
ZOOPLANCTON NÉRITIQUE DE CÔTE-D'IVOIRE

Denis BINET

Au cours des décennies 1960 et 1970, quelques études sur le zooplancton des zones côtières du golfe de Guinée ont été entreprises. BAINBRIDGE (1972), THIRICOT (1977), DESSIER (1981), BINET (1983) en ont résumé l'essentiel. On espérait alors que ces travaux conduiraient rapidement à une amélioration des connaissances permettant de mieux gérer les ressources halieutiques. Les résultats, plus complexes que l'on ne croyait, se sont révélés moins utiles pour la gestion à court terme que pour la compréhension des phénomènes à long terme.

Sur le plateau continental ivoirien, l'essentiel du travail de terrain a été mené de 1969 à 1975 dans le cadre du Projet de développement de la pêche pélagique côtière (FAO/PNUD/Côte-d'Ivoire), puis du Centre de recherches océanographiques d'Abidjan (ORSTOM/Côte-d'Ivoire). Quelques observations antérieures (SEGUIN, 1970) et postérieures (LE BORGNE et BINET, 1979) complètent cet ensemble de travaux (BINET, 1977a, 1979). Il repose essentiellement sur les récoltes hebdomadaires puis bihebdomadaires de la station côtière de Vridi (à proximité d'Abidjan) ainsi que sur une trentaine de campagnes mensuelles, couvrant le plateau, du cap des Palmes au cap des Trois-Pointes.

Diverses analyses : mesures de biomasse, dénombrement taxonomiques ou spécifiques, conduisent à des résultats complémentaires. Le texte suivant tente de rassembler en une synthèse l'ensemble des connaissances actuelles sur la région.

Variations spatio-temporelles des biomasses

En dépit de leur simplicité, les mesures globales (biovolumes sédimentés ou par déplacement, biomasses, effectifs totaux des grands taxons), beaucoup plus aisées qu'une analyse taxonomique, permettent d'appréhender les facteurs dynamiques de la production et de la répartition planctonique (BINET 1976d et 1972).

VARIATIONS SAISONNIÈRES ET INTERANNUELLES À LA STATION CÔTIÈRE

On schématise un profil de variations saisonnières en calculant une série annuelle composite, à partir des valeurs moyennes de chaque quinzaine. La variabilité à plus court terme est ainsi lissée. L'« année moyenne » obtenue par ce calcul (figure 1) montre des quantités de plancton modérées en janvier-février (petite saison froide), décroissantes de mars à juin (grande saison chaude), augmentant rapidement de juillet à fin août (grande saison froide) et diminuant à nouveau du mois d'octobre à la fin de l'année (petite saison chaude). Les copépodes constituent, de loin, l'essentiel de la biomasse. Leur effectif suit le même schéma de variation à deux nuances près : l'accroissement qui se produit lors de la petite saison froide est plus important que celui des biomasses et le maximum de grande saison froide commence plus tôt (en juin) et se termine plus tard (octobre).

Tout se passe comme si les remontées d'eaux froides entraînaient un accroissement de biomasse, proportionnel à leur intensité : faible en petite saison froide et fort en grande saison froide. Durant les saisons chaudes, les pertes en zooplancton (sédimentation, prédation, advection) ne sont pas compensées par la production primaire, dite de régénération, et l'ensemble de l'écosystème s'appauvrit. Néanmoins, ce schéma n'explique pas pourquoi il existe fréquemment deux maxima en saison froide. Le second pic, le principal, se produit en septembre, lorsque les remontées d'eaux s'atténuent, ou même en octobre, quand elles ont totalement cessé d'être perceptibles devant Abidjan.

On peut supposer que les quantités de zooplancton sont proportionnelles à celles du phytoplancton quelques semaines auparavant. On sait que le nombre d'œufs émis par les copépodes est fonction de la richesse trophique du milieu. La survie des stades larvaires varie vraisemblablement de la même façon. En effet, on observe des corrélations hautement significatives entre les diverses mesures de zooplancton et la densité de cellules phytoplanctoniques de la même quinzaine ou de la quinzaine antérieure, si on considère l'ensemble des observations, toutes saisons confondues.

Mais les analyses faunistiques (p. 178 et suivantes) montrent que les peuplements et leurs dynamiques diffèrent d'une saison à l'autre. Il est donc logique de supposer que la relation entre phyto- et zooplancton n'est pas constante durant toute l'année. On refait donc le même calcul en distinguant les quinze jours de saison chaude de celles de saison froide (selon que la température à 10 m est supérieure ou inférieure à 24 °C). Il en ressort que les corrélations sont beaucoup plus faibles, souvent non significatives, en saison froide.

Pour tester plus directement l'influence des upwellings sur les quantités de zooplancton, on calcule la corrélation entre biovolumes et températures à 10 m. Les corrélations sont toutes plus élevées qu'entre biovolumes et nombre de cellules phytoplanctoniques. L'abondance du zooplancton est mieux prédite par la

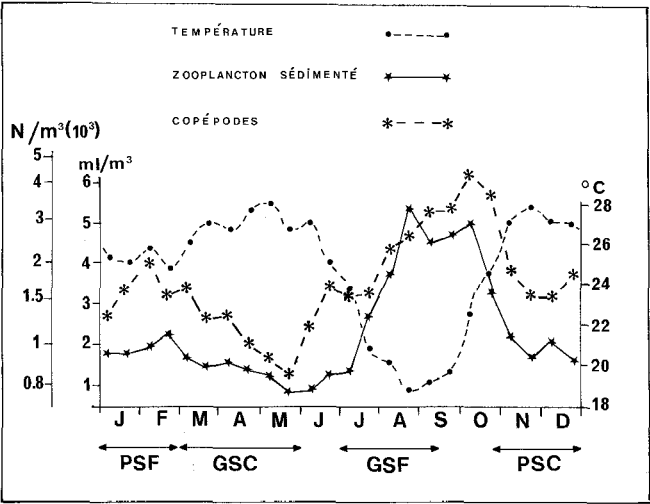


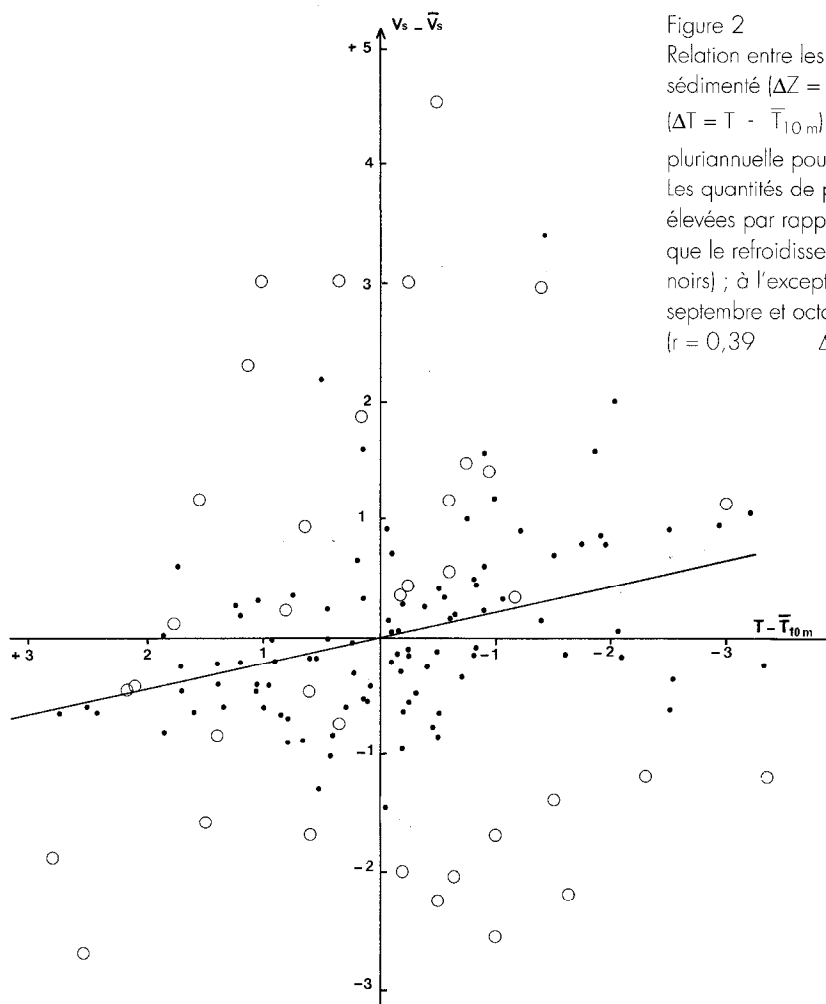
Figure 1
Température à 10 m, biovolume sédimenté de zooplancton et effectif total de copépodes à la station côtière d'Abidjan au cours d'une année moyenne (1969-1975). D'après BINET (1977a).

Figure 2

Relation entre les anomalies de zooplancton sédimenté ($\Delta Z = V_s - \bar{V}_s$) et de température ($\Delta T = T - \bar{T}_{10m}$) : écarts à une moyenne

pluriannuelle pour chaque quinzaine. Les quantités de plancton sont d'autant plus élevées par rapport à la moyenne pluriannuelle que le refroidissement est plus intense (points noirs) ; à l'exception des mois d'août, septembre et octobre (cercles).

($r = 0,39$; $\Delta Z = -0,218 \Delta T - 0,0093$)



température que par les effectifs phytoplanctoniques, ce qui semble paradoxal ! Cela signifie vraisemblablement que la variance des données phytoplanctoniques est supérieure à celle du zooplancton, probablement parce que les distributions spatio-temporelles sont différentes.

La corrélation entre zooplancton et refroidissement est forte pour l'ensemble des données et même pour celles de saison chaude uniquement. En revanche, si on ne considère que les observations de saison froide, les corrélations sont plus faibles, pas toujours significatives. On le montre en supprimant la tendance saisonnière, c'est-à-dire en représentant les anomalies (écarts à la moyenne) des biomasses par rapport aux températures, durant la même quinzaine (figure 2). La corrélation entre ces résidus est significative, à l'exception des mois d'août, septembre et octobre. On doit donc nuancer le modèle précédent : les quantités de zooplancton sont proportionnelles aux refroidissements lorsque ceux-ci interrompent la saison chaude, c'est-à-dire lorsqu'il y a apport de sels nutritifs à un milieu qui en est très dépourvu (petites saisons froides, début de grande saison froide). Mais, au-delà d'un certain refroidissement, les biovolumes de plancton n'augmentent plus avec l'intensité des résurgences. Le facteur limitant la biomasse secondaire n'est plus l'apport en sels nutritifs profonds.

L'examen de la série pluriannuelle, de 1969 à 1980 (figure 3), suggère l'existence d'une autre source de variation : l'hydraulicité des fleuves (rapport du débit observé au débit moyen). Lorsque les débits sont normaux, l'influence fluviale passe inaperçue parce que la crue des grands fleuves (Bandama, Comoé) coïncide avec la fin de la saison des upwellings (septembre, octobre). En revanche, durant les années les plus sèches (1972, 1976, 1978), les biomasses planctoniques restent modestes, en grande saison froide.

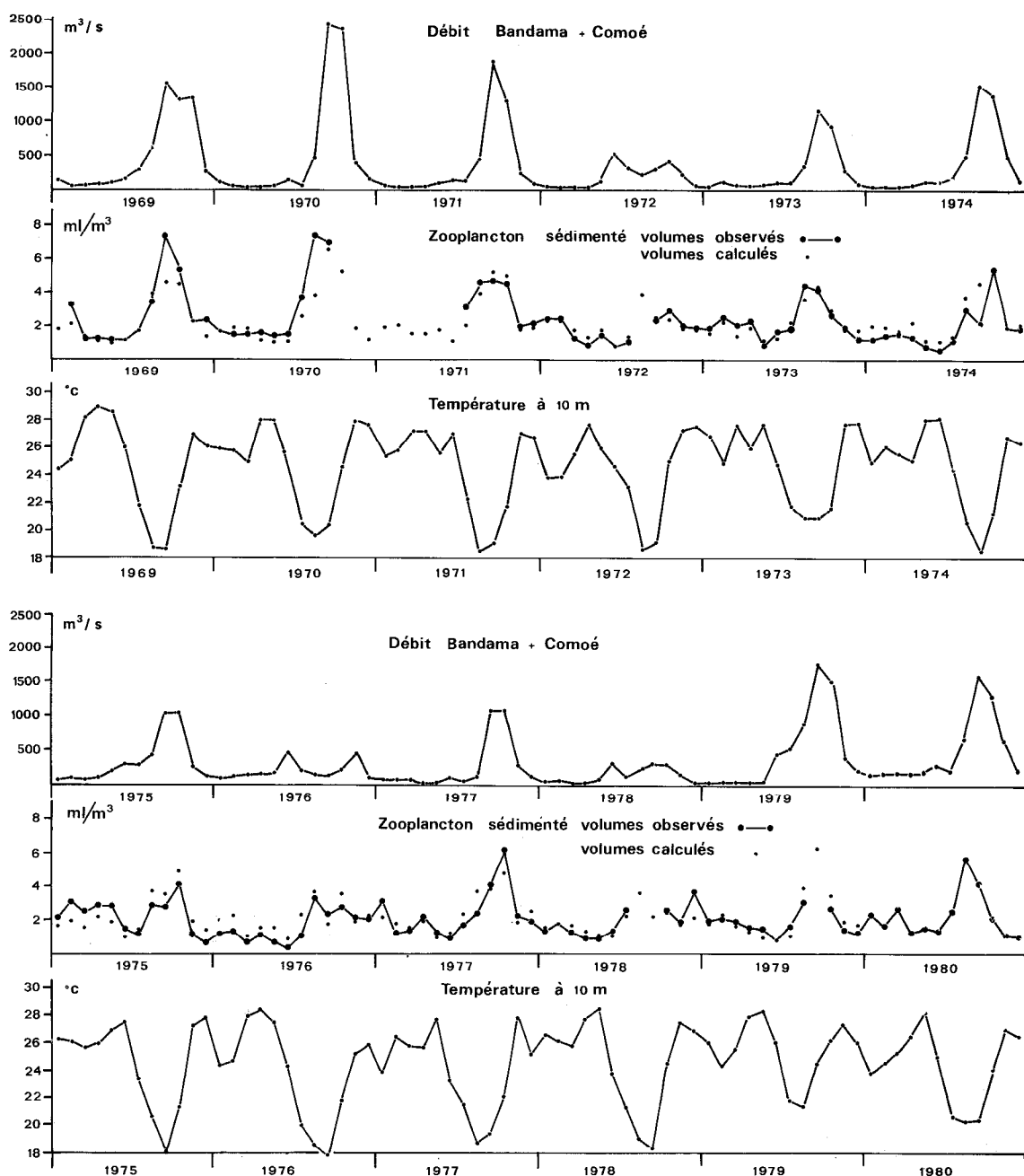


Figure 3

De haut en bas : débits des fleuves Bandama et Comoé à Tiassalé et M'Basso (données du Service hydrologique de Côte-d'Ivoire), zooplankton sédimenté à la station côtière d'Abidjan, température à 10 m à la station côtière (données du Centre de recherches océanographiques d'Abidjan).

