of the copepods *Neocalanus plumchurus* and *N. cristatus* calculated from gut contents. *Mar. Ecol progr. Ser*, 13: 37-46.

DEASON E.E., 1980. Grazing of *Acartia hudsonica* (*A. clausi*) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (USA). Influence of food concentration and temperature. *Mar. Biol.*, 60(2/3): 101-1114.

DEMERS S. THERRIAULT J.C., BOURGET E. & ABDOURRAHMANE B., 1987. Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment: wind influence. *Limnol. Oceanogr.*, 32, 2: 327-339.

DOWNING J.A. & F.H. RIGLER, 1984. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Blaskwell, London, 501 pp.

DUFOUR P., 1984 a. La biomasse végétale des lagunes côtières. Exemple de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17,3: 207- 233.

DUFOUR P., 1984 b. Production primaire d'une lagune tropicale (Ebrié, Côte d'ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse d'Etat, Univ. Paris VI, tome 1, 166 p.

DUFOUR P., CREMOUX J.L. & SLEPOUKHA M., 1981 a. Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. I. Etude méthodologique et premiers résultats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 51: 247 - 267.

DUFOUR P., LEMASSON L. & CREMOUX J.L., 1981 b. Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. II. Variations géographiques et saisonnières. *J. Exp.Mar. Biol. Ecol.*, 51: 269-284.

DUFOUR Ph. & SLEPOUKHA M., 1975. L'oxygène dissous en lagune Ebrié: influence de l'hydroclimat et des pollutions. *Doc. Sc. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (2): 75-118.

DUMONT H.J. & MAAS S., (sous presse). Copepods of the lagune Ebrie (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.*

DUMONT H.J., VAN de VELDE I. & DUMONT S., 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of *Cladocera, Copepoda* and *Rotifera* from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oceanologia*, 19: 75-97.

DURAND J.R. & SKUBICH M., 1982. Les lagunes ivoiriennes. *Aquaculture*, 27 (3): 211-250.

DURBIN E.G. & DURBIN A.G., 1978. length and weight relationships of *Acartia clausi* from Narragansett Bay. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 5: 958-969.

DURBIN E.G., DURBIN A.G., SMAYDA T.J. & VERITY P.G., 1983. Food limitation of

production by adult *Acartia tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 6: 1199-1213.

DUVAL W.S. & GEEN G.H., 1975. Diel rhythms in the feeding and respiration of zooplankton. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 19: 518-523.

EDMONSON W.T., 1960. Reproductive rates of rotifers in natural populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 12: 21-77.

EDMONSON W.T., 1968. A graphical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates. *Oecologia*, 1: 1-37.

EDMONSON W.T. & WINBERG G.G., 1971. Secondary productivity in fresh waters. IBP Handbook, 17: 358 pp.

ECKSTEIN H., 1964. Untersuchungen über der Einfluss des Rheinwasser auf die Limnologie des Schluchsees. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl., 28: 119-182.

ELSTER H.J., 1954. Ueber die populations dynamich von *Eudiaptomus gracilus* Sars und *Heterocope borealis* Fisher in Bodensee-Obersee. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl., 20: 546-614.

ENRIGHT, J.T. & HAMMER W.M., 1967. Vertical diurnal migration and endogenous rythmicity. *Science*, 157: 937-941.

EPP R.W. & LEWIS W.M., 1980. Metabolic uniformity over the environmental temperature range in *Brachionus plicatilis (Rotifera) Hydrobiologia*, 73: 145-147.

FANCETT M.S. & KIMMERER W.J., 1985. Vertical migration of the demersal copepod *Pseudodiaptomus* as a means of predator avoidance. *J. exp. Mar. Biol.*, 88: 31-43.

FARMER L. & REEVE M.R., 1978. Role of the free Amino acid pool of the copepod *Acartia tonsa* in ajustment to salinity change. *Mar.Biol.*, 48: 311-316.

FERNANDEZ F., 1978. Metabolismo y alimentacion en copépodos planctonicos del Mediterraneo: respuesta a la temperatura. *Inv. Pesq.*, 42 ,1: 97-139.

FERRARI I., CECHERELLI V.U. & MAZZOCHI M.G., 1982 . Répartition du zooplancton dans deux lagunes du delta du Pô. *Oceanol. Acta*, n° SP: 293-302.

FROST B.W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 805-815.

FROST B.W., 1975. A threshold feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 20: 263-266.

FORWARD R.B., CRONIN T.W. & STEARNS D.E., 1984. Control of diel vertical migration: photo responses of larval crustacean. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 146-154.

FULTON R.S., 1982. Preliminary results of on experimental study of the effects of mysid predation on estuarine zooplankton community structure. *Hydrobiologia*, 93: 79-84.

GANF G.G. & BLAZKA P., 1974. Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (lake George, Uganda). *Limnol.,*

Oceanogr., 19,2: 313-325.

GAUDY R. ,1971. Etude expérimentale de la ponte chez trois espèces de copépodes pélagiques (*Centropages typicus, Acartia clausi, Temora stylifera*). *Mar. Biol.*, 9, 1: 65-70.

GAUDY R., 1973. Les variations saisonnières de la respiration chez quatre espèces de copépodes pélagiques du golfe de Marseille. *Neth. J. Sea. Res.*, 7: 267-279.

GAUDY R., 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, 25: 125-141.

GAUDY R., 1976. Etude du plancton de la rade de Villefranche sur Mer à la fin du printemps (17 mai 71 au 16 juin 71). III. Production secondaire des copépodes pélagiques. *Vie & Milieu*, 26, 1: 77-106.

GAUDY R., 1984. Structure et fonctionnement de l'écosystème zooplanctonique de l'interface terre-mer en Méditerranée nord- occidentale. *Océanis*, 10 (4): 367-383.

GAUDY R. & PAGANO M., 1987 a. Nutrition chez les copépodes en milieu lagunaire méditerranéen, en fonction de la concentration en particules et de la température. Comm. 2ème coll. Franco-Soviétique, Yalta, 1984. *IFREMER, Act. Coll.*, n°5: 137-151.

GAUDY R. & PAGANO M., 1987 b. Biologie d'un copepode des mares temporaires du littoral méditerranéen français: *Eurytemora velox*. III. Reproduction. *Mar. Biol.*, 94: 335-345.

GAUDY R., PAGANO M. & VIANO C., 1985. Production des Acartiidés en milieu lagunaire: dynamique des populations et approche physiologique. Report multigr., Univ. Aix Marseille II, 38 pp.

GEILING W.T. & CAMPBELL R.S., 1972. The effect of temperature on the development rate of the major life stages of *Diaptomus pallidus* Herrik. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 2: 304-307.

GEORGE D.G. & EDWARDS R.W., 1973. *Daphnia* distribution within Langmuir circulation. *Limnol. Oceanogr.*, 18,5: 798-800.

GEORGE D.G. & EDWARDS R.W., 1976. The effect of wind on the distribution of chlorophyll and crustacean plankton in a shallow eutrophic reservoir. *J. Appl. Ecol.*, 13: 667-690.

GERBER R.P. & GERBER M.B., 1979. Ingestion of natural particulate organic matter and subsequent assimilation, respiration and growth by tropical lagoon zooplankton. *Mar. Biol.*, 52: 33-43.

GERBER R.P. & MARSHALL N., 1975. Ingestion of detritus by lagoon pelagic community at Enewertak atoll. *Limnol. Oceanogr.*, 19: 815-824.

GLIWICZ M.Z., 1986. Predation and the evolution of vertical migration on zooplankton. *Nature*, 320: 746-748.

GOPHEN M., 1976. Temperature effects on life span, metabolism and development time of *Mesocyclops leuckartii*. *Oecologia*, 25: 271-277.

GOPHEN M., 1978 a. Errors in the estimation of recruitment of early stages of *Mesocyclops leuckarii* caused by the diurnal periodicity of egg production;

Hydrobiologia, 57, 1: 59-64.

GOPHEN M., 1978 b. The productivity of *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in Lake Kinneret (Israel). *Hydrobiologia*, 60, 1: 17-22.

GOPHEN M., 1981. Metabolic activity of herbivorous zooplankton in lake Kinneret (Israel) during 1972-1977. *J. Plank. Res.*, 1: 15-23.

GOPHEN M., CAVARI B.Z. & BERMAN T., 1974. Zooplankton feeding on differentially labelled algae and bacteria. *Nature*, 247 (5440): 393- 394.

GOPHEN M. & POLLINGHER U., 1985. Relationships between food availability, fish predation and the abundance of the herbivorous zooplankton community in lake kinneret. *Archiv. Hydrobiol. Beih.*, 21: 397-405.

GORLENKO V.M., CHEBOTAREV E.N. & KACHALKIN V.I., 1974. Microbial oxidation of hydrogen sulfide in lake Veisovo (Slavyank lakes). *Microbiology*, 43: 450-453.

GORLENKO V.M., CHEBOTAREV E.N. & KACHALKIN V.I., 1978. Microbiological characteristics of lake Mogilnoye. *Arch. Hydrobiol.*, 81: 475-492.

GRAS R., 1967. Considérations théoriques sur la production secondaire (zooplancton). ORSTOM Fort, Lamy, 8p + 11 p.

GRAS R., ILTIS A. & SAINT-JEAN L., 1971. Biologie des crustacés du lac Tchad. III. Régime alimentaire des entomostracés planctoniques. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 5: 285-296.

GRAS R. & SAINT-JEAN L., 1969. Biologie des crustacés du lac Tchad. I. Durée de développement embryonnaire et post-embryonnaire: premiers résultats. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 3: 43-60.

GRAS R. & SAINT-JEAN L., 1976 a. Durée du développement embryonnaire chez quelques espèces de Cladocères et de Copépodes du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10(4): 233-254.

GRAS R. & SAINT-JEAN L., 1976 b. Etude de la répartition spatiale du zooplancton dans le lac Tchad: variation de la dispersion en fonction des modalités d'échantillonage et des conditions hydrodynamiques du milieu. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10, 3: 201-229.

GRAS R. & SAINT-JEAN L., 1978 a. Taux de natalité et relation entre les paramètres d'accroissement et d'abondance dans une population à structure d'age stable: cas d'une population de Cladocères à reproduction par parthenogénèse. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12(1): 19-63.

GRAS R. & SAINT-JEAN L., 1978 b. Durée et caractéristiques du développement juvénile de quelques Cladocères du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12, 2: 119-136.

GRAS R. & SAINT-JEAN L., 1981 a. Durée du développement juvénile de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14(1): 39-51.

GRAS R. & SAINT-JEAN L., 1981 b. Croissance en poids de quelques copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*,14, 2: 135-147.

GRAS R. & SAINT-JEAN L., 1983. Production du zooplancton du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 16, 1: 57-77.

GREEN J.D., 1976. Populations dynamics and production of the Calanoid Copepod *Calamoecia lucasi* in a norther New Zealand lake. *Arch. Hydrobiol.*, suppl., 50, 4: 313-400.

GRINDLEY J.R., 1972. The vertical migration behavior of estuarine zooplankton. *Zool. Afr.*, 7: 13-20.

GUERIN J.P. & GAUDY R., 1977. Etude des variations du poids sec et de la constitution chimique élémentaire de *Tisbe holoturiae (Copépoda: Harpacticoïda)* élevé sur différents régimes artificiels. *Mar. Biol.*, 44: 65-70.

GUERRERO R., ABELLA C. & MIRACLE M., 1978. Spatial and temporal distribution of bacteria in a meromitic karstic lake basin: relationships with physico-chemical parameters and zooplankton. *Verh; int. Verh. Limnol.* 20: 2264-2271.

HAMMER W.M., GILMER R.W. & HAMMER P.P., 1982. The physical, chemical, and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau. *Limnol. Oceanogr.*, 27,5: 896-909.

HANEY J.F., 1973. An *in situ* examination of the grazing activities of natural zooplankton communities. *Arch. Hydrobiol.*, 72: 87-132.

HARGIS J.R., 1977. Comparison of techniques for the measurement of zooplankton filtration rates. *Limnol. Oceanogr.*, 22(5): 942-945.

HARDER W., 1968. Reactions of plankton organisms to water stratification. *Limnol. Oceanogr.*, 13,1: 156-168.

HARDY E.R., 1980. Composiçao do zooplancton em cimco lagos da Amazonia Central. *Acta Amazonia*, 10 (3): 577-609.

HART R.C., 1977. Feeding rhythmicity in a migrating, copepod (*Pseudodiaptomus hessei* (Mrazek)). *Freshwat. Biol.*, 7: 1-8.

HART R.C., 1981. Populations dynamics and demography of an estuarine copepod (*Pseudodiaptomus hessei*) in lake Sibaya, a subtropical freshwater coastal lake. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 7(1): 13-23.

HART R.C. & ALLANSON B.R., 1975. Preliminary estimates of production by a calanoid copepod in subtropical lake Sibaya. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 1434-1441.

HART R.C. & ALLANSON B.R., 1976. The distribution and diel vertical migration of *Pseudodiaptomus hessei* (MRAZEK) (*Calanoida copepoda*) in a subtropical lake in southern Africa. *Freshwat. Biol.*, 6: 183-198.

HEINLE D.R., 1966. Production of a calanoid copepod, *Acartia tonsa*, in the Patuxent River Estuary. *Chesapeake Sci.*, 7, 2: 59-74.

HEINLE D.R. & FLEMER D.A., 1975. Carbon requirements of a population of the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.*, 31: 235-247.

HEINLE D.R., HARRIS R.P., USTACH J.F. & FLEMER D.A., 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.*, 40: 341-353.

HEISEY D. & PORTER K.G., 1977. The effect of ambient oxygen concentration on filtering and respiration rates of *Daphnia galeata mendotae* and *Daphnia*

magna. Limnol. Oceanogr., 22, 5: 839-845.

HERBLAND A. & LE BOUTEILLER A., 1981. The size distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the equatorial atlantic Ocean: importance of ultraseston and consequences. *J. Plankt. Res.*, 3,4: 659-673.

HESSEN D.O., NILSSEN, J.P. & ERIKSEN , T.O, 1986. Food size spectra and species replacement within herbivorous zooplankton. *Internat. Rev. ges. Hydrobiol.*, 71,1: 1-10.

HILLBRITCH-ILKOWSKA A., 1977. Trophic relations and energy flow in pelagic plankton. *Pol. ecol. Stud.*, 3, 1: 3-88.

HOLM-HANSEN O., LORENZEN C.J., HOLMES P.W. & STRICKLAND J.D.H., 1965. Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 30: 3 - 15.

HOPKINS T.L., 1968. Carbon and Nitrogen contents of fresh and perserved *Nematoscelis difficilis*, a Euphausiid crustacean. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 31: 300-304.

HUNTLEY M. & R. BROOKS E.R., 1982. Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Calanus pacificus. Mar. Biol.*, 71: 23-31.

HUTCHINSON G.E., 1967. A treatise on limnology. Vol 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley & Son, inc, New york., 1115 pp..

IKEDA T., 1971. Changes in respiration rate and in composition of organic matter in *Calanus cristatus* (*Crustacea copepoda*) under starvation. *Bull. Fac. Fish. Holkaido Univ.*, 21 (4): 280-298.

IKEDA T., 1977. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. *Bull. Plank. Soc. Japan.*, 24,1: 19-28.

IKEDA T. & SKJOLDAL H.R., 1980. The effects of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. VI. Changes in physiological activities and biochemical components of *Aectes sibogae australis* and *Acartia australis* after capture. *Mar. Biol.*, 58: 285-293.

IKEDA T. & MITCHELL A.W., 1982. Oxygen uptake, amnoniac excretion and phosphate excretion by krill and other antartic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. *Mar. Biol.*, 71: 283-298.

ILTIS A., 1984. Biomasses phytoplanctoniques de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 118: 153 - 175.

INFANTE A. & EDMONSON W.T., 1985. Edible phytoplankton and herbivorous zooplankton in lake Washington. *In*: Food limitation and the structure of zooplankton communities. W. Lampert, Ed. *Ergb. Limnol.*, 21: 161- 172.

ITOH K., 1970. A consideration of feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bull. Plankton. Soc. Japan.*, 17: 1-10.

IVANOVA M.V., 1973. Growth patterns of Copepod Crustaceans. *Gidrobiol. Zh., Kiev*, 9: 47-54.

JACOBS W.M. & BOUWHUIS A.M.J., 1979. The year cycle of *Eudiaptomus vulgaris* (Schmeil 1896)(*Copepoda, Calanoida*) in a small, acid water body during, 1973,

development in the natural habitat and relationships between temperature and duration of development stages. *Hydrobiologia*, 64, 1: 17-36.

JORGENSEN B.B. KUENEN J.G. & COHEN Y., 1979. Microbial transformation of sulfur compounds in a stratified lake (Solar lake, Sinai). *Limnol. Oceanogr.*, 24: 799-822.

JEFFRIES H.P.,1967. Saturation of estuarine zooplankton by congeneric associates. *in*: Estuaries, G.H. LAUFF (Ed.). Washington D.C.: *American Association for advancement of Science*: 500-508.

KERAMBRUN P.& CHAMPALBERT G., 1982. Stabilité de constitution chimique élémentaire et richesse protéïque d'un copépode hyponeustonique *Anomalocera patersoni* Templeton. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 63: 17-25.

KERFOOT W.C., 1980. Evolution and ecology of zooplankton communities. University Press of England, 793 pp..

KERFOOT W.C., 1985. Adaptative value of vertical migration: comments on the predation hypothesis and some altervatives. *In* Migrations: mechanisms and adaptative significance. RANKIN, M.A. Ed.. *Contrib. Mar. Sci.* suppl. 27: 91-113.

KETCHUM B.H., 1962. Regeneration of nutrients by zooplankton. *Rapp. P.V. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 153: 142-147.

KIMMERER W.J., 1983. Direct measurement of the production: Biomass ratio of the subtropical calanoid copepod *Acrocalanus mermis*. *J. Plank. Res.*, 5(1): 1-14.

KIMMERER W.J. & MC-KINNON A.D., 1987. Growth, mortality, and secondary production of the copepod *Acartia tranteri* in Westernport Bay, Australia. *Limnol. Oceanogr.*, 32, 1: 14-28.

KIORBOE T., MOHLENBERG F. & RIISGARD H.U., 1985. *In situ* feeding rates of planktonic copepods: a comparison of four methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 88: 67-81.

KLEKOWSKI R.S., KUBRINA L.V. & TUMANSEVA N.I., 1977. Respiration in the microzooplankton of the equatorial upwelling in the eastern Pacific Ocean. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 24 suppl.: 467-489.

KONAN J., 1983. Régime alimentaire des deux espèces de Chrysichthys en lagune (Côte d'Ivoire), Mémoire d'ingénieur ENSAR, spécialité halieutique.

KORINEK V., 1971. Direct determination of zooplankton reproduction. *In*: A manual on methods for the measurement of secondary productivity in freshwaters, Edmonson & Winberg eds, IBP Handbook n°17, Oxford, 358pp.

KOZA V., KORINEK V., 1985 . Adaptability of the filtration screen in *Daphnia*: another answer to the selective pressure of the environment. *In* Food limitation and the structure of the zooplankton communities., Ed by W. LAMPERT, E. Schweiz bart'sche Verlegsbuchhandlunez, Stuttgart.

LAM HOAI T., 1985. Evolution saisonnière du zooplankton dans trois sites peu profonds de Thau, une lagune nord-méditerranéenne. *Hydrobiologia*, 128: 161-174.

LAMOTTE M., 1972. Bilans énergétiques et productions à l'échelle des individus et à l'échelle des populations. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 103,1: 21-36.

LANCE J., 1965. Respiration and osmotic behavior of the copepod *Acartia tonsa* in

diluted sea water. *Comp. Bioch. physiol*, 14: 155- 165.

LANDRY M.R., 1975. The relationships between temperature and development of life stages of the marine Copepod *Acartia clausi* Giesbr. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 5: 854-857.

LANDRY, M.R., 1978. Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 63,1: 77-119.

LAWRENCE J.C., HAYNES R.C. & HAMMER U.T., 1978. Contribution of photosynthetic green sulfur bacteria to total primary production in a meromictic saline lake. *Ver. int. Ver. Limnol.*, 20: 201-207.

LEBORGNE R..,1975. Equivalences entre les mesures de biovolumes, poids secs, poids sec sans cendre, carbone, azote et phosphore du mésozooplancton de l'Atlantique tropical. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 13 (3): 179-196.

LEBORGNE R., 1978. Evaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanologica acta*, 1(1): 107-118.

LE BORGNE R., 1979. Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37: 127- 137.

LE BORGNE R., 1981. Relationships between the hydrological structure, chloropyll and zooplankton in the Gulf of Guinea. *J. Plank. Res.*, 3: 577-592.

LE BORGNE R., 1982 a. Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplankton de l'atlantique intertropical oriental. I. les conditions expérimentales et la température. *Oceanogr. Trop.*, 17,1: 27-44.

LE BORGNE R., 1982 b. Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton de l'atlantique inter-tropical oriental. II. Nature des populations zooplanctoniques et facteurs du milieu. *Oceanogr. Trop.*, 17,2: 187-201.

LE BORGNE R., 1986. The release of soluble end products of metabolism. *In* CORNER E.D.S. and O'HARA (eds). The biological chemistry of Marine copepods, Oxford Univ. Press, 109-164.

LE BORGNE R. & BINET D., 1979. Dix ans de mesures de biomasses de zooplancton à la station côtière d'Abidjan 1969-1979. *Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan*; 10, 2: 165-176.

LE BORGNE R. & DUFOUR P., 1979. Premiers résultats sur l'excrétion et la production du mesozooplancton de la Lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Scien. Centr. Rech. Oceanogr. Abidjan*, 10, 1: 1-39

LE BORGNE R., DANDONNEAU Y. & LEMASSON L., 1985. The problem of the island mass effects on chlorophyll and zooplankton standing stock around Mare (Loyalty Islands) and New Caledonia. *Bull. Mar; Sci.*, 37 (2): 450-459.

LE BORGNE R., HERBLAND A., LE BOUTEILLER A. & ROGER C., 1983. Biomasse, excrétion et production du zooplancton - micronecton hauturier du golfe de Guinée. Relations avec le phytoplancton et les particules. *Oceanogr. trop.*, 18, 2: 419-460.

LE BOUTEILLER A. & HERBLAND A., 1982. Diel variation of chlorophylla as evidenced

from a 13 day station in the equatorial atlantic ocean. *Oceanol. Acta*, 5, 4: 433-441.

LEE R.F., 1974. Lipid composition of the copepod *Calanus hyperboreus* from Arctic Ocean. Changes with depth and season. *Mar. Biol.*, 26: 313-318.

LEGAND M., 1958. Variations diurnes du zooplancton autour de la Nouvelle Calédonie. *Inst. français* d'Océanie, *sér. Océanogr. rapp. Sci.* n°6, 42 pp..

LEGENDRE M., PAGANO M. & SAINT-JEAN L., 1987. Peuplements et biomasse zooplanctonique dans des étangs de pisciculture lagunaire (Layo, Côte d'Ivoire): étude de la recolonisation après la mise en eau. *Aquaculture.*, 67: 321-341.

LEMASSON L., PAGES J., DUFOUR P. & CREMOUX J.L., 1981. Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.* 14,3: 191-212.

LENZ J., 1977. Seston and its main composents. *In* Microbiological ecology. of a brackish water environment., Rheinheimer G. (ed)., *Ecological Studies* 25, Springer Verlag, Berlin, 37-60.

LEWIS W.M. Jr., 1979. Zooplankton community analysis. Studies on a tropical system. Springer-Verlag, New-York, 163 pp.

LITTERICK M.R., GAUDET J.J., KALFF J. & HELLACK J.M., 1979. The limnology of lake Naivasha. SIL Workshop on African Limnology, Nairobi, 16-23 Dec. 1979. 72 pp.

LOEILLET C., 1985. Etude statistique des distributions de taille des particules en suspension dans deux zones soumises à l'influence rhodanienne (Dasse 1 de Fos, Golfe du Lion). Thèse 3è cycle, Univ. Aix Marseille II, 163 pp.

LORENZEN C.J., 1967. Détermination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 343-346.

MACKAS D.L. & BOHRER R., 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 25: 77 - 85.

MAC-QUEEN D.J., POST J.R. & MILLS E.L., 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 8: 1571-1581.

MAGNIEN R.E. & GILBERT J.J., 1983. Diel cycles of reproduction and vertical migration in the rotifer *Keratella crassa* and their influence on the estimation of population dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 5: 957-969.

MALARA G., 1974. Relation entre la respiration et l'excrétion chez les animaux planctoniques: le rapport atomique O/N. *Union. Océanogr. France*. 6, 3: 15-20.

MARGALEF J.R., 1969. Comunidades planctonicos en lagunas litorales. Mem. Simp. Int. Lagunas Costeras. UNAM - UNESCO - Nov. 28 - 30, Mexico D.F.: 545 - 562.

MARSHALL S.M., 1973. Respiration and feeding in copepods. *Mar. Biol.*. 2: 57-120.

MARTIN J., 1968. Phytoplankton-Zooplankton relationships in Narragansett Bay. III. Seasonal changes in zooplankton excretion rates in relation to phytoplankton abundance. *Limnol. Oceanogr.*, 13: 63-71.

MATSUYAMA M. & SHIROUZU E., 1978. Importance of photosynthetic sulfur bacteria,

Chromatium sp., as an organic matter producer in lake Kaiike. *Jap. J. Limnol.*, 39 (3): 103-111.

MAURER D., 1978. Phytoplancton et pollution en lagune Ebrié (Abidjan). Secteur de Cortion (Marseille). Thèse 3ème cycle, Univ Aix Marseille II, 112 pp.

MAYRAT A., 1965. Calcul et comparaison des droites d'allométrie de croissance. *C.R. Soc. Biol.*, 159: 2139-2143.

MAYZAUD P., 1973. Respiration et excrétion azotée de zooplancton. III. Etude de l'influence des variations thermiques. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris.*, 49, 2: 113-122.

MAYZAUD P. & MARTIN J.L.M., 1975. Some aspects of the biochemical and mineral composition of marine plankton. *J. exp. mar. Biol.Ecol.*, 17: 297-310.

MAYZAUD O., MAYZAUD P., DE LA BIGNE C. & GRAHAN P., 1984. Diel changes in the particulate environment, feeding activity and digestive enzymes concentration in neridic zooplancton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 84: 15 - 35.

MENZEL D.W. & CORWIN N., 1965. The measurement of total phosphorus in sea water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnol. Oceanogr.*, 10,2: 280-283.

MIDDLEBROOCK K. & ROFF J.C., 1985. Comparison of methods for estimating annual productivity of copepods *Acartia hudsonica* and *Eurytemora herdmani* in Passamaquoddy Bay, New Brunswick. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 656-664.

MILLER C.B., JOHNSON J.K. & HEINLE D.R., 1977. Growth rule in the marine Copepod genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 2: 326-335.

MILLER C.A. & LANDRY M.R., 1984. Ingestion - independent rates of ammonium excretion by the copepod *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 78: 265-270.

MORAITOU-APOSTOPOULOU M., 1974. An ecological approach to the systematic study of planktonic Copepods in a polluted area (Saronic bay Greece). *Boll. Pesca, Piscic. Idrobiol.*, 29 (1): 29-47.

MORAITOU-APOSTOPOULOU M. & VERRIOPOULOS G., 1978. Quelques facteurs influant sur la nutrition d'un copépode adapté à un biotope pollué et eutrophisé. *Rev. Int. Océanogr. Méd.*, 51-52: 89-99.

MORAITOU-APOSTOPOULOU M., VERRIOPOULOS G. & TSIPOURA N., 1986. Dimensional differentiation between five planktonic organisms living in two areas characterized by different salinity conditions. *Arch. Hydr.*, 105, 4: 453-469.

MUCK P. & LAMPERT W., 1980. Feeding of freshwater filter-feeders at very low concentrations: Poor evidence for "threshold feeding" and "optimal foraging" in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis*. *J. Plank. Res.*, 2 (4): 367-379.

MULLIN M.M., 1963. Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limnol. Oceanogr.*, 8, 2:239-250.

MULLIN M.M. & BROOKS E.R., 1970. Growth and metabolism of two planktonic marine copepods as influenced by temperature and type of food. *In* Marine food chains. Ed. Steele, Oliver & Boyd Edinburg: 74- 95.

MUNRO I.G., 1974. The effects of temperature on the development of egg, naupliar and copepedite stages of the two species of copepods, *Cyclops vicinus* and

Eudiaptomus gracilis Sars. *Oecologia*, 16: 355- 367.

MURTAUGH P.A., 1983. Mysid life history and seasonal variation in predation pressure on zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*,40,: 1968-1974.

MURTAUGH P.A., 1985. Vertical distribution of zooplankton and population dynamics of *Daphnia* in a meromictic lake. *Hydrobiologia*, 123: 47-57.

NASSOGNE A., 1972. Etudes préliminaires sur le rôle du zooplancton dans la constitution et le transfert de la matière organique au sein de la chaîne alimentaire marine en Mer Ligure. Publ. n°B.I.O. 187 Direction Biologie EURATOM, 238 pp..

NEMOTO T., MAUCHLINE J. & KAMADA K., 1976. Brood size and chemical composition of *Paraeuchaeta norvegica* (*Crustacea, Copepoda*) in Loch Estive Scotland. *Mar. Biol.*, 36: 151-157.