Les volumes de plancton calculés le sont au moyen des régressions du tableau I.

On peut formaliser ces remarques en calculant des régressions multiples entre le zooplankton, la température et les débits fluviaux. Étant donné la diversité des peuplements et des dynamiques saisonnières, on observe le meilleur ajustement avec une série de 12 régressions mensuelles ($r = 0,84$ pour $n = 118$), (tableau I).

TABLEAU I

Paramètres des régressions multiples entre les moyennes mensuelles de biovolume sédimenté (Z), de température à 10 m (T), et de débit des fleuves Bandama et Comoé (D)

Mois	B_1	\bar{T} (°C)	B_2	\bar{D} (m ³ .s ⁻¹)	\bar{Z} (ml.m ⁻³)	R^2
Janvier	-0,231	25,3	-0,172.10 ⁻²	61,0	1,86	0,18
Février	-0,249	25,3	0,636.10 ⁻³	60,6	2,07	0,08
Mars	-0,110	26,2	-0,276.10 ⁻²	55,7	1,53	0,19
Avril	-0,275	27,1	0,340.10 ⁻²	58,9	1,60	0,37
Mai	-0,244	27,6	0,283.10 ⁻²	97,6	1,27	0,24
Juin	-0,364.10 ⁻¹	25,4	-0,101.10 ⁻²	261,9	1,03	0,15
Juillet	-0,237	22,0	-0,238.10 ⁻²	198,6	1,87	0,31
Août	-0,123	19,7	0,839.10 ⁻³	426,1	3,81	0,01
Septembre	0,245	19,1	0,180.10 ⁻²	1 234,2	4,08	0,52
Octobre	-0,429	23,2	0,142.10 ⁻²	938,9	3,93	0,66
Novembre	-0,370.10 ⁻¹	27,0	0,376.10 ⁻³	403,3	1,90	0,14
Décembre	-0,433	26,6	-0,477.10 ⁻²	113,3	1,90	0,19

Chaque régression s'écrit $Z = B_1(T - \bar{T}) + B_2(D - \bar{D}) + \bar{Z}$. R^2 , carré du coefficient de corrélation multiple, est la proportion des variances extraites par chaque régression. D'après BINET (1983).

VARIATIONS SAISONNIÈRES DES DISTRIBUTIONS VERTICALE ET RÉGIONALE

Quatre séries de prélèvements nyctéméraux, à proximité d'Abidjan, en septembre, décembre, mai et juin (BINET, 1975, 1976a, b, c, 1978, 1983) ont montré que, au-delà des migrations verticales entre le jour et la nuit (figure 4), il existe des répartitions verticales moyennes, propres à chaque saison (figure 5).

En saison froide, la densité phytoplanctonique diminue la transparence et la production phytoplanctonique se situe dans les eaux superficielles (DANDONNEAU, 1973). En saison chaude, la couche superficielle homogène est épuisée en sels nutritifs et la production primaire n'a pratiquement lieu qu'au niveau de la thermocline, à la faveur d'une diffusion turbulente des sels infrathermoclinaux. Le maximum de zooplancton se trouve toujours à une profondeur voisine de celle du phytoplancton : dans les 10 ou 20 premiers mètres en saison froide (juin-septembre) et vers 25 ou 30 m en saison chaude (décembre-mai). Maxima de phyto- et zooplancton se situent donc à proximité ou sous la thermocline (figure 5).

Au mois de juillet, en début de grande saison froide, les remontées d'eaux sont très actives dans l'ouest. Le courant de Guinée atteint 20 m d'épaisseur et une vitesse de 0,7 m/s (LEMASSON et REBERT, 1973), (tableau III). Aussi les zones les plus riches en plancton sont-elles décalées d'une centaine de milles à l'est des upwellings les plus actifs (figure 6). Au mois d'août, la vitesse et l'épaisseur du courant superficiel diminuent, une plus grande partie des zooplanctontes est prise dans le courant profond et ramenée vers l'ouest. Les teneurs en plancton sont élevées sur l'ensemble du plateau.

Le développement du plancton s'effectue dans un panache d'upwelling qui dérive vers l'est en s'écartant donc légèrement de la côte. Ce schéma d'advection coïncide avec les observations suivantes (BINET, 1972, 1979) :

- 1° près de la côte, le maximum zooplanctonique annuel apparaît avec un retard croissant d'ouest en est, (un mois d'écart entre les secteurs les plus orientaux et la région de San Pedro - Sassandra) ; l'amplitude de ce pic s'atténue d'ouest en est également (figure 8) ;
- 2° les plus fortes concentrations planctoniques, dans l'ensemble de la couche d'eau, ne se situent pas à la côte - comme il est courant - mais au milieu du plateau, particulièrement à l'ouest d'Abidjan (figure 6) ;
- 3° le maximum de zooplancton est souvent plus profond au-dessus des fonds de 60 m, que près de la côte et aux accores (figure 7).

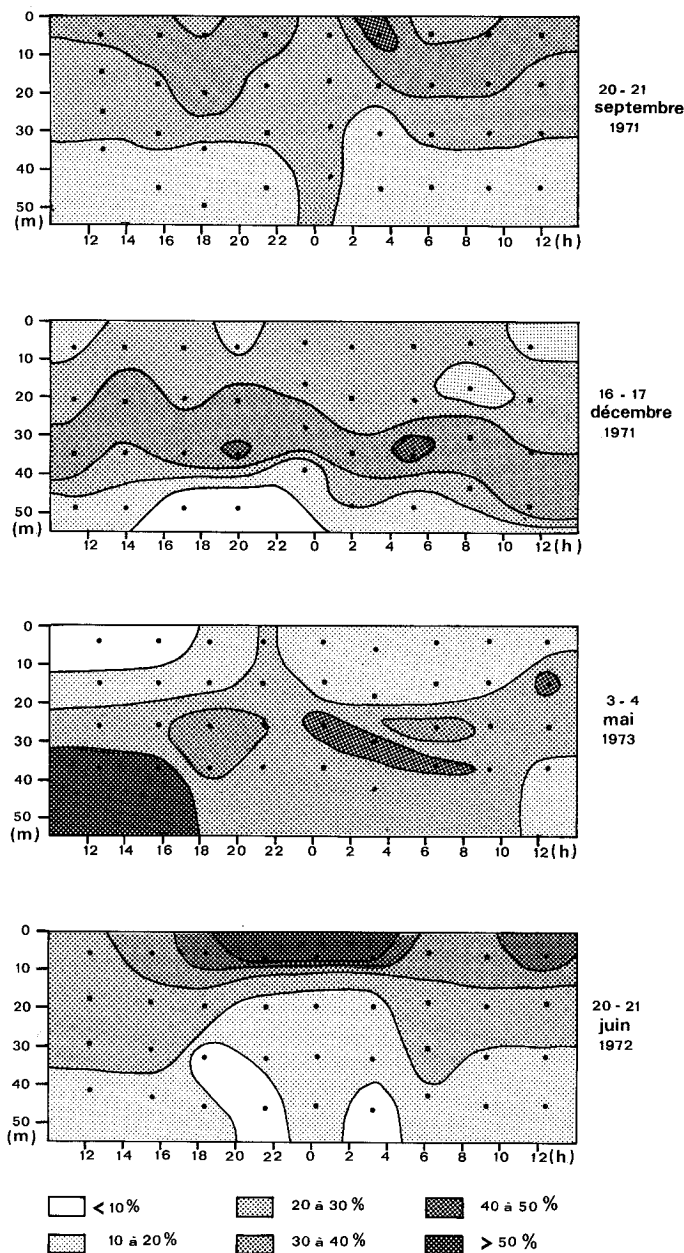


Figure 4 : Migrations nyctémérales en différentes saisons, au large de Grand-Bassam. Les quantités de zooplancton sont exprimées aux différentes profondeurs en pourcentage du volume sédimenté total de chaque série de récoltes. Les points matérialisent l'heure et la profondeur moyennes des récoltes. L'isotherme 24 °C (proche de la thermocline) est situé aux profondeurs suivantes : 24 m en décembre 1971 (petite saison chaude), 30 m en mai 1973 (grande saison chaude), 18 m en juin 1972 (début de la grande saison froide). Il est inexistant en septembre 1971 (fin de la grande saison froide). D'après BINET (1972).

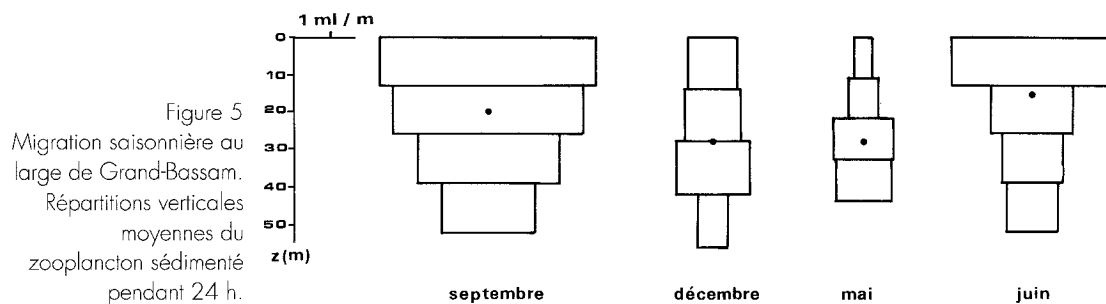


Figure 5
Migration saisonnière au large de Grand-Bassam. Répartitions verticales moyennes du zooplancton sédimenté pendant 24 h.

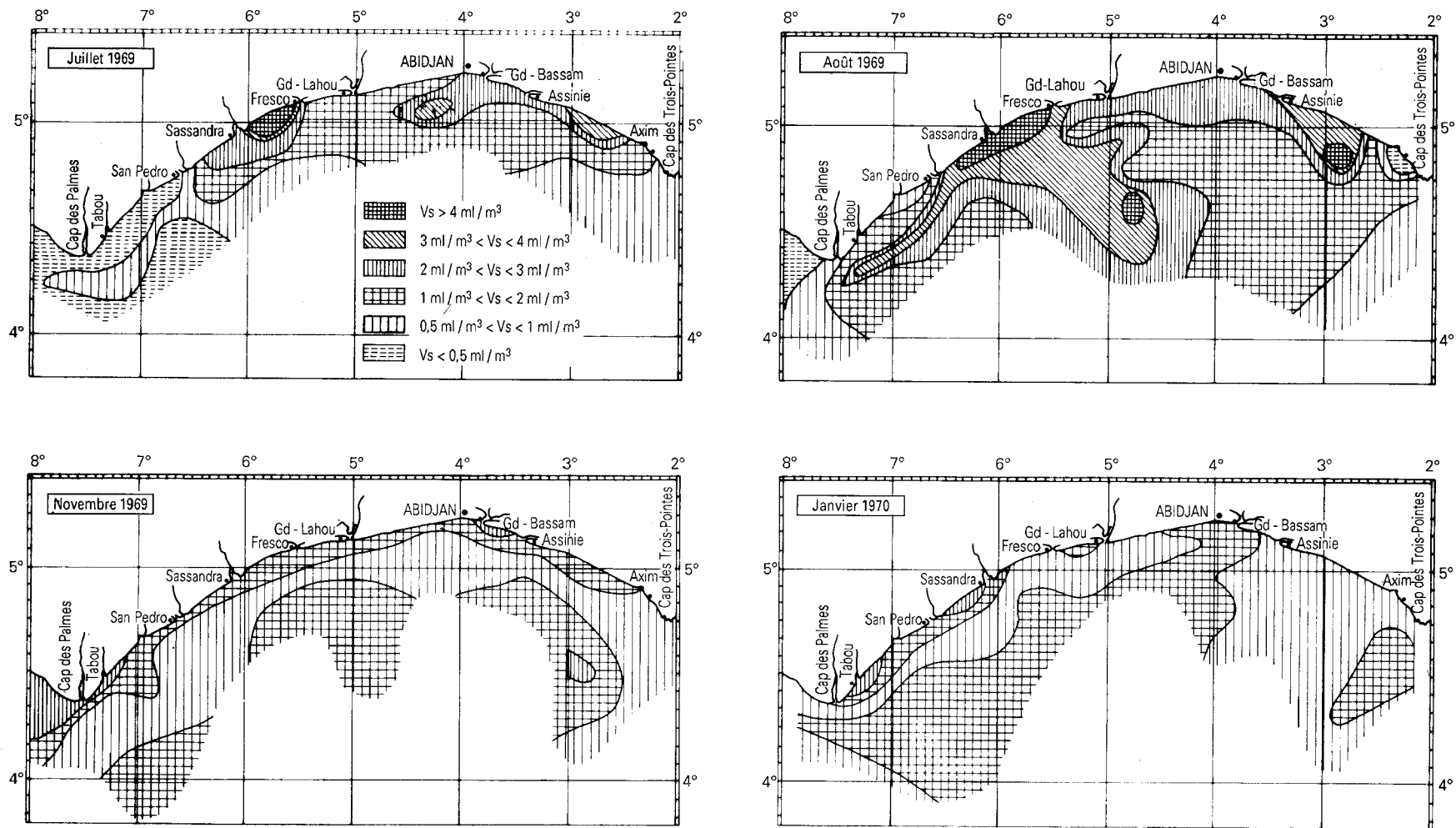


Figure 6

Répartition des biovolumes sédimentés de zooplankton (ml/m^3) recueilli au cours de quelques campagnes « PK », en traits obliques au filet ICITA :
22 au 28 juillet 1969, 19 au 24 août 1969, 19 au 23 novembre 1969, 16 au 23 janvier 1970.