NERO R.W. & G. SPRULES W.G., 1986. Zooplankton species abundance and biomass in relation to occurence of *Mysis relicta* (*Malacostracea: Mysidacea*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 2: 420-434.

NEUNES H.W. & PONGOLINI G., 1965. The breeding of pelagic copepod *Euterpina acutifrons* (Dana) in the laboratory. Nature, 208: 571-573.

NIE H.W., J. BROMLEY H.J. & VIJVERBERG J., 1980. Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Plankton Res.*, 2,4: 317-334.

NIVAL P., MALARA G., CHARRA R., PALAZZOLI J. & NIVAL S., 1974. Etude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques (*crustacea*) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 15: 231-260.

NIVAL P. & NIVAL S., 1976. Particle retention efficiencies of a herbivorus copepod *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): Effect of grazing. *Limnol. Oceanogr.* 21: 24-38.

ODUM W.E. & HEALD E.J., 1972. Trophic analysis of an estuarine mangrove community. *Bull. Mar. Sci.* 22, 3: 673-738.

OHMAN M.D., FROST B.W. & COHEN E.B., 1983. Reverse diel vertical migration: an escape from invertebrate predators. *Science*, 220: 1404-1407.

OMORI M., 1969. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 3: 4-10.

OMORI M., 1970. Variation of length, weight, respiratory rate, and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. *In* Mar. Food Chain Ed. J-H. STEELE, OLIVER et BOYD, Edinburgh: 113-126.

OMORI M., 1978. Some factors affecting on dry weight, organic weight and concentrations of carbon and nitrogen in freshly prepared and in preserved zooplankton. *Internat. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 63, 2: 261- 269.

OMORI M. & IKEDA T., 1984. Methods in marine zooplancton ecology. J. Wiley & sons , New York, 332 pp.

ORCUTT J.D. Jr & PORTER K.G., 1983. Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 4: 720-730.

PAFFENHOFER G.A., 1971. Grazing and ingestion rates of *nauplii*, copepodits and adults of the marine copepod *Calanus helgolandicus. Mar. Biol.* , 11: 286-298.

PAFFENHOFER G.A., 1976. Feeding , growth and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus. Limnol. Oceanogr.*, 21: 39-50.

PAFFENHOFER G.A. & KNOWLES S.C., 1978. Feeding of marine planktonic copepods on mixed phytoplankton. *Mar. Biol.*, 48: 143-152.

PAGANO M.,1981. Etude biométrique et mesure de la biomasse à différents stades chez le copépode *Eurytemora velox. Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 27, 4: 147

PAGANO M. & SAINT-JEAN L., 1983. Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16, 2: 151- 163.

PAGANO M. & SAINT-JEAN L.,1985. Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) obtenues par des mesures de fluorescence de broyats d'animaux. *Hydrobiologia*, 121: 83-95.

PAGANO M. & SAINT-JEAN L., 1989. Biomass and production of the calanoid copepod *Acartia clausi* in a tropical coastal lagoon: Lagune Ebrié, Ivory Coast. *In* Topics in marine biology. Ros, J.D. ed. *Scient. Mar.* 53 (2-3): 617-624.

PAGANO M. & SAINT-JEAN L., 1990. Comparaison de deux techniques de prélèvement du zooplancton, le filet et la trappe de Schindler, en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia* 173: 167-172.

PAGANO M. & SAINT-JEAN L., en prep. Teneurs en matière organique carbone, azote et phosphore du mesozooplancton d'une lagune tropicale (lagune Ebrié: Côte d'Ivoire).

PAGES J., LEMASSON L. & DUFOUR P., 1979. Elements nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire. Cycle annuel., *Arch. Sci. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan* 5: 1-60.

PALOHEIMO J.E., 1974. Calculation of instantaneous birth rate. *Limnol. Oceanogr.* 5: 692-694.

PARKING T.B. & BROCK T.D., 1980. Photosynthetic bacterial production in lakes: the effects of light intensity. *Limnol. Oceanogr.* 25: 711- 718.

PARRISH K.K. & WILSON D.F., 1978. Fecundity studies on *Acartia tonsa* (*Copepoda, Calanoida*) in standarized culture. *Mar. Biol.* 46: 65-81.

PERYUYEVA YE. G., 1977. Diurnal feeding rhythm of IV copepodit stage of *Calanus glacialis. Oceanology.* 17: 719-721.

PETERS R.H., 1984. Methods for the study of feeding, grazing and assimilation by zooplankton. *In* A manual of methods for the assesment of secondary production in Freshwaters, J.A. Downing F.H. Rigler Eds. London: 336-412.

PETIPA T.S., 1978. Matter accumulation and energy Expenditure in planktonic ecosystems at different trophic levels. *Mar. Biol.* 49: 285-293.

PETIPA T.S., 1979. Trophic relationships in communities and the functionning of marine ecosystems: I. Studies on trophic relationships in pelagic communities of the southern Seas of USSR and in the Tropical Pacific. *In* Marine Production

Mecanisms, IBP 20 Dun MJ cd London, 11: 233-250.

PFENNIG N., 1978. General physiology and ecology of photosyhthetic bacteria. *In* The photosynthetic bacteria, Clayton, R. & Sistrom, W. eds. N.Y.: 3-18.

PFENNIG N. & TRUPER H.G., 1981. Isolation of members of the family *Chromatiacea* and *Chlorobiacea*. *In* The procaryotes. Starr, M., Stolp, H., Truper, H.G., Balows, A. & Schlegel, H. Eds. N.Y.: 279-289.

PILLAI P.P., QASIM S.Z. & NAIR A.K., 1973. Copepod component of zooplankton in a tropical estuary. *Indian Jour. Mar. Sci.*. 2: 38-46.

PLANTE-CUNY M.R., 1977. Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Abidjan, Côte d'Ivoire). *Cah. ORSTOM sér. Oceanogr.*, 15,1: 3-25.

PLATT T. & CONOVER R.J., 1971. Variability and its effect on the 24h chlorophyll budget of a small marine basin. *Mar. Biol.* 10, 1: 52 - 65.

POSTGATE J.R., 1966. Media for sulfur bacteria. *Lab. Pract.* 15: 12- 39.

POULET S.A., 1973. Grazing of *Pseudocalanus minutus* on naturally occuring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 18: 564-573.

POULET S.A., 1978. Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occuring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1126-1143.

POULET S.A., 1982. Nutrition du zooplancton marin: interface particules copepodes. Thèse état, Univ. Paris 6, Tome 1, 156 pp.

POURRIOT R., CAPBLANCQ J., CHAMP P. & MEYER J.A., 1982. Ecologie du plancton des eaux continentales. Masson et Cie. Ed., Paris, 198 pp.

PRASADA RAO D.G.V. & GANAPATI P.N., 1968. Respiration as a function of oxygen concentration in intertidal barnacles. *Mar. Biol.*, 1: 309- 310.

PRICE H.J., PAFFENHOFER G.A., 1985 . Perception of food availability by calanoid copepods. *In* Food limitation and the structure of the zooplankton communities. Ed. by W. LAMPERT, E. Schuuweitz bart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

QASIM S.Z., 1970. Some problems related to the food chains in a tropical estuary. *In* Marine food chains, Steel, J.H. ed. Edinburg: 45-51.

RAHM V.U., 1964. Zur oekologie des Zooplanktons der lagune Ebrié (Elenbeinküste). *Acta Tropica*, 21 (1): 1-47.

RANKIN M.A., 1985. Migration: mechanisms and adaptative significance. *Contribution Mar. Sci.*, suppl. 27, pp..

RANTA E. & V. NUUTINEN, 1985. *Daphnia* exhibit diurnal vertical migration in shallow rock-pools. *Hydrobiologia*, 127: 253-256.

RAZOULS S., 1972. Influence des conditions expérimentales sur le taux respiratoire des copépodes planctoniques. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 9: 145-153.

RAZOULS S., 1977. Analyse pondérale, élémentaire et calorimétrique des stades juvéniles de copépodes pélagiques au cours d'une année. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*,

26: 265-273.

REDFIELD A.C., KETCHUM B.H. & RICHARDS F.A., 1963. The influence of organisms on the composition of sea-water. Sea. *Ideas and observations on progress in the study of the seas*. 2: 26-77.

REDFIELD G.W., 1984. Modifications to the Schindler-Patalas zooplankton trap. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 1417-1424.

REDFIELD G.W. & C.R. GOLDMAN , 1978. Diel vertical migration and dynamics of zooplankton biomass in the epilimnion of Castle Lake, California, *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 381-387.

REEVE E.C.R., 1940. Relative growth in the Snout of Anteaters. A study in the application of quantitative methods of systematics. *Proc. zool. Soc., sér. A*, 110: 47-80.

REEVE M.R. & COSPER E., 1973. The plankton and other seston in card Sound, South Floride, in 1971. Technical Report. Univ. Miami, USA, 24pp.

REEVE M.R. & WALTER M.A., 1977. Observations on the existence of lower threshold and upper critical food concentrations for the copepod *Acartia tonsa* Dana. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 29: 211-221.

REPELIN R., 1985. Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nycthéméraux en lagune Ebrié. *Doc. Sci. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan*. 16: 1-43.

RICHMAN S., HEINLE D.R. & HUFF R., 1977. Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the chesapeake bay. *Mar. Biol.* 42; 69-84.

RICKER W.E., 1973. Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 409-434.

RIPPINGALE R.J. & HODGKIN E.P., 1977. Food availability and salinity tolerance in a brackish water copepod. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 28: 1-7.

ROGER C., 1978. Azote et phosphore chez un crustacé macroplanctonique, *Meganyctiphanes norvegica*. (M. Sars) (*Euphausiacea*): excrétion minérale et constitution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 33: 57-83.

ROMAN M.R., 1977. Feeding of the copepod *Acartia tonsa* on the diatom *Nitzschia closterium* and brown Algae *Fucus vesiculosus* detritus. *Mar. Biol.* 42: 149-155.

ROMAN M.R., 1980. Tidal renspension in Buzzard Bay, Massachussets. III - Seasonal cycles of Nitrogen and Carbon: Nitrogen *ratio* in the seston and zooplankton. *Estuar. Coastal. Mar. Sci.*, 11: 9-16.

ROMAN M.R., REEVE & FROG J.L., 1982. Carbon production and export from Biscayne Bay, Florida. I. Temporal patterns in primary production seston and zooplankton. *Estuar., Coast. and Shelf Sci.*, 17: 45- 59.

ROMAN M.R. & RUBLEE P.A., 1980. Containments effects in a copepod grazing experiments: a plea to the end of the black box approach. *Limnol. Oceanogr.* , 25: 982-990.

ROMAN M.R. & RUBLEE P.A., 1981. A method to determine *in situ* zooplankton grazing rates on natural particle assemblages. *Mar. Biol.* , 65:303-309.

ROMANENKO V.I., PEIRES-EIRIS M., KUDRYAVSTEV V.M. & PUBIENE A., 1976. Microbial processes in meromictic lake Vae de San Juan , Cuba. *Microbiology*, 45: 466-472.

ROSENBERG G.G., 1980. Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod *Acartia clausi*. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 738-742.

RUNGE J.A. & OHMAN M.D., 1982. Size fractionation of phytoplancton as an estimate of food available to herbivores. *Limnol. Oceanogr.*, 27, 3: 570-576.

SAINT-JEAN L.,, 1983. The zooplankton. *In* Lake Chad. Ecology and productivity of a shalllow tropical ecosystem. J.P. CARMOUZE *et al.* Eds. W. Junk Publishers, The Hague: 199-231.

SAINT-JEAN L. & PAGANO M., 1983. Rhytme journalier de ponte chez *Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16: 145-150.

SAINT-JEAN L. & PAGANO M., 1984. Influence de la salinité, de la tempéra-ture et de la quantité de particules en suspension sur la croissance et la production d'oeufs d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17,3: 235-244.

SAINT-JEAN L. & PAGANO M., 1987. Taille et poids individuels des principaux taxons du zooplancton lagunaire ivoirien: lagune Ebrié; étangs de pisciculture saumâtres de Layo. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (1): 13-20.

SAINT-JEAN L. & PAGANO M. , 1990. Variation nycthémérale de la répartition verticale et de l'efficacité de collecte du zooplancton en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 194: 247-265.

SAINT-JEAN L. & PAGANO M., en prép.. Respiration et excretion du mésozooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire).

SATOMI M. & POMEROY L.R., 1965. Respiration and phosphorus excretion in some marine populations. *Ecology.*, 46, 6: 877-881.

SEITZ A., 1979. On the calculation of birth rates and death rates in fluctuating populations with continuous recruitement. *Oecologia*, 41: 343-360.

SEKIGUCHI H., MC-LAREN I.A. & CORKETT C.J., 1980. Relationships between growth rate and egg production in the copepod *Acartia clausi hudsonica*. *Mar. Biol.*, 58: 133-138.

SERRUYA C., GOPHEN M. & POLLINGHER U., 1980 . Lake Kinneret: carbon flow patterns and ecosystem management. *Arch. hydrobiol.* 88, 3: 265- 702.

SHANMUNGAM A., KASIMATHAN R. & MARUTHAMUTU S., 1986. Biomass and composition of zooplankton from Pitchavaram mangroves Southeast coast of India. *Indian.Jour. Mar. Sci.*, 15: 111-113.

SHELDON R.W., PRAKASH A. & SCUTLIFFE Jr, W.H., 1972. The size distribution of particules in the Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 17: 327- 340.

SHELDON R.W., SCUTCLIFFE W.H. & PRAKASH A., 1973. The production of particules in the surface waters of the ocean with particular reference to the sargasso sea. *Limnol. Oceanogr.* 18: 719-733.

SHUMAN F.R. & LORENZEN C., 1975. Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnol. Oceanogr.*, 20: 580 - 586.

SIMARD Y., LACROIX G. & LEGENDRE L., 1985. *In situ* twilight grazing rythme during diel vertical migration of a scattering layer of *Calanus finmarchicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 30,3: 598-606.

SINGH P.J., 1972. Studies on the food and feeding of the freshwater calanoid *Rhinediaptomus inducus* Kiefer. II. Diurnal variations in feeding propensieties. *Hydrobiologia*, 39: 209-215.

SOROKIN Y.I., 1969. On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. *In* Primary productivity in aquatic environments. Goldman, C.R. Ed. Univ. California Press: 199- 205.

SOROKIN Y.I., 1970. Interrelations between sulfur and carbon turnover in meromictic lakes. *Arch. Hydrobiol.*, 66: 391-466.

SOROKIN Y.I. & KATODA H., 1972. Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in freshwaters. IBP Handbook 23, Blackwell Sci. Publ., Lond.

SOURNIA A., 1974. Circadian periodiatis in natural population of marine phytoplankton. *Adv. Mar. Biol.*, 12: 325 - 389.

SPINDLER K.D., 1971. Investigations on the influence of external factors on the duration of the embryonnic development and on the moulting rhythm of *Cyclops vicinus*. *Oecologia*, 7:342-355.

SPRULES W.G. & MUNAWAR M., 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity size and pertubation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1789-1794.

STARKWEATHER P.L., 1978. Diel variation in feeding behaviour of *Daphnia pulex*. Influences of food density and nutritional history of mandibular activity. *Limnol. Oceanogr.*, 23:307-377.

STAVN R.H., 1971. The horizontal-vertical distribution hypothesis: Langmuir circulation and *Daphnia* distribution. *Limnol. Océanogr.*, 16, 2: 453-466.

STEARNS D.E., 1983. Control of nocturnal vertical migration in the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the Newport River Estuary North Carolina. Thèse, Duke University, USA, 360 p.

STEPHENS G.C., 1980. The trophic role of dissolved organic material. Anal. Mar. Ecosystèmes, Langhurst A L (ed). Acad. Press N.Y..

STRASKRABA H., 1964. Preliminary results of a new method for the quantitative sorting of freshwater net plankton into main groups. *Limnol. Oceanogr.*, 9: 268-270.

STRICKLAND J.D. & PARSONS T.R., 1968. A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 167, 370 pp.

TAKAHASHI M. & ISHIMURA S., 1968. Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in japanese lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 13: 644-655.

TATTERSALL W.M. & TATTERSALL O.S., 1951. The British *Mysidacea* London: Ray Society, Ed, 460 pp.

TAUBE I.& NAUWERCK A., 1967. Zur populations dynamik von Cyclops scutifer Sars I. Die temperaturabhänghigkeit der embryonalentwicklung von *Cyclops scutifer* in vergleich zu *Mesocyclops leuckarti. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 47: 76-86.

TAYLOR B.E. & SLATKING M., 1981. Estimating birth and death rates of zooplankton. *Limnol .Oceanogr.*, 26: 143-158.

THREKELDS. T.,1979. Estimating cladoceran birth rates: The importance of egg mortality and the age distribution. *Limnol. Oceanogr.*, 24: 601-612.

TROUSSELIER M. & BALEUX B., 1981. Approche méthodologique pour l'analyse des peuplements bactériens hétérotrophes des étangs littoraux. *Acta oecol.*, 2: 63-74.

TRUPER H.G. & GENOVESE S., 1968. Characterization of phototrophic bacteria causing red water in lake Faro (Sicily). *Limnol. Oceanogr.*, 13: 225-232.

TRUPER H.G. & PFENNIG N., 1978. Taxonomy of rhodospirillales. *In* The photosynthetic bacteria, Clayton, R. & Sistrom, W. Eds. N.Y.: 19-27.

TRANTER D.J., BULLEID N.C., CAMPBELL R. HIGGINS H.W. ROWE F. TRANTER H.A. & SMITH D.F., 1981. Nocturnal movements of phototactic zooplankton in shallow waters. *Mar. Biol.*, 61: 317: 326.

TWOMBLY S., 1983. Seasonal and short term fluctuations in zooplankton abundance in tropical Lake Malawi. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 6: 1214-1224.

USTACH J.F., 1982. Algae, bacteria and detritus as food for the harpactoid copepod *Heteropsyllus pseudonunni*, Coull and Palmer. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 64: 203-214.

UCHIMA M., 1979. Morphological observations of development stages in *Oithona brevicornis (Copepoda, Cyclopoida). Bull. Plank. Soc. Japan* 26, 2: 59-76.

UYE S.I., 1980. Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steueri*. II. Isochronal development at various temperature. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 27: 11-18.

UYE S.I., 1981. Fecundity studies of neritic calanoïd copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steuri* Smirnov: a simple empirical model of daily egg production. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 50: 255-271.

UYE S.I., 1982 a. Population dynamics and production of *Acartia clausi* Giesbrecht (*copepoda: calanoida*) in inlet waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 57: 55-83.

UYE S.I., 1982 b. Lenght-Weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 38: 149-158.

UYE S.I., IWAI Y. & KASAHARA S., 1983. Growth and production of the inshore copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the central part of the inland Sea of Japan. *Mar. Biol.*, 73: 91-98.

VARGO S.L. & SASTRY A.N., 1977. Interspecific differences in tolerance of *Eurytemora affinis* and *Acartia tonsa* from an estuarine anoxic basin to low dissolved oxygen and hydrogen sulfide. *12 th symp. Mar. Biol.*: 219-226.

VARLET F., 1978. Le régime de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire): Traits physiques

essentiels. *Trav. Doc. ORSTOM*, 83, 164pp.

VIDAL J., 1980 a. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phyto plankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of. *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.. Mar. Biol.*, 56: 195-202.

VIDAL J., 1980 b. Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the development and molting rates of. *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.. Mar. Biol.*, 56: 195-202.

VIDAL J., 1980 c. Physioecology of zooplankton. III. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the metabolic rate of. *Calanus pacificus. Mar. Biol.*, 56: 195-202.

VIDAL J., 1980 d. Physioecology of zooplankton. IV. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the production efficiency of. *Calanus pacificus. Mar. Biol.*, 56: 195-202.

VIJVERBERG J., 1980. Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of *cladocera* and copepods from Tjeukemeer, The Nertherlands. *Freshwat. Biol.*, 10: 317-340.

WARREN G.J., EVANS M.S., JUDE D.J. & AYERS J.C., 1986. Seasonal variations in copepod size: effects of temperature, food abundance and vertebrate predation. *J. Plank. Res.*, 8, 5: 841-854.

WEGLENSKA T., 1971. The influence of various concentrations of natural food on the development fecundity and production of planktonic crustacean filtrators. *Ekol. Pol.*, 19: 427-473.

WHITEHOUSE J.W. & LEWIS B.G., 1973. The effects of diet and density on development size and egg production in *Cyclops abyssorum* Sars 1863 (*Copepoda, Cyclopoida*). *Crustaceana*, 25: 225-236.

WIDDEL F.& PFENNIG N., 1981. Studies on dissimulatory sulfate reducing bacteria that decompose fatty acids. I. Isolation of new sulfate reducing bacteria enriched with acetate from saline environments. Description of *Desulfobacter postgatei* gen nov., sp. nov. *Arch. Microbiol.*, 129: 395-400.

WIENKE S.W. & CLOERN J.E., 1987. The phytoplankton component of see in San Francisco bay. *Neth. J. Sea Res.*, 21, 1: 25-33.

WILLIAMS R. & ROBINS D.B., 1982. Effects of preservation on wet weight dry weight, nitrogen and carbon contents of *Calanus helgolandicus (Crustacaea: copepoda). Mar. Biol.*, 71: 271-281.

WINBERG G.G.,1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. Acad. Press. N.Y. 175 pp.

YTE W.A., REY J. & BURRICK R., 1983. Peuplement zooplanctonique d'un lac de barrage de Côte d'Ivoire. *Ann. Limnol.*, 19 1: 3-8.

ZABI S.G., 1980. Repartition et abondance des espèces de la macro faune benthique de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Sci. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan, ORSTOM*, 12, 2.

ZAIKA V.E., 1970. Age-structure dependence of the "specific production" in zooplankton population. *Mar. Biol.*, 1: 311-315.

ZEISS F.R., 1963. Effects of population densities on zooplankton respiration rates. *Limnol. Oceanogr.*, 8: 110-115.

Université d'AIX-MARSEILLE II
Faculté des Sciences de Luminy

THESE

présentée par
Marc PAGANO et Lucien SAINT-JEAN

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

IMPORTANCE ET ROLE DU ZOOPLANCTON DANS UNE LAGUNE TROPICALE, LA LAGUNE EBRIE (COTE D'IVOIRE): PEUPLEMENTS, BIOMASSE, PRODUCTION ET BILAN METABOLIQUE

Annexe: Principaux résultats

Soutenue le 4 juillet 1988 devant la commission d'examen

MM. M. Amanieu
F. Blanc
A. Bourdillon
P. Dufour
J.R. Durand
R. Gaudy
P. Nival
R. Pourriot

A 31894 Ex1

Université d'AIX-MARSEILLE II
Faculté des Sciences de Luminy

THESE

présentée par
Marc PAGANO et Lucien SAINT-JEAN

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

IMPORTANCE ET ROLE DU ZOOPLANCTON DANS UNE LAGUNE TROPICALE, LA LAGUNE EBRIE (COTE D'IVOIRE): PEUPLEMENTS, BIOMASSE, PRODUCTION ET BILAN METABOLIQUE

Annexe: Principaux résultats

Soutenue le 4 juillet 1988 devant la commission d'examen

MM.	M.	Amanieu
	F.	Blanc
	A.	Bourdillon
	P.	Dufour
	J.R.	Durand
	R.	Gaudy
	P.	Nival
	R.	Pourriot

26 OCT. 1991

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire
N° : 31894
Cote : A Ex 1

ROLE ET IMPORTANCE DU ZOOPLANCTON DANS UNE LAGUNE TROPICALE (EBRIÉ, CôTE D'IVOIRE) : PEUPLEMENTS, BIOMASSES, PRODUCTION, BILAN MÉTABOLIQUE

Principaux résultats

Les données antérieures sur le zooplancton des lagunes ivoiriennes concernent la composition faunistique (RAHM, 1964), les variations spatio-temporelles d'abondance des grands groupes d'organismes (Repelin, 1985), le métabolisme et la production du mesozooplancton en lagune Ebrié (Le Borgne et Dufour, 1979).

C'est dans le but de préciser la contribution du zooplancton au fonctionnement de l'écosystème que ces recherches ont été récemment poursuivies en lagune Ebrié sur les thèmes suivants: a) définition et évolution des communautés; b) biomasse du peuplement et de ses composantes; c) répartition verticale des organismes; c) nutrition, développement, croissance, fécondité, dépenses métaboliques et production.

Ces recherches sont axées sur l'espèce dominante du peuplement, le calanide *Acartia clausi*, et portent principalement sur cinq stations représentatives des conditions écologiques très diverses trouvées en lagune Ebrié (fig.1). Une station, **Bingerville**, se situe dans l'Est, région périodiquement envahie par les eaux de crue du Comoé et où la salinité varie saisonièrement entre 0 et 20, deux, **Bietri** et **Boulay**, dans la zone estuarienne proprement dite (salinités atteignant 30), et les deux dernières, **Mopoyem** et **Tiegba**, dans l'Ouest, zone éloignée des influences marine et continentale, ayant des salinités faibles et peu variables (1 à 6). Les deux stations de la zone estuarienne s'opposent. Bietri, localisée au sein de l'agglomération d'Abidjan, est une station polluée qui se caractérise par une eutrophie marquée et par l'existence d'une stratification périodique (couche anoxique profonde productrice d'H2S); Boulay se situe hors de l'agglomération, dans une zone généralement pauvre et non modifiée par la pollution.

Les prélèvements (seston et zooplancton) et les observations (facteurs environnementaux, études expérimentales sur la respiration, l'excrétion, la croissance et la fécondité) ont été principalement réalisés au cours de deux cycles annuels, en 1981-82 et 1984-85. En 1981-82, les études portent sur les baies de manière à limiter l'interférence des déplacements horizontaux des masses d'eaux. La périodicité des prélèvements est approximativement bimensuelle. En 1984-85, des prélèvements ont également été faits dans les chenaux jouxtant les baies à Bingerville, Mopoyem et Tiegba, et la périodicité est mensuelle.

Le zooplancton est récolté de nuit (20-22 h) par traction verticale du fond jusqu'en surface d'un filet cylindro-cônique de 40 cm de diamètre d'ouverture et de 64 µm de vide de maille (Pagano et Saint-Jean, 1990). Les facteurs environnementaux considérés, la température (T), la salinité (S) et la concentration de seston inférieur à 64

µm, sont mesurés "sur la colonne d'eau"; le seston est échantillonné avec un tube en PVC de 4 m de long et de 4 cm de diamètre plongé verticalement dans l'eau.

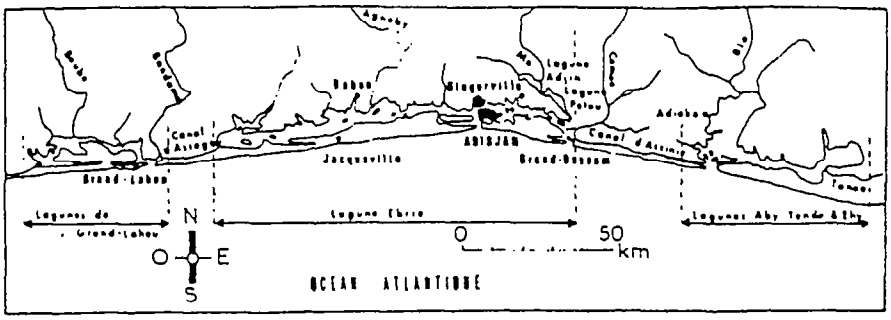
Les méthodes relatives aux études sur le métabolisme, le développement, la croissance, et la fécondité seront sommairement présentées dans les chapitres suivants.

1. MILIEU ET FACTEURS ECOLOGIQUES

1.1. MORPHOLOGIE ET CONDITIONS HYDROCLIMATIQUES

La lagune Ebrié est un vaste plan d'eau peu profond (4,8 m en moyenne) qui s'étend d'Est en Ouest sur 130 km le long du littoral atlantique ivoirien (fig. 1). Son alimentation en eau douce se fait principalement par le Comoé, fleuve à régime soudanien qui débouche à son extrémité est, et son alimentation en eau de mer par le canal de Vridi, qui occupe une position centre-orientale. Cette configuration et le régime hydrologique des fleuves en font un milieu très diversifié, avec opposition entre une partie centre-est, très instable, et une partie ouest plus stable et à faible taux de renouvellement des eaux. De façon plus précise, on peut y distinguer trois grandes zones: **a) une zone est** périodiquement envahie par les eaux de crue du Comoé dans laquelle les salinités varient de 0 à 20 environ; **b) une zone estuarienne** où les influences marines sont prépondérantes (salinités atteignant 30); elle est subdivisée en zone urbaine (agglomération d'Abidjan où les rejets domestiques ou industriels créent localement des conditions eutrophes voire dystrophes) et zone rurale (hors agglomération); **c) une zone ouest** où les influences marine et continentale s'atténuent avec des salinités faibles (inférieures à 6) et relativement stables au cours de l'année.

L'hydroclimat lagunaire est déterminé par le régime des températures atmosphériques et océaniques, les précipitations et le régime des principaux fleuves (le Comoé, la Mé et l'Agneby) (fig. 2 et 3). On peut distinguer trois saisons (tabl. I): une **saison sèche** (décembre à avril) durant laquelle les apports d'eau douce sont réduits, l'influence marine prépondérante, la température et la salinité généralement maximales; une **saison des pluies** (mai à juillet) au cours de laquelle on observe les



système lagunaire ivoirien.