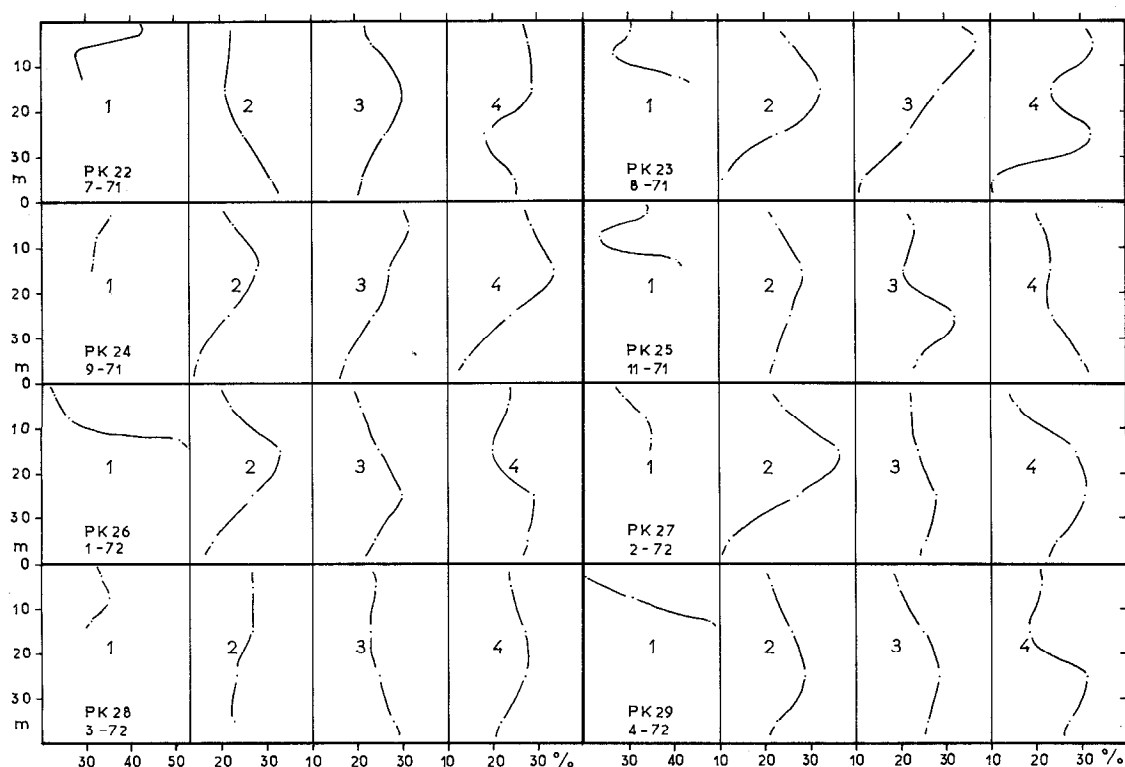


Figure 7

Variation saisonnière de la répartition verticale des biovolumes, exprimée en pourcentage de la biomasse de toute la colonne d'eau. Moyennes des 5 secteurs de longitude, aux quatre stations échelonnées de la côte à l'extérieur du plateau. Stations 1 : fonds de 20 m, stations 2 : fonds de 60 m, stations 3 : fonds de 200 m, stations 4 : 5 milles plus au sud (année 1971-1972).

Les observations 1 et 2 sont conformes à l'existence d'un affleurement d'eaux profondes avec enrichissement en plancton, entre 6 et 7°W, puis dérive vers l'est et appauvrissement progressif. En général, les plus fortes densités de plancton sont situées près de la côte, sauf pendant les mois d'août, septembre et octobre où l'advection superficielle vers le large est la plus rapide, et ne laisse pas au plancton le temps de se développer sur place.

Les observations 2 et 3 confortent l'hypothèse d'une convergence au milieu du plateau, émise par MORUÈRE et REBERT (1972), mais non confirmée depuis.

La situation de grande saison froide se maintient sensiblement en septembre. L'ensemble du golfe ivoirien connaît alors les teneurs en plancton les plus élevées. Puis, en octobre, les upwellings s'interrompent, les dernières eaux remontées sont bloquées dans l'ouest par une inversion du courant de surface, et les quantités de zooplancton décroissent légèrement. Le déclin se confirme nettement en novembre, sur l'ensemble du plateau, à l'exception d'une frange côtière dont la richesse pourrait être attribuée aux panaches des fleuves en crue.

Lorsque les résurgences se réaniment dans l'ouest, au cours des petites saisons froides, on observe un accroissement des quantités de zooplancton près des remontées d'eaux. Cet enrichissement se manifeste plus ou moins loin selon l'intensité de la résurgence (figure 6).

En grande saison chaude, toute la région est uniformément pauvre. L'enfoncement du zooplancton vers le large accompagne celui de la thermocline et entraîne donc un appauvrissement de la couche superficielle.

Le schéma proposé ci-dessus s'applique à l'ensemble du plateau et des accores, depuis le front de Tabou jusqu'au cap des Trois-Pointes. Les eaux libériennes, toujours chaudes et dessalées, sont séparées des upwellings de la région de Tabou par un front halin ou thermo-halin (MORUÈRE et REBERT, 1972).

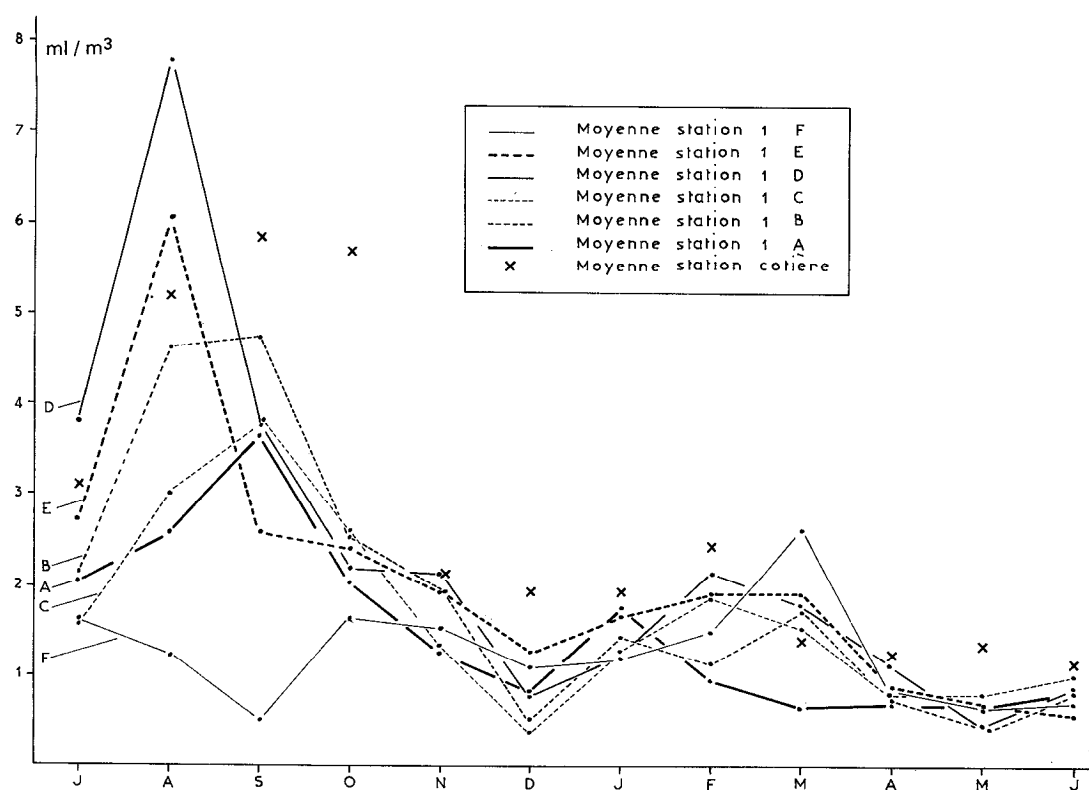


Figure 8

Moyennes mensuelles (1969-1972) des biovolumes sédimentés, aux stations 1, situées au-dessus de fonds de 20 m, par secteurs d'un degré de longitude. Secteur A : 2-3°W, secteur B : 3-4°W, secteur C : 4-5°W, secteur D : 5-6°W, secteur E : 6-7°W, secteur F : 7-8°W.

La station côtière d'Abidjan (x) est presque située entre les secteurs B et C. Le pic de saison froide est atténué et retardé d'un à deux mois, d'ouest en est, comme si le foyer de production était situé dans l'ouest du golfe ivoirien et que les biomasses décroissent progressivement au cours de leur advection vers l'est par le courant de Guinée. A l'ouest du front de Tabou (secteur F), en dehors des upwellings, les fluctuations saisonnières sont complètement différentes.

La dynamique du plancton y est différente : les biovolumes y sont les plus faibles en septembre et les plus élevés en mars (figure 8), alors que c'est en août (de 5 à 7°W) et en septembre (2 à 5°W) que se produit le maximum aux autres stations.

BILAN DE L'ÉTUDE DES BIOMASSES, COMPARAISONS

Les récoltes de l'ensemble des campagnes permettent de calculer une biomasse moyenne de zooplancton au-dessus du plateau continental, dans la couche 60 m - surface, de la côte jusqu'aux accores (BINET, 1972, 1976d). La conversion des volumes sédimentés en poids secs donne 0,91 t/km² pour la zone littorale et 2,16 t/km² pour l'ensemble du plateau. En admettant une teneur en carbone de 37,7 % (LE BORGNE, 1975), on obtient une valeur moyenne de 0,34 t C/km² dans la zone côtière. Malgré la somme d'incertitudes qui frappe ce calcul, l'ordre de grandeur du résultat est intéressant car il montre que la quantité de carbone immobilisée par le zooplancton est voisine de celle assimilée chaque jour par la production primaire : 0,46 t C/km²/j (DANDONNEAU, 1973).

C'est à la fin de la saison froide que sont observées les plus fortes quantités de plancton après que se soient produits les upwellings les plus intenses, alors que les apports terrigènes, drainés par les fleuves en crue, sont les plus importants. Lorsque cessent les arrivées de sels nutritifs dans les eaux superficielles, la production primaire ne dispose plus que des sels dits de régénération. La biomasse de phytoplancton décroît

pendant la saison chaude et il en est de même pour la biomasse secondaire. Cet appauvrissement progressif est momentanément interrompu par les résurgences des petites saisons froides, dans l'ouest du golfe.

Le maximum planctonique se produit entre juillet et septembre ; c'est, en Côte-d'Ivoire, la saison froide et celle des pluies. Il en est de même pour toute la côte comprise entre le cap des Palmes et Lagos, qui connaît un régime analogue d'alternance d'upwellings et de périodes stables. Il semble que dans les régions de stabilité, (Guinée, Sierra Leone), le pic de plancton se situe après les saisons de crues (BAINBRIDGE, 1960a, 1972).

Avec toutes les mises en garde que justifient la variété des échantillonnages, on peut tenter quelques comparaisons avec d'autres régions d'Afrique occidentale (BINET, 1983b). À la station côtière d'Abidjan le volume par déplacement est en moyenne $0,37 \text{ ml/m}^3$, valeur presque identique aux $0,35 \text{ ml/m}^3$ de la station côtière de Freetown (BAINBRIDGE, 1960a) où il n'existe pourtant aucun upwelling. Dans l'ensemble du golfe ivoirien, de la côte aux accores, la biomasse moyenne est $0,27 \text{ ml/m}^3$. Ce biovolume se situe entre les valeurs du plateau congo-gabonais ($0,12 \text{ ml/m}^3$), (DESSIER, 1981) et celles du plateau sénégalais ($0,52 \text{ ml/m}^3$), (TOURÉ, 1972).

Étude des peuplements

PRINCIPAUX TAXONS

Les peuplements planctoniques sont très diversifiés, avec néanmoins une dominance de copépodes. Il arrive parfois que les ostracodes (principalement *Euconchoecia chierchiae*) atteignent des effectifs équivalents ou même supérieurs (BINET, 1977b). Le tableau II donne un classement des divers taxons observés à la station côtière, par abondance décroissante.