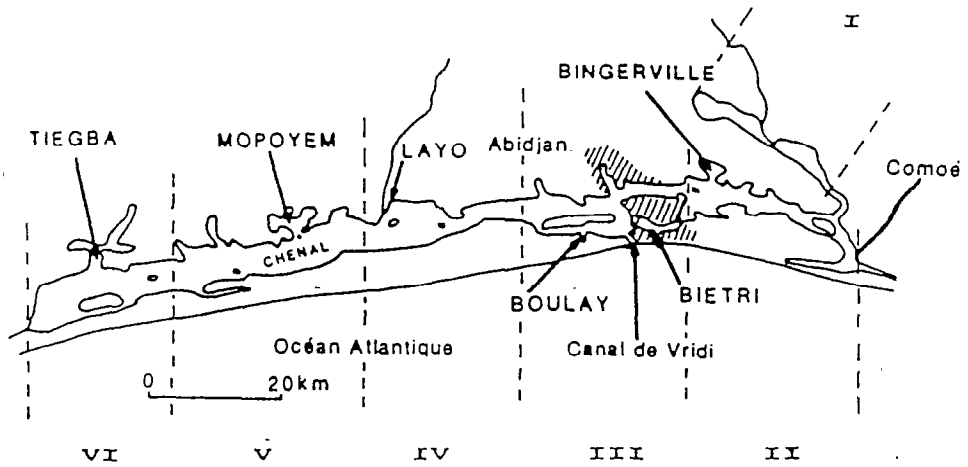


Figure 1. La lagune Ebrié: stations étudiées et découpage en secteurs proposée par Pagès et al (1979).

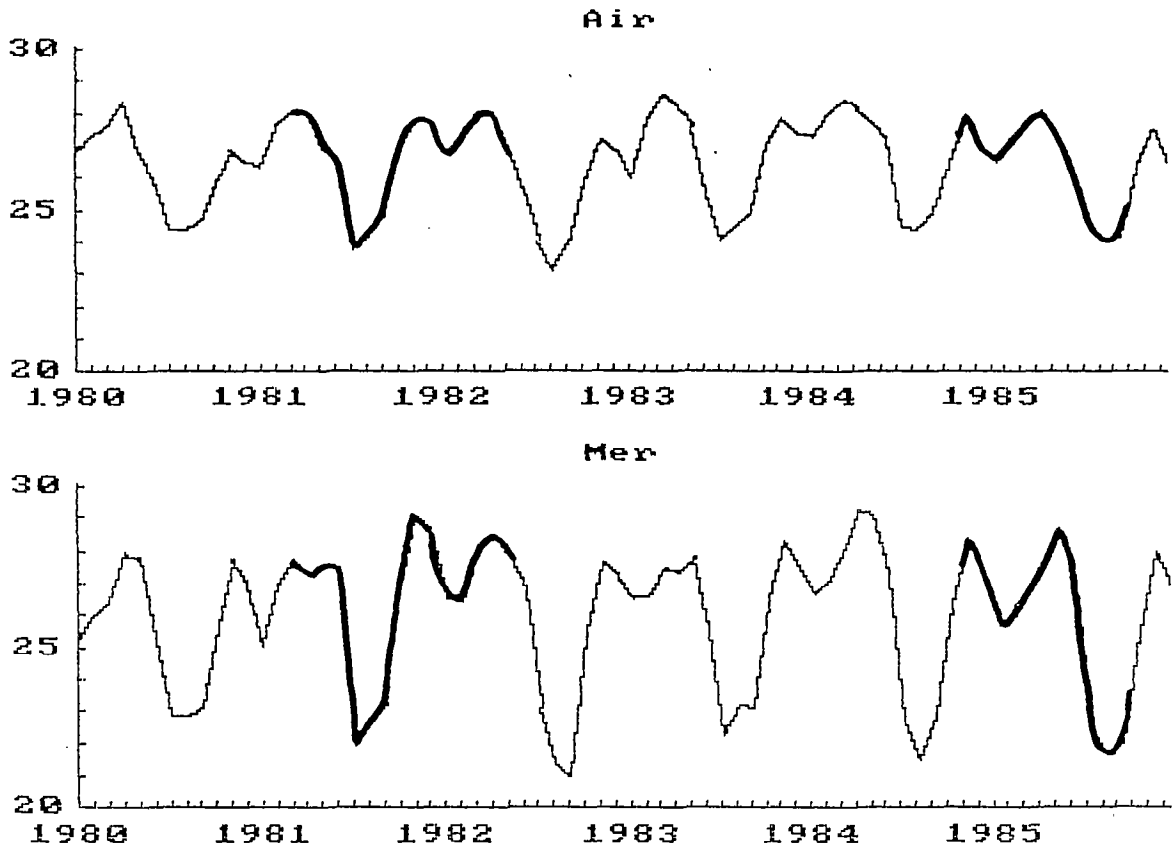


Figure 2. Variations saisonière et interannuelle de la température atmosphérique (Abidjan Aéroport ; source ANAM) et océanique (station côtière d'abidjan). Les traits épais matérialisent les deux périodes d'étude (1981-82 et 1984-85).

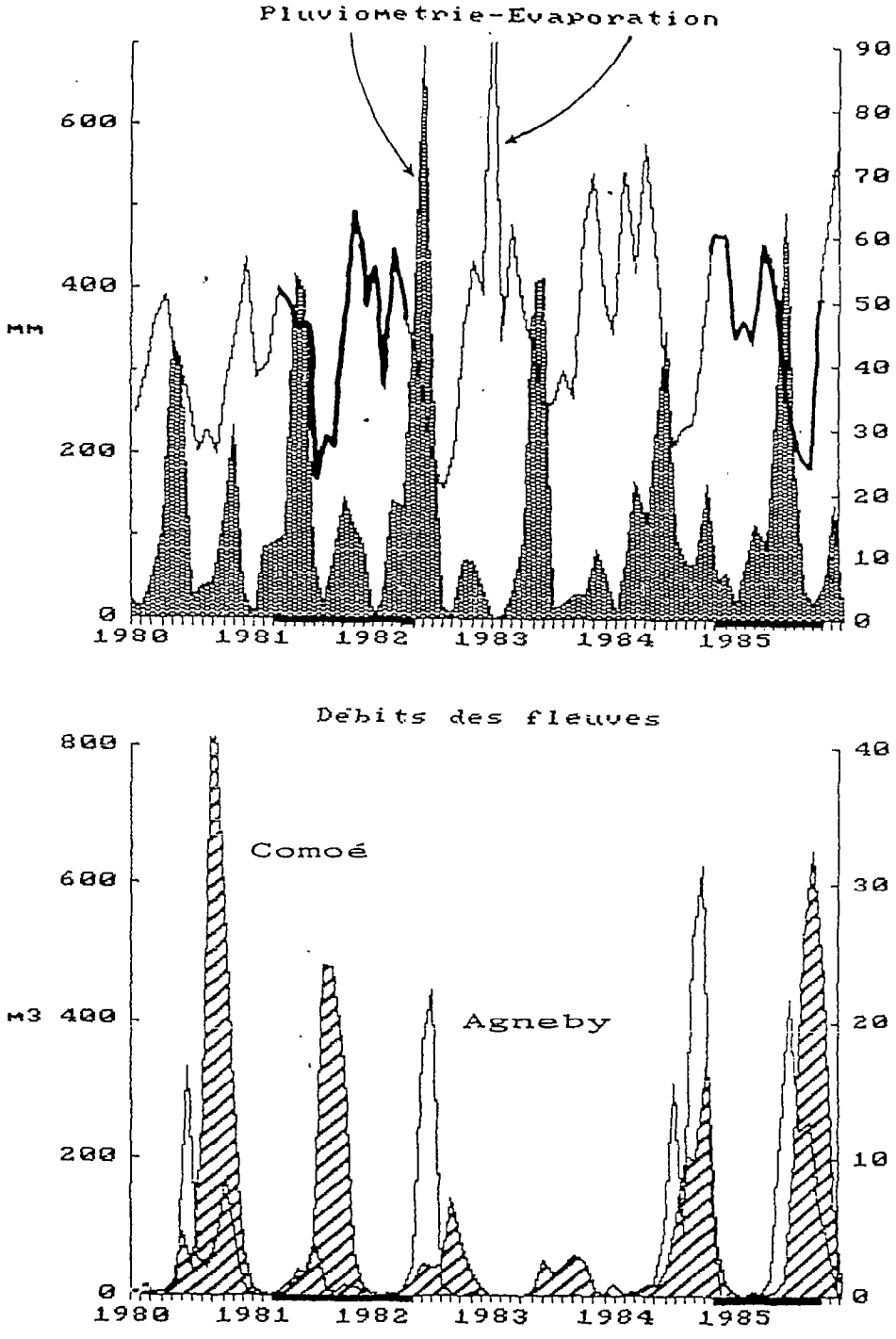


Figure 3. Variations saisonnière et interannuelle de la pluviométrie (moyenne des stations d'Abidjan,de Jacqueville et de Grand Lahou), de l'évaporation mesurée au Piche (Abidjan) et des débits des fleuves Comoé et Agneby. Sources : ANAM et DRES Abidjan.

Tableau I . Découpage saisonnier de l'hydroclimat lagunaire et ses principaux facteurs. D'après Dufour (1984, modifié).(*) petit upwelling côtier, (**) grand upwelling côtier.

Frontières		Mois											
		Janv.	Fev.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
ATMOSPHÈRE	Température	Petite saison froide		Grande saison chaude			Grande saison froide				Petite saison chaude		
	Précipitations domaine guinéen	Grande saison sèche			tornades		Grande saison des pluies			Petite saison sèche	Petite saison des pluies		Grande saison sèche
	Précipitations domaine soudanais	Saison sèche								Saison des pluies	Saison sèche		
	Evaporation	↗				↘			min.		↗		↘
	Vents dominants	WSW 2 m/s				SW 2 m/s			WSW 2.5 m/s		SW 1 m/s		
OCEAN		Petite saison froide *		Grande saison chaude			Grande saison froide **				Petite saison chaude		
CONTINENT	Rivières guinéennes	Grande saison d'étiage				Grande saison de crues			Petite saison d'étiage		Petite saison des crues		
	Fleuve Comoé	Saison d'étiage							Saison de crues				étiage
LAGUNE		s. sèche				pluies			crues				
						"humide"							

Les données concernant le vent sont issues d'une compilation par L. Lemasson (comm. pers.) des mesures de l'Asecna à l'aéroport

minimums de température; une **saison des crues** (août à novembre) au cours de laquelle on note, dans l'Est, des salinité nulles, et dans l'ensemble de la lagune, une remontée des températures. Cette saison est marquée par la crue du Comoé et comprend une "petite saison des pluies" (septembre à octobre). Par commodité, nous rassemblerons parfois les saison des pluies et des crues sous le terme de **saison humide**. A noter également que les fleuves côtiers, la Mé et l'Agneby , ont deux crues qui épousent les deux saisons des pluies, mais leurs apports sont peu importants, sauf localement dans des zones non concernées par le présent travail.

Les variations saisonnières de température et de salinité observées au cours des deux cycles annuels sont illustrées dans la figure 4. On remarquera que les salinités notées en 1984-85 dans les deux stations de l'Ouest sont systématiquement plus élevées qu'en 1981-82; elles sont associées, cette année là et l'année précédente, à des volumes crue du Comoé beaucoup plus faibles et à des évaporations supérieures (voir fig. 3).

1.2. CONDITIONS TROPHIQUES

Aucune variation saisonnière de la biomasse algale disponible (Chla) ne se dégage nettement, excepté à Bingerville, où des minimums se produisent durant la crue du Comoé (fig.5). Les données recueillies antérieurement (Dufour, 1984), partiellement confirmées par nos propres observations, montrent que des variations significatives interviennent aussi en zone estuarienne rurale (représentée ici par la station de Boulay), avec des maximums à la transition saison sèche-saison des pluies, et des minimums en saison sèche, alors que l'influence marine est prépondérante.

Des variations nycthémérales semblent également se produire, caractérisées par une augmentation diurne de l'abondance du seston et de son rapport C/N de constitution.

Des filtrations différentielles et des analyses au compteur de particules, montrent que le matériel particulaire en suspension des cinq stations étudiées est presque exclusivement constitué de particules de taille inférieures à 10 µm (fig. 6). La quasi totalité du seston est donc consommable par le zooplancton. Ce fait ainsi que les fortes concentrations observées font que les conditions trophiques sont dans l'ensemble favorables, ce que traduisent les valeurs généralement élevées de l'indice trophique de Carlson (1977) évalué dans les diverses stations sur les deux cycles (fig. 7).

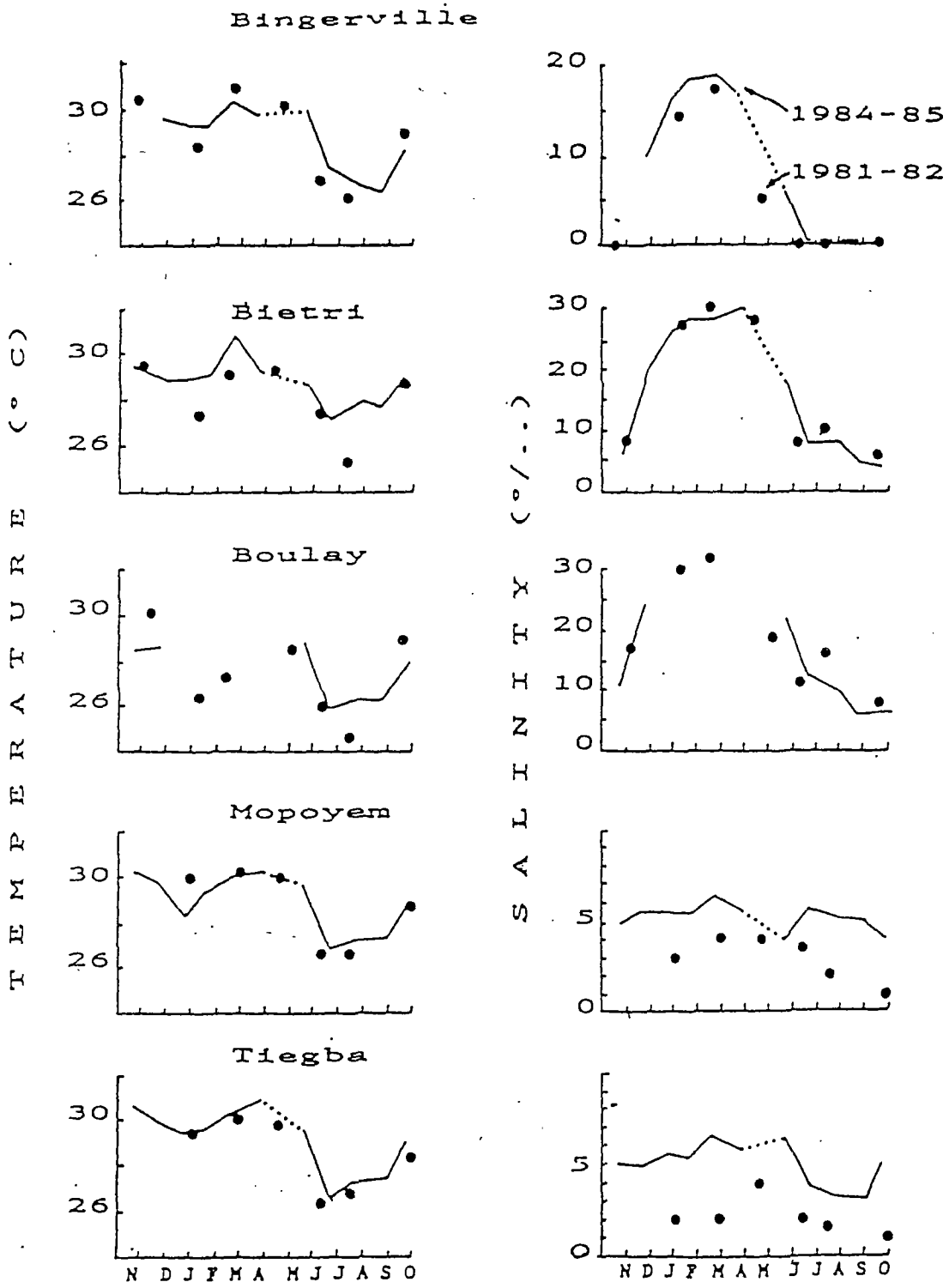


Figure 4. Variations de la température et de la salinité dans les cinq stations (baies) en 1981-82 et en 1984-85. Valeurs moyennes journalières sur la colonne d'eau (O-4m).

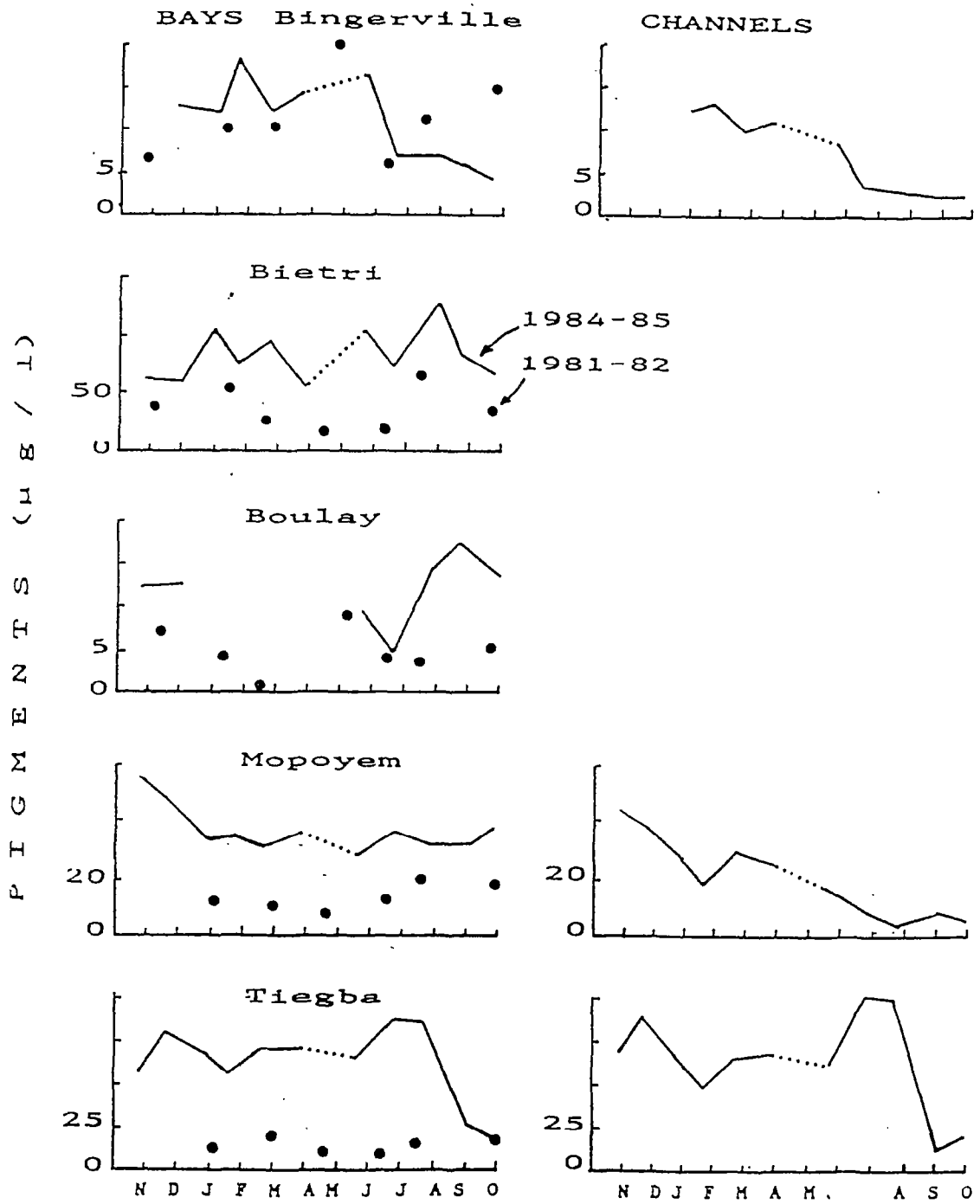


Figure 5. Variation de la concentration en chlorophylle a (Chla) dans les 5 stations en 1981-82 et en 1984-85 (baies et chenaux).

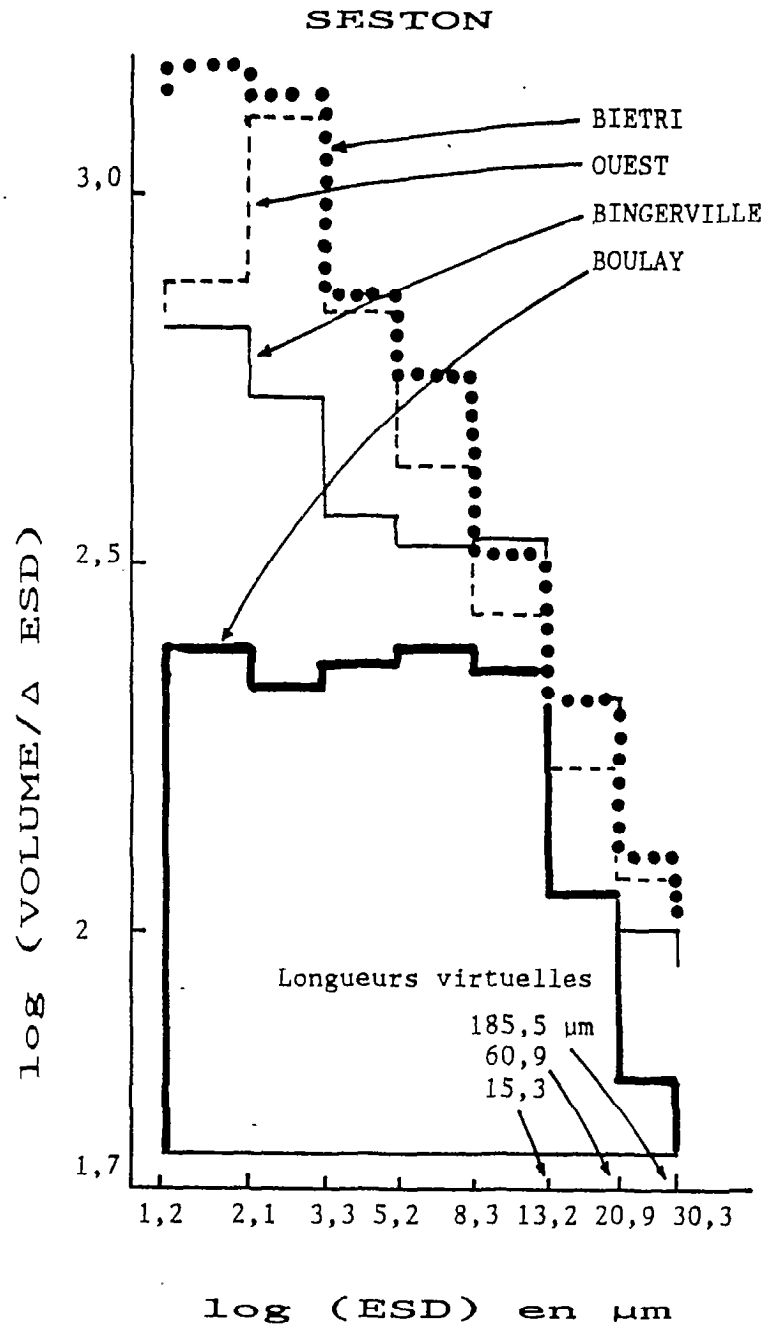


Figure 6. Histogramme de répartition par classe de taille (ESD) du poids moyen de seston (mg de PH/l) dans les cinq stations (baies) en 1984-85.

Des variations régionales (entre stations) d'abondance, de composition élémentaire et de structure dimensionnelle relativement importantes existent cependant (tabl. II, fig. 6). La station de Bietri est la plus riche et présente les pourcentages les plus élevés d'ultraseston (particules < 5 µm). Cette station, à laquelle on peut ajouter les deux stations de l'Ouest, se caractérise donc par un seston abondant, riche en phytoplancton actif et composé principalement de particules de taille réduite (3 à 6 µm d'ESD). Ces trois stations s'opposent aux stations de l'Est (Bingerville) et de la zone estuarienne rurale (Boulay), plus pauvres, et présentant un pourcentage de détritus plus élevé et des particules sensiblement plus grosses (maximum vers 10 µm).

De façon plus générale, la comparaison des stations de Boulay, Bingerville, Mopoyem + Tiegba et Bietri (tabl. II fig. 6), montre qu'il existe une augmentation parallèle du pourcentage de particules de très petite taille (< à 3 µm) et de la biomasse totale de seston. Tout se passe comme si l'augmentation de biomasse entre ces stations se faisait principalement par augmentation de la biomasse de ces très petites particules. Plus globalement, on aboutit ainsi à une corrélation négative entre la biomasse totale et le volume moyen (ou la taille en diamètre équivalent sphérique, ESD) des particules (fig. 8). Ce résultat suggère l'existence d'une évolution du seston lagunaire depuis une situation "marine" (Boulay) jusqu'à une situation plus "lagunaire" (Ouest ou Bingerville), évolution caractérisée par une augmentation de l'ultraseston. Un phénomène identique accompagnerait l'eutrophisation constatée en milieu estuarien: passage de Boulay à Bietri.

Les conditions trophiques sont en moyenne plus favorables en 1984-85 qu'en 1981-82 dans les différentes stations , sauf à Bingerville: concentrations plus élevées, pourcentages de carbone algal supérieurs, et, corrélativement, teneurs en détritus plus faibles. Il convient en outre de signaler l'important développement, en 1981-82, de fleurs d'eau à *Microcystis aeruginosa* cyanophycée *a priori* non exploitable à l'état de colonies par le zooplancton.

De façon générale, ce résultat, ainsi que la comparaison avec les données antérieurement recueillies montre qu'il existe des différences interannuelles sensibles d'abondance et de composition du seston.

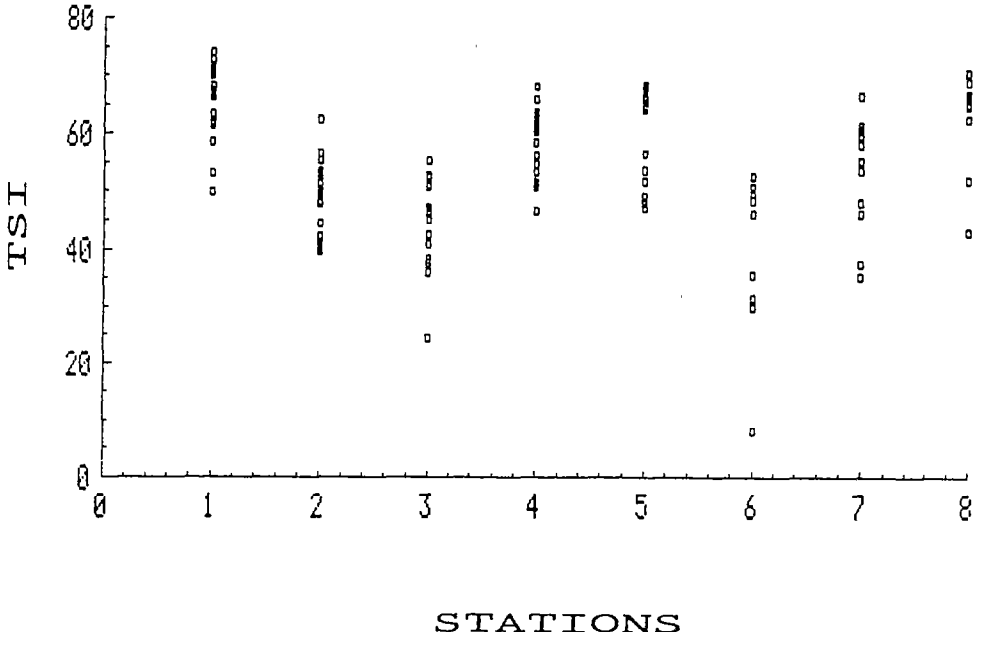


Figure 7. Niveau d'eutrophisation des diverses stations,défini par l'indice de Carlson établi sur la base des concentrations en chlorophylle a dans les échantillons (ensemble des données). 1=Bietri; 2=Bingerville; 3=Boulay; 4=Mopoyem; 5=Tiegba; 6=chenal de Bingerville; 7=chenal de Mopoyem; 8=chenal de Tiegba.

Tableau II. Moyennes annuelles des différents estimateurs de la biomasse du seston dans les cinq stations, et valeurs observées antérieurement (1975-79) (in Dufour, 1984). Mêmes symboles que dans tableaux 1.III et 1.IV.