TABIEAU II

Effectif moyen des principaux taxons à la station côtière. Moyennes calculées après transformation \log^2 , pondération par quinzaine et transformation inverse⁽¹⁾

TAXONS	EFFECTIFS (par m^3)
Copépodes	1 730
Ostracodes	142
Appendiculaires	108
Chaetognathes	94
Véligères de lamellibranches	17,8
<i>Limacina</i> spp.	17,6
<i>Lucifer faxonii</i>	14,3
Calycophores	12,5
Véligères de gastéropodes	10,5
<i>Penilia avirostris</i>	8,07
Larves de décapodes natantia et anomoures	7,03
Doliolles	5,20
Amphipodes	5,16
<i>Creseis</i> spp.	5,06
Polychètes larves et adultes	4,35
Cirripèdes nauplii et cypris	2,05
Larves de décapodes brachyours	2,30
Salpes	1,90
Hydroméduses	1,69
<i>Evadne tergestina</i>	0,88
<i>Desmopterus papilio</i>	0,86
<i>Atlanta</i> spp.	0,80
Mysidacés	0,34
Euphausiacés	0,12

⁽¹⁾ La transformation \log^2 a été effectuée sur les effectifs par 10 m^3 , sauf pour les copépodes (transformation sur les effectifs par m^3) et les euphausiacés (transformation sur les effectifs par 100 m^3).
D'après BINET (1977b).

Pour schématiser les variations saisonnières des grands groupes taxonomiques, on a constitué une année composite. C'est une moyenne de toutes les observations réalisées à la station côtière entre 1969 et 1974, calculée sur les logarithmes au carré des effectifs. Une analyse en composantes principales est effectuée sur une matrice de type R [corrélations entre \log^2 des taxons], (BINET, 1977b). La projection des points-taxons sur le plan des deux premiers axes montre trois groupes qui correspondent à différents types de variations saisonnières.

Le premier groupe rassemble la plupart des taxons : copépodes, siphonophores calycophores, méduses d'hydrires, *Penilia avirostris* (cladocère), véligères, larves de polychètes et de cirripèdes, hétéropodes (*Atlanta* spp.) et ptérododes (*Limacina* spp.), amphipodes, doliolles (figure 9), chaetognathes et appendiculaires. Leurs variations saisonnières sont caractérisées par deux maxima inégaux. Le premier a lieu en petite saison froide (janvier ou février) et le second, le plus important, en grande saison froide (août à octobre). La plupart des taxons suivent évidemment le même profil de variations que la biomasse totale.

Le second groupe ne comprend que les salpes, un ptéropode (*Desimopterus papilio*), et un cladocère (*Evadne tergestina*). On note encore les deux pics d'abondance, mais leur importance respective est inversée, le plus important se situe en janvier ou février et le second entre août et octobre.

Le troisième groupe ne rassemble que des crustacés supérieurs : larves de décapodes, benthiques pour la plupart (anomoures, macroures, brachyours), *Lucifer faxonii*, mysidacés et euphausiacés. Ces crustacés passent par trois maxima : février, juin et octobre-décembre (figure 10).

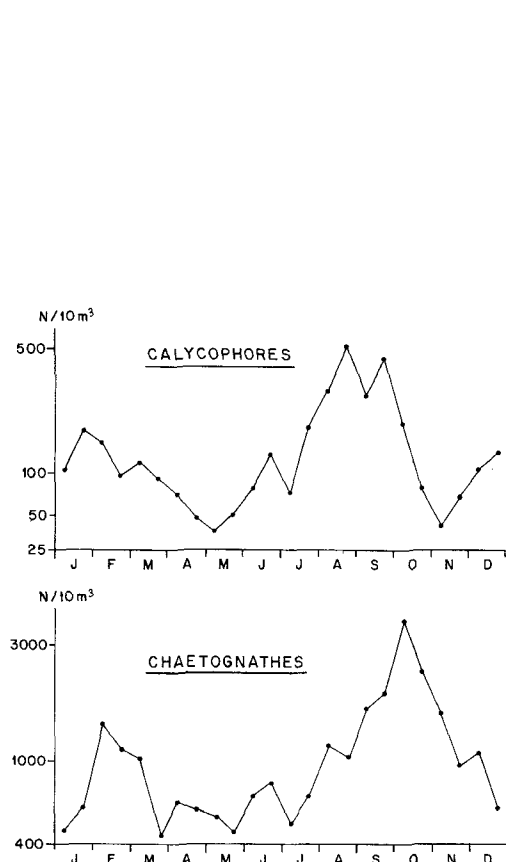


Figure 9

Variations saisonnières moyennes, au cours d'une année composite (1969-1974) : taxons du 1^{er} groupe. Ils montrent deux principaux maxima au cours de l'année, lors des petite et grande saisons froides. Le second maximum se prolonge lors de la saison des crues. Un léger accroissement des effectifs se produit pendant la saison des pluies (juin).

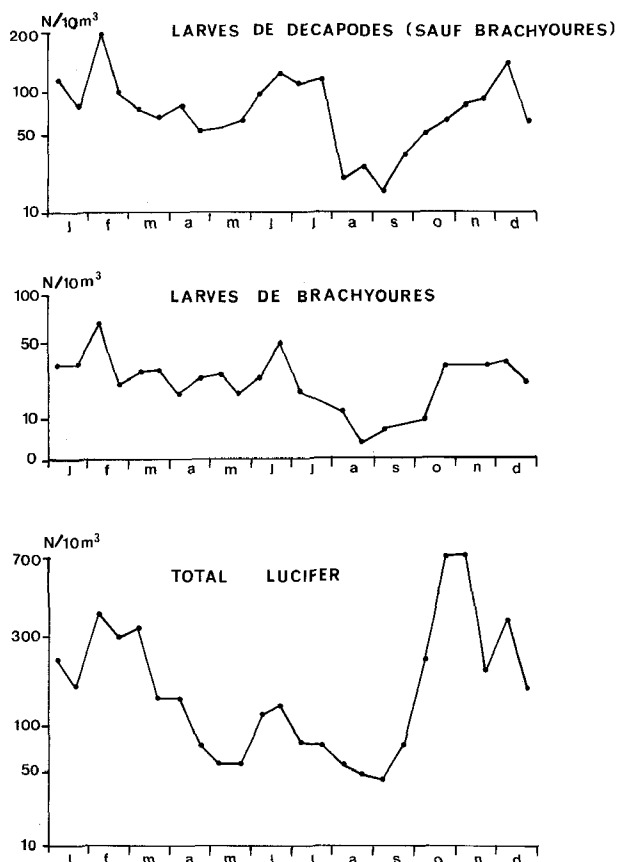


Figure 10

Variations saisonnières moyennes, au cours d'une année composite (1969-1974) : taxons du 3^e groupe. Ils montrent 3 maxima au cours de l'année, lors de la petite saison froide et au cours des première et deuxième saisons de décharges (respectivement la saison des pluies et la saison des crues). Ils ont la particularité d'être peu abondants pendant la grande saison froide.

TABLEAU III
Récapitulatif des principaux
éléments de l'hydroclimat
D'après BINET (1979)

	Juin	Juillet	Août	Septembre
Précipitations	Grande saison des pluies dans le sud		Saison sèche dans le sud fortes pluies dans le nord	
Hydrographie	Crues des fleuves côtiers			Crues de tous les fleuves
Upwellings	++	+++++		
Dessalure	+++			+++
Masse d'eau en surface	Froide et dessalée	Froide et salée		
Saisons hydrologiques	SD 1		GSF	
Courant de Guinée :				
hauteur (m)	20		10	
vitesse (nœud)	1,4		0,4	
Sous-courant ivoirien (nœud)	Proche de la côte : 0,8		Loin de la côte : 0,3	
Production primaire nouvelle	++	++	+++	++++
Production primaire de régénération	+	+	+	+

GSF, PSF, grande et petite saison froide. GSC, PSC, grande et petite saisons chaudes.

La plupart des taxons suivent donc des variations d'effectif calquées sur les enrichissements en phyto-plancton. Le cas des crustacés supérieurs est plus intéressant. Il est probablement révélateur d'une faune d'affinités tropicales qui ne peut se reproduire en pleine saison froide, mais qui évite néanmoins de libérer un trop grand nombre d'œufs en saison chaude, car celle-ci est oligotrophe. Les conditions optimales seraient réunies lors des enrichissements de petites saisons froides et lors des enrichissements qui accompagnent les deux périodes de crues (juin et septembre-octobre).

La projection des points de récoltes (moyennes par quinzaines), dans l'espace factoriel, montre que des « saisons écologiques », définies par leur composition faunistique, correspondent bien aux saisons hydrologiques (tableau III). La grande saison froide est séparée du reste de l'année dans le premier plan de l'analyse (axes II-III). Dans le plan des axes II-III (figure 11), la saison chaude est au centre du diagramme et les première et seconde saisons de décharge, petite et grande saisons froides, apparaissent chacune dans un quadrant.

COPÉPODES

Ils ont été l'objet de dénombrements spécifiques et l'analyse qui en a été faite confirme les facteurs écologiques et le découpage des saisons vu ci-dessus.

Facteurs écologiques

Les cycles de récoltes 1969-1970 et 1972-1973 ont été soumis à des analyses des correspondances (BINET, 1973, 1978), dont les résultats simplifiés sont présentés figure 12. On retrouve les oppositions entre grande saison froide et saisons chaudes, première et seconde saison de décharge. La principale différence entre les deux années est liée à l'existence d'un réchauffement passager au cours de la saison froide 1973. Une analyse regroupant toutes les observations met en évidence des gradients saisonniers et annuels. L'axe I oppose la grande saison froide aux autres saisons, c'est le gradient thermique saisonnier. L'axe II sépare les saisons froides 1969 et 1973, c'est la différence de refroidissement d'une année à l'autre. L'axe III met en évidence le mois de juin 1973 ; en effet, le filet utilisé cette année 1973 récolte mieux les espèces de petite taille, dont certaines sont apportées par les effluents lagunaires lors des premières pluies.

Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai
Petite saison des pluies dans le sud			Saison sèche			« Tornades »	
				Étiage			
+		+	++	++	+	+	
++	++						
	Chaude et dessalée			Chaude et salée parfois froide et salée		Chaude et salée	
SD 2	PSC			PSF		GSC	
Repoussé au large		15		10		30	
Surface : 0,8	0,5			0,5 irrégulier		1	
	Talus : 0,3		Côtier souvent en surface : 0,6			Aux accores : 0,4	
+++	++		+	+			
+	+	+	+	+	+	+	+

SD 1, SD 2, première et seconde saisons de décharge.

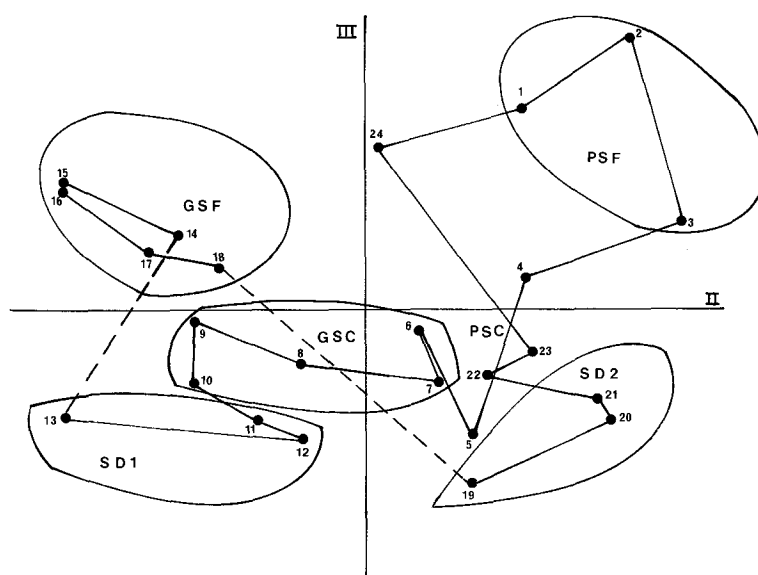


Figure 11

Analyse en composantes principales des corrélations entre taxons. Les chiffres représentent les projections des 24 quinzaines de l'« année moyenne ». PSF, GSF : petite et grande saisons froides, PSC, GSC : petite et grande saison chaude, SD 1, SD 2 : première et seconde saisons de décharge. Les tirets figurent les « coupures écologiques ».

Plan des axes II et III. D'après BINET (1977a).

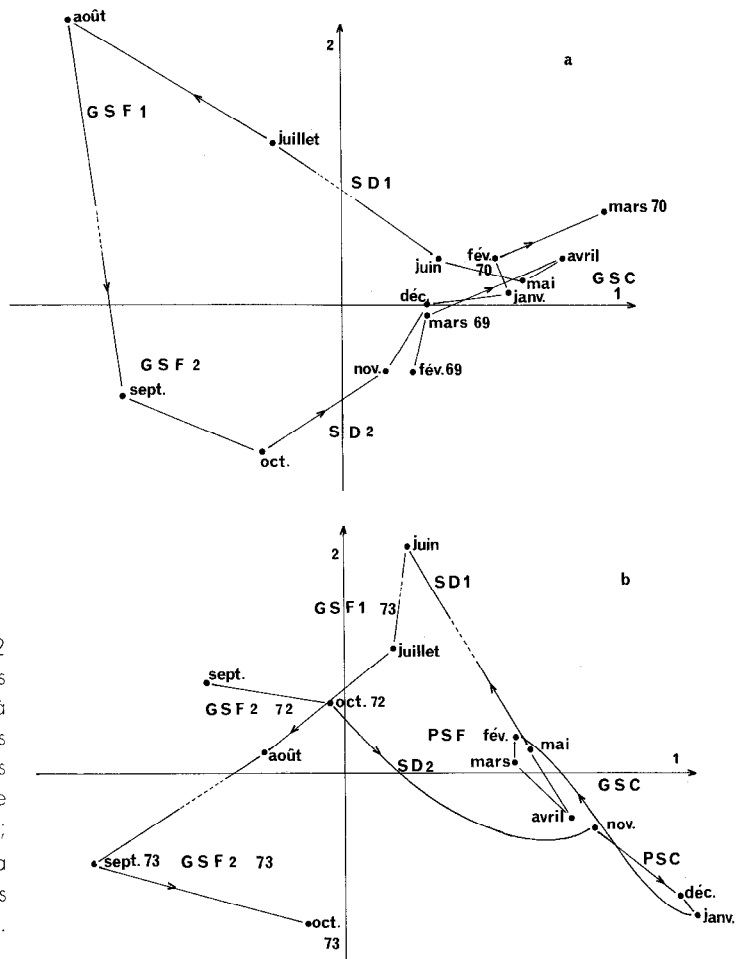


Figure 12
Analyse des correspondances des variations saisonnières des copépodes à la station côtière. Projection des barycentres mensuels des observations dans le plan des axes 1 et 2. a) Cycle 1969-1970 ; b) cycle 1972-1973 ; GSF1 et GSF2 : 1^{re} et 2^{de} parties de la grande saison froide. Autres abréviations identiques à celles de la figure 11. D'après BINET (1978).

Il ressort de ces analyses que les facteurs responsables des variations saisonnières et interannuelles des peuplements sont apparemment : deux paramètres thermiques, l'un lié directement à la valeur de la température, l'autre à sa dérivée (refroidissement ou réchauffement) et un ou deux facteurs halins (salure et dessalure). D'une façon moins triviale, on peut exprimer ces facteurs écologiques en termes d'enrichissement :

- l'alternance saison froide-saison chaude correspond au passage d'une production nouvelle à une production de régénération. Le premier type de production dépend des sels nutritifs des upwellings, le second dépend de l'excrétion et d'un début de décomposition du plancton ;
- la séparation entre le début et la fin de la saison froide est une distinction entre les périodes de refroidissement et celles de réchauffement, soit encore entre les flux croissants et décroissants de sels nutritifs d'origine profonde ;
- l'opposition entre saisons froides et saisons de décharge correspond à une différence entre apports profonds et apports telluriques ;
- les deux saisons de décharge se distinguent par leur type d'apports terrigènes ; la crue de juin est celle des fleuves côtiers, celle de septembre-octobre concerne les grands fleuves ; étant donné la végétation respective des bassins versants, les effluents déversés par la première crue proviennent de forêt et ceux de la seconde crue proviennent de savane.

Groupes d'espèces associées

Parmi les espèces pérennes, beaucoup sont eurythermes et on les récolte n'importe quand. Cependant, la plupart des zooplanctontes passent par des maxima d'abondance dénotant une affinité saisonnière.

Les analyses multivariées permettent de distinguer un certain nombre de peuplements liés aux saisons décrites ci-dessus. Dans l'énumération suivante des peuplements qui se succèdent à la station côtière, on ne citera que les espèces de copépodes les plus typiques.

Quand la saison chaude est bien établie à la côte - couche homogène au-dessus d'une thermocline profonde et bien marquée, vers 30 ou 40 m - on observe le peuplement des eaux tropicales. Sa présence dans les eaux côtières montre une influence hauturière. On y trouve : *Undinula vulgaris*, *Paracalanus aculeatus*, *Clausocalanus furcatus*, *Euchaeta marina*, *Centropages furcatus*, *Acartia danae*, *Farranula gracilis*. Liées à des eaux oligotrophes, ces espèces ne sont jamais abondantes ; elles disparaissent totalement en saison froide.

Lors des crues lagunaires, notamment en juin, on observe à la station côtière quelques éléments d'un peuplement néritique mal défini. *Acartia clausi* est ainsi rejeté en mer avec les effluents de la lagune. *Pseudodiaptomus serricaudatus* possède aussi des affinités saumâtres ; on le trouve dans les eaux froides, légèrement dessalées, du mois de juin. *Paracalanus parvus* et *Paracalanus scotti* sont des espèces opportunistes qui peuvent coloniser les eaux très côtières, notamment lors des saisons de décharge.

Début juillet, lorsque les remontées d'eaux se déclenchent à proximité de la station côtière d'Abidjan, on y rencontre soudainement un grand nombre d'espèces océaniques d'origine infrathermoclinale. Les plus caractéristiques sont : *Euaetideus giesbrechti*, *Paivella inaciae*, *Euchaeta hebes*, *Scolecithrix bradyi*, *Scolecithricella ctenopus*, *Scolecithricella tenuiserrata*, *Scolecithricella dentata*, *Temoropia mayumbaensis*, *Pleuromamma gracilis*, *Lucicutia gemina*, *Haloptilus longicornis*, *Oithona setigera*, *Agetus flaccus*, *Agetus limbatus*, *Urocorycaeus furcifer*. Les espèces de ce peuplement subthermoclinale océanique, vraisemblablement inadaptées aux conditions néritique et superficielle, sont rapidement éliminées à l'exception de deux d'entre elles.

Ces copépodes, *Calanoides carinatus* et *Eucalanus monachus*, issus de profondeurs supérieures à 500 m, au voisinage du talus continental, colonisent rapidement l'ensemble du plateau, à la faveur du bloom phytoplanctonique qui se développe alors. Ils représentent (surtout *Calanoides carinatus*) un peuplement pionnier de grande saison froide.

Mais, dès que s'amorce le réchauffement (fin août), leurs effectifs régressent et il se produit un développement d'espèces plus petites (*Centropages chierchiai*, *Temora turbinata*). Peu à peu ces espèces font place à celles de saison chaude, déjà mentionnées.

Structure des peuplements

On utilise, pour décrire cette structure, la répartition des effectifs entre les espèces (diversité) et la proportion des différentes catégories trophiques (herbivores, omnivores, carnivores). Le cycle 1969-1970, beaucoup plus régulier que celui de 1972-1973, est pris comme exemple.

Durant la grande saison chaude la diversité est élevée, le pourcentage de carnivores atteint presque 50 %. Pendant la période qui précède l'établissement de la saison froide, l'alternance d'eaux issues de la lagune et d'eaux d'upwellings entraîne des variations rapides de la diversité : chute avec les apports continentaux, augmentation avec les apports profonds. Lorsque les espèces subthermoclinales sont éliminées, la faune a les caractéristiques d'un peuplement jeune, à faible diversité, constitué presque uniquement d'herbivores. Il évolue en quelques semaines vers une maturité, marquée par une croissance de la diversité et de forts effectifs d'omnivores et de carnivores.

Au début de la saison chaude, les effectifs diminuent mais la diversité reste élevée. De façon un peu surprenante, le pourcentage d'herbivores augmente, peut-être à la faveur de la seconde saison de décharge, puis des upwellings passagers de petite saison froide.

Les peuplements sont fréquemment perturbés par l'instabilité hydrologique : résurgences au milieu de la saison chaude, interruption des remontées d'eaux au cours de la saison froide, décharges fluviales qui mêlent leurs influences à celles des eaux profondes... Quelle qu'en soit la cause (modification de l'environnement ou transports advectifs), il est difficile de trouver des régularités dans l'évolution des peuplements en dehors de la grande saison froide. Mais, lors de celle-ci, le développement rapide des herbi-

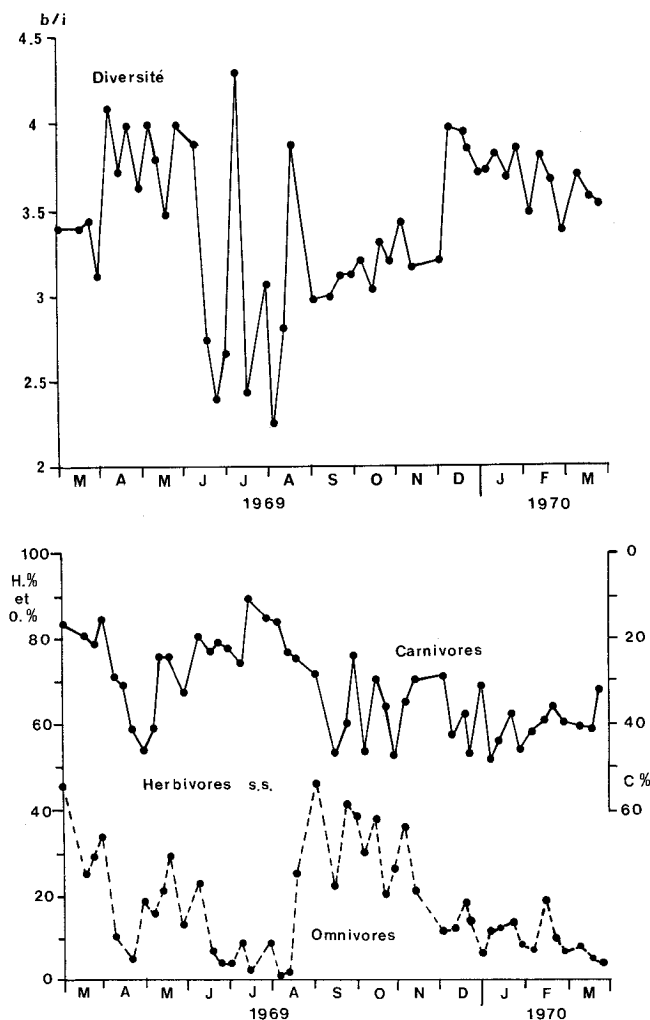


Figure 13
Station côtière 1969-1970 :
variations saisonnières de la diversité
(indice de Shannon-Wiener) et de la
proportion des différentes catégories
trophiques des copépodes.

vores (notamment *Calanoides carinatus*) au moment du bloom phytoplanctonique, suivi de leur remplacement par des omnivores (*Temora turbinata*, *Centropages chierchiae*) en fin de saison, est tout à fait caractéristique et a d'ailleurs été également observé sur le plateau congolais (DESSIER, 1981).

Évolution des peuplements sur l'ensemble du plateau

Les échantillons récoltés par traits verticaux en trois stations, situées au-dessus de fonds de 30, 50 et 200 m, pendant l'année 1969-1970, sont décrits par des analyses factorielles ainsi que par l'algorithme de l'ALM (agglomération des points récoltes selon leurs distances minimales), (ROUX *et al.*, 1973 ; BINET, 1978). Les évolutions saisonnières des populations aux deux stations du plateau sont assez voisines. Ces populations sont, en général, très différentes de celles des accores.

Il convient de nuancer cette appréciation par des considérations sur les gammes de profondeur échantillonnées. Les récoltes aux accores proviennent de la couche 200 m - surface, par conséquent les populations supra- et infrathermoclineales y sont mélangées. La diversité y est presque toujours supérieure, notamment à cause du plus grand nombre d'espèces présentes. La fréquence des espèces carnivores est un peu plus élevée que dans les eaux côtières, conformément à ce que l'on sait des eaux profondes.

Lorsqu'il existe un puissant facteur uniformisant, remontée d'eaux profondes en saisons froides, ou extension des eaux fluviales en période de crue, les différences de diversité entre stations sont minimales.

Les divergences entre les évolutions des populations du plateau et des accores pourraient tenir aussi aux caractéristiques de la circulation. La superposition du courant de Guinée et du sous-courant ivoirien se

retrouve de la côte au proche large. Cependant, le noyau du sous-courant est situé, en moyenne, aux accores, vers 50 m de profondeur (MORLIÈRE et REBERT, 1972). Il s'ensuit que les transports advectifs des peuplements ne sont pas identiques à la côte et au large et que les mélanges de population sont les plus forts là où le gradient vertical de courant est le plus élevé.

Stratégies adaptatives trophiques et démographiques

Dans ces eaux tropicales, soumises à une forte instabilité hydrologique, diverses stratégies démographiques et trophiques se sont développées. L'examen des cycles biologiques et des répartitions verticales en montre quelques-unes.

CYCLES BIOLOGIQUES

La plupart des espèces planctoniques au large de la Côte-d'Ivoire sont pérennes, elles se reproduisent tout au long de l'année. Les exceptions concernent les espèces sténothermes. Les plus thermophiles restent strictement inféodées aux eaux tropicales (*Undinula vulgaris*, *Nannocalanus minor*, *Centropages furcatus*, *Farranula gracilis*) et disparaissent pendant la saison froide. Sauf s'il se produit un réchauffement exceptionnel, avec interruption de l'upwelling et retour en surface des eaux tropicales, comme en 1973. Les autres espèces, qui n'apparaissent au-dessus du plateau qu'en saison froide (*Calanoides carinatus*, *Eucalanus monachus*...) font au contraire partie de la faune infrathermoclinale.

On peut donc distinguer trois types de cycles biologiques, selon que l'espèce est présente et se reproduit toute l'année, en saison chaude ou en saison froide. On n'a pas observé d'espèce, à l'état adulte ou subadulte, en état de repos génital au-dessus du plateau. Tout se passe comme si les espèces qui ne peuvent plus assurer leur reproduction, parce qu'elles se trouvent en dehors de leurs limites physiologiques, étaient éliminées des eaux côtières ivoiriennes.

La ponte d'une femelle de copépode peut s'étaler sur plusieurs semaines, le nombre d'œufs émis variant brutalement ou non durant l'activité génitale (*in* HIRCHE, 1980). Une émission d'œufs continue rend évidemment difficile la distinction des cohortes chez les espèces pérennes. Néanmoins, à la station côtière, une diminution de l'effectif des adultes accompagne généralement l'apparition des stades larvaires, laissant penser que la plus grande partie des adultes ne survit pas à la ponte et que durée de vie d'une cohorte et temps de génération sont sensiblement confondus. Parmi la douzaine d'espèces chez qui les stades copépodites ont été dénombrés, les cohortes se suivent rapidement à des intervalles allant de 16 à 27 jours (BINET, 1977c).

La plupart des copépodes se reproduisent donc toutes les 2 à 4 semaines et leur durée de vie n'excéderait guère ces limites. Chez *Lucifer faxonii* (crustacé décapode), les cohortes se suivent à un intervalle de 2 à 5 semaines (BINET, 1976a). Chez les ostracodes, on note des pics d'abondance - correspondant vraisemblablement à des cohortes - toutes les 3 à 4 semaines (BINET, 1975).