Station		Biomasses (mg/m3)							PH	% de PO			Rapports atomiques		
		Chla	Pig	%Chla	PO	C	N	P	(mg/l)	C	N	P	C/N	N/P	C/P
1981-82 (1) et 1984-85 (2):															
Bietri	baie (1)	26.01	36.08	68.48	5738	3442	643	60.0	-	60.6	10.3	1.1	6.9	28.7	184.0
	baie (2)	55.67	82.24	66.95	-	3397	734	79.1	10.3	-	-	-	5.5	21.7	118.6
Binger-	baie	6.47	10.39	61.62	3494	1583	220	19.7	-	44.9	6.4	0.6	8.3	23.1	206.4
ville	baie	9.26	14.58	62.01	-	1386	176	25.5	7.8	-	-	-	8.9	15.7	137.5
	chenal	5.20	8.21	55.72	-	971	132	20.2	-	-	-	-	8.9	17.1	141.3
Boulay	baie	2.81	4.61	59.73	2614	1314	281	11.6	-	56.3	11.3	0.6	7.1	74.0	381.1
	baie	7.74	12.07	61.38	-	776	132	15.7	4.2	-	-	-	6.9	19.4	133.8
Mopoyem	baie	9.48	13.59	69.78	4251	2051	250	12.7	-	49.0	5.9	0.3	9.4	54.4	512.3
	baie	27.47	36.86	73.76	-	2431	357	21.4	7.8	-	-	-	7.9	39.7	310.6
	chenal	15.16	21.51	65.02	-	1138	223	15.1	-	-	-	-	6.7	34.8	228.5
Tiegba	baie	6.75	10.63	64.67	3858	1832	255	18.4	-	51.5	7.4	0.5	8.2	35.0	287.8
	baie	34.87	50.26	69.40	-	3160	510	39.6	9.3	-	-	-	7.2	30.6	219.3
	chenal	36.58	52.32	68.39	-	2709	481	38.0	-	-	-	-	6.6	29.4	194.7
1975-79:															
Estuaire	urbain	20.1		79		996	164	27.0					7.1	13.0	94.0
Estuaire	rural	7.3		72		764	99	13.0					9.0	17.0	152.0
Est	Sect. II	6.2		65		1536	255	24.0					7.0	23.0	164.0
Ouest	Sect.V	15.8		79		5896	721	51.0					9.5	31.0	298.0

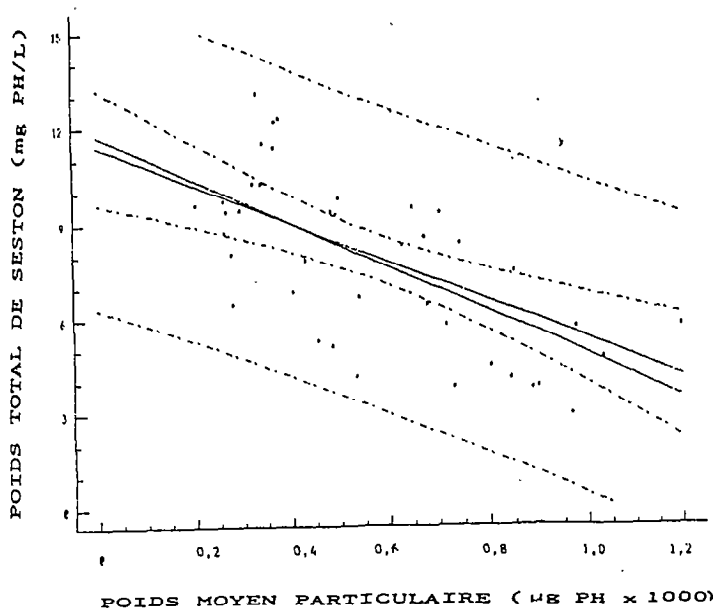


Figure 8. Variation du poids total de seston et du poids individuel particulaire moyen (moyenne pondérée en fonction de la répartition par classe de taille du poids total de particules), en 1984-85 dans les stations. Chaque point correspond à un échantillon.

2. PEUPLEMENTS ET BIOMASSES

Le peuplement est très diversifié. Rahm (1964), peu après l'ouverture du canal de Vridi (1950-51) a ainsi identifié 57 taxons, la plupart d'origine marine. Les 36 groupes faunistiques répertoriés dans le tableau III ne reflètent pas exactement la composition et la diversité de la faune actuelle car de nombreuses espèces y ont été regroupées. L'inventaire complet de cette faune reste à faire. Les études les plus récentes portent sur les copépodes des zones oligo et mésohalines (Dumont et Maas, sous-presse), sur les Chaetognathes (Furnestin, en prép.) et sur les rotifères (Pourriot, données non publiées). Les quelques formes qui constituent l'essentiel du peuplement sont les copépodes *Acartia clausi*, *Oithona brevicornis* et *Pseudodiaptomus hessei*, des rotifères, dont *Brachionus plicatilis* et des larves de lamellibranches. Quelques unes de ces formes se retrouvent sur l'ensemble de la lagune (*A. clausi, P. hessei, O. brevicornis* et *B. plicatilis*) alors que d'autres sont inféodées à des conditions particulières: formes "d'eau douce" à Bingerville (*Moina (cf) micrura*, *Diaphanosoma (cf) excisum*, *Mesocyclops ogunnus*); formes "marines", rencontrées surtout à Boulay et Bietri (*Paracalanus*, et *Temora* principalement pour les copépodes, *Penilia avirostris* et *Evadne*, *chaetognathes*, dolioles, etc..).

2.1. DÉFINITION ET ÉVOLUTION DES COMMUNAUTÉS.

L'étude des communautés repose sur une analyse en composantes principales qui aboutit à identifier des communautés **lagunaire, continentale et marine**, retrouvées en des périodes et en des lieux différents (Arfi *et al.*, 1987).

La figure 9 synthétise les résultats de cette étude. Elle montre qu'il existe une évolution spatio-temporelle des communautés, résultant d'une variation combinée de la salinité et de la concentration en seston.

On définit ainsi une situation centrale "lagunaire" caractérisée par des salinités moyennes (4 à 15), une forte biomasse phytoplanctonique (10 à 50 mg Chla/m^3) et des populations zooplanctoniques abondantes, peu diversifiées et dominées par *Acartia*, *Pseudodiaptomus*, des larves de mollusques et des mysidacés. Cette situation est pratiquement permanente dans la partie ouest (Tiegba, Mopoyem), et apparaît saisonièrement dans la région centre-est: en saison humide lorsqu'on se rapproche du canal de Vridi (Boulay, Bietri) et en saison sèche lorsqu'on se rapproche du Comoé (Bingerville).

Tableau III. Principaux groupes faunistiques rencontrés, avec leur répartition régionale approximative.
* = significativement présente toute l'année; *,S saisonnièrement abondante; ED = formes d'eau douce.

Espèces ou groupes	Aire de répartition			Remarques
	Est	Estuaire	Ouest	
Acartia clausi	*; S	*, S	*	plage de salinité allant de 1 à 30%. et plus
Pseudodiaptomus hessei	*, S		*	plage de salinité allant de 0 à 20%. environ
Paracalanus		*		salinités moyennes et élevées; abondante à Boulay
Temora		*, S		Boulay principalement
autres calanides		*, S		Boulay principalement
Oithona brevicornis	*, S	*	*, S	plage de salinité allant de 2-3 à 30%. et plus
Oncea, Coryceus,		*		Boulay principalement
Mesocyclops ogunnus	*, S (ED)			oligohaline (crue du Comoé à Bingerville)
autres cyclopides	*	*	*	eaux oligo et mesohalines (Dumont et Mas; Rahm)
harpacticoïdes	*	*	*	Dumont et Mas
Penilia, Evadne		*, S		Boulay principalement
Moina, Diaphanosoma	*, S (ED)			oligohaline (crue du Comoé à Bingerville)
autres cladocères	*, S (ED)			oligohalines; Bosmina, chydoridae
Ostracodes				
Brachionus plicatilis	*, S	*, S	*	présente ou abondante jusqu'à des salinités de
autres rotifères	*, S (ED)			essentiellement des formes d'eau douce (Bingerville)
Tintinides		*, S		Boulay, saison sèche
zoé de crabes		*		principalement à Boulay
l. de lamellibranches	*	*	*	
l. de gastéropodes	*	*	*	
l. de polychètes	*			abondantes à Bietri
Méduses	*	*		
Chaetognathes		*, S		Boulay et Bietri principalement
Appendiculaires		*, S		Boulay principalement
Dolioles et salpes		*, S		Boulay principalement
Mysidacés	*, S	*, S	*	absente à Bietri
Isopodes, amphipodes				
Lucifer		*, S		
Autres crustacés				
l. de poissons	*	*	*	abondantes dans l'estuaire
oeufs de poissons	*			abondants dans l'estuaire et la nuit

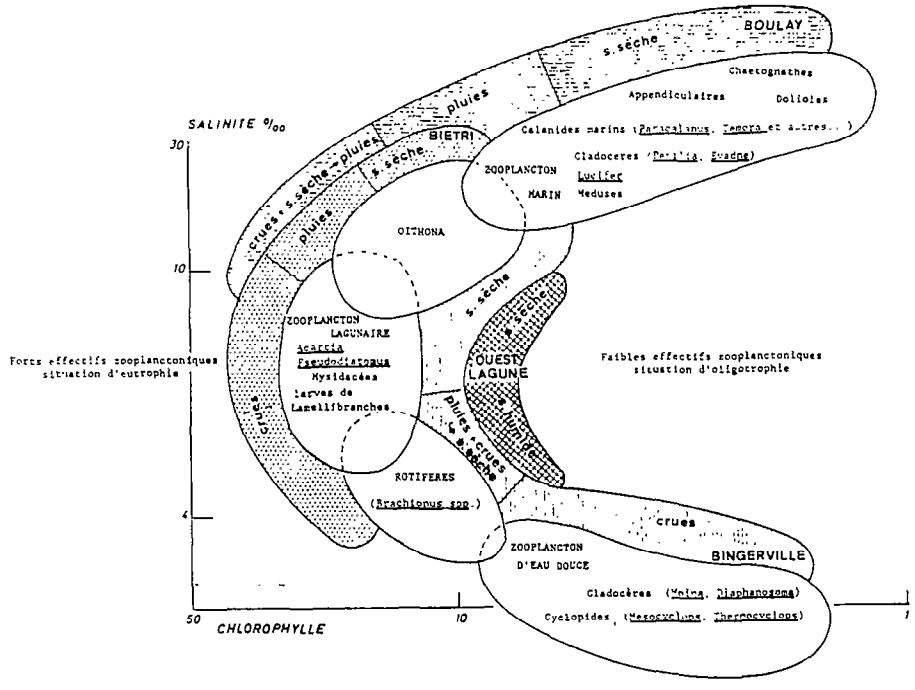


Figure 9. Représentation schématique de l'évolution spatiotemporelle des communautés zooplanctoniques. Les ordres de grandeur des variations de la salinité et de la concentration en chlorophylle sont représentés à titre indicatif.

La situation "marine" est caractérisée par une salinité élevée (30), une faible biomasse algale (< 5 mg Chl a/m^3) et un zooplancton diversifié, peu abondant et dominé par des formes telles que *Penilia*, *Evadne*, *Paracalanus*, *Temora*, chaetognates, appendiculaires, dolioles, salpes, méduses, *Lucifer* ..., dont quelques unes figurent dans le milieu marin côtier étudié par Binet (1977 et 1978). Cette situation est liée à la prédominance des eaux marines oligotrophes et se rencontre à Boulay, et probablement dans toute la zone estuarienne rurale, au cours de la grande saison sèche (février à mai).

La situation "continentale" est caractérisée par une salinité presque nulle, une faible biomasse algale (< 5 mg Chl a/m^3) et un zooplancton peu abondant dominé par *Mesocyclops , Moina, Diaphanosoma, Bosmina*. Elle est en relation avec l'arrivée massive des eaux de crue du Comoé, eaux turbides et pauvres en phytoplancton.

L'étape transitoire entre les communautés marine et lagunaire est caractérisée par l'important développement d'*Oithona*. Elle correspond par exemple au développement de cette espèce dans les régions de l'Ouest en 1984-85, où la salinité était supérieure de 2-3 aux valeurs de 1981-82.

L'étape transitoire entre les communautés lagunaire et continentale est caractérisée par la prolifération de rotifères, essentiellement *Brachionus plicatilis*, mais également *Filinia, Keratella, Hexarthra et Asplanchna*. Elle correspond par exemple à la saison des pluies à Bingerville.

Le peuplement de Bietri peut être considéré comme représentatif d'une évolution liée à la pollution en zone estuarienne. Il est essentiellement dominé par *Acartia* et *Oithona*. En saison sèche, les communautés se rapprochent de celles observées à Boulay, *Acartia* et *Oithona* étant accompagnées par des peuplements "marins", alors qu'en saison humide, on se rapproche d'un zooplancton lagunaire. L'année 1984-85 est particulière, avec, à partir de février-mars, une diminution des effectifs de copépodes, une augmentation relative des rotifères, et, corrélativement, une diminution de la taille de l'individu moyen du peuplement. Cette évolution accompagne une eutrophisation du milieu, qui fait suite à la mise en service d'un nouveau collecteur d'eaux usées domestiques en 1983.

Globalement, on remarque que la région Centre-Est présente un peuplement instable, reflet de l'instabilité des conditions écologiques. L'inverse est observé dans l'Ouest.

2.2. BIOMASSES

Les biomasses ont été calculées après évaluation des poids individuels des différents organismes suivant diverses méthodes (Saint-Jean et Pagano, 1987 et chap. 2).

La biomasse moyenne des cinq stations étudiées est voisine en 1981-82 et en 84-85 (tabl. IV). Les variations spatio-temporelles sont très importantes avec des valeurs extrêmes de 4 et 375 mg/m^3 en 1981- 82 et de 1 et 285 mg/m^3 en 1984-85.

A l'exception de la station de Boulay, et probablement de toute la zone estuarienne rurale, la biomasse du peuplement est en moyenne plus élevée en saison sèche (et chaude) qu'en saison "humide" (et froide) (fig. 10). Les rapports entre les biomasses moyennes relatives à ces deux saisons sont compris entre 1,3 et 11,5, les différences étant significatives dans certains cas (test t). Repelin (1985) observe des variations similaires.

Les variations saisonnières diffèrent suivant les régions en fonction des conditions locales: influence de la crue du Comoé dans l'Est; prédominance de l'influence marine dans l'estuaire; absence de grands bouleversements dans l'Ouest.

C'est ainsi qu'à Boulay, les observations de 1981-82, dans une certaine mesure confirmées par les données incomplètes de 1984-85 (pas d'échantillonnage de janvier à mai) ainsi que les observations antérieures (Dufour et Le Borgne 1979; Repelin, 1985), montrent que les valeurs les plus fortes semblent se produire à la transition saison sèche - saison des pluies (mai-juin). Les maximums s'observent au début de la saison sèche à Bietri et plutôt à la fin de cette saison (mars, avril) dans l'Ouest.

Au niveau des espèces, on constate que les variations de la biomasse d'*Acartia* suivent en gros celles de la biomasse totale, excepté à Boulay et à Bingerville où cette espèce disparaît au coeur de la saison sèche (Boulay) et pendant le maximum de crue du Comoé (Bingerville) (fig. 11). *Pseudodiaptomus* est rare dans la zone estuarienne (Boulay et Bietri); à Bingerville il n'est bien représenté que de juillet à octobre-novembre, en fin de saison des pluies et pendant la crue du Comoé; dans l'Ouest, il est abondant toute l'année et tend à présenter ses maximums d'abondance en saison sèche, où il occupe parfois une position dominante (Tiegba). A l'inverse, *Oithona* prédomine dans les stations estuarienne et à Bingerville, où il décroît en saison des pluies et disparaît pendant la crue du Comoé.

Les différences entre chenaux et baies sont notables à Mopoyem et à Bingerville. A Mopoyem, les variations saisonnières sont moins amples dans le chenal

Tableau IV. Biomasses moyennes des différents groupes faunistiques dans les cinq stations et coefficients de variations. n= nombre de valeurs. AC=Acartia clausi; PS=Pseudodiaptomus hessei; OI=Oithona brevicornis; COP= autres copépodes; CLA=cladocères; ROT=rotifères; DIV=autres organismes (voir texte); LMO=larves de mollusques; LPO= larves de polychètes; ZOE= zoés de crabes.

Station		Cycle	n	Holoplancton							Meroplancton			Total	Macro-plancton
				AC	PS	OI	COP	CLA	ROT	DIV	LMO	LPO	ZOE		
Moyenne (mg/m3)															
Binger-	baie	1981-82	7	34.4	3.3	12.6	2.73	3.02	3.40	1.17	0.48	0.37	0.00	61.4	6.9
ville	baie	1984-85	10	39.0	7.1	15.3	1.53	3.27	1.72	0.24	2.00	0.30	0.01	70.5	24.7
	chenal	1984-85	9	63.7	2.1	21.9	1.36	0.25	0.12	0.95	0.87	0.47	0.03	91.8	16.9
Bietri	baie	1981-82	7	110.8	0.3	25.5	6.45	0.23	1.49	0.94	1.67	12.13	0.00	159.6	1.2
	baie	1984-85	11	35.6	0.3	23.5	0.46	0.04	1.39	0.96	0.15	4.82	0.02	67.2	1.0
Boulay	baie	1981-82	7	56.6	0.1	13.2	36.25	5.27	0.00	2.43	0.83	1.53	0.21	116.4	16.1
	baie	1984-85	7	27.6	0.4	20.7	10.05	0.04	1.72	5.03	0.97	1.13	0.01	67.6	16.2
Mopoyem	baie	1981-82	6	9.7	2.9	0.0	0.66	0.00	0.86	0.00	2.47	0.00	0.01	16.6	1.8
	baie	1984-85	11	26.1	13.2	3.0	0.10	0.00	4.83	0.00	1.51	0.02	0.01	48.7	15.9
	chenal	1984-85	11	31.5	9.1	8.0	0.13	0.00	6.28	0.00	4.86	0.14	0.01	60.1	15.4
Tiegba	baie	1981-82	6	26.0	11.0	0.0	1.18	0.00	0.47	0.00	3.59	0.00	0.02	42.2	44.0
	baie	1984-85	11	35.2	23.9	1.6	0.52	0.00	3.22	0.00	0.41	0.09	0.00	65.0	35.7
	chenal	1984-85	11	27.5	21.6	3.0	0.29	0.00	4.20	0.00	0.82	0.11	0.00	57.4	21.3
Moyenne	baie	1981-82		47.5	3.5	10.3	9.45	1.70	1.25	0.91	1.81	2.81	0.05	79.2	14.0
	baie	1984-85		32.7	9.0	12.8	2.53	0.67	2.58	1.25	1.01	1.27	0.01	63.8	18.7
Coefficient de variation (%)															
Binger-	baie	1981-82		120.1	134.4	218.8	134.2	217.7	134.8	204.9	87.4	177.8	126.9	99.3	210.2
ville	baie	1984-85		98.4	144.1	107.2	171.9	184.1	152.1	161.1	108.5	185.7	114.2	61.7	276.4
	chenal	1984-85		94.5	131.6	103.1	102.1	209.2	142.1	148.9	70.4	165.7	106.3	87.4	138.7
Bietri	baie	1981-82		94.3	192.4	110.8	152.1	146.7	183.1	204.9	109.3	121.2	205.9	63.6	119.2
	baie	1984-85		135.2	183.8	195.4	122.6	219.4	139.5	307.6	148.2	147.8	234.9	134.1	71.0
Boulay	baie	1981-82		115.7	170.8	128.4	95.6	131.7	264.6	112.0	67.2	149.2	184.9	59.7	160.4
	baie	1984-85		54.2	90.1	122.7	124.5	127.4	255.0	228.2	149.5	132.1	115.9	63.0	71.6
Mopoyem	baie	1981-82		112.5	69.8	155.5	99.6	0.0	63.6	181.7	85.9	0.0	123.6	88.1	114.8
	baie	1984-85		70.4	60.7	133.2	130.3	0.0	188.6	189.5	52.9	240.3	181.3	63.3	87.9
	chenal	1984-85		44.2	73.8	109.4	55.8	0.0	164.3	130.7	104.0	108.0	144.7	38.2	89.7
Tiegba	baie	1981-82		50.1	103.2	156.5	122.9	244.9	143.5	0.0	116.4	244.9	109.9	63.0	145.9
	baie	1984-85		62.9	92.1	148.6	128.8	0.0	226.2	222.5	116.4	287.2	0.0	59.6	58.4
	chenal	1984-85		54.5	103.3	127.0	141.9	0.0	189.1	141.0	155.7	102.2	331.7	50.8	142.7

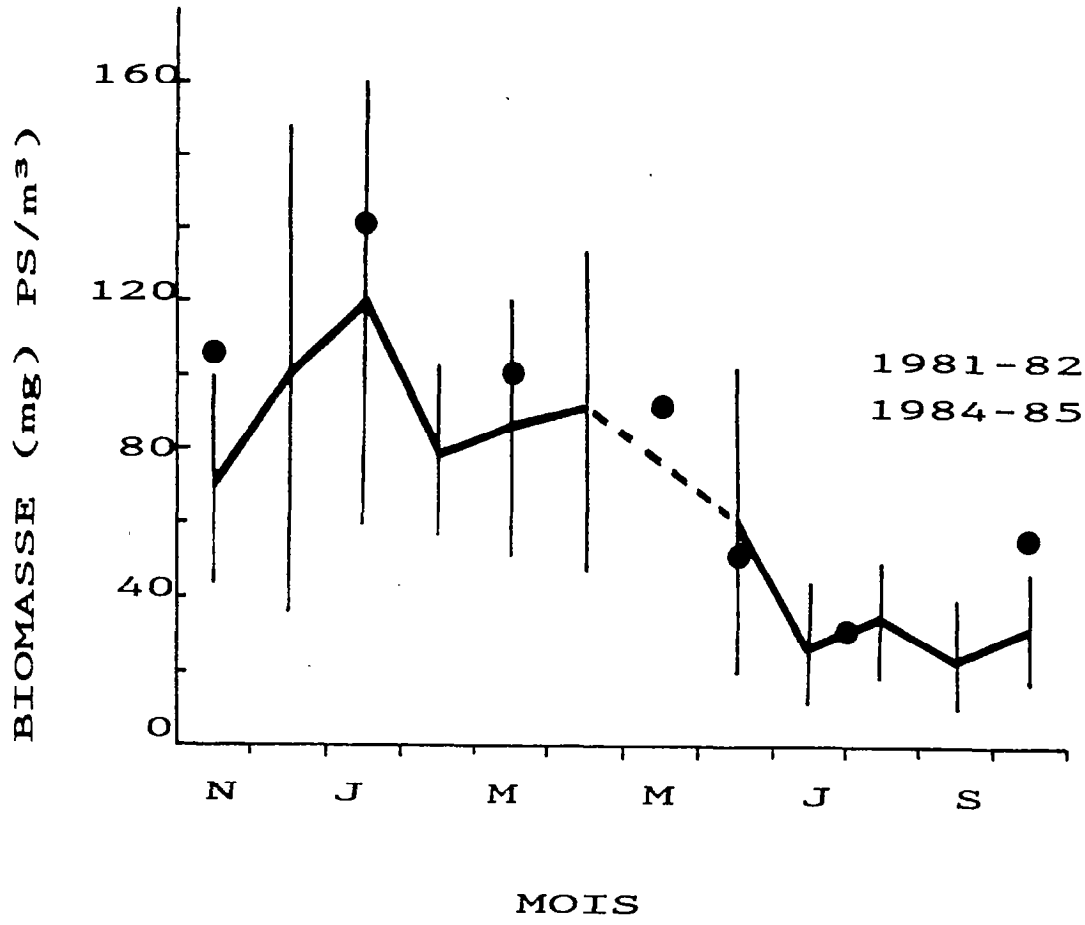


Figure 10. Variation de la biomasse moyenne (avec intervalle de confiance à 95%) des cinq stations (baies) en 1984-85 (traits) et 1981-82 (points).

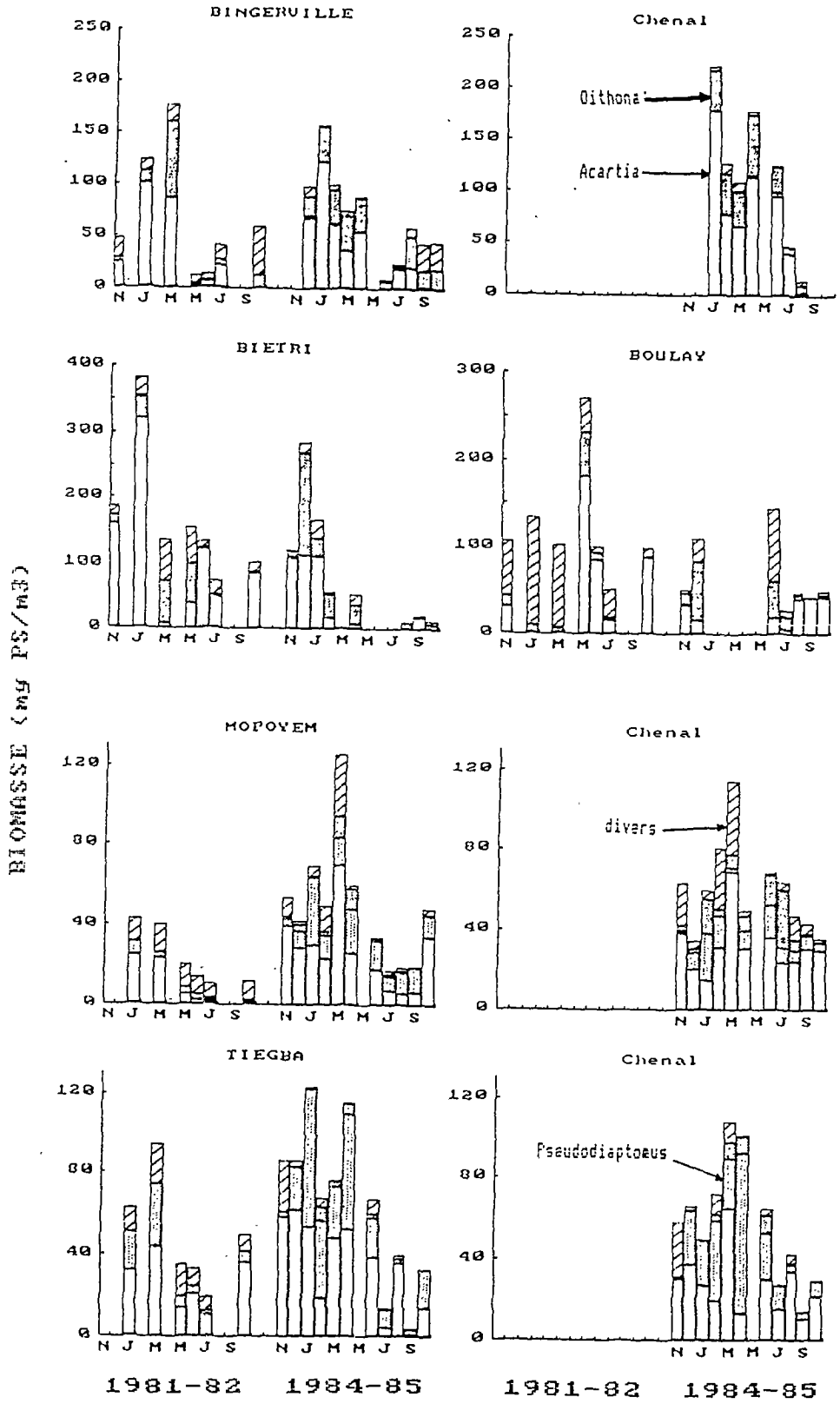


Figure 11. Variations saisonnières de la biomasse des principales espèces ou groupes faunistiques dans les différentes stations au cours des deux cycles annuels. Le groupe des divers est essentiellement constitué de formes marines à Boulay et Bietri, de formes continentales ou de rotifères à Bingerville, de larves de mollusques et de rotifères dans l'Ouest. Les détails sont fournis dans le texte.

que dans la baie et on constate une plus grande abondance d'*Oithona* dans le chenal. A Bingerville la chute de biomasse observée en début de saison des pluies est beaucoup plus sensible dans la baie du fait d'une quasi disparition d'*Acartia*, non constatée dans le chenal. Par ailleurs, en période de crue , le chenal, lessivé par les eaux du Comoé, présente des biomasses pratiquement nulles en octobre, alors qu'un peuplement "dulçaquicole", formé de *Pseudodiaptomus*, de cladocères, de rotifères et de copépodes d'eau douce, se développe dans la baie, y maintenant la biomasse à un niveau moyen (fig. 11). De façon générale, il semble que l'on puisse parler d'un effet de baie, difficile à définir. Les différences par rapport au chenal dépendraient du degré d'isolement des baies, de leur situation par rapport aux vents dominants ou aux grands déplacements des masses d'eau.

Les différences interannuelles apparaissent essentiellement à Bietri et à Mopoyem. A Bietri on observe ainsi une plus grande abondance relative d'*Oithona* en 1984-85 et un effondrement de la biomasse en saison humide, avec évolution du peuplement vers la dominance des formes de petite taille à forte productivité théorique (rotifères). Cette évolution pourrait résulter d'une eutrophisation de la baie de Bietri intervenue entre les deux cycles annuels, mais d'autres facteurs, également liés à la pollution, seraient susceptibles d'intervenir. A Mopoyem (baie), l'eutrophisation qui est aussi constatée en 1984-85 s'accompagne d'un effet inverse, puisqu'il y a augmentation de la biomasse totale du peuplement et de ses principales composantes, *A. clausi, P. hessei* et *O. brevicornis.* Mais une augmentation parallèle de la salinité se produit, de sorte qu'il est difficile de savoir lequel des facteurs considérés est prépondérant, ou si d'autres interviennent.