La reproduction sexuée est la plus courante parmi les animaux holoplanctoniques. Certains taxons alternent cependant reproduction sexuée et asexuée. Ainsi, lors des phases de multiplication rapide, les thaliacés (salpes et doliolés) se reproduisent par bourgeonnement. Cette multiplication asexuée permet une reproduction très rapide lors de blooms phytoplanctoniques (LE BORGNE, 1983). HERON (1972) a montré que la durée de génération d'une salpe, inférieure à deux jours en conditions favorables, est parmi les plus rapides de tous les métazoaires. La reproduction par parthénogénèse des cladocères (*Penilia avirostris*, *Evadne* sp.) permet aussi une exploitation rapide du milieu, quand il s'y prête. Les essaims de doliolés en saison froide, de *Penilia avirostris*, dans les eaux enrichies par les crues ou les upwellings, sont vraisemblablement constitués par multiplication ou reproduction asexuée.

Il est bien connu que la distribution verticale des zooplanctontes est très affectée par les phases de lumière et d'obscurité. Cette répartition diffère d'une saison à l'autre et n'est pas homogène pour les différents stades d'une même espèce. Les résultats suivants s'appuient sur des répartitions verticales, moyennes obtenues par un échantillonnage de 24 h (BINET 1975, 1976b, c, d, 1977b, c, 1978).

Migrations nycthémérales

Quatre périodes nycthémérales ont été échantillonnées lors de nuits sans lune : en décembre 1971, juin et septembre 1972, mai 1973. Le nombre d'espèces en présence, certains mouvements advectifs au cours de l'échantillonnage, rendent complexe une interprétation globale. L'utilisation d'analyses factorielles, avec remplacement de certains groupes de récoltes par leur barycentre, facilite la représentation de ces observations (BINET, 1978).

D'une façon générale, on constate que les caractères « profond » et « nocturne » sont liés et s'opposent aux caractères « superficiel » et « diurne ». Schématiquement, la répartition verticale est peu modifiée au cours des nycthémères de saisons froides, alors qu'elle l'est davantage pendant les saisons chaudes. Durant les saisons froides, une proportion voisine de chaque espèce migre, aussi la structure des peuplements reste-t-elle à peu près inchangée d'une profondeur à l'autre bien qu'un grand nombre d'individus migrent. Au contraire, en saison chaude il y a une opposition très nette entre les espèces migrantes et les sédentaires ; aussi les structures factorielles diurnes et nocturnes diffèrent-elles nettement, bien que la migration ne concerne que peu d'individus.

La présence d'une thermocline forte et profonde en saison chaude, son absence en saison froide expliquent ces disparités. En effet, le peuplement suprathermoclineal de saison chaude est constitué pendant le jour d'espèces épipelagiques (Pontellidés) et d'espèces thermophiles tropicales (*Undinula vulgaris*, *Calocalanus pavo*, *Oncaea media*, *Corycaeus speciosus*, *Farranula gracilis*). Au crépuscule, des espèces issues des couches profondes parviennent au-dessus de la thermocline et s'y maintiennent pendant la nuit. Il s'ensuit une forte modification du peuplement superficiel.

Ces résultats sont cohérents avec la théorie de MC LAREN (1963), selon laquelle le bénéfice tiré de la migration verticale résulte de l'économie énergétique réalisée par le métabolisme. En effet, des animaux poikilothermes dépensent moins d'énergie dans les couches profondes, plus froides. Suivant ce principe, la migration devrait être maximale en saison chaude, puisqu'en saison froide les eaux sont relativement homothermes. En saison froide, la migration vers la surface riche en phytoplancton se comprend aisément. En revanche, on ne voit pas l'avantage trophique que procure une incursion au-dessus de la thermocline et du maximum phytoplanctonique en saison chaude. La migration pourrait alors avoir une fonction démographique : reproduction (émission d'œufs près de la surface), maintien de la population dans une région donnée (compensation de l'advection due à un courant par un autre)...

Déplacements saisonniers

Les répartitions verticales de saisons chaude et froide ne sont pas les mêmes. Les médianes des distributions verticales sont proches de la surface en saison froide et s'enfoncent au cours des saisons chaudes. La répartition des biovolumes le résume bien (figure 5).

Ces différences saisonnières ne concernent pas les mêmes individus, car il s'écoule entre deux échantillonnages un intervalle de temps supérieur à la durée de vie d'un planctonte. Les profils saisonniers de répartitions verticales indiquent le temps passé par les individus d'un même taxon à diverses profondeurs. D'une façon générale, la plupart des taxons passent plus de temps dans les couches superficielles en saison froide qu'en saison chaude. Le phénomène est visible pour la plupart des espèces examinées : copépodes (*Temora turbinata*, *Temora stylifera*, *Centropages chierchiae*, *Euchaeta paraconcinna*, etc.), larves méroplanctoniques, ostracodes et cladocères, thaliacés.

Ces caractéristiques ont des conséquences trophiques et métaboliques. En toutes saisons, les zooplanctons demeurent plus de temps dans les couches riches en phytoplancton ; en saison chaude, ces organismes poikilothermes limitent la durée d'exposition à des températures élevées et donc la dépense énergétique induite.

Migrations ontogéniques

Au cours de son existence, un plancton ne vit pas toujours à la même profondeur. La migration ontogénique est celle qui concerne le déplacement moyen de stades successifs d'un même individu. C'est un phénomène courant en milieu pélagique.

Quand la distribution verticale des adultes et des stades larvaires n'est pas identique, on observe généralement un enfoncement au cours du développement, qu'on appellera migration ontogénique descendante (figure 14). Chez un certain nombre de grands copépodes herbivores (*Calanoides carinatus*, *Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus*, *Eucalanus crassus*, *Eucalanus monachus*) les premiers stades vivent dans des couches superficielles ; les stades âgés sont plus profonds. Parmi les espèces omnivores, de taille plus petite (*Temora turbinata*, *Temora stylifera*, *Centropages chierchiae*), le phénomène est peu sensible. La seule espèce, chez qui une migration ontogénique ascendante (stades âgés plus superficiels que les jeunes) ait été observée, est carnivore (*Euchaeta paraconcinna*). La migration ontogénique n'est pas l'apanage des copépodes ; on a observé une migration descendante, très nette, chez *Lucifer faxonii* : les stades mastigopous et adultes vivent plus profondément que les stades zoés et mysis, (BINET, 1976b).

CALANOIDES CARINATUS

Cette espèce habite d'autres régions tropicales soumises à des upwellings saisonniers : nord-ouest de l'océan indien (SMITH, 1982), Australie (TRANter, *comm. pers.*) et tout le plateau continental de l'ouest africain (BAINBRIDGE, 1960a, b, 1972 ; BINET et DESSIER, 1971 ; BINET, 1973 ; HIRCHE, 1980 ; BRENNING, 1985). Le cycle biologique de *Calanoides carinatus* devant la Côte-d'Ivoire (BINET et SUISE DE SAINT-CLAIRE, 1975), très original, a été également analysé sur la côte congolaise (PETIT et COURTIES, 1976 ; PETIT, 1978, 1982) et ghanéenne (MENSAH, 1974a et b). Ce cycle se rapproche d'ailleurs de celui des *Calanus* des eaux tempérées et diffère fortement de ceux examinés ci-dessus.

Au début de la saison froide, des adultes apparaissent au-dessus du plateau avec les premières remontées d'eaux froides. Ils sont rapidement dispersés sur l'ensemble du golfe ivoirien et donnent naissance à une première cohorte qui colonise la région. Quatre à six générations se succèdent. *Calanoides carinatus* peut constituer 40 à 90 % des effectifs de copépodes. Cette dominance est obtenue grâce à un comportement migratoire qui permet à l'espèce de minimiser les pertes advectives et d'exploiter au mieux les possibilités trophiques.

En juillet, la dérive vers l'est des premiers stades copépodites est très rapide. En août, l'épaisseur du courant de surface diminue, le transport vers l'est est moins rapide, on observe même que les stades les plus âgés s'étendent plus à l'ouest que les stades jeunes. En effet, la répartition verticale des différents stades (moyenne sur 24 h), montre un enfoncement progressif du premier au dernier stade copépodite. Autrement dit, les premiers stades sont entièrement soumis au courant de Guinée et dérivent vers l'est, tandis qu'une partie importante des stades CIV et surtout CV sont ramenés vers l'ouest par le sous-courant ivoirien. Les variations respectives de vitesse et d'épaisseur de ces deux courants expliquent les différences de répartition au cours de la saison froide.

Lorsque les upwellings cessent, durant le mois d'octobre, la reproduction s'interrompt et les adultes disparaissent. Seuls demeurent quelques CIV et CV de la dernière génération dans la région centrale. Ils s'enfoncent, aux accores, au-dessous de 500 m. Pendant toute la saison chaude, on trouve des CV en profondeur, au large du talus ; ils sont chargés d'un gros globule lipidique dans la tête, témoin des réserves accumulées dans la zone euphotique. Leur nombre diminue au cours de la saison chaude. Ils peuvent réapparaître au-dessus du plateau, en petit nombre, lors d'upwellings sporadiques, mais leur développement avortera alors. Ce n'est qu'au début de la grande saison froide suivante que ces CV, issus des profondeurs, donnent naissance à une nouvelle génération qui reconstitue le stock.

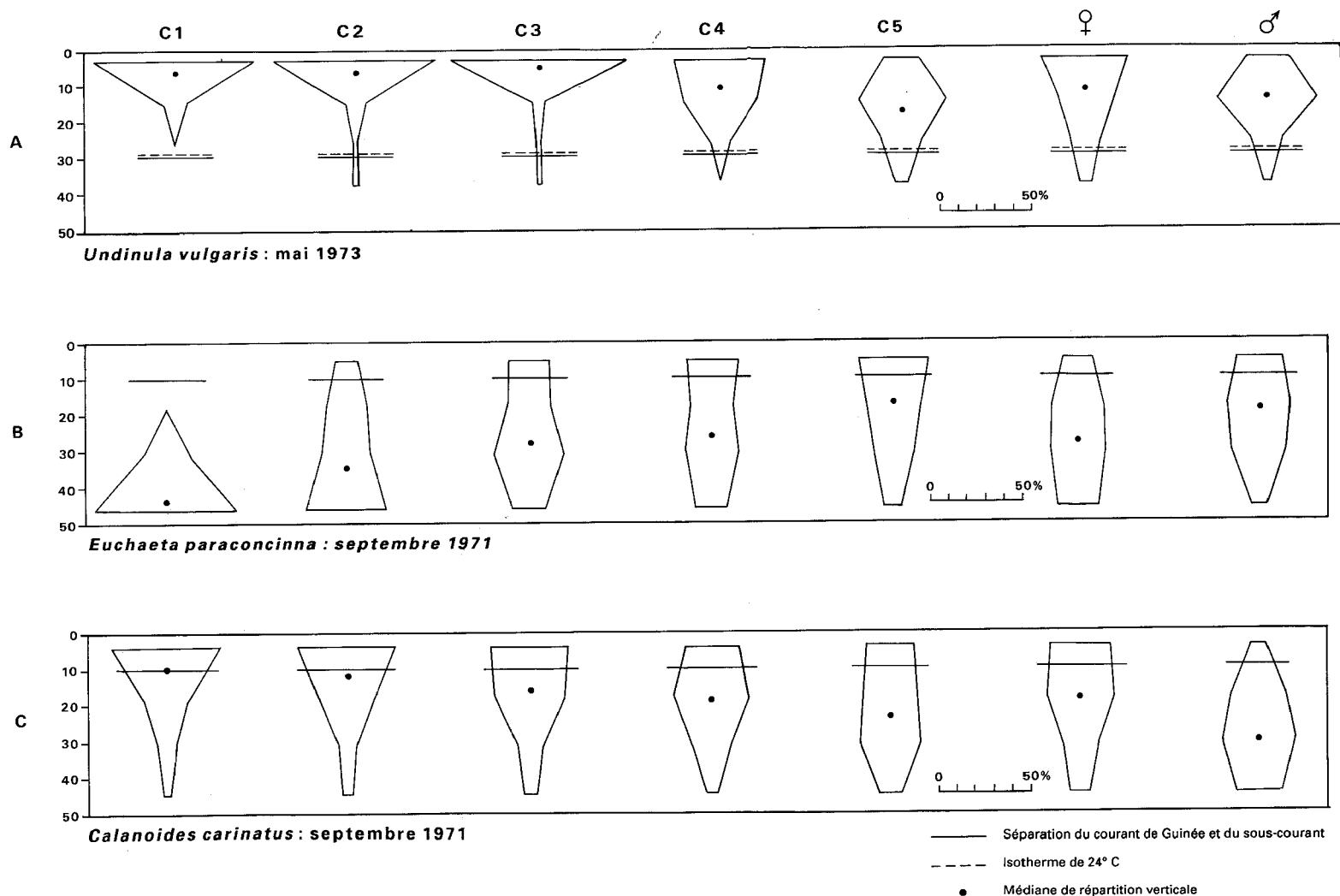


Figure 14

Migrations ontogéniques de quelques espèces : répartition verticale moyenne (pendant 24 h) des stades copépodites. (A) Migration descendante d'une espèce thermophile en saison chaude, la quasi-totalité des individus est au-dessus de la thermocline dans le courant de Guinée. (B) Migration ascendante en saison froide. (C) Migration descendante en saison froide, la répartition verticale chevauche les deux courants.

D'après BINET (1977b) et BINET et SUISSÉ DE SAINTE-CLAIRE (1975).

Relation entre migration ontogénique et type trophique

La direction de la migration ontogénique (ascendante ou descendante) pourrait être liée au régime alimentaire (BINET, 1977c). En effet, les œufs des copépodes herbivores ne possèdent pas de réserves vitellines (BERNARD, 1964 ; MARSHALL, 1973), donc les premiers stades larvaires doivent s'alimenter. Ils sont peu mobiles et doivent se trouver à proximité du maximum phytoplanctonique, c'est-à-dire dans les couches superficielles. S'il existe une migration ontogénique, elle ne peut qu'être descendante : les stades successifs s'enfoncent au fur et à mesure de leur développement tout en gardant la possibilité d'exploiter occasionnellement les couches superficielles, à la faveur de la migration nyctémérale.