Une analyse des corrélations partielles entre les facteurs environnementaux et la biomasse totale ou la biomasse d'*Acartia*, montre que seules la température dans l'Ouest et la salinité à Boulay et à Bingerville, ou ces deux facteurs lorsqu'on traite l'ensemble des données, expliquent une part significative de variance. Le pourcentage de variance expliquée n'est cependant pas suffisant pour que des modèles prédictifs soient retenus. Un examen du type de variation de la biomasse en fonction de la salinité chez les principales espèces (fig. 12), suggère que ce facteur a une influence particulière chez *O. brevicornis, P. hessei et B. plicatilis*. Chez ces espèces en effet une salinité de l'ordre de 5-7 semble agir à la manière d'un seuil de développement (*O. brevicornis*) ou de régression (deux autres espèces). Les modalités d'action de la salinité et de la température sur la biomasse n'apparaissent pas clairement, excepté l'action positive de la salinité sur la taille et le poids individuel mise en évidence chez *A. clausi* (voir plus loin: fig. 17).

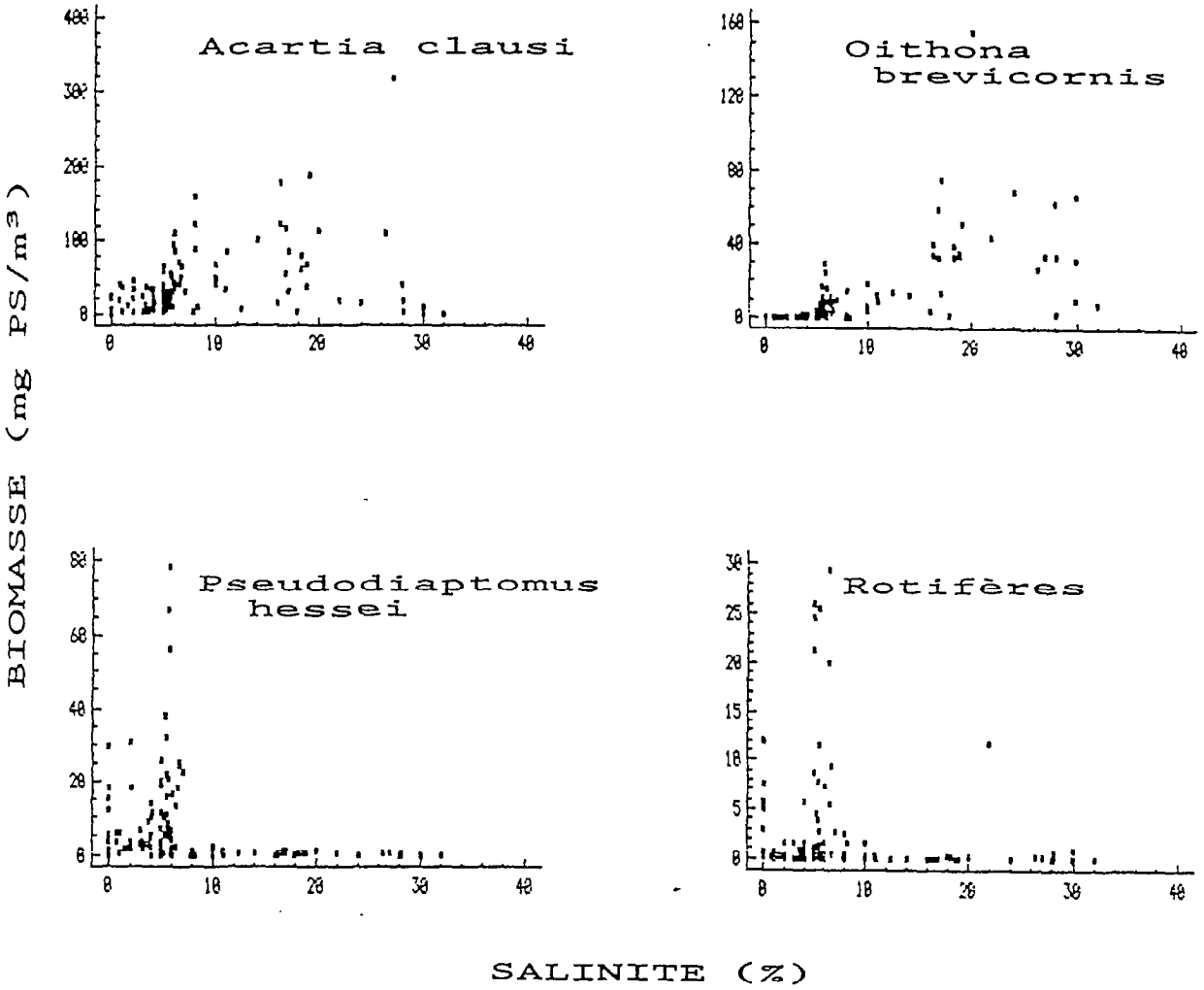


Figure 12. Variations de la biomasse en fonction de la salinité chez les copépodes et les rotifères (espèces d'eau continentales à une salinité de 0 et *B. plicatilis* à des salinités supérieures). Ensemble des données (1981-82 et 1984-85).

La répartition de la biomasse par classes de taille des organismes est illustrée dans la figure 13. Il s'agit d'une caractérisation globale du peuplement qui regroupe les organismes selon un critère, la taille, souvent utilisé dans les relations proie-prédateur. Dans son ensemble, le peuplement se caractérise par une taille moyenne relativement faible. Les répartitions les plus homogènes se situent au coeur de la saison sèche à Boulay (plus grande taille moyenne) et dans l'Ouest. A Boulay, ainsi qu'à Bingerville et à Bietri, la proportion des petites formes (<280 µm : nauplies, rotifères et larves de mollusques essentiellement), est faible, surtout au coeur de la saison sèche. Ces formes sont plus abondantes dans l'Ouest de façon permanente et à Bingerville et Bietri en saison humide.

3. RÉPARTITION VERTICALE DES ORGANISMES

La répartition verticale en milieu de journée (13-17heures) et le soir (20-22 h.) a été principalement étudiée dans les baies de Mopoyem et de Bingerville, baies peu profondes (4 m) et non stratifiées. Des données ont également été recueillies en milieu stratifié dans la baie de Bietri (Caumette *et al.*, 1983), et, antérieurement, dans diverses autres stations par Repelin (1985).

A Mopoyem et Bingerville, le peuplement se subdivise en organismes migrants (mysidacés, copépodites et adultes d'*A. clausi* et de *P. hessei*) et non-migrants (nauplies de copépodes, copépodites et adultes d'*O. brevicornis*, rotifères, larves de mollusques) (fig. 14 A). Les premiers se concentrent en profondeur le jour, et occupent toute la colonne d'eau la nuit. Le phénomène de concentration en profondeur est nettement plus marqué chez *P. hessei*, presqu'aucun individu n'étant capturé en pleine eau le jour. Chez *Acartia* il s'accentue depuis le stade C1 (en moyenne 17% des individus concentrés dans une couche de 20cm au-dessus du fond représentant environ 5% de la colonne d'eau), jusqu'au stade adulte (45%). Chez les non migrants les répartitions diurne et nocturne sont relativement homogènes. Une analyse de variance à trois facteurs (époque; station; profondeur) faite après transformation logarithmique sur les données "brutes" (les densités par niveau de prélèvement), confirme le caractère significatif des profils de répartition moyens observés.

Ce type de répartition serait essentiellement régi par les variations d'éclairement (processus de descente aurorale et de remontée crépusculaire) et par les mouvements turbulents liés aux vents, qui présentent généralement une variation de type nycthéméral. Ils naissent vers 9 h., s'amplifient en milieu de journée et

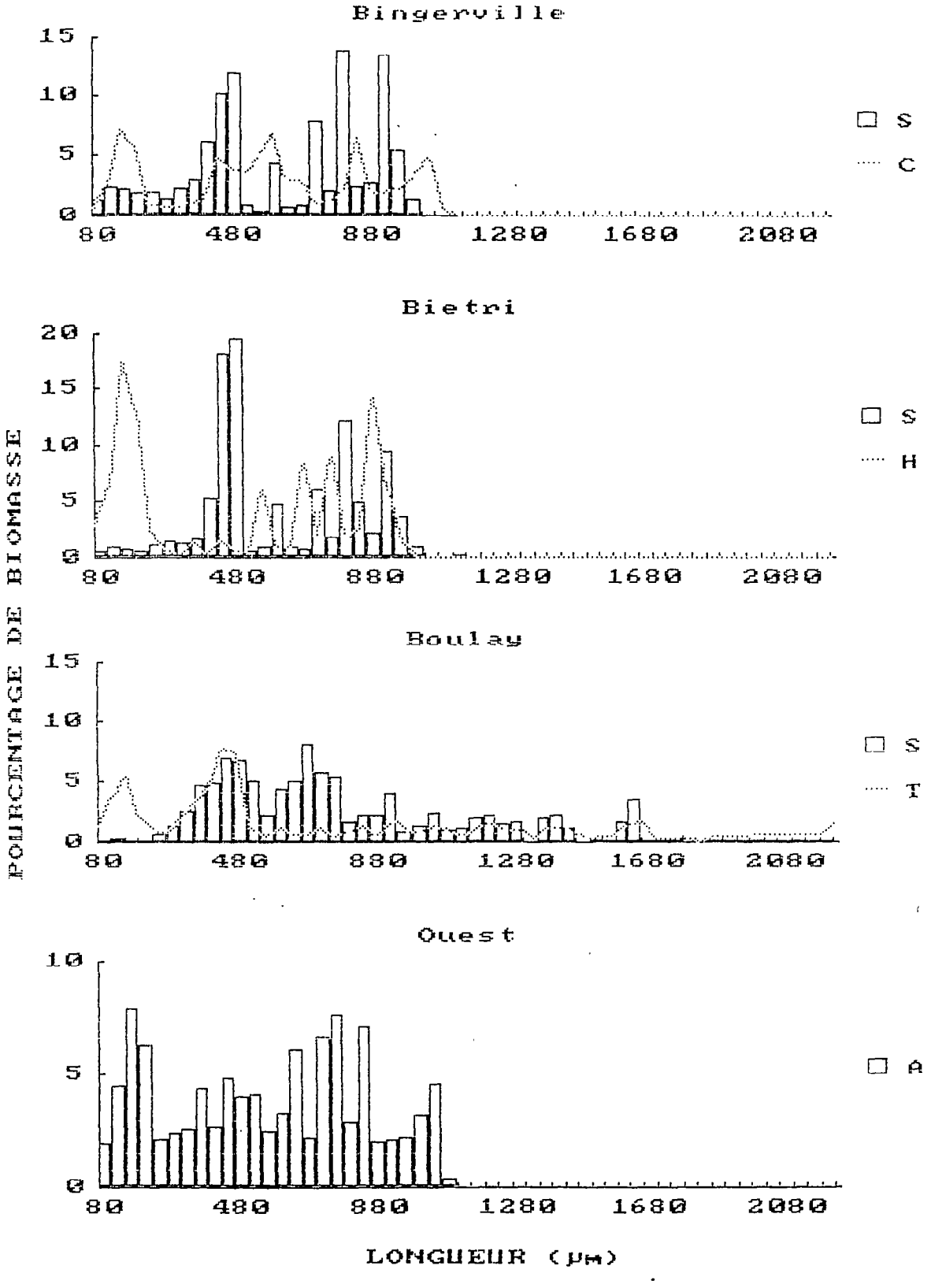


Figure 13. Répartition de la biomasse en fonction de la taille (longueur céphalothoracique pour les copépodes; longueur totale pour les autres organismes), en saison sèche (S), en saison des crues (C), en saison humides (H), en période de transition saison sèche - saison saison des pluies (T) ou pour l'ensemble de l'année (A), suivant les cas (données de 1984-85).

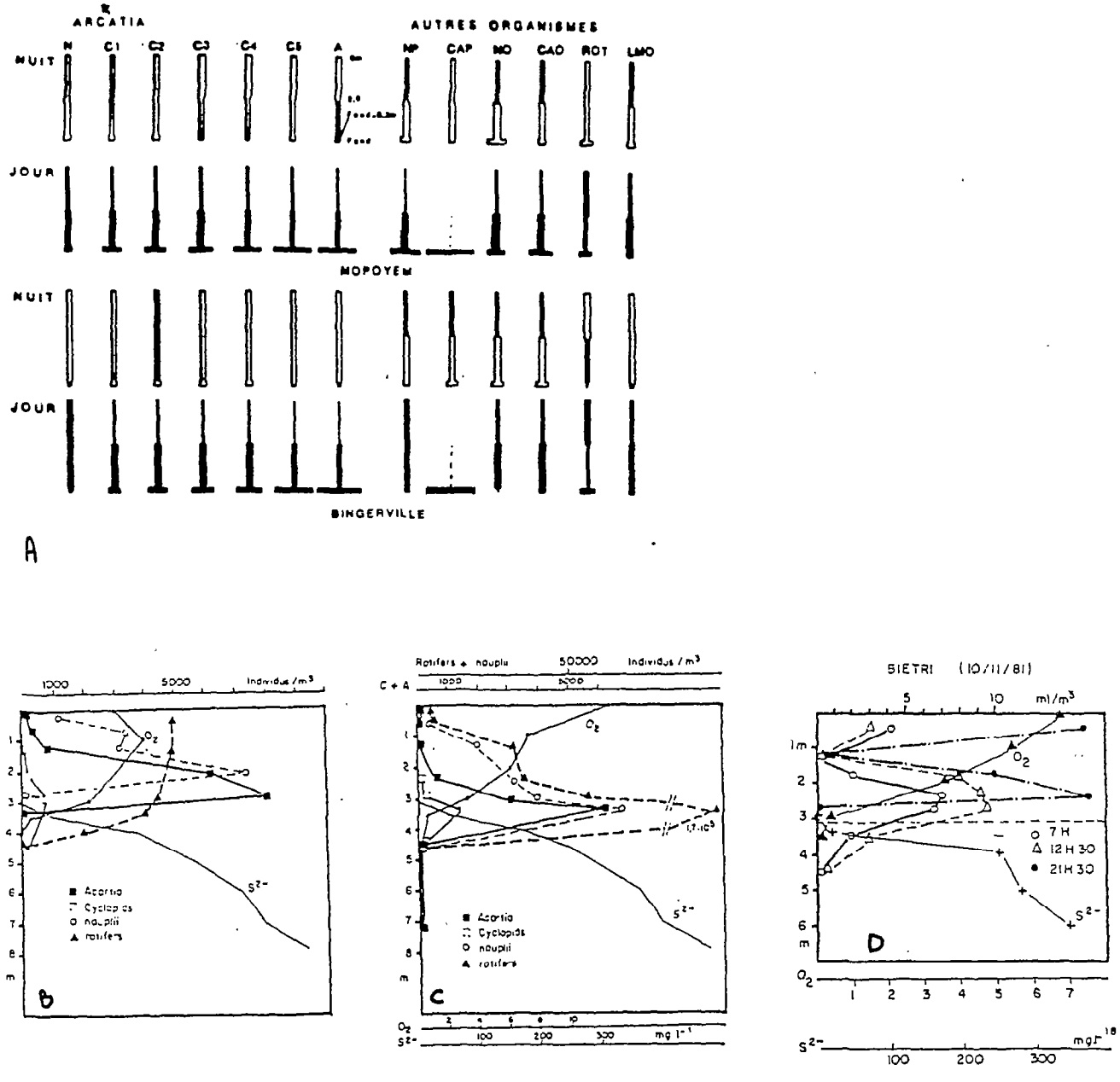


Figure 14. Répartition verticale:

A: profils moyens de répartition diurne et nocturnes des diverses catégories d'organismes, en pourcentage du total des individus présents dans la colonne d'eau.

B, C, D: Variation verticale de la densité de zooplancton observée dans un milieu stratifié (baie de Bietri) en période de faible (B=8 heures; C=18 heures) et de forte abondance (D).

diminuent vers 16-18 h. pour cesser la nuit. Les différences entre espèces et stades de développement seraient attribuables à des différences de sensibilité à la lumière, ainsi qu'au type de réaction vis à vis des mouvements turbulents ou à la capacité de résistance des organismes à ces mouvements, lesquels tendraient à homogénéiser leur répartition : cas des *nauplii*, d'*Oithona* et des autres petites formes.

Quelques données ont également été obtenues dans la station de Bietri en milieu stratifié et en présence d'une turbulence réduite. Rappelons que cette station est à l'abri des vents dominants et se caractérise par l'existence d'une couche profonde anoxique productrice d'hydrogène sulfuré, à la limite de laquelle prolifèrent des bactéries phototrophes. Les répartitions observées sont illustrées dans la figure 14. Il apparaît: a) que les formes précédemment qualifiées de "non migrantes" (nauplies, rotifères et *Oithona*) présentent, en l'absence de mouvements turbulents importants, une répartition non homogène; b) que la totalité (fig. 14 B et C) ou une fraction (14 D) des adultes et copépodites d'*Acartia*, de jour comme de nuit (tout au moins entre 18 et 21 heures environ), se concentrent à proximité, voire au contact de la zone anoxique. Cette répartition a été interprétée comme résultant d'une compétition (ou de la combinaison) entre les facteurs éclairement et nourriture, avec notamment alimentation active sur le stock de bactéries phototrophes.

Quelles qu'en soient les interprétations, il apparaît que plusieurs types de répartition verticale existent en lagune. Ces répartitions varieraient suivant les espèces et les stades, ainsi que dans le temps et l'espace, en fonction de l'importance ou de la nature des mouvements turbulents ou de l'état de stratification du milieu. La diversité des situations décrites par Repelin (1985) en est probablement l'illustration.

Il semble que les migrations soient en partie responsables de différences de densité constatées entre les pêches de jour et de nuit. Les densités diurnes sont en effet systématiquement inférieures, significativement dans la plupart des cas, chez les formes migrantes, sauf les C1 d'*A. clausi* (tabl. V). Ce résultat conduit à préconiser la réalisation systématique d'échantillonnages nocturnes.

Dans les zones non stratifiées, qui occupent la plus grande partie de la surface lagunaire, les migrations n'ont probablement que peu d'effet sur la production et la dynamique des populations autres que par le biais de modifications de la mortalité par prédation. Des données complémentaires seraient cependant nécessaires pour conclure : conditions physico-chimiques et qualité nutritive des particules remises en suspension et de la pellicule superficielle des sédiments à des profondeurs de l'ordre de 4 m; rythme et mode d'alimentation des organismes. La seule conséquence évidente des

migrations sur ce plan est d'assurer une meilleure diffusion et de bonnes conditions de survie aux *nauplii* d'*Acartia*, du moins dans les régions sans couche anoxique en profondeur. La ponte s'effectue en effet la nuit en pleine eau dans de bonnes conditions d'oxygénation, et l'éclosion intervient environ huit heures après, alors que les oeufs n'ont probablement pas atteint le fond, où les conditions n'auraient pas été aussi favorables. Les conditions sont certainement moins favorables dans les sites qui présentent une couche anoxique profonde. C'est sans doute pourquoi des mortalités embryonnaires atteignant 90% ont été estimées en 1981-82 à Bietri. Le fait que, dans cette station, la remontée nocturne en pleine eau des femelles ne semble pas être aussi massive que dans les sites non stratifiés étudiés (voir plus haut), ne peut qu'accentuer ce phénomène.

Les conséquences des migrations sur le fonctionnement de l'écosystème seront discutées plus loin.

Tableau 5. Comparaison des densités nocturne et diume (DNU et DJO) obtenues par prélèvement au filet. *n* = nombre de couples DNU; DJO; *r* = coefficient de corrélation; AMR = axe majeur réduit; test de comparaison de la pente de l'AMR à une valeur 1: hypothèse pente = 1 rejetée (R) ou acceptée (A); dans cette même colonne sont indiqués, entre parenthèses, les résultats des tests *t* de comparaison de moyennes appariées dans les cas où il y a litige; dans les autres cas, les tests sur les pentes et sur les moyennes concordent; seuils de signification symbolisés comme dans le tableau 3; autres symboles dans le tableau 1.

Organismes	*n*	Densité moyenne		DNU/DJO	*r*	AMR		
		Nuit	Jour			Pente	Ord. Orig.	Hyp. Pente = 1
NA	35	24559	26642	0,92	0,765...	1,04	- 3134	A
C1		2338	2492	0,94	0,846...	1,06	- 33	A
C2		2518	1159	2,17	0,790...	2,10	- 90	R...
C3		1977	748	2,64	0,712...	2,46	140	R...
C4		1522	518	2,94	0,662...	2,05	462	R...
C5		1067	213	5,01	0,387.	3,38	462	R...
AA		2327	431	5,40	0,434..	4,28	483	R...
NP	27	1284	919	1,40	0,664...	1,60	- 184	R.. (s.)
CAP		909	33	27,55	ns			
NO	24	20920	24158	0,87	0,662...	0,98	- 2657	A
CAO		33516	35792	0,94	0,806...	0,71	8053	R. (ns)
ROT	32	24635	25339	0,97	0,601...	0,98	- 208	A
LMO	31	6541	5593	1.17	0,754...	1,41	- 1348	R.. (ns)

4. NUTRITION ET DEPENSES METABOLIQUES

Les données sur la nutrition ont été principalement obtenues dans deux stations (Boulay et Bingerville), à partir de mesures de la fluorescence intestinale effectuées sur des adultes mâles et femelles d'*A. clausi* (Pagano et Saint-Jean, 1985). Elles mettent en évidence une variation nycthémérale de la réplétion, conséquence probable d'un rythme d'alimentation (fig. 15 A). Les réplétions maximales et minimales se situent respectivement entre 14 et 20 heures et entre 2 et 8 heures. Exprimée en poids organique, la réplétion atteint jusqu'à 10% du poids du corps. Si on suppose que le temps d'évacuation du tractus digestif est de 45 minutes (Kiorboe *et al.*, 1985), on obtient des rations journalières de 71, 67 et 180% du poids du corps pour les trois séries d'observations reportées sur la figure.

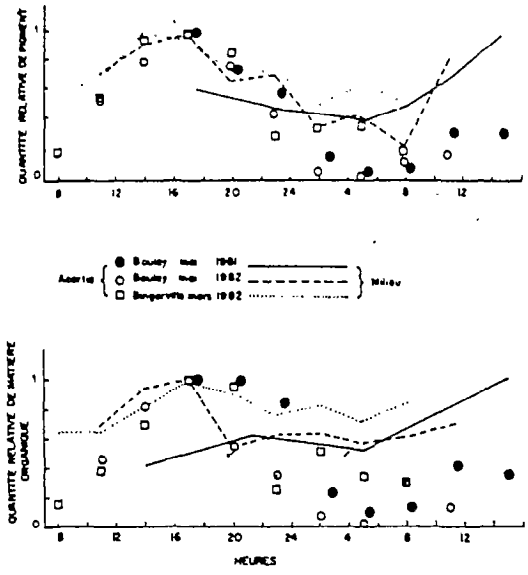
Des mesures de respiration et d'excrétion (généralement deux mesures quotidiennes, l'une le matin et l'autre en milieu ou en fin d'après-midi), ont été effectuées en 1981-82 aux cinq stations étudiées. Elles portent sur le mesozooplancton soit, dans la plupart des cas, sur les stades terminaux d'*A.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

Les taux moyens journaliers observés dans les cinq stations (fig. 16), sont comparables à ceux obtenus précédemment par Le Borgne et Dufour (1979). Les seules constatations notables sur le plan des variations saisonnières et régionales sont que: a) les taux de respiration les plus élevés s'observent en saison chaude et les taux les plus bas aux périodes où les températures sont minimales (saison des pluies ou période d'upwelling côtier); b) la variabilité est plus forte dans les stations estuarienne et orientale (Boulay, Bietri et Bingerville) que dans l'Ouest (Mopoyem et Tiegba); c) dans l'ensemble, les taux de respiration les plus élevés sont observés à Bietri, station la plus riche en chlorophylle et les plus faibles à Boulay, station la plus pauvre.

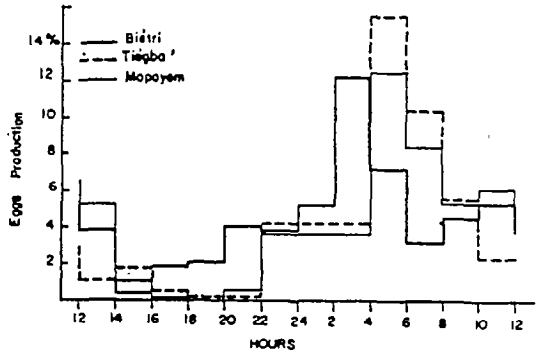
Une analyse des corrélations partielles entre les taux métaboliques et les facteurs environnementaux montre que seule est significative la liaison de la respiration avec la température. L'équation de régression est:

$$R = 4{,}85 \exp (0{,}059\ T).$$

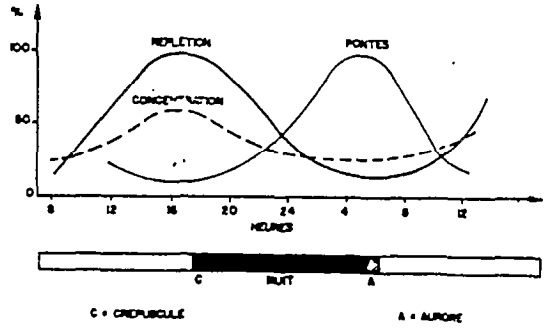
L'influence de la salinité et de la nourriture n'apparaissent pas, bien que l'amplitude de variation de ces facteurs à l'échelle lagunaire soit importante. L'absence d'influence de la salinité s'expliquerait par l'euryhalinité d'*Acartia*. Ce résultat contraste avec l'influence positive de la salinité sur la taille, dont une des conséquences est que les populations des eaux oligohalines (Ouest et Bingerville en saison humide) ont



A. Variation journalière des quantités relatives de pigments et de matière organique dans le tube digestif des adultes d'*Acartia clausi* et dans le milieu naturel. Les quantités maximales de pigments dans le tube digestif (valeur relative 1) sont de 1,39 ng de pigments et de 214,6 ng de MO par adulte en mai 1981, de 1,25 et 763,7 ng en mars 1982, et de 0,278 et 294,3 ng en mai 1982. Les concentrations maximales dans le milieu sont de 25,26 $\mu g.l^{-1}$ de pigments et de 4545 μg de MO.l^{-1} en mai 1981, de 12,51 et 7350 μg en mars 1982, et de 6,25 et 6616 μg en mai 1982.



B. — Productions horaires moyennes d'œufs exprimées en pourcent de la production journalière et calculées pour des intervalles de 2 heures, dans les 3 stations de la figure 2.



C. Allure des variations de la concentration de particules dans le milieu ainsi que de la réplétion et du taux de ponte d'*Acartia clausi* au cours d'un cycle de 24 h (voir texte).

Figure 15. Rythmes d'alimentation et de ponte chez A. clausi.

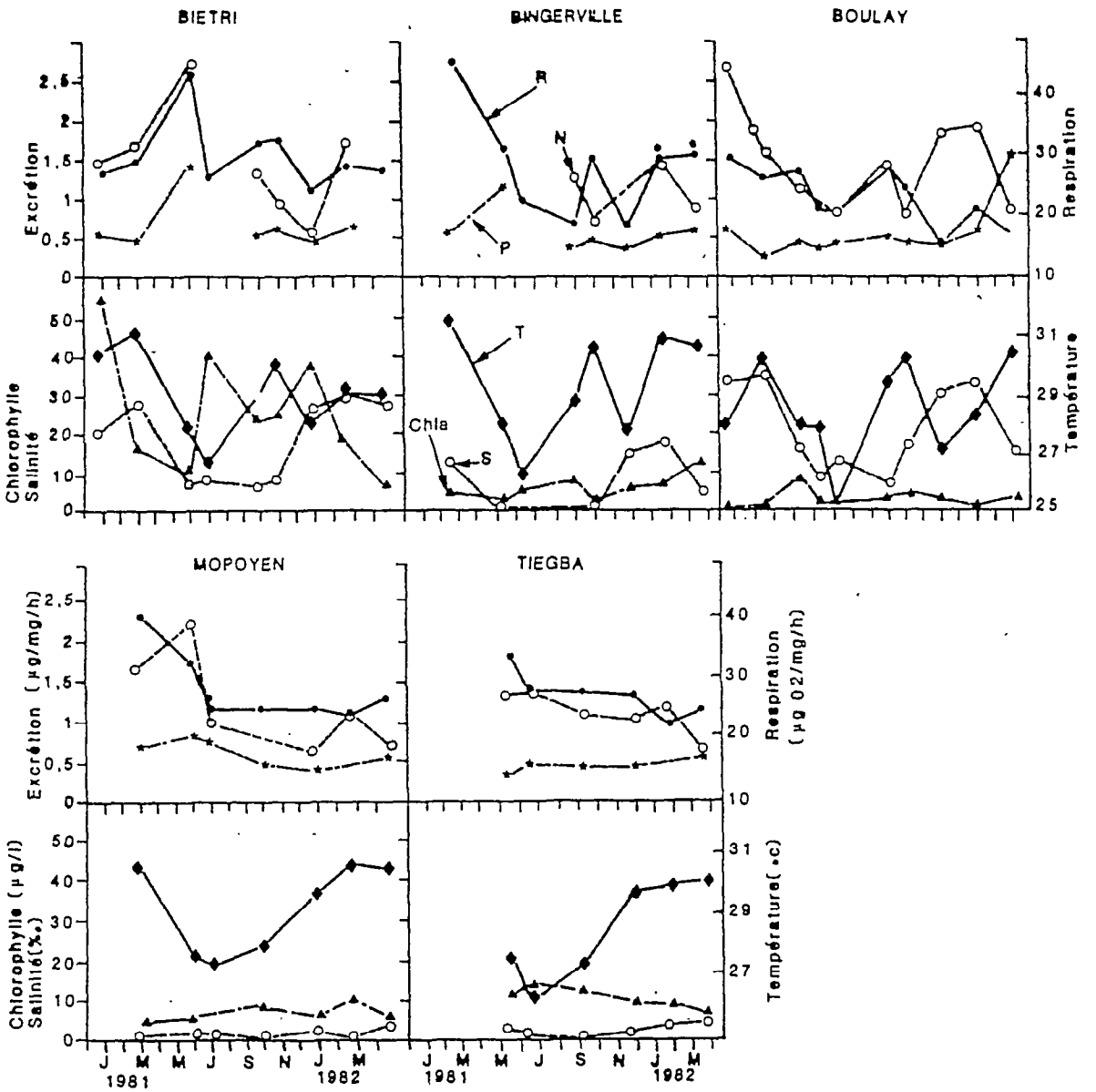


Figure 16. Variations du taux de respiration (R), des taux d'excrétion d'azote (N) et de phosphore (P), de la température, de la salinité et de la concentration en chlorophylle dans les cinq stations étudiées en 1981-82.

des tailles et des taux de croissance par stade copépodite plus faibles (voir plus loin) . On peut en déduire que le taux de croissance inférieur de ces populations n'est pas la conséquence d'une augmentation de leurs dépenses métaboliques.

5. PRODUCTION

La production a été évaluée pour les trois principales espèces de copépodes d'après la méthode des croissances cumulées.

Chez *A. clausi*, les données de croissance et de fécondité nécessaires à cette évaluation ont été obtenues expérimentalement. La durée des stades de développement a été évaluée en laboratoire sur des individus fraîchement collectés, mis en élevage pour des temps très courts (deux stades consécutifs tout au plus) dans les conditions (eau, température, salinité et nourriture) du lieu de prélèvement. Les durées de développement permettent de calculer les taux de croissance selon des modalités détaillées par ailleurs (Pagano et Saint-Jean, 1983; Saint-Jean et Pagano, 1983). La production journalière d'oeufs a été directement évaluée à partir de femelles prélevées et mises en élevage sur le lieu de pêche pendant des périodes de 24 heures (Saint-Jean et Pagano, 1984).

Chez *P. hessei* et *O. brevicornis*, les données sur la durée des stades ont été estimées d'après la littérature: Hart et Allanson (1975) et Hart (1981) pour la première espèce et Uchima (1979) pour la seconde. Les poids des stades de développement ont été évalués à partir de relations longueur-poids (Saint-Jean et Pagano, 1987). La production journalière d'oeufs est estimée d'après la relation:

PF = NE WE/De WF.

NE est le nombre d'oeufs par femelle (observé) et WE leur poids, estimé d'après le volume et égal à 0,148 µg chez *Pseudodiaptomus* et à 0,012 µg chez *Oithona*; De est la durée, en jours, du développement embryonnaire calculée en fonction de la température d'après les relations mentionnées dans les travaux précités; WF est le poids des femelles calculé d'après leur taille.

5.1. DÉVELOPPEMENT, CROISSANCE ET PRODUCTION D'OEUFS

5.1.1. *A. clausi*.

Une des **caractéristiques du développement** de cette espèce est la brièveté du stade embryonnaire, qui varie entre 0,35 et 0,47 jour dans la gamme de températures

observées en lagune. Cette durée correspond à peu près à la moitié de la durée d'un stade copépodite moyen. Au niveau de la phase copépodite on observe un allongement significatif de la durée des deux derniers stades par rapport aux trois premiers. Toutefois, cet allongement est relativement faible, de sorte que l'isochronie du développement (égalité des stades) est une simplification acceptable pendant la phase copépodite. Le rapport entre les durées des phases copépodite et nauplienne (Dc/Dn) serait assez variable. Les données disponibles ne permettent cependant pas de préciser les limites et les facteurs de cette variation. Les différences de durée des stades C4 et C5 entre mâles et femelles sont faibles, non significatives sur l'ensemble des observations. La croissance en poids est exponentielle au cours de la phase copépodite (Pagano et Saint-Jean, 1983) lorsqu'on considère l'ensemble des individus des deux sexes. Toutefois, ce modèle ne s'applique probablement pas aux individus mâles à la fin de cette phase (données non publiées).

Un **rythme nycthéméral de ponte** a été mis en évidence, avec des maximums entre 22h. et 8 h. (63 à 78% de la production journalière) et des minimums entre 14 et 20 heures (2 à 8%) (fig. 15 B). Il serait la conséquence du rythme de nutrition précédemment signalé, le maximum de ponte suivant d'environ douze heures le maximum de réplétion intestinale (fig. 15 C). Les taux de croissance en poids au cours de la phase copépodite (0,26 et 0,89 µg/µg/j) sont généralement plus faibles que les taux de production d'oeufs (0,02 et 0,55 µg/µg/j.). De façon générale, les individus de l'Ouest sont de plus petite taille et ont des taux de croissance inférieurs aux populations du Centre- Est. Les valeurs les plus élevées sont observées à Bietri. Ces variations sont en relation avec les conditions écologiques, l'analyse des données ayant permis d'établir les modèles empiriques suivants (Saint-Jean et Pagano, 1984).

La durée du développement embryonnaire est fonction de la température suivant l'expression:

$$1/De = 0{,}1493\ T - 1{,}770\ .$$

La durée moyenne d'un stade copépodite D est fonction de la concentration en pigments chlorophylliens (Pi) et de la température suivant la relation:

$$1/D = (0{,}1493\ T - 1{,}770)(0{,}6\ Pi)/(9 + Pi).$$

Le taux de croissance en poids au cours de la phase copépodite est fonction de la salinité, de la température et de la concentration de nourriture. Il peut être évalué d'après la relation:

$$GC = 1/De\ \ln(W5/W1)(0{,}6Pi/9+Pi).$$

La salinité intervient sur le second terme de cette expression par le biais d'une relation avec la longueur, variable suivant les stades et illustrée dans la figure 17 dans le cas des femelles.

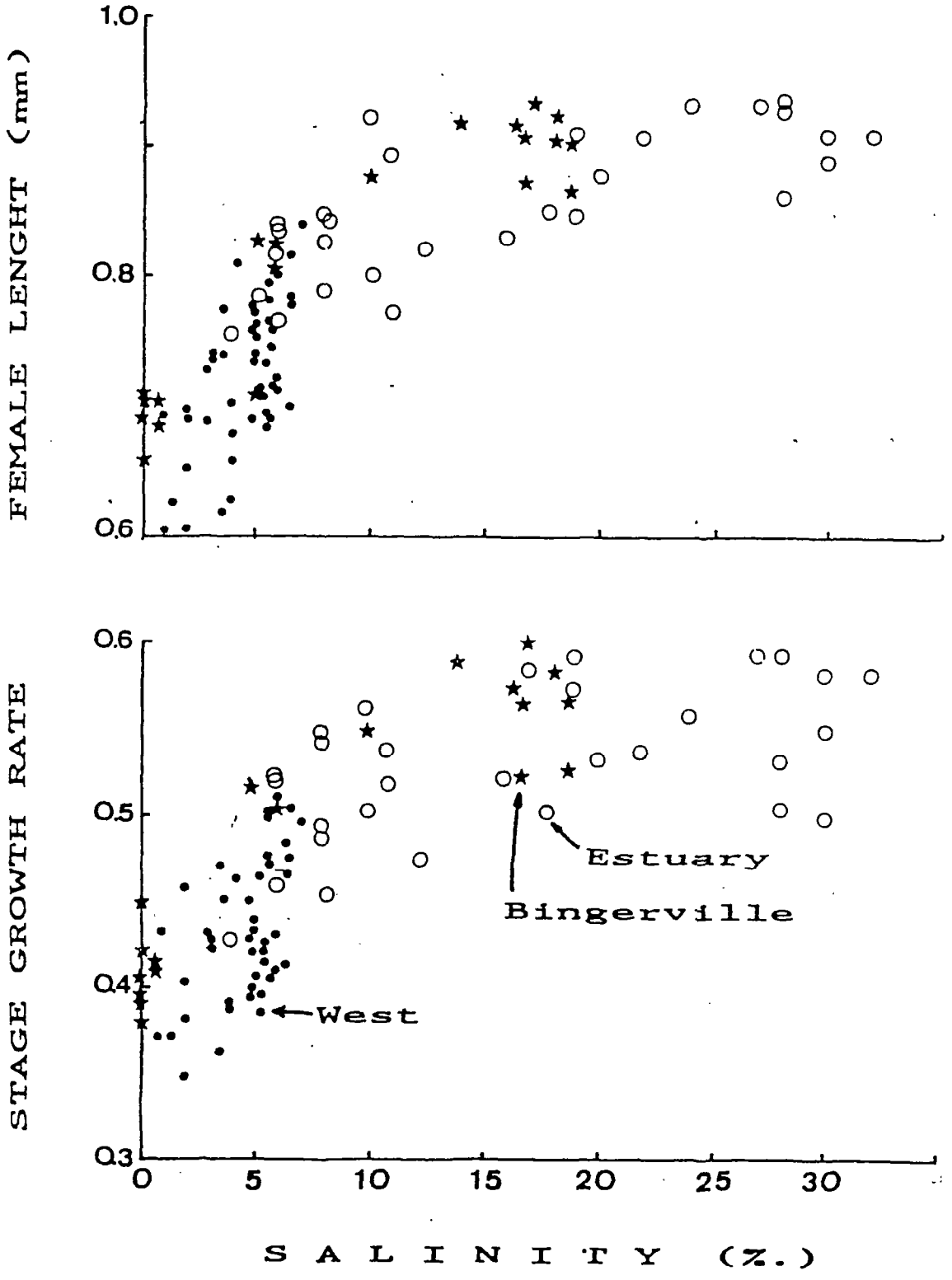


Figure 17. Variation de la longueur céphalothoracique et du taux de croissance par stade en fonction de la salinité chez *Acartia clausi*. Données provenant des deux cycles annuels dans les cinq stations.

La production d'oeufs est essentiellement fonction de la concentration de seston, ici exprimée en phosphore, suivant la relation:
GF = 0,35(P-8)/(5+P).

5.1.2 Comparaison des trois espèces

Les données d'observation (taille, nombre d'oeufs par femelle) récoltées chez *P. hessei* et *O. brevicornis*, permettent d'établir une comparaison avec *A. clausi*. On constate que les trois espèces présenteraient (si les rapports de durée entre les stades de développement appliquées aux deux premières espèces sont représentatifs) une croissance en poids exponentielle au cours de la phase copépodite, avec des taux par stade pratiquement identiques (tabl. VI). Toutefois, les taux journaliers seraient plus faibles chez *P. hessei*. Les productions journalière d'oeufs exprimée en poids diffèrent de façon plus nette, *A. clausi*, qui pond des oeufs libres, ayant les fécondités les plus fortes si l'on excepte les valeurs très faibles notées à Boulay en 1981-82.

L'analyse des corrélations révèle des analogies et des différences en ce qui concerne l'influence des facteurs environnementaux. C'est ainsi qu'il n'existe pas de liaison directe entre la salinité et la fécondité chez aucune des espèces. D'autre part, la taille des femelles est corrélée à la concentration en pigments chez *P. hessei*, alors qu'elle l'est avec la salinité chez *A. clausi*, et sans doute chez *O. brevicornis* (populations de l'Ouest de taille moyenne inférieure à celles du Centre-Est). Enfin la fécondité n'est directement corrélée à la concentration en pigments que chez *O. brevicornis* et *A. clausi*. Toutefois, une influence indirecte du facteur nutritif sur la fécondité est probable chez *P. hessei* par le biais d'une liaison entre la longueur et le nombre d'oeufs par femelle ovigère (r=0,662; n=67), et de la relation pigments-longueur précédente.

5.2. PRODUCTION

Chez les trois espèces, la production journalière a été calculée d'après la relation générale:
P = Bi x Gi + (BF x GF).
Bi et Gi sont respectivement la biomasse et le taux journalier de croissance en poids des stades juvéniles (ensemble des nauplies et différents stades copépodites), évalués en fonction des facteurs écologiques selon les relations précédentes chez *Acartia*. Seule la température est prise en compte en ce qui concerne les deux autres

Tableau VI. Taux de croissance au cours de la phase copépodite (GS en µg/µg/stade et GC en µg/µg/jour) et taux de production des femelles sous forme d'oeufs (GF en µg/µg/jour) chez les trois principales espèces de copépodes.

Station	année	A. clausi			P. hessei			O. brevicornis		
		GS	GC	GF	GS	GC	GF	GS	GC	GF
Bingerville	1981-82	0.49	0.40	0.150	0.45	0.25	0.100	0.49	0.54	0.024
	1984-85	0.48	0.40	0.190	0.44	0.25	0.056	0.49	0.54	0.040
Bietri	1981-82	0.53	0.58	0.230	abs	abs	abs	0.49	0.49	0.052
	1984-85	0.49	0.67	0.290				0.49	0.53	0.084
Boulay	1981-82	0.55	0.30	0.010	abs	abs	abs	0.49	0.47	0.021
	1984-85	0.53	0.42	0.110				0.49	0.47	0.030
Mopoyem	1981-82	0.41	0.36	0.110	0.45	0.26	0.096	abs	abs	abs
	1984-85	0.41	0.50	0.160	0.45	0.27	0.056	0.42	0.44	0.030
Tiegba	1981-82	0.39	0.32	0.140	0.44	0.26	0.106	abs	abs	abs
	1984-85	0.44	0.56	0.022	0.45	0.27	0.063	0.42	0.47	0.049
Moyenne baies	1981-82	0.48	0.38	0.130	0.45	0.26	0.101	0.46	0.50	0.033
	1984-85	0.49	0.52	0.190	0.45	0.26	0.058	0.46	0.49	0.047

espèces (d'après les relations fournies par Hart, 1981). Le calcul suppose en outre que la croissance au cours de la phase nauplienne est exponentielle, et que les taux de croissance des phases nauplienne et copépodite sont dans un rapport Gc/Gn constant, égal à 1,405 chez *A. clausi* (valeur observée), à 1,177 chez *P. hessei* et à 0,650 chez *O. brevicornis*. BF et GF représentent la biomasse des femelles et leur taux de production sous forme d'oeufs. Le taux de production des mâles adultes est supposé nul.

Les taux journalier de production (P/B) sont compris entre 0,04 et 0,68 chez *A. clausi*, entre 0,05 et 0,26 chez *P. hessei* et 0,05 et 0,44 chez *O. brevicornis*. Chez *A. clausi*, la variabilité du P/B est assez faible (coefficient de variation compris entre 11 et 73% selon les stations et les cycles annuels), comparée à celle de la production (55 et 140%) et de la biomasse (44 et 155%). Aucun modèle saisonnier de variation ne semble se dégager et les moyennes par station (tabl. VII), sont peu différentes, excepté à Boulay en 1981-82, où les taux relativement bas sont associés à une proportion réduite de stades juvéniles et à des pontes très faibles. *Acartia* est l'espèce la plus productive, suivie d'*Oithona* et de *Pseudodiaptomus*.

Les contributions des stades de développement à la biomasse et la production sont similaires chez les trois espèces, en ce sens que les adultes fournissent l'essentiel de la biomasse et un pourcentage réduit de la production, du fait de leur taux de production inférieur à celui des stades juvéniles. Ces contributions sont telles que le pourcentage de production transmissible sans conséquence importante ou directe sur le recrutement, i.e. la production par croissance des stades juvéniles, est voisin de 75%, et, semble-t-il, légèrement plus fort (85%) chez *O. brevicornis*.

Chez *Acartia*, une analyse de corrélations partielles et de régression par sélection pas à pas des variables permet d'établir un modèle d'estimation du taux de production de la population en fonction des facteurs environnementaux et du poids individuel moyen de la population (WM = biomasse/effectif). L'analyse portant sur l'ensemble des données aboutit au modèle suivant, qui explique 88% de la variance totale:

$$P/B = \exp [-0,343 + 0,072 \ln PI - 0,088 \ln WM + 0,03 \ln(S+1) + 0,012 T] - 1.$$

L'analyse de variance sur la régression totale donne un F hautement significatif (F = 202,9 pour 4 et 104 ddl). Le calcul, pour chaque station, des coefficients de corrélation simple entre les P/B observés et estimés d'après le modèle, montre que ce modèle, établi à l'échelle de la lagune (ensemble des données), est également applicable dans chaque station. Les deux premiers facteurs, la concentration en pigments et le poids individuel moyen, expliquent l'essentiel de la variance factorielle.

Tableau VII. Poids individuels moyens (WM en µg PS), productions journalières (PT) et taux de production journaliers (P/B) calculés pour les trois espèces principales de copépodes dans les différentes stations %PF= 100*PF/PT= pourcentage de la production consacrée à la reproduction (PF=prod. des femelles).

Station	année	A. clausi				P. hessei			O. brevicornis		
		WM	PT	P/B	%PF	WM	PT	P/B	WM	PT	P/B
Bingerville baie	1981-82	1.46	5.90	0.25	38	5.00	0.59	0.11	0.25	6.21	0.27
	1984-85	1.04	12.60	0.30	27	4.70	0.86	0.09	0.32	4.79	0.18
chenal	1984-85	ND	17.10	0.21	31	2.30	0.73	0.15	0.38	5.05	0.13
Bietri baie	1981-82	2.14	26.80	0.29	78	abs	abs	abs	0.21	5.84	0.19
	1984-85	1.21	15.40	0.48	22				0.37	7.84	0.22
Boulay baie	1981-82	2.46	9.90	0.12	3	abs	abs	abs	0.39	2.00	0.12
	1984-85	1.28	8.20	0.28	15				0.38	4.23	0.13
Mopoyem baie	1981-82	0.35	3.20	0.34	4	3.60	0.44	0.13	abs	abs	abs
	1984-85	0.47	12.10	0.45	8	3.50	1.57	0.13	0.16	1.03	0.26
chenal	1984-85	0.66	11.20	0.36	10	4.10	1.03	0.12	0.16	2.11	0.24
Tiegba baie	1981-82	0.50	7.90	0.28	9	4.00	1.47	0.13	abs	abs	abs
	1984-85	0.70	15.50	0.44	21	5.50	1.89	0.08	0.15	0.41	0.19
chenal	1984-85	0.67	12.10	0.43	17	6.00	1.78	0.08	0.21	0.84	0.21
Moyenne baies	1981-82	1.36	10.70	0.26	26.2	4.20	0.83	0.13	0.29	4.69	0.19
	1984-85	1.09	12.80	0.39	15.6	4.60	1.44	0.10	0.28	3.66	0.20

Les modalités d'action de la température et de l'abondance ou de la qualité de la nourriture sur le taux de croissance ou de fécondité des copépodes sont relativement bien connues. Dans le cas présent elles s'expriment par les relations empiriques précédentes. Une analyse des corrélations partielles montre en outre que la concentration de nourriture influe de façon significative sur la taille des premiers stades de développement et sur leur taux de croissance. L'étude de l'action directe de ces facteurs sur la structure démographique (donc sur WM et sur P/B) est plus problématique et nécessiterait un suivi des populations de chaque station, ou tout au moins une étude plus poussée des données disponibles. Cette étude est envisagée.

La salinité influe positivement sur la taille des stades copépodites et adultes, sur leur poids et leur taux de croissance par stade copépodite (fig. 17).

Une analyse comparable serait sans signification chez les deux autres espèces, puisque la production est en partie établie sur la base de données de développement empruntées à la littérature.

On signalera cependant les relations globales entre le taux de production et le poids individuel moyen (fig. 18). Conformément aux observations de Zaika (1968) relatives à diverses espèces dont *A. clausi*, on observe une diminution log-linéaire de P/B lorsque WM augmente. Seuls les deux calanides admettent une loi commune. *Oithona* présente une loi de pente similaire mais décalée vers le bas (voir figure). Cette espèce plus petite aurait ainsi, à poids équivalent, un taux de production inférieur à celui des deux autres espèces nettement plus grosses. Ce résultat, qui est dans une certaine mesure en contradiction avec la loi générale selon laquelle le taux de production des organismes varie de façon inversement proportionnelle à leur poids, est donc douteux. Il résulte peut être de la non représentativité des données de la littérature sur les durées de développement appliquées pour évaluer la production de cette espèce, dont la production pourrait ainsi être sous-estimée.

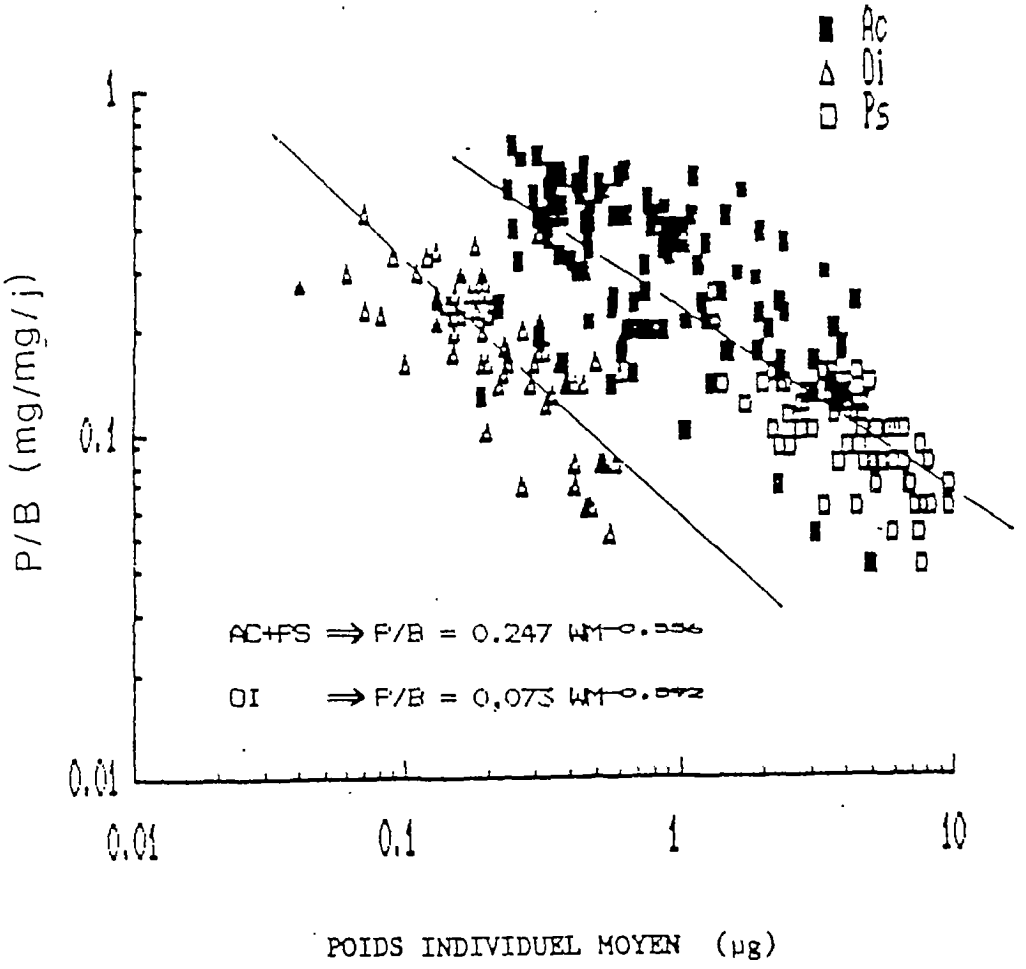


Figure 18. Variation du taux de production de la population (P/B) en fonction du poids individuel moyen chez les trois copépodes dominants du peuplement et équations des droites d'ajustement (droites de régression).

6. BILANS MÉTABOLIQUES

Les données de production, de respiration et d'excrétion, permettent d'estimer des rations journalières théoriques (ration assimilée = production + respiration ou excrétion) et d'esquisser le bilan métabolique d'*Acartia* (tabl. VIII). Parmi les conditions adoptées (thèse, chap. 7) pour établir ce bilan, figurent :

- un taux d'assimilation constant égal à 69,4%;
- un quotient respiratoire égal à 1 (catabolisme glucido-lipidique);
- des teneurs en matière organique, C, N et P de 91,8, 45,1, 12,5 et 1% du poids sec (Pagano et Saint-Jean, en prép.);
- une extrapolation aux premiers stades de développement des taux métaboliques mesurés sur les stades terminaux, qui repose sur la relation générale liant le métabolisme d'un individu à son poids ($M = a\ W^{0,33}$, loi de surface).

La ration moyenne journalière est de l'ordre de 150% du poids corporel exprimé en carbone, et les pertes métaboliques représentent environ la moitié de la ration. Parmi les relations observées entre les termes du bilan (fig. 19), la relation P-R (r=0,504) est particulièrement intéressante, car ces deux termes sont évalués indépendamment l'un de l'autre. La distribution des points suggère qu'il s'agit d'une relation curvilinéaire, les pertes en carbone diminuant par rapport à la production au fur et à mesure que celle-ci augmente. Le rendement brut de production, *i. e.* le pourcentage de matière ingérée transformée en production, est toujours inférieur à 50 Les rendements net sont en moyenne de l'ordre de 24%, les plus élevés étant observées à Bietri et les plus faibles à Boulay. Ils diffèrent suivant l'élément considéré, les différences résultant en partie des conditions précédentes, mais correspondant aussi à un phénomène de rétention d'azote. Les rendements en azote sont les plus élevés (45%) et les rendements en phosphore les plus faibles (13%), témoignant d'une métabolisation plus intense et rapide de ce dernier élément. Comparés aux données de la littérature, dont beaucoup se rapportent à des conditions de nutrition favorables (nourriture artificielle en excès), les rendements net notés en lagune Ebrié sont relativement faibles. Selon Gerber et Gerber (1979) , qui observent, dans une lagune tropicale, des valeurs encore plus faibles en termes de C, il s'agirait d'une caractéristique du zooplancton tropical attribuable à des taux de respiration relativement élevés (voir plus haut). Ces rendements pourraient également provenir de la qualité relativement médiocre de la nourriture naturelle en 1981-82 (forte teneur en détritus), Chervin (1978) ayant observé une relation inverse entre le K2 et le pourcentage de détritus dans la nourriture assimilée.

Tableau VIII. Bilan métabolique calculé pour les échantillons de mesozooplancton dominé par Acartia (filet de 200µm) en 1981-82 et valeurs moyennes estimées pour l'ensemble de la population (filet de 64 µm) dans les cinq stations, la même année. WM=poids individuel moyen; CV=coefficient de variation; R, P, I et E=taux de respiration, de production, d'ingestion et d'excrétion; ND=non déterminé.