Au contraire, certains copépodes carnivores ont des œufs riches en vitellus (BERNARD, 1964 ; MARSHALL, 1973). Il est donc possible à leurs *nauplii*, lécitotrophes, de vivre en profondeur, sur leurs réserves, puis, lorsqu'elles seront épuisées, de venir habiter des couches plus superficielles. Autrement dit, une migration ontogénique chez des herbivores, ne peut qu'être « descendante » alors que rien n'empêche qu'elle soit « ascendante » pour des espèces à larves lécitotrophiques. Ce serait même une stratégie avantageuse dans la mesure où les premiers stades éviteraient les niveaux superficiels éclairés, fréquemment visités par des carnivores, où la mortalité par prédation est vraisemblablement élevée. En s'enfonçant, ces larves éviteraient également les dépenses métaboliques qu'implique, pour des poikilothermes, la vie dans des eaux chaudes.

SEKIGUCHI (1975a et b) note que le sens de la migration ontogénique dépend du mode d'alimentation des *nauplii*. Cette remarque est étayée par les observations de BERNARD (1964) et de MARSHALL (1973). Les cas de migration ascendante sont assez rares pour être signalés. Aussi, la découverte d'une migration ascendante chez *Pareuchaeta elongata* dans la mer du Japon (MORIOKA, 1975) et chez *Euchaeta paraconcinna* devant la Côte-d'Ivoire (BINET, 1977c) conforte ce qui pourrait être un principe plus général.

Dispersion et rétention, fonctions de la répartition verticale

Dans un système de deux courants superposés on conçoit l'importance de la répartition verticale sur le bilan du transport planctonique. Les cartes de répartition régionale des volumes sédimentés (figure 6) sont cohérentes avec les différences saisonnières de répartition verticale (figure 5). En saison froide le transport vers l'est prévaut, non pas tant à cause de l'épaisseur et de la rapidité du courant de Guinée (tableau III, LEMASSON et REBERT, 1973) - qui n'atteint 20 m de puissance et 0,7 m/s de vitesse moyenne qu'en juillet, pour 10 m et 0,20 m/s en août et septembre - qu'à cause de la répartition très superficielle du zooplancton. Pendant les saisons chaudes, l'épaisseur du courant de Guinée atteint 30 m et sa vitesse 0,5 m/s. Mais le déplacement vers l'est n'est pas plus important, car l'ensemble du zooplancton est plus profond.

Une analyse par taxon permet d'affiner ce schéma (BINET, 1977c). Les espèces les plus thermophiles, celles dont tout le cycle se déroule dans les eaux tropicales superficielles, sont presque toujours soumises au courant de Guinée. Ainsi, en mai, *Undinula vulgaris* effectue la totalité de son développement dans la couche suprathermoclinale (figure 14) et tous ses stades larvaires et adultes se déplacent vers l'est. Inversement, les différents stades de *Eucalanus crassus* et *Eucalanus monachus* sont, en septembre, étagés dans le sous-courant et ne traversent pas la thermocline. Ces deux espèces se déplacent donc vers l'ouest.

Plus intéressantes sont les espèces dont le cycle se déroule à cheval sur les deux courants. *Calanoides carinatus* en est le type, mais non la seule. *Eucalanus pileatus* et *Euchaeta paraconcinna* ont des migrations ontogéniques opposées, (respectivement descendante et ascendante), mais leur distribution verticale étalée leur vaut d'être soumises au double déplacement vers l'est et vers l'ouest. Schématiquement, les premiers stades (environ CI à CIII) de *Calanoides carinatus* et *Eucalanus pileatus* dérivent vers l'est, tandis que les derniers (CIV à CVI) sont ramenés vers l'ouest. Le bilan exact du transport dépend de la répartition de chaque stade, de sa durée de vie et du gradient vertical de courants.

On peut tenter un bilan très approximatif en utilisant les vitesses moyennes des courants (tableau III). On estime l'intervalle entre générations à 23 j, dont 12 j de l'œuf jusqu'au CIII, et 11 j du CIV jusqu'à la

ponte ; si tous les stades de l'œuf au CIII sont soumis au courant de Guinée ils seront déportés de 400 milles en juillet et de 140 milles en août. Si le retour vers l'ouest ne concerne que les stades postérieurs au CIII, leur déplacement sera de 210 milles en juillet et de 80 mille en août. Le résultat serait que la génération suivante apparaîtrait 190 milles à l'est de la précédente en juillet et 30 milles à l'est en août. La différence serait encore plus accentuée si on avait tenu compte des variations d'épaisseur des courants.

La réalité est infiniment plus complexe parce que : 1° la distribution verticale des individus d'un même stade est étagée sur les deux courants (figure 14) et 2° la circulation aux petites échelles spatio-temporelles est sans doute turbulente. Cela accroît donc la dispersion spatiale de chaque cohorte. Ce schéma simpliste rend néanmoins compte des différences de répartition géographique observées au cours de la saison froide. Il représente également un mode probable de rétention dans une structure hydrologique favorable.

Stratégies démographiques

Les zooplanctons sont par définition des êtres errants au sein de masses d'eaux auxquelles ils sont plus ou moins adaptés. Leur problème est que ces masses d'eaux, particulièrement en milieu côtier, passent par des états trophiques différents. L'exemple type est celui d'une eau infrathermoclinale riche en sels nutritifs et pauvre en phytoplancton, dont les caractéristiques s'inversent quand elle parvient à la profondeur euphotique. Après l'assimilation des sels nutritifs, la chlorophylle disparaît également en quelques jours et la masse d'eau finit dans un état oligotrophique. L'évolution des eaux fluviales rejetées en mer suit un schéma analogue : mélange turbulent avec les eaux marines, retour à la stratification et poussée végétale, dans la mesure où la turbidité le permet, puis retour à l'oligotrophie. Les zooplanctons vivant dans ces eaux doivent donc, soit posséder une gamme d'adaptations assez large pour survivre à des conditions variées, soit pouvoir se maintenir à une distance constante de la source enrichissante. Cela correspond à des cycles biologiques et à des stratégies démographiques très distinctes.

Les espèces suprathermoclinales herbivores (*Undinula vulgaris*, etc.) ou carnivores (*Corycaeus speciosus*) vivent dans un milieu oligotrophe et relativement constant (prévisible). Effectuer tout leur cycle dans la même masse d'eau tropicale leur permet d'éviter les remontées d'eaux froides, mais n'assure aux filtreurs de particules qu'une alimentation parcimonieuse, au niveau de la thermocline.

Les thaliacés et les cladocères ont une stratégie qui leur permet d'exploiter un milieu variable (imprévisible). Plus superficiels en saison froide, plus proches de la thermocline en saison chaude, ils restent à proximité du maximum phytoplanctonique et leur répartition verticale chevauchant les deux courants leur permet de se maintenir à proximité des zones d'enrichissement (remontées d'eaux pour les deux taxons, panaches fluviaux pour le second). Lorsqu'un bloom phytoplanctonique se produit, il est rapidement exploité, grâce aux possibilités de multiplication asexuée qui prennent de vitesse les autres taxons. On peut qualifier ces espèces d'opportunistes. Quand les eaux superficielles sont épuisées, les espèces doivent attendre le retour de conditions favorables sous une forme résistante. Comportement peu élaboré, explosions numériques suivies de récessions, phases de colonisation et de résistance sont des exemples typiques de stratégie *r*.

Les petits copépodes omnivores *Temora* spp., *Centropages* spp. n'ont pas de migration ontogénique marquée. Ils vivent plus près de la surface en saison froide et plus près de la thermocline en saison chaude. Ils sont donc très soumis aux mouvements advectifs. On peut supposer que leur régime omnivore leur permet de s'adapter aux diverses conditions que subit une eau superficielle au cours de son évolution.

Un comportement plus élaboré est celui d'espèces pérennes qui effectuent une migration ontogénique entre deux courants. Que cette migration soit descendante chez un herbivore (*Eucalanus pileatus*) ou ascendante chez un carnivore (*Euchaeta paraconcinna*) revient à diminuer les pertes advectives dans les deux cas et à maintenir une part importante de la population à proximité des zones d'enrichissement. En outre, la présence des premiers stades de *Euchaeta paraconcinna* en profondeur a peut-être pour effet de diminuer la prédation dont ils sont l'objet.

Le type de cycle biologique le plus élaboré est celui de *Calanoides carinatus*. L'espèce cumule l'aptitude à l'exploitation rapide d'un milieu favorable (générations hivernales au-dessus du plateau) avec une

phase de vie ralentie à de grandes profondeurs (500-1000 m), dans un milieu où les dépenses métaboliques sont plus faibles — à cause des basses températures — et où les prédateurs sont moins nombreux. Grâce à sa migration ontogénique hivernale (au-dessus du plateau), *Calanoides carinatus* limite les pertes d'effectifs vers des eaux oligotrophes, assure un maximum de retour d'adultes près du bloom de l'upwelling. Ce comportement limite également le mélange des cohortes et le déphasage des individus, ce qui maximise les probabilités de rencontre des adultes des deux sexes, dans des eaux riches. Les stades âgés qui dérivent au-delà du plateau, pendant la saison froide, ne sont pas perdus pour l'espèce car ils s'enfoncent et participent à la reconstitution du stock de résistance estival (PETIT et COURTIES, 1976). *Calanoides carinatus* montre donc un comportement élaboré, mêlant des caractères de stratégies *r* et *K*.

Au début de la saison froide, *Calanoides carinatus* prend de vitesse les autres copépodes incapables de coloniser le plateau aussi rapidement. Malgré leur durée de génération un peu plus courte, *Temora turbinata* et *Centropages chierchiae* n'atteignent leurs effectifs maximaux qu'en septembre. Le remplacement des diatomées de début de saison froide par des dinoflagellés en fin de saison — notamment lors des phénomènes d'eaux rouges — s'accompagne vraisemblablement d'une diminution de la taille des particules. Ce peut être un facteur favorable à ces copépodes plus petits. Mais, l'absence de migration ontogénique et donc une plus grande sujétion aux pertes advectives rend sans doute ces espèces moins aptes à la colonisation rapide d'un panache d'upwelling violent.

CONSEQUENCES POUR L'ENSEMBLE DE L'ÉCOSYSTÈME

Un écosystème d'upwelling, isolé sur une longueur de côte limitée, ne peut produire une biomasse secondaire importante si une migration verticale ne contre, d'une façon ou d'une autre, ses pertes advectives. La plupart des espèces planctoniques ne sont adaptées qu'à des gammes d'environnement assez limitées (alimentation, profondeur, température). Il existe en effet des communautés liées à des conditions environnementales données, c'est-à-dire à certains âges, ou à certaines régions d'une masse d'eau en évolution et en déplacement permanents. Les espèces de ces biocénoses planctoniques doivent donc, dans une certaine mesure, s'affranchir des translations horizontales imposées par les masses d'eaux. Pour des planctontes, dont les seuls déplacements verticaux sont notables, les migrations ascendantes et descendantes représentent un comportement capable de compenser la dispersion horizontale ; pourvu qu'il existe un gradient vertical de courants. Bien entendu, ces mécanismes n'évitent pas toute perte advective, mais ils la limitent.

Les différences entre les écosystèmes des upwellings canarien, sénégalais et ivoiro-ghanéen pourraient être liés à leur structure hydrologique et à l'existence éventuelle de migration entre courants opposés (BINET, 1988). Le plateau continental est étroit dans presque tout l'ouest africain. Sur la côte, au nord-ouest, les mouvements de résurgence entraînent un déplacement hélicoïdal des particules, combinaison du déplacement d'Ekman et du courant général (JACQUES et TRÉGUER, 1986). Du Maroc à la Mauritanie, il n'existe pas de circulation à double sens (courants superposés ou juxtaposés), sur le plateau. Le zooplankton est entraîné loin des lieux de résurgence et les fortes biomasses secondaires se trouvent au large du plateau, au-dessus des accores (BINET, 1988). Au contraire, sur le plateau ivoirien la structure des courants permet le développement, puis le maintien, de fortes biomasses pendant la saison froide. S'il n'y avait pas de migration verticale, les fortes biomasses seraient situées en aval du courant de Guinée, à des distances correspondant au transport des individus pendant leur développement.

Conclusion

Le milieu marin de Côte-d'Ivoire est caractérisé, comme une partie du golfe de Guinée, par une alternance de périodes stables et instables. Pendant les premières, les eaux tropicales chaudes sont séparées des eaux centrales par une thermocline. Durant les périodes d'instabilité, les eaux superficielles sont remplacées par une irruption des eaux infrathermoclineales. Ce schéma se complique du fait que les pluies de mousson se produisent pendant la saison froide, si bien que les rejets des fleuves et lagunes sont particulièrement élevés au début et à la fin de la saison d'upwelling.

Le double apport en sels nutritifs (d'origine profonde et continentale) entraîne une poussée phytoplanktonique dès le mois de juin et jusqu'en septembre. Cette poussée est exploitée par le zooplancton, dont la plupart des espèces (à l'exception des plus thermophiles) ont des effectifs maximaux pendant la saison froide. Lorsque la situation de saison chaude se rétablit, en octobre ou novembre, tout se passe comme si l'écosystème vivait sur les réserves accumulées au cours des mois précédents. La biomasse diminue progressivement. Entre janvier et avril, de faibles refroidissements se produisent par intermittence. Ils sont accompagnés de poussées végétales qui contribuent à maintenir la biomasse secondaire. Mais, progressivement, celle-ci décroît et les plus faibles quantités de plancton sont observées en fin de saison chaude, juste avant le déclenchement des résurgences de grande saison froide.