STATION	DATE (mois)	WM	Carbone (mg/mg/j)						Azote (mg/mg/j)			Phosphore (mg/mg/j)		
			R	P	I	R/P (%)	K1 (%)	K2 (%)	E	I	K2 (%)	E	I	K2 (%)
Bietri	6	4.3	0.868	0.201	1.540	431.6	13.1	18.8	0.510	1.132	28.3	3.449	5.259	5.5
	7	3.0	0.531	0.347	1.265	152.9	27.4	39.5	ND	ND	ND	ND	ND	ND
	10	4.5	0.652	0.232	1.274	280.3	18.2	26.3	0.249	0.694	48.3	1.320	2.237	15.0
	11	5.4	0.663	0.103	1.094	642.2	9.4	13.6	0.188	0.416	35.7	1.474	2.253	6.6
	1	7.3	0.494	0.168	0.945	294.1	17.8	25.6	0.109	0.396	61.1	1.094	1.803	13.4
	3	5.9	0.574	0.262	1.194	219.3	21.9	31.6	0.328	0.842	44.8	1.507	2.527	14.9
	5	6.5	0.562	0.189	1.072	297.9	17.6	25.3	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Binger-	6	2.7	0.621	0.097	1.025	642.1	9.4	13.6	ND	ND	ND	ND	ND	ND
ville	7	2.4	0.445	0.123	0.812	362.2	15.1	21.8	ND	ND	ND	ND	ND	ND
	11	2.5	0.587	0.103	0.985	571.9	10.4	15.0	0.134	0.338	43.8	1.042	1.635	9.0
	1	6.5	0.359	0.022	0.545	1610.2	4.1	5.9	0.207	0.328	9.8	0.737	1.084	3.0
	3	6.4	0.585	0.163	1.068	358.4	15.3	22.0	0.269	0.617	38.1	1.147	1.872	12.6
	5	2.9	0.598	0.512	1.587	116.8	32.3	46.5	0.162	0.963	76.6	1.294	2.580	28.6
Boulay	5	4.6	0.544	0.068	0.874	797.9	7.8	11.2	0.203	0.387	25.4	0.950	1.455	6.7
	6	5.1	0.414	0.051	0.666	805.1	7.7	11.1	0.180	0.330	22.5	0.749	1.143	6.5
	7	3.7	0.410	0.034	0.633	1220.5	5.3	7.6	0.147	0.258	18.7	0.888	1.317	3.7
	10	3.3	0.552	0.106	0.939	521.3	11.3	16.2	0.269	0.535	28.5	1.140	1.780	8.6
	11	5.0	0.482	0.074	0.794	653.7	9.3	13.4	0.141	0.307	34.6	0.934	1.439	7.4
	5	5.1	0.605	0.049	0.934	1238.1	5.2	7.5	0.164	0.303	23.2	1.121	1.671	4.2
Mopoyem	6	1.9	0.667	0.146	1.162	455.8	12.6	18.1	0.248	0.564	37.4	0.701	1.210	17.4
	7	1.6	0.558	0.168	1.038	331.8	16.2	23.4	0.253	0.602	40.3	1.030	1.711	14.2
	10	2.2	0.548	0.131	0.970	418.0	13.5	19.5	0.203	0.477	39.6	0.931	1.518	12.5
	1	2.7	0.537	0.116	0.933	464.3	12.4	17.9	0.187	0.432	38.6	0.931	1.496	11.2
	3	2.1	0.440	0.140	0.829	313.5	16.9	24.4	0.223	0.519	39.0	1.085	1.750	11.6
	5	2.1	0.488	0.183	0.958	266.2	19.1	27.5	0.119	0.431	61.2	1.198	1.972	13.4
Tiegba	6	2.4	0.660	0.169	1.185	389.3	14.3	20.6	0.433	0.860	28.4	1.980	3.071	8.0
	7	3.0	0.509	0.136	0.921	375.2	14.7	21.2	0.191	0.466	41.9	1.769	2.721	7.2
	10	2.9	0.508	0.103	0.874	493.0	11.8	17.0	0.153	0.365	40.7	1.094	1.711	8.7
	1	2.7	0.508	0.128	0.909	396.0	14.1	20.3	0.118	0.352	52.5	0.893	1.459	12.7
	3	2.2	0.484	0.173	0.939	280.0	18.4	26.5	0.216	0.555	44.9	1.056	1.756	14.2
	5	2.1	0.543	0.254	1.138	214.0	22.3	32.1	0.140	0.562	65.1	1.294	2.210	16.5
Moyenne		3.7	0.548	0.153	1.003	503.7	14.4	20.7	0.213	0.516	39.6	1.215	1.950	10.9
CV (%)		44.4	17.7	63.4	22.6	66.5	43.6	43.6	43.4	40.0	37.7	44.0	42.3	49.6
Minimum		1.6	0.359	0.022	0.545	116.8	4.0	5.9	0.109	0.258	9.8	0.701	1.084	3.0
Maximum		7.3	0.868	0.512	1.587	1610.2	32.3	46.5	0.510	1.024	76.6	3.449	5.259	28.6
Ensemble de la population														
Bietri		2.1	0.768	0.292	1.521	262.8	19.2	27.7	0.342	0.851	45.1	2.144	3.436	11.7
Bingervil		1.5	0.786	0.251	1.481	313.8	16.9	21.8	0.262	0.769	44.0	2.073	3.325	11.1
Boulay		2.6	0.584	0.118	1.002	494.2	11.8	16.3	0.216	0.477	34.9	1.121	1.771	9.3
Mopoyem		0.4	0.929	0.351	1.828	264.9	19.2	28.1	0.352	1.005	51.1	1.657	2.868	17.8
Tiegba		0.5	0.856	0.286	1.632	299.3	17.5	25.1	0.334	0.886	48.8	2.139	3.465	12.7
Moyenne		1.4	0.785	0.260	1.493	327.0	16.9	23.8	0.301	0.798	44.8	1.827	2.973	12.5

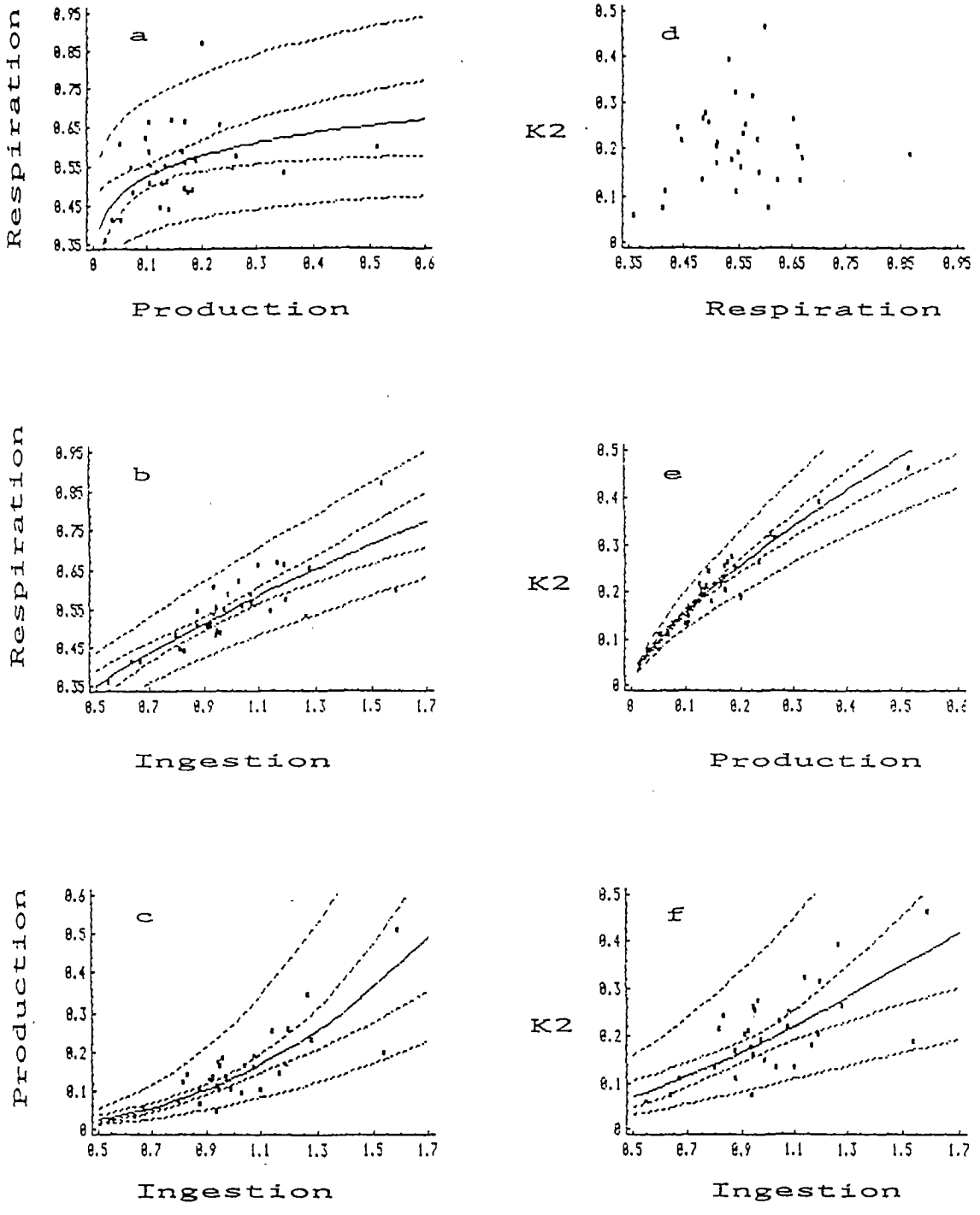


Figure 19. Relations entre les termes du bilan en carbone (a,b,c), et variations du rendement net de production avec la respiration, la production et l'ingestion (d,e,f).

7. DISCUSSION GENERALE: IMPORTANCE DU ZOOPLANCTON DANS L'ECOSYSTEME

Les résultats précédents sont d'inégale valeur. Ils permettent cependant de préciser l'importance et le rôle du zooplancton dans le fonctionnement de l'écosystème. Ceux-ci sont généralement fonction de l'abondance, du régime alimentaire et de l'activité (ingestion, production, dépenses métaboliques) des organismes qui composent le peuplement. Ils dépendent également de phénomènes d'ordre comportemental dont certains ont fait l'objet d'observations : rythme de migration, de nutrition et de ponte. Le rôle et l'importance du zooplancton seront définis dans le cadre de ces divers thèmes, en considérant les aspects structuraux puis les aspects fonctionnels incluant les phénomènes ci-dessus.

7.1. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES

7.1.1. Abondance.

La biomasse moyenne annuelle de l'ensemble du zooplancton évaluée sur les cinq stations est du même ordre de grandeur en 1981-82 et en 1984-85 (tabl.IV). Par extrapolation, on peut estimer le stock lagunaire, le secteur 1 (lagunes Aghien et Potou) étant exclu, à environ 160 tonnes de poids sec (ou 1090 t. de poids humide en supposant que PS = 0,15 PH), soit une densité moyenne de 63,5 mg/m3 et 3,1 kg/ha (tabl. IX). En moyenne, le peuplement est dominé par *A. clausi* (plus de 50%), *O. brevicornis* et *P. hessei*, ces espèces et les copépodes dans leur ensemble, constituant 89% de la biomasse totale. Les rotifères et les cladocères sont quantité négligeable (4-5%), mais peuvent être importants localement ou de façon épisodique.

A en juger par les présents résultats, les variations pluriannuelles de la biomasse seraient relativement faibles à l'échelle de la lagune, mais il existerait des variations régionales importantes de composition et de répartition de ce stock.

Les **organismes méroplanctoniques**, dont la plupart correspondent sans doute à des formes autochtones, ne représentent que 1,5 à 10,5% de la biomasses du zooplancton et 2,8 à 34,8% de son effectif. Sur ce plan, la lagune semble se différencier d'autres milieux lagunaires où ces organismes représentent parfois l'élément dominant: lagunes du delta du Pô (Ferrari *et al., 1982*; Etang de Berre 1987-88 (Gaudy, comm. pers.), Etang de Thau (Lam Hoai, 1985); Bassin d'Arcachon (Castel et Couties, 1979 (*in* Lam Hoai, 1985)). La plupart de ces formes sont des larves d'organismes benthiques (ou inféodés au fond), dont elles assurent la diffusion et expriment la fécondité et le

Tableau IX. Superficie , stock de zooplancton et de macroplancton (en tonnes de poids sec), dans les différentes zones de la lagune Ebrié, évalué en 1981-82 et 1984-85 d'après les biomasses observées dans les stations considérées; voir les modalités de calcul dans le texte.

Secteur (zone)	Superficie (km2)	1981-82 Acartia	Zoopl.	Macrop.	1984-85 Acartia	Zoopl.	Macrop.	Stations représentatives
2 (Est)	62	11.7	20.9	2.4	17.5	27.7	7.1	Bingerville
3 (Estuaire)	71	45.0	74.2	4.7	17.0	36.3	4.6	Bietri, Boulay
4	86	10.5	17.2	3.3	6.4	12.9	3.2	(voir texte)
5+6 (Ouest)	305	26.6	43.8	34.1	44.8	86.1	32.9	Mopoyem, Tiegba
Stock lagunaire	524	93.8	156.1	44.5	85.7	163.0	47.8	
kg PS/ha		1.8	3.0	0.9	1.6	3.1	0.9	

recrutement. A ce titre, leurs variations d'abondance sont intéressantes à considérer. Dans cet ordre d'idée, on signalera que les zoé de crabes ne sont abondantes qu'en saison sèche à Boulay (surtout), Bietri et Bingerville. Cela confirme la localisation en zone estuarienne de l'aire de ponte du crabe de lagune le plus commun en eaux libres, *Callinectes latimanus* (Charles-Dominique et Hem, 1981), en supposant que les zoés appartiennent à cette espèce. Enfin, il est intéressant de noter que les oeufs pélagiques de poissons sont surtout récoltés dans l'Est et en zone estuarienne, confirmant les informations disponibles sur la reproduction des formes susceptibles de produire de tels oeufs: *Ethmalosa fimbriata* et *Liza spp* principalement (Albaret, comm. pers.). Rappelons que ces oeufs sont essentiellement récoltés de nuit, ce qui suggère que les pontes sont nocturnes (Repelin, 1985; Saint-Jean et Pagano, 1990).

Le **macroplancton**, dans lequel prédominent les mysidacés, présente des biomasses élevées dans toutes les zones, sauf à Bietri en ce qui concerne les mysidacés. La faible abondance des mysidacés dans cette station est sans doute en relation avec l'existence d'une zone anoxique en profondeur, puisqu'il s'agit de formes qui vivent sur le fond durant la journée. En moyenne, les biomasses de macroplancton équivalent au quart de celle du zooplancton proprement dit, mais ce pourcentage est beaucoup plus élevé dans l'Ouest, où les mysidacés dominent très largement: 40% en 1984-85 et 77% en 1981-82 (tabl.IV).

De façon générale, le zooplancton lagunaire est dominé par les copépodes (89% de la biomasse). Sa biomasse est faible, comparée à celle d'autres milieux saumâtres ou d'eau douce de zone intertropicale. Elles est à peine supérieures à celle de la station marine côtière située au large du canal de Vridi (zooplancton >200µm et macroplancton).

Le taux de production de l'espèce principale, A. clausi est toutefois relativement élevé (0,3-0,4 mg PS/mgPS/jour en moyenne pour les deux cycles). Selon des évaluations de la production pour des espèces représentant plus de 85 % de la biomasse du peuplement, ce dernier fournirait une production annuelle de l'ordre de 16000 tonnes de poids sec, soit 307 kg par hectare, correspondant à un temps de renouvellement de la biomasse de 3,6 jours.

7.1.2. Statut trophique et organismes zooplanctophages.

Aucune étude directe du régime alimentaire des espèces présentes n'a été faite. D'après les données de la littérature (notamment: Bougis 1974, Hart 1977, Itoh 1970, Binet 1978), *A. clausi*, *P. hessei* ainsi que *Paracalanus (cf) scotti* sont

principalement algivores-détritivores. Il en serait de même pour *O. brevicornis* si l'on en juge par l'étude sur le développement juvénile effectuée par Uchima (1979) (animaux d'élevage nourris avec des algues de culture à tous les stades), ainsi que pour la plupart des autres groupes pondéralement moins importants: rotifères, sauf *Asplanchna*, larves de mollusques, cladocères, tuniciers. Les polychètes ont un régime plus problématique, susceptible de varier suivant le stade de développement (de la trochophore à l'adulte).

Seuls sont connus comme carnivores, les stades terminaux de *Mesocyclops. ogunnus*, les chaetognathes et les méduses. Selon les observations de Verriopoulos (comm. pers.), les *nauplii* de cirripèdes de grande taille consommeraient également du zooplancton. Il est par ailleurs possible, compte tenu de la similitude des appendices buccaux de ces deux espèces, qu'*A. clausi*, comme *A. tonsa*, ingère occasionnellement des nauplies ou d'autres microorganismes (Richman *et al.*, 1977). Enfin, Le Borgne et Dufour (1979) ont signalé la présence épisodique de Cténophores en zone estuarienne. Le zooplancton carnivore est donc en moyenne très peu abondant, mais il peut présenter des périodes de grande prolifération localisées dans l'espace ou dans le temps: chaetognathes et méduses en région estuarienne; saison sèche.

Les **consommateurs de zooplancton** autres que les précédents ne sont pas connus de façon certaine.

Aucun poisson zooplanctophage strict ou exclusif à l'état adulte ne semble exister. Seuls sont observés des consommateurs "opportunistes" ou "occasionnels". Parmi les premiers figurent deux filtreurs pélagiques: *Ethmalosa fimbriata*, dont la biomasse est élevée, et *Sardinella*, qui est épisodiquement abondante au voisinage du canal de Vridi. Les observations de Nieland et Lazzaro (*in* Charles Dominique, 1982), montrent que l'ethmalose consomme aussi bien des algues et des détritus que du zooplancton. A côté de ces espèces, on peut citer les juvéniles de *Chloroscombus* (Albaret, comm. pers.), et sans doute de *Pellonula*. En effet, les individus de grande taille de cette espèce sont carcinophage et ichtyophage (Albaret, comm. pers.) et le passage par une phase juvénile zooplanctophage est probable, des exemples de changement de régime alimentaire de ce type (zooplancton, crustacés supérieurs, poissons) ayant déjà été décrits (Lauzanne, 1975). De façon plus générale, la plupart des espèces passent probablement par une phase larvaire zooplanctophage, mais celle-ci est sans doute très brève. Parmi les consommateurs occasionnels, nous citerons *Liza falcipinnis* (alimentation sur le fond) et les juvéniles de *Chrisychthys* (principalement malacophage) (Konan, 1983; Albaret, comm. pers. et Albaret et Legendre, 1985).

Selon Odum et Heald (1972), de nombreux mysidacés sont des filtreurs de particules, mais certains sont également omnivores ou zooplanctophages. Des travaux récents (Fulton, 1982, Bremer et Vijverberg, 1982, Murtaugh, 1983, Nero et Sprules, 1986) ont d'ailleurs montré le rôle important que pouvaient jouer ces organismes comme

régulateurs de la biomasse du zooplancton. On notera qu'ils peuvent s'alimenter en pleine eau et/ou sur le fond, présentant deux grands types de collecte de la nourriture : la filtration et la capture active de proies et de particules par brassage de l'eau au voisinage du fond (Tattersall et Tattersall, 1951). Rien ne permet actuellement d'affirmer que les mysidacés lagunaires sont zooplanctophages.

Il apparaît ainsi que le zooplancton, du moins dans l'Ouest et dans l'Est (58 et 13% du volume d'eau lagunaire), est presqu'exclusivement constitué de consommateurs primaires. De façon générale, les zooplanctophages semblent peu abondants, excepté si les mysidacés appartenaient à cette catégorie.

7.1.3. Rapports zooplanctophages/zooplancton/seston

De façon très générale, à l'exception de Boulay en 1981-82, la biomasse du zooplancton ne représente qu'un très faible pourcentage du seston et du phytoplancton dont il se nourrit : en moyenne moins de 5% du C algal et de 0,4 à 4% du C total (tabl. X). Les pourcentages les plus faibles, qui correspondent à une quasi disparition du zooplancton, sont observés à Bietri en 1985 au début de la saison des pluies (0,02% du C total en juin) , dans la baie de Mopoyem en saison des pluies de 1981-82 (0,09%) et dans le chenal de Bingerville pendant la crue du Comoé de 1984-85 (0,04%). Il est difficile de dégager des variations saisonnières significatives. Par contre, si l'on fait abstraction des cas de Bietri et de Bingerville en saison des crues, il semble que les rapports zopplancton/phytoplancton soient plus élevés dans la région estuarienne au sens large (Boulay et Bingerville) que dans les régions oligohalines de l'Ouest (tabl. X). L'opposition entre ces régions a également été observée au cours du cycle annuel 1974-75 (Dufour, 1983), avec toutefois des rapports plus élevés, qui, à notre sens, résultent principalement d'une surestimation de l'abondance du zooplancton.

Les rapports entre zooplancton et zooplanctophages ne peuvent être évalués puisqu'on ne connaît ni la nature exacte ni l'abondance des seconds. Toutefois, en ne considérant que les mysidacés et en supposant que ces organismes soient omnivores ou *a fortiori* zooplanctophages, on aboutit à des rapports mysidacés/zooplancton de 77% dans l'Ouest en 1981-82 et de 45% dans la même zone en 1984-85 (tabl.IV). Il s'agit de rapports très élevées, qui témoigneraient d'une pression de prédation particulièrement forte, même si le zooplancton ne représentait qu'une faible fraction des aliments ingérés par ces organismes. Ces rapports moyens correspondent à la situation nocturne, alors que les proies et leurs prédateurs présumés se trouvent alors en pleine eau (voir plus loin, figure 21). Dans l'hypothèse où ces organismes se concentreraient sur le fond et s'alimenteraient durant la journée au même endroit que les stades terminaux d'*A. clausi*

Tableau X. Biomasse moyenne annuelle, exprimée en C, du seston (C total), du phytoplancton estimée à partir des concentrations en chlorophylle (C algal), du zooplancton (Cz) et rapports correspondants dans les cinq stations étudiées au cours des deux cycles.

Station		Cycle	Seston mg/m3 C algal	Seston mg/m3 C total	Zoopl. Cz	Rapports (%) Ca/Ct	Rapports (%) Cz/Ca	Rapports (%) Cz/Ct
Bietri	baie	1981-82	2005.6	3219.4	72.0	62.3	3.59	2.24
	baie	1984-85	2672.1	3397.0	30.3	78.7	1.13	0.89
Bingerville	baie	1981-82	692.8	1526.0	27.5	45.4	3.96	1.80
	baie	1984-85	699.4	1385.7	31.8	50.5	4.55	2.30
	chenal	1984-85	523.8	970.9	41.4	53.9	7.90	4.26
Boulay	baie	1981-82	309.2	1311.9	52.5	23.6	16.98	4.00
	baie	1984-85	581.3	776.2	30.5	74.9	5.24	3.93
Mopoyem	baie	1981-82	996.1	2051.0	7.5	48.6	0.75	0.36
	baie	1984-85	2032.7	2430.7	22.0	83.6	1.08	0.90
	chenal	1984-85	1121.6	1137.7	27.1	98.6	2.42	2.38
Tiegba	baie	1981-82	755.8	1858.0	19.0	40.7	2.52	1.02
	baie	1984-85	2887.4	3160.2	29.3	91.4	1.01	0.93
	chenal	1984-85	3028.4	2708.8	25.9	111.8	0.86	0.96
Ensemble		1981-82	951.9	1993.3	35.7	47.8	3.80	1.79
Baies seulement		1984-85	1774.6	2229.9	28.8	79.6	1.60	1.29

et de *P. hessei*, on atteindrait des valeurs beaucoup plus élevées : 90% selon des données des deux stations de l'Ouest en 1984-85 (fig. 21).

Au total, il apparaît que la lagune se caractérise par des rapports très faibles entre les phytophages (et sestonophages) et le phytoplancton ou le seston. Les rapports entre les zooplanctophages et leurs proies ne peuvent être établis. De nouvelles informations sont nécessaires (régime alimentaire des mysidacés, identification et abondance des consommateurs de zooplancton en général, rythme d'alimentation, ...) pour préciser nos connaissances sur les relation trophique au sein des organismes pélagiques.

7.1.4. Structure dimensionnelle à l'échelle de l'ensemble des particules et organismes pélagiques

L'examen de la répartition en classes de taille de la biomasse du seston, du zooplancton et des mysidacés (fig. 20), montre qu'il se produit une chute de la biomasse entre 10-15 µm d'ESD (diamètre d'une sphère de volume équivalent au volume des particules) et 60 µm de longueur (plus petite dimension des organismes zooplanctoniques recensés). On peut même parler d'un "vide" d'après les données obtenues par filtrations différentielles. Il est probable que cet intervalle soit en réalité occupé par des particules et organismes de forme allongée (diatomées, algues filamenteuses) dont la longueur "théorique" a été estimée pour les trois dernières classes d'ESD prises en compte dans l'analyse (voir figure). Toutefois, même si, pour cette raison, ou du fait d'une agrégation des microparticules, les limites et l'importance réelle de ce vide ne correspondaient pas à ce qu'en donnent les analyses, il semble certain que la biomasse des "particules" intermédiaires entre le nanoplancton et le zooplancton est très faible.

Quoique les données de la littérature dans ce domaine soient assez peu nombreuses, l'allure polymodale du spectre de taille à l'échelle de l'ensemble des organismes et particules pélagiques semble une caractéristique normale (Sheldon et Parsons, 1967, Sprules et Munawar, 1986). Dans le cas présent, la diminution de la biomasse entre le nano et le zooplancton pourrait être importante sur le plan des relations trophiques si ces particules constituaient le stock de nourriture de poissons ou d'autres filtreurs de grande taille. Par ailleurs, bien que les protozoaires n'aient pas été particulièrement recherchés, l'absence de biomasse dans l'intervalle 10 - 60 µm, où l'on s'attendrait à les trouver, suggère que ces organismes sont peu importants en lagune, notamment à Bietri. A moins qu'ils ne figurent, soit parmi les microparticules inférieures à 10 µm, soit dans la fraction > 60 µm à l'image des tintinides, parfois abondants à

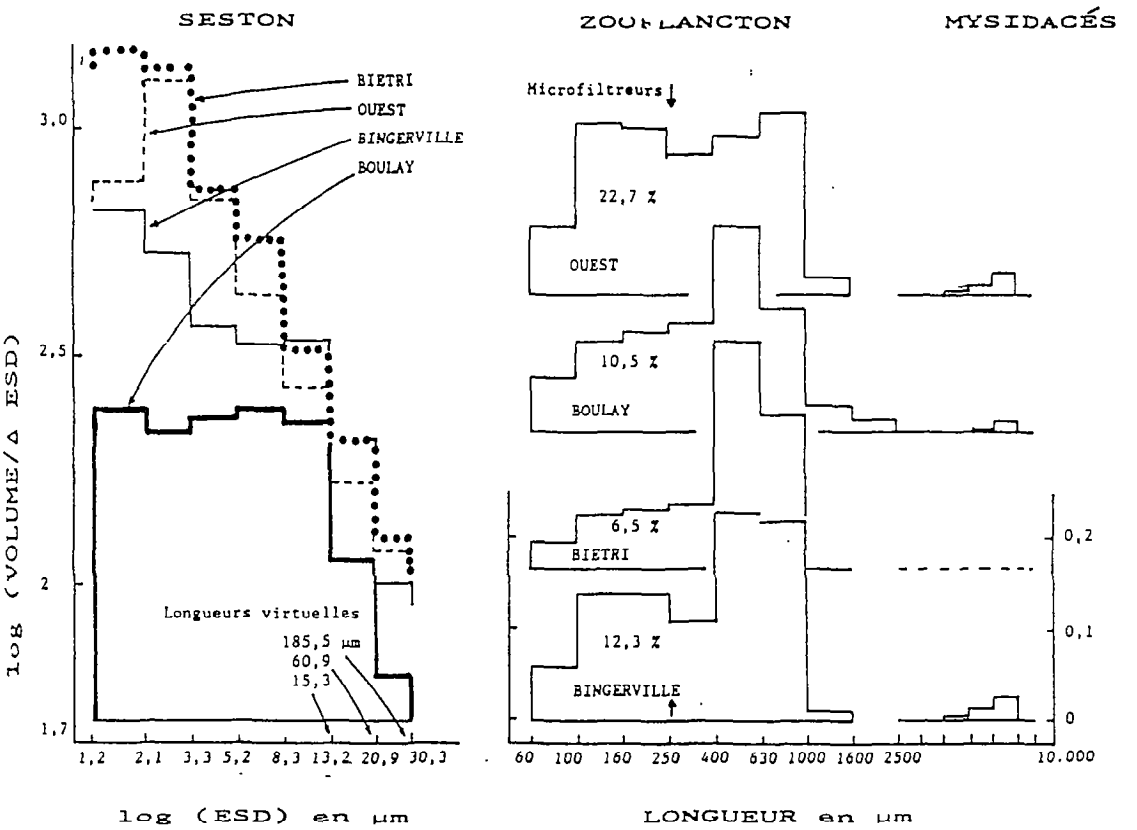


Figure 20. Répartition par classe de taille du poids moyen annuel de seston (mg PH/l, déduit des mesures au coulter counter), de zooplancton (PH = PS/0,15) et de mysidacés, dans les cinq stations (baies) en 1984-85.

Boulay et à Bietri. On peut aussi envisager l'hypothèse que cette absence présumée résulte en fait de développements par poussées, dus à des taux de production et de mortalités très élevés, que le pas d'échantillonnage trop grand n'aurait pas permis d'enregistrer.

Sprules et Munawar (1986) ont proposé un modèle descriptif général englobant l'ensemble des particules et organismes pélagiques, y compris les poissons, considérés sous leur aspect dimensionnel. Ces auteurs en font un modèle prédictif de la production terminale et descriptif de l'état du milieu en relation avec son niveau d'eutrophisation. Ce modèle a été appliqué au seston (fig. 8), et son extension au zooplancton et aux mysidacés est envisagée.

7.2. ROLE DU ZOOPLANCTON DANS LE FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME : ANALYSE GLOBALE

7.2.1. Contribution au recyclage de l'azote et du phosphore.

Cette contribution ne peut être estimée avec une précision significative faute d'information concernant les flux (taux d'assimilation du phytoplancton) et les formes d'azote et de phosphore excrétées. On peut cependant penser qu'elle est faible, car l'azote et le phosphore excrétés journellement ne représentent en moyenne que 0,5% (entre 0,2 et 0,8% selon les stations) et 3,3% de l'azote et du phosphore dissous. Il en serait de même en ce qui concerne la contribution du zooplancton à la production dite de régénération, bien que l'azote ammoniacal, directement assimilable par le phytoplancton, soit la forme azotée principalement rejetée par les copépodes (Le Borgne, 1986).

7.2.2. Broutage et *rendement écologique*.

En adoptant une ration journalière en carbone égale à 150% du carbone corporel (moyenne des rations déduite de l'étude des bilans, tabl. VIII), on évalue la consommation journalière des populations d'*Acartia* à 32 $mgC/m^3/j$ en 1981-82 et à 22 mg en 1984-85, soit 1,6 et 1,1% du carbone particulaire total et 3,3 et 1,2% du carbone algal. Si l'on étend ces estimations à la totalité du zooplancton, les pourcentages restent faibles: 2,7 et 5,6% en 1981-82 et 2,1 et 2,4% en 1984-85).