À la station côtière d'Abidjan, proche d'une ouverture de la lagune sur la mer, la variation interannuelle de cet écosystème semble davantage liée à la variabilité des apports terrigènes qu'à celle des upwellings. Il n'est pas sûr qu'il en soit de même sur l'ensemble de la plate-forme continentale. La principale ressource pélagique côtière, le stock de *Sardinella aurita*, a subi, au cours des dernières décennies, de très fortes fluctuations. La raison de celles-ci échappe aux modèles de dynamique et les changements de l'environnement y ont certainement une part de responsabilité. Deux types d'hypothèses peuvent être envisagées selon que les modifications du milieu touchent la disponibilité (BINET, 1982 ; MENDELSSON et CURY, 1987) ou le recrutement (CURY et ROY, 1987 ; FRÉON, 1988). Dans le premier cas les alternances d'années pluvieuses et d'années sèches, dans le second les successions d'années froides ou chaudes influenceraient le déplacement vers la côte ou le recrutement des sardinelles. Les clupéidés ne sont pas les seuls poissons dont le stock subisse des alternances d'expansion et de récession : *Scomber japonicus* a disparu au moment de la première crise des sardinelles (1973), tandis que *Balistes carolinensis* manifestait une expansion sans précédent (CAVERMIÈRE, 1982).

Ces bouleversements s'inscrivent dans la réaction de l'écosystème à l'exploitation halieutique et aux variations climatiques. Un certain nombre d'équilibres élémentaires, sur lesquels sont basés les rapports interspécifiques, sont rompus et de nouvelles relations s'établissent. Pour le comprendre il ne suffit pas d'étudier la dynamique de chaque espèce, mais il faut suivre l'évolution de l'ensemble du système.

D'autres régions tropicales côtières connaissent des alternances de stabilité hydrologique et de remontées d'eaux. Outre la côte d'Afrique occidentale on peut citer le Brésil et la côte ouest de l'Inde. Il existe entre ces écosystèmes et les économies halieutiques qui en vivent un certain nombre de similitudes.

Entre la côte américaine et africaine on trouve l'opposition connue entre les rives orientale et occidentale d'un même océan. L'immersion de la thermocline, relativement faible sur la côte africaine, profonde du côté américain en est le signe le plus important. Il semble néanmoins que l'on rencontre dans ces régions des biocénoses analogues avec des espèces identiques comme *Calanoides carinatus* parmi les copépodes herbivores (VALENTIN *et al.*, 1984), ou vicariantes comme *Sardinella brasiliensis* parmi les planctonophages (CAMPANER et HONDA, 1987).

Les côtes indiennes sont soumises à un régime de mousson accompagné de changements de peuplements planctoniques (STEPHEN, 1977 ; SAKTHIVEL et HARIDAS, 1974) qui ont de nombreux points communs avec ceux qui se produisent devant la Côte-d'Ivoire. *Sardinella longiceps* donne lieu à une très importante pêcherie, soumise elle aussi à de fortes fluctuations interannuelles (LONGHURST, 1971 ; MURTY, 1974).

Ces trois écosystèmes (de l'Ouest africain, de l'Est américain, du Sud indien) subissent le même type de fluctuations climatiques, la comparaison de leurs variations à long terme serait peut-être utile à la compréhension de la dynamique des ressources halieutiques de chacun.

- BAINBRIDGE (V.), 1960a.— The plankton of Inshore Waters off Freetown, Sierra-Leone. *Col. Office, Fish. Publ.*, 13, 43 p.
- BAINBRIDGE (V.), 1960b.— Occurrence of *Calanoides carinatus* (Kröyer) in the plankton of the Gulf of Guinea. *Nature*, 188 : 932-933.
- BAINBRIDGE (V.), 1972.— The zooplankton of the Gulf of Guinea. *Bull. mar. Ecol.*, 8 : 61-97.
- BERNARD (M.), 1964.— Le développement nauplien de deux copépodes carnivores : *Euchaeta marina* (Prestandrea) et *Candacia armata* (Boeck) et observations sur le cycle de l'astaxanthine au cours de l'ontogénèse. *Pelagos, Bull. Inst. Océanogr. Alger*, 2(1) : 51-70.
- BINET (D.), 1972.— Variation des biovolumes de zooplancton du plateau continental entre le cap des Palmes et le cap des Trois-Pointes. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 3(2) : 60-93.
- BINET (D.), 1973.— Copépodes pélagiques du plateau ivoirien. II - Utilisation de l'arbre de longueur minimum dans le classement des récoltes. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 4(2) : 1-16.
- BINET (D.), 1975.— Notes sur l'écologie de quelques taxons du zooplancton de Côte-d'Ivoire. I- Ostracodes, Cladocères et Cirripèdes. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 6(2) : 19-39.
- BINET (D.), 1976a.— Contribution à l'écologie de quelques taxons du zooplancton de Côte-d'Ivoire. II- Doliolles, Salpes, Appendiculaires. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan* 7(1) : 45-61.
- BINET (D.), 1976b.— Contribution à l'écologie de quelques taxons du zooplancton de Côte-d'Ivoire. III- Larves de Décapodes et Lucifer. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 7(1) : 63-84.
- BINET (D.), 1976c.— Contribution à l'écologie de quelques taxons du zooplancton de Côte-d'Ivoire. IV- Euphausiacés. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 7(1) : 85-90.
- BINET (D.), 1976d.— Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique au-dessus du plateau ivoirien. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 14(4) : 301-326.
- BINET (D.) 1977a.— Contribution à la connaissance du zooplancton néritique ivoirien. Écologie descriptive et dynamique. Thèse Doct. État, Univ. Paris-VI, 282 p.
- BINET (D.), 1977b.— Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15(2) : 89-109.
- BINET (D.), 1977c.— Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques Copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15(2) : 111-138.
- BINET (D.), 1978.— Analyse globale des populations de Copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 16(1) : 19-61.
- BINET (D.), 1979.— Le zooplancton du plateau continental ivoirien. Essai de synthèse écologique. *Oceanol. Acta*, 2(4) : 397-410.
- BINET (D.), 1982.— Influence des variations climatiques sur la pêche des *Sardinella aurita* ivoiro-ghanéennes : relation sécheresse-surpêche. *Oceanol. Acta*, 5(4) : 443-452.
- BINET (D.), 1983.— Zooplancton des régions côtières à upwellings saisonniers du golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18(2) : 357-380.
- BINET (D.), 1988.— Rôle possible d'une intensification des alizés sur les changements de répartition latitudinale des sardines et sardinelles le long de la côte ouest africaine. *Aquat. Living Resour.*, 1(2) : 115-132.
- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1971.— Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. I- Liste des espèces et note écologique. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 9(4) : 411-457.
- BINET (D.) et SUISSSE DE SAINTE-CLAIRE (E.), 1975.— Le Copépode planctonique *Calanoides carinatus*. Répartition et cycle biologique au large de la Côte-d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 13(1) : 15-30.

- BRENNING (U.), 1985.— Structure and development of calanoid populations (Crustacea, Copepoda) in the upwelling regions off North West and South West Africa. *Beitr. Meereskunde*, 52 : 3-33.
- CAMPANER (A.F.) et HONDA (S.), 1987.— Distribution and co-occurrence of *Calanoides carinatus* and larvae of *Sardinella brasiliensis* and *Engraulis anchoita* over the southern brazilian continental shelf. *Bolm Inst. Oceanogr. Sao Paulo*, 35(1) : 7-16.
- CAVERIVIÈRE (A.), 1982.— Le baliste des côtes africaines, (*Balistes carolinensis*). Biologie, prolifération et possibilité d'exploitation. *Oceanol. Acta*, 5(4) : 453-459.
- CURY (P.) et ROY (C.), 1987.— Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire : une approche globale. *Oceanol. Acta*, 10(3) : 347-357.
- DANDONNEAU (Y.), 1973.— Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte-d'Ivoire. III- Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 11(4) : 431-454.
- DESSIER (A.), 1981.— La production planctonique : phytoplancton et zooplancton. In : Milieu marin et ressources halieutiques de la République Populaire du Congo. Paris, *Trav. Doc. ORSTOM*, 138 : 75-150.
- FRÉON (P.), 1988.— Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Paris, ORSTOM, *Études et Thèses*, 287 p.
- HERON (A.C.), 1972.— Population ecology of a colonizing species : the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I - Individual growth rate and generation time. *Oecologia*, 10 : 269-293.
- HIRCHE (H.J.), 1980.— The cultivation of *Calanoides carinatus* Kröyer (Copepoda : Calanoida) under different temperature and food conditions - with a description of eggs and nauplii. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 60 : 115-125.
- JACQUES (G.) et TRÉGUER (P.), 1986.— Écosystèmes pélagiques marins. Paris, Masson., 243 p.
- LE BORGNE (R.), 1975.— Équivalence entre les mesures de biovolumes, poids secs, poids secs sans cendre, carbone, azote et phosphore du mésozooplancton de l'Atlantique tropical. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 13(3) : 179-196.
- LE BORGNE (R.), 1983.— Note sur les proliférations de Thaliacés dans le golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18(1) : 49-54.
- LE BORGNE (R.) et BINET (D.), 1979.— Dix ans de mesures de biomasses de zooplancton à la station côtière d'Abidjan : 1969-1979. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 10(2) : 165-176.
- LEMASSON (L.) et REBERT (J.P.), 1973.— Les courants marins dans le golfe ivoirien. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 11(1) : 67-96.
- LONGHURST (A.R.), 1971.— The Clupeoid resources of tropical seas. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 9 : 349-385.
- MC LAREN (I.A.), 1963.— Effect of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *J. Fish. Res. Board Can.*, 20(3) : 685-727.
- MARSHALL (S.M.), 1973.— Respiration and feeding in Copepods. *Adv. mar. Biol.*, 11 : 57-120.
- MENSAH (M.A.), 1974a.— The occurrence of the marine copepod *Calanoides carinatus* (Kröyer) in Ghanaian waters. *Ghana J. Sci.* 14(2) : 147-166.
- MENSAH (M.A.), 1974b.— The reproduction and feeding of the marine copepod *Calanoides carinatus* (Kröyer) in Ghanaian waters. *Ghana J. Sci.* 14(2) : 167-191.
- MENDELSSHON (R.) et CURY (P.), 1987.— Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivorian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44(2) : 408-421.
- MORLIÈRE (A.) et REBERT (J.P.), 1972.— Étude hydrologique du plateau continental ivoirien. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 3(2) : 1-30.
- MORIOKA (Y.), 1975.— A preliminary report on the distribution and life history of a Copepod *Pareuchaeta elongata*, in the vicinity of Sado Island, the Japan Sea (en japonais). *Bull. Jpn. Sea Reg. Fish. Res. Lab. Niigata*, 26 : 41-56.

- MURTY (A.V.S.), 1974.— The wind drifts off the west coast of India and their influence on the oil sardine fishery. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 16(2) : 520-522.
- PETIT (D.), 1978.— *Calanoides carinatus* (copépode planctonique) sur le plateau continental congolais. II- Aspects de la variabilité « ponctuelle » de l'abondance des stades copépodites et des adultes. Choix d'une transformation. Comparaison des efficacités de capture de deux filets. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 16(3-4) : 229-238.
- PETIT (D.), 1982.— *Calanoides carinatus* (copépode planctonique) sur le plateau continental congolais. III- Abondance, tailles et temps de génération. Relation avec la chlorophylle. *Océanogr. trop.*, 17(2) : 155-175.
- PETIT (D.) et COURTIES (C.), 1976.— *Calanoides carinatus* (copépode pélagique) sur le plateau continental congolais. I - Aperçu sur la répartition bathymétrique, géographique et biométrique des stades; générations durant la saison froide 1974. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 14(3) : 177-200.
- ROUX (M.), GABORIT-REZOUK (M.), BINET (D.), 1973.— Copépodes pélagiques du plateau ivoirien. II- Utilisation de l'arbre de longueur minimum dans le classement des récoltes. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 4(2) : 1-16.
- SAKTHIVEL (M.) et HARIDAS (P.), 1974.— Synchronization in the occurrence of *Trichodesmium* bloom and swarming of *Creseis acicula* Rang (Pteropoda) and *Penilia avirostris* Dana (Cladocera) in the area of Cochin. *Mahasagar*, 7(1-2) : 61-67.
- SEGUIN (G.), 1970.— Zooplancton d'Abidjan (Côte-d'Ivoire). Cycle annuel (1963-1964). Étude qualitative et quantitative. *Bull. IFAN, sér. A*, 32(3) : 607-663.
- SEKIGUCHI (H.), 1975a.— Distributional expansion of the pelagic Copepod in relation to its large-scale ontogenic vertical migration. *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 2 : 19-28.
- SEKIGUCHI (H.), 1975b.— Seasonal and ontogenic vertical migrations in the northern region of the north Pacific. *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 2 : 29-38.
- SMITH (S.), (L.), 1982.— The northwestern Indian Ocean during the monsoons of 1979 : distribution, abundance and feeding of zooplankton. *Deep-Sea Res.* 29(11A) : 1331-1353.
- STEPHEN (R.), 1977.— Calanoid Copepods from the shelf and slope waters off Cochin : Distribution, Biomass and Species Diversity. *Proc. Symp. on warm water. NIO Goa* : 21-27.
- THIRIOT (A.), 1977.— Peuplements zooplanctoniques dans les régions de remontées d'eau du littoral atlantique africain. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 8(1) : 1-72.
- TOURÉ (D.), 1972.— Variations quantitatives et qualitatives du zooplancton dans la région du Cap-Vert de septembre 1970 à août 1971. *Doc. Scient. Prov. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, 39, 25 p.
- VALENTIN (J.L.), MONTEIRO-RIBAS (V.V.M.), MUREB (M.A.), PESSOTTI (E.), 1987.— Sur quelques zooplanctontes abondants dans l'upwelling de Cabo Frio (Brésil). *J. Plankt. Res.*, 9(6) : 1195-1216.