La production primaire nette pour l'ensemble de la lagune a été estimée en 1974-75 (Dufour, 1984). Deux valeurs sont fournies, la première (409 g $O2/m^2/an$, soit 127,8 g C et 73 $mgC/m^3/j$ si l'on adopte une profondeur moyenne de 4,8m)

correspondant à une respiration algale équivalant à 71% de la production brute, et la seconde (135 $gC/m^3/j$) correspondant à une respiration de 46%, taux que l'auteur estime plus probable. Ces résultats ne sont pas transposables faute d'informations adéquates sur les facteurs de production. Néanmoins, une simple correction de proportionnalité pour tenir compte des variations de la concentration en pigments, donne une production nette de 84,5 $mgC/m^3/j$ en 1981-82 (respiration équivalant à 46% de la production brute) et de 217,7 mg en 1984-85. Selon ces évaluations, *Acartia* prélèverait en moyenne de 37,8% (32/84,5) à 10,1% (22/217,7) de cette production. Ces pourcentages sont beaucoup plus élevés que les rapports de biomasse précédents. Ils résultent en partie de la relative faiblesse de la production primaire nette, qui équivaut en effet à un temps de renouvellement de la biomasse de 12-13 jours, très inférieur au temps de renouvellement du zooplancton (3,6 jours). Toutefois, les prélèvements réels sont sans doute plus faibles car on peut supposer que les besoins alimentaires du zooplancton sont en partie satisfaits par les bactéries et détritus en suspension dans l'eau, dont le pourcentage irait, selon les stations, de 37 à 56% du carbone total en 1981-82 et de 5 à 44% en 1984-85.

Rendement écologique. Le rendement du transfert entre le phytoplancton et le zooplancton, rapport entre les productions de ces deux niveaux trophiques exprimé en carbone, est de 8,5 % en 1981-82 et de 4 % en 1984-85. La différence entre ces deux pourcentages provient essentiellement de la production primaire, telle que celle-ci a été estimée (voir ci-dessus). Ils apparaissent élevés compte tenu des faibles rapports de biomasse entre le zooplancton et le phytoplancton, mais se situent dans la gamme des données de la littérature, assez large pour qu'il en soit ainsi. Parmi ces données, on citera le lac Lanao (4,4%, Lewis, 1979). Il convient de souligner que ces valeurs ne représentent pas le rendement de transfert entre les producteurs et l'ensemble des consommateurs primaires, car il existe d'autres phytophages, l'ethmalose en particulier.

La prise en considération de la sélection des particules par les copépodes, de la structure dimensionnelle du seston et des migrations verticales du zooplancton, permet d'interpréter ou d'élargir certaines des conclusions précédentes, concernant en particulier les faibles rapports zooplancton/phytoplancton ou seston généralement observés.

7.3. INCIDENCE DE LA SÉLECTION DES PARTICULES ET DE LA STRUCTURE DIMENSIONNELLE DU SESTON

Selon les données récoltées en 1984-85, la quasi totalité du seston non retenu sur soie de 64 µm est constitué de particules ayant moins de 10-13 µm d'ESD. L'ultrananoseston (particules inférieures à 5 µm), domine en moyenne dans toutes les stations sauf Boulay (figure 6). Compte tenu des connaissances acquises sur la nutrition du zooplancton (voir notamment Pourriot *et al., 1982*), il apparaît ainsi que la quasi totalité de ce seston est consommable par ces organismes.

Du fait de phénomènes de sélection, toutes ces particules ne subissent probablement pas un broutage de même intensité. Ce problème est complexe et encore très ouvert (Price et Paffenhöffer, 1985; Allan *et al.*, 1977; Richman *et al.*, 1977; Poulet, 1978; Price et Paffenhöffer, 1985; Koza et Korinek, 1985; Gaudy et Pagano, 1987). On peut Néanmoins admettre, comme le font Pourriot *et al.* (1981) à titre d'hypothèse de travail, qu'il existe un certain partage des ressources, les petits organismes exerçant un broutage plus intense sur les particules de petit volume et les organismes plus grands sur les particules plus grosses.

Dans cet ordre d'idée, les travaux précédents, et ceux qui portent plus particulièrement sur *A. clausi* ou sur des formes voisines de *Pseudodiaptomus* et *Oithona*, (Nival et Nival, 1976; Allan *et al.*; 1977; Richman *et al.* ,1977; Roman, 1977; Poulet, 1978), conduisent à distinguer trois fractions au sein du seston. **La première (1,2-3,3 µm d'ESD)**, représente 25% en moyenne du seston total (tabl. XI). Elle serait principalement ou exclusivement exploitée par les nauplies, les rotifères, les larves de mollusques, les cladocères, et les tintinnides, auxquels il conviendrait peut-être d'ajouter les appendiculaires. Ces organismes constituent de 7 à 23% de la biomasse du zooplancton (fig. 20). **La seconde fraction (3,3 à 13,2 µm)** représente 50% du seston. Elle correspond à des particules de volume compris entre 19 et 1200 µm3 et comprend virtuellement des algues filamenteuses ou allongées. Elle constituerait le stock de nourriture d'une large partie de la communauté, dominée toutefois par les copépodites et adultes des divers copépodes. **La troisième fraction (>13,2 µm)**, à laquelle on peut ajouter les très grosses particules exclues de l'analyse, serait partiellement exploitée par ces mêmes copépodes et par divers autres organismes (dont des poissons?).

Cette partition du seston permet d'établir de nouveaux rapports zooplancton/phytoplancton ou seston *a priori* plus représentatifs en associant chacune des fractions précédentes aux organismes qui l'exploitent préférentiellement (tableau XI). Selon ces rapports, la fraction 1 serait sous-exploitée par rapport aux autres, notamment à Bietri où le rapport Z1/S1 exprimé en C n'est que de 0,2% en moyenne. La fraction 2 serait plus exploitée, les rapports Z2/S2 allant jusqu'à 6,5% à Boulay, et sous-estimant

Tableau XI. Biomasse moyenne annuelle totale et par fraction du seston exprimées en poids humide (PH, mesuré au compteur de particules) et en carbone (C= Ctotal x % de PH), et biomasse moyenne du zooplancton également fractionné, calculées pour les différentes stations en 1984-85, et rapports zooplancton/seston correspondants. S1= 1.2 à 3.3 µm d'ESD; S2= 3.3 à 13.2; S3= > 13.2; Z1= nauplies, rotifères, etc.. Z2= copépodites et adultes de copépodes, etc... voir texte.

Station	Estimateur	SESTON (mg/l)				ZOOPLANCTON (mg/m3)			RAPPORTS ZOOPLANCTON/SESTON			
		Total	S1	S2	S3	Total	Z1	Z2	Ensemble	Z1/S1	Z2/S2	Z2/S2+S3
Bingerville	PH	7.83	1.19	3.37	2.45	528.3	65.1	463.3	6.75	5.47	13.75	7.96
	%PH		16.94	48.06	35.00		12.3	87.7				
	C	1.39	0.23	0.67	0.48	31.8	3.9	27.9	2.29	1.67	4.19	2.42
Bietri	PH	10.28	2.89	4.70	2.68	414.3	27.1	387.3	4.03	0.94	8.24	5.25
	%PH		28.10	45.78	26.12		6.5	93.5				
	C	3.40	0.95	1.56	0.89	30.3	2.0	28.3	0.89	0.21	1.82	1.16
Boulay	PH	4.18	0.46	2.26	1.46	451.2	47.3	403.9	10.79	10.29	17.87	10.86
	%PH		10.99	54.14	34.87		10.5	89.5				
	C	0.78	0.09	0.42	0.27	30.5	3.2	27.3	3.93	3.56	6.50	3.96
Ouest	PH	8.53	2.19	3.96	2.38	384.6	87.1	297.5	4.51	3.98	7.51	4.69
	%PH		25.65	46.44	27.91		22.7	77.3				
	C	2.80	0.72	1.30	0.78	26.5	6.0	20.5	0.95	0.83	1.58	0.99

sans doute son degré réel d'exploitation, puisqu'elle est peu ou prou consommée par tous les organismes. En admettant, à titre indicatif, que les organismes de grande taille prélèvent les 2/3 de leur ration sur la fraction 2, le calcul montre que ces organismes ingèreraient journellement environ 100% de la production algale de cette fraction.

On en vient finalement à supposer que les faibles des rapports zooplancton/phytoplancton précédents (tabl. X), qui laissent supposer que la nourriture est en excès, ne traduisent pas les conditions trophiques réelles des différentes composantes du peuplement. Ces conditions resteraient en permanence très favorables pour les organismes de la fraction Z1, mais il pourrait exister, chez les calanides, de véritables phénomènes de limitation alimentaire liés à d'éventuelles déplétions de la fraction 2, encore qu'un glissement vers la sélection des particules les plus abondantes (plus grandes ou plus petites) soit alors susceptible d'intervenir (Allan et al., 1977; Poulet, 1978; Gaudy et Pagano, 1987) . Par ailleurs, le broutage, du fait du déséquilibre créé par la sous-exploitation de la fraction 1 et l'exploitation plus intensive de la fraction 2, influerait sur l'évolution, précédemment décrite, de l'abondance et de la structure du seston vers l'état lagunaire ou eutrophe (augmentation parallèle de l'abondance et de la proportion d'ultrananoseston). Les pourcentages généralement élevés de calanides (qui exploitent peu la fraction 1) dans les peuplements correspondant à ces états, favoriserait en effet cette évolution, tendant à faire baisser le rapport zooplancton/phytoplancton ou seston.

Une analyse plus détaillée des données prenant en compte les résultats par jour-station devrait permettre de préciser le degré de vraisemblance de ces suppositions. Il serait également intéressant de reconsidérer sous cet angle le problème des corrélations entre biomasse zooplanctonique et phytoplancton ou seston. Une telle analyse est envisagée.

7.4. INCIDENCE DES MIGRATIONS VERTICALES SUR LES RELATIONS TROPHIQUES

On peut avancer l'hypothèse que la concentration en profondeur des copépodites et adultes d'*Acartia* et de *Pseudodiaptomus* au cours de la journée favorise la production algale en réduisant le broutage à l'endroit et au moment où s'effectue la photosynthèse. Une analyse succincte de ce problème a été faite grâce à l'établissement d'un modèle très simplifié reconstituant certaines des conditions de migration et de rythme de nutrition des organismes en cause. Ces conditions sont illustrées dans la figure 21 dans le cas d'un milieu non stratifié. La biomasse du zooplancton par m^2 exprimée en carbone est partagée entre les trois niveaux selon les

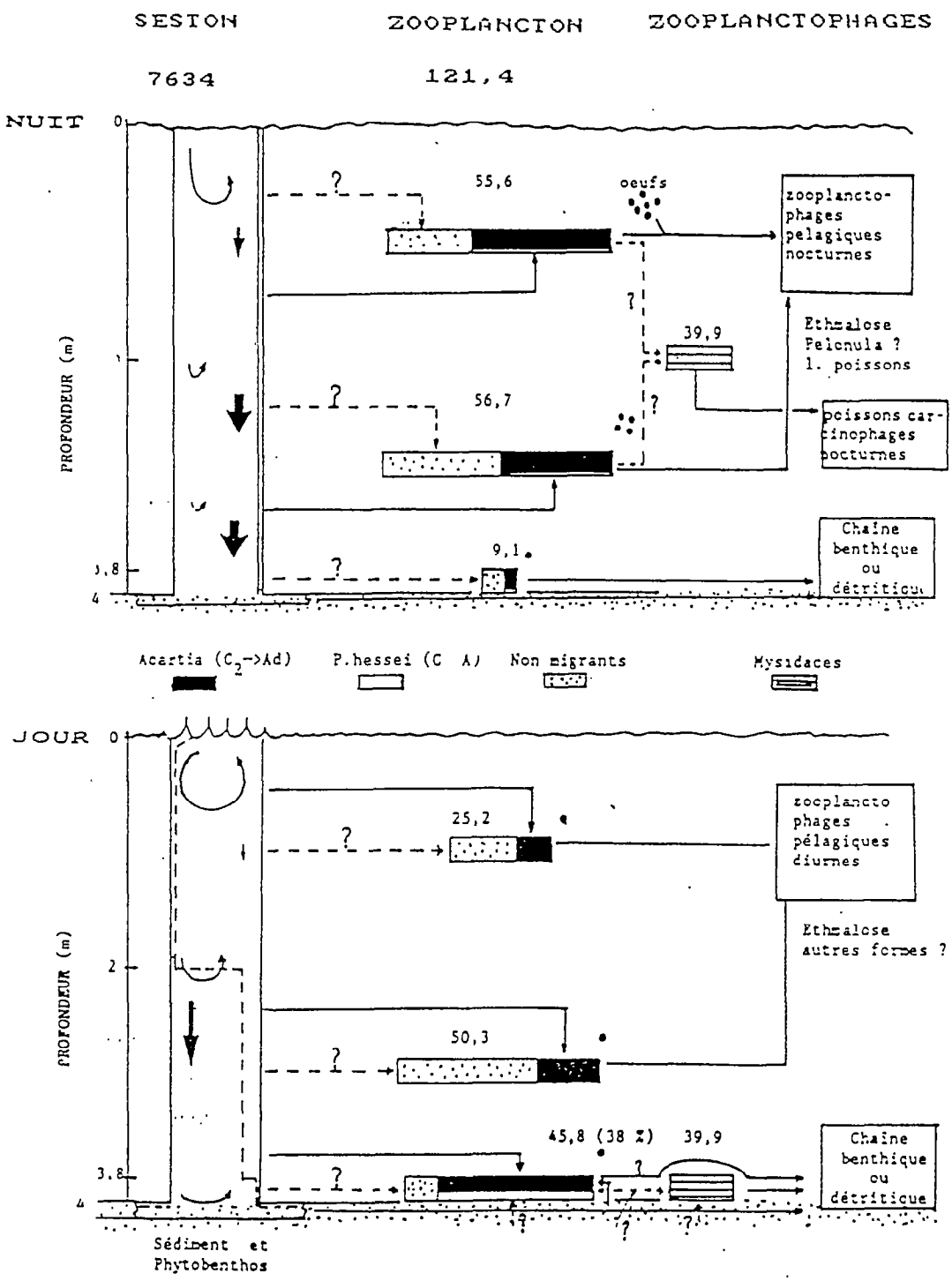


Figure 21. Représentation schématique de l'incidence des migrations verticales du zooplancton et des mysidacés sur les relations trophiques et le rendement des transferts (voir texte). Les biomasses sont en mg C/m^2. Les tirets schématisent un gradient de production, les flèches rectilignes la décantation ou la remise en suspension, et les flèches courbes les mouvements turbulents (d'origine thermique la nuit).

données de l'étude sur la répartition verticale des organismes (moyenne des valeurs de Mopoyem et de Bingerville). On suppose que la biomasse de seston est répartie uniformément sur la colonne d'eau et qu'il y a continuité avec le matériel particulaire du fond. Les relations trophiques sont symbolisées par un trait lorsqu'elles sont certaines ou très probables et par un tiret dans le cas inverse. Les copépodites et adultes d'*A. clausi* s'alimentent le jour selon les informations recueillies, et ceux de *P. hessei* la nuit (données de la littérature).

De ces analyses on peut conclure schématiquement que les migrations:

- contribuent au développement de la biomasse phytoplanctonique conformément à l'hypothèse de départ;
- diminuent la concentration de proies dans les couches superficielles, ces proies étant en outre dominées par des formes de petite taille (descente des proies plus grosses que sont les copépodites et adultes de calanides);
- accroissent de façon considérable la densité en profondeur, en particulier tout près du fond voire sur le fond.

Cela signifie, une diminution des ressources alimentaires pour les poissons pélagiques à activité diurne, une vulnérabilité accrue du zooplancton au niveau du fond, et peut-être une différenciation au niveau de la mortalité des stades de développement d'*Acartia*, dont le degré de concentration en profondeur varie de façon considérable suivant les stades (chap. 3, thèse). Le jour, ils pourraient en effet subir des mortalités variables en nature ou en intensité suivant qu'ils se trouvent en pleine eau ou sur le fond.

Une autre conséquence importante des migrations est que le zooplancton est partiellement incorporé dans la chaîne benthique ou détritique. Konan (1983) observe ainsi un nombre significatif de calanides dans les contenus stomacaux de jeunes *Chrysichthys* péchés en cours de journée, alors que cette espèce est malacophage à l'état adulte. Du zooplancton est également noté dans les contenus stomacaux du "limivore" *Liza falcipinnis* (Albaret, comm. pers.). Toutefois, ces données ne permettent pas d'apprécier la part pondérale que représente le zooplancton dans la ration de ces espèces.

Il est enfin possible, comme cela a déjà été signalé, que les mysidacés soient zooplanctophages. Ils disposeraient alors, le jour au niveau du fond, où ils se trouvent sans doute, d'une densité importante de proies. Les biomasses de mysidacés étant élevées, il pourrait s'agir d'un facteur important de mortalité, susceptible de limiter le développement du zooplancton, d'autant que leur prédation s'exercerait principalement sur les stades copépodites terminaux et les femelles.

8. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le présent travail permet de formuler quelques conclusions très générales concernant les facteurs qui contrôlent la composition, l'abondance et l'activité des organismes, et, plus généralement, sur le rôle et l'importance du zooplancton dans le fonctionnement de l'écosystème.

L'analyse globale du rôle des facteurs environnementaux s'appuie sur le tableau XII, qui résume, sous forme synoptique, les résultats des analyses de corrélations présentées dans le texte.

Ainsi, il semble que les dépenses métaboliques soient indépendantes des facteurs environnementaux. On peut toutefois penser que ce résultat est en partie lié aux conditions expérimentales (animaux non nourris) et à la dominance d'*A. clausi*, espèce euryhaline et euryèce, dans les échantillons de mesozooplancton objet des mesures de respiration et d'excrétion.

Le degré d'influence des différents facteurs sur les autres caractéristiques varie régionalement, reflétant sans doute les fluctuations de ces facteurs dans les zones considérées ou à l'échelle de la lagune.

La salinité semble jouer un rôle fondamental à l'échelle lagunaire. Elle influe sur la composition du peuplement et sur les différences régionales de biomasse totale, avec, de façon générale, des valeurs supérieures en saison sèche dans les zones estuarienne et est. Dans les régions à salinité très variable (l'estuaire et l'Est), l'absence d'influence de ce facteur sur la biomasse totale (voir tableau) masque en fait une influence au niveau de la composition faunistique. Cette influence se traduit par une alternance dans le temps et dans l'espace de trois types de communautés ("marine", "lagunaire" et "continentale"), qui atteignent des biomasses totales comparables. Dans ces régions, on peut considérer qu'il existe une certaine homéostasie en termes de biomasse.

La salinité ne semble avoir aucun effet direct sur l'activité ou les caractéristiques biologiques des organismes, hormis un effet positif sur la taille chez *A. clausi* et peut être chez *O. brevicornis*. De cet effet résulte une opposition entre des formes d'eaux oligohalines de petite taille observées dans l'Ouest toute l'année et Bingerville à en saison humide, et des formes plus grandes trouvées en zone estuarienne toute l'année et dans l'Est en saison sèche. La relation entre la salinité et la longueur se

Tableau XII. Recapitulation synoptique de l'influence de la température, de la salinité et de la richesse trophique sur les peuplements ,la biomasse et les taux d'activités. O=pas d'influence les signes + et - indiquent les influences positives ou négatives. Le nombre de signe est fonction du degré de la relation. AC= A. clausi ; OI= O. brevicornis ; PS= P. hessei ; BR= B. plicatilis nd= non déterminé.

	Communautés	Biomasses					Respiration	P/B
		AC	PS	OI	BR	Total	AC	AC
OUEST								
Température	0	+++	nd	nd	nd	+++	+	++
Salinité	+	0	0	+++	0	++	0	0
Rich. troph.	0	0	nd	nd	nd	0	0	+++
ESTUAIRE								
Température	0	0	nd	nd	nd	0	+	0
Salinité	+++	-	---	+	---	0	0	+
Rich. troph.	+++	0	nd	nd	nd	0	0	+++
EST								
Température	0	0	nd	nd	nd	0	+	0
Salinité	+++	+++	---	+++	++	0	0	+
Rich. troph.	+	0	nd	nd	nd	0	0	+++
LAGUNE								
Température	0	+	nd	nd	nd	++	+	+++
Salinité	++	++	---	+++	---	+++	0	+++
Rich. troph.	+++	0	nd	nd	nd	0	0	+++

caractérise par une zone seuil (5-7) au dessous de laquelle l'influence de ce facteur est forte. Plus généralement, il semble que des salinités de cet ordre aient une signification particulière pour quelques espèces importantes, certaines (*P. hessei, B. plicatilis*) ne proliférant qu'au dessous de ce seuil, et d'autres (*O. brevicornis*) qu'au dessus. On peut qualifier ces espèces de sténohalines, bien que leur présence significative déborde parfois largement ce seuil. On signalera par ailleurs que *B. plicatilis* est abondante dans des milieux à concentrations en sels bien supérieure comme les mares natronées du Kanem, au Tchad (Pourriot *et al.* 1967). Les modalités d'action de la salinité sur l'activité métabolique qu'impliquent les variations d'abondance des trois ces espèces précédentes, n'ont pas été mises en évidence, seule l'espèce euryhaline *A. clausi* ayant été l'objet d'observations expérimentales dans ce domaine.

On signalera qu'un seuil de salinité du même ordre semble avoir une signification biologique pour d'autres organismes. Il correspondrait, selon nos données, à la limite supérieure de développement de fleurs d'eau à *Microcystis* (voir Chap.1.2, thèse). Il représenterait aussi une zone frontière importante pour la reproduction de plusieurs espèces de poissons (Albaret et Charles-Dominique, comm. pers.).

Quoi qu'il en soit, ce type d'action, confère à la salinité un caractère limitant. Il ferait de la zone ouest, où les salinité avoisinent ce seuil, une zone sujette à de fortes variations interannuelles, et de la zone est une région sujette à des variations saisonnières brutales, aussi bien sur le plan de la composition que de l'abondance (voir par exemple la chute de biomasse d'*A. clausi* et de la biomasse totale dès le début de la saison des pluies à Bingerville).

Les conditions trophiques semblent jouer un rôle sur la composition du peuplement et son évolution, mais ce rôle n'apparaît pas sur la base des analyses de corrélation lorsqu'on considère la biomasse totale à l'échelle lagunaire (voir tableau). L'effet le plus probable est celui qui correspond à l'évolution vers des communautés à dominance d'*A. clausi* lorsqu'on passe de conditions trophiques "moyennes" à une situation d'eutrophie, phénomène observé en zone estuarienne (passage de Boulay à Bietri, cf chap. 2.2, thèse). Cependant, cette influence n'est peut être qu'apparente, le facteur trophique étant susceptible de masquer d'autres facteurs, non mesurés, directement liés à la pollution.

A l'échelle de l'individu, par contre, ce facteur exerce une influence positive sur la croissance et la fécondité (donc sur le taux de production). Cette influence a été identifiée chez *A. clausi*, avec un seuil de concentration au delà duquel elle s'atténue. Ce seuil de concentration permet, de façon générale, de différencier d'une part, la zone ouest et les régions polluées, où ce facteur serait non limitant, et d'autre part, les zones estuarienne et est, où il présenterait ce caractère, soit dans l'espace (opposition de la

zone estuarienne rurale pauvre représentée par Boulay et des zones eutrophes de l'agglomération d'Abidjan), soit dans le temps (épisode "marin" de saison sèche à Boulay, et épisode continental de saison humide à Bingerville). Par ailleurs, compte tenu de ce que l'on sait sur la sélection des particules par les copépodes et sur les caractéristiques du seston (teneur en détritus et sa structure dimensionnelle), on peut supposer que des limitations alimentaires réelles sont susceptibles d'intervenir en lagune.

La température, comme les conditions trophiques, agit sur la vitesse de développement, donc sur le recrutement et le taux de production. Son influence sur la biomasse ne se manifeste que dans l'Ouest, peut être du fait que cette région est soumise à des conditions hydrologiques plus stables. Il ne s'agit pas d'un facteur limitant à proprement parler, bien qu'il semble partiellement responsable, d'après les analyses de corrélation, des variations saisonnières de biomasse importantes observées dans l'Ouest.

La hiérarchie qui semble ainsi exister entre la salinité, les conditions trophiques et la température, n'est guère surprenante. Elle est probablement réelle, correspondant aux caractéristiques du milieu (forte amplitudes des variations de la salinité, biomasses de seston généralement fortes, températures élevées et peu variables), mais elle découle aussi du protocole de récolte des données retenu, qui contribue à la mettre en valeur.

De façon générale, on peut estimer que les facteurs environnementaux sont dans leur ensemble favorables au développement du zooplancton. Malgré cela, les biomasses sont peu importantes. Il en résulte des rapports zooplancton/phytoplancton ou seston généralement faibles, qui témoignent de mauvais rendements de transfert entre zooplancton et phytoplancton. On peut également estimer que la contribution du zooplancton aux transferts de matière dans l'écosystème est réduite, inférieure *a priori* à ce que permettraient les conditions thermiques et trophiques favorables du milieu.

Certains éléments peuvent être avancés pour expliquer ces phénomènes.

Un premier élément est d'ordre faunistique et correspond à la très faible abondance des formes à forte productivité telles que les cladocères et les rotifères. Les causes qui expliquent le faible développement de ces formes sont certainement d'ordre osmotique. On sait en effet qu'elles sont très diversifiées et abondantes dans les eaux douces, alors que seulement quelques genres sont signalés en mer, milieu qui est

pourtant caractérisé par l'extrême diversification de ses peuplement zooplanctoniques. Outre leur taux de production généralement plus élevé, ces formes présentent une reproduction par parthénogénèse et développent généralement une stratégie de reproduction de type r, qui les rend plus apte à exploiter les afflux importants de production primaire susceptibles d'intervenir (voir plus haut). Cela se vérifie dans des étangs de pisciculture limitrophes (Layo) (Legendre *et al.* 1985). Enfin, il s'agit, tout au moins de façon générale chez les cladocères, d'organismes capables d'ingérer les particules de très petite taille (< 3 µm), qui seraient probablement, sinon inexploitées, du moins mal exploitées *via* la chaîne des consommateurs en leur absence. Du fait de la dominance des copépodes, le zooplancton lagunaire n'est donc pas apte à exploiter avec efficience le matériel nutritif dont il dispose, même si le copépode qui domine, *A. clausi*, est un des plus productifs. Par ailleurs on a constaté que les rendement net et brut de production étaient plutôt faibles, en partie du fait de dépenses métaboliques assez élevées. Enfin, sur le plan démographique, les structures se caractérisent dans l'ensemble par l'importance pondérale des adultes et des derniers stades copépodites (notamment les mâles), dont le taux de production est généralement plus faible que le taux des premiers stades.

D'autres facteurs sont d'ordre comportemental et liés à un phénomène à rythme nycthéméral : la migration verticale d'un fraction de la population, dominante en termes de biomasse. Ces migrations favorisent très certainement l'accumulation de biomasse phytoplanctonique par des mécanismes que nous avons tenté de définir. Elles entraîneraient par ailleurs une diminution du rendement de transfert entre zooplancton et zooplanctophages pélagiques diurnes, par soustraction d'une fraction du stock de nourriture de ces derniers. Les migrations favoriseraient ainsi l'eutrophisation du milieu. Elles concourent enfin indirectement (du fait de cette accumulation) et directement (consommation "accidentelle" des individus concentrés sur le fond durant la journée par les organismes de la chaîne benthique) à favoriser le développement de la chaîne benthique ou détritique de transfert de matière.

Le rôle de la prédation comme facteur limitant n'a pas été pris en compte. Il est toutefois possible, que ce facteur joue un rôle important, en particulier si les mysidacés s'avéraient zooplanctophages ou omnivores. Ces organismes sont en effet abondants dans certaines régions (Ouest) et à certaines époques (Bingerville, saison humide). Si, par ailleurs, ils s'alimentaient le jour aux dépend des particules et microorganismes du fond, il existerait à un rapport prédateur/proie très élevé, rendant encore plus probable leur rôle dans la régulation de la biomasse de zooplancton, d'autant que la prédation s'exercerait principalement, en ce qui concerne *A. clausi*, sur

les stades copépodites terminaux et sur les femelles.

Il s'avère ainsi qu'une étude de ce groupe, et, plus généralement de l'abondance et de l'alimentation du micronecton et des espèces présumées zooplanctophages (Ethmalose), est indispensable à une bonne compréhension du fonctionnement de l'écosystème et de la contribution qu'y apporte le zooplancton.

De façon plus générale, le présent travail met en évidence l'importance, en lagune et dans les eaux plates très ventées, sur le plan fonctionnel et, *in fine*, sur celui de la répartition d'abondance des espèces, des phénomènes nycthéméraux d'ordre biologique (nutrition, ponte, migrations en relation avec l'abondance phytoplanctonique et la prédation, ...) ou physique (turbulences crées par les vents). Des recherches ponctuelles semblent pouvoir être proposées dans ces domaines.