

Conditions hydrologiques, chimiques et production primaire dans les upwellings du Pérou et des îles Galapagos, en régime d'hiver austral (campagne Paciprod)

Upwelling
Pérou
Galapagos

Upwelling
Peru
Galapagos

Hans Joachim MINAS, Bernard COSTE, Monique MINAS, Patrick RAIMBAULT

Centre d'Océanologie de Marseille, Faculté des Sciences de Luminy, case 901, 13288
Marseille cedex 9, France.

Reçu le 15/09/89, révisé le 30/04/90, accepté le 08/05/90.

RÉSUMÉ

La campagne Paciprod a été réalisée durant l'hiver austral dans les zones d'upwelling du Pérou et des îles Galapagos.

Deux radiales sont présentées ici, la première, normale à la côte péruvienne par 15°S, la seconde joignant cette côte aux Galapagos. Des mesures de production primaire ont été effectuées sur la première de ces radiales, et sur une radiale nord-sud à l'ouest des Galapagos. En dépit de l'intensité de l'upwelling côtier du Pérou, mise en évidence par les températures (~ 15°C contre le littoral), et de l'abondance des sels nutritifs (généralement > 10 µatg.l⁻¹ NO₃ en surface), les productions et les biomasses restent faibles sur l'ensemble du secteur (~ 350 et 530 mg C . m⁻² . j⁻¹ et 64 et 75 mg.m⁻² chl_a en moyenne, respectivement pour la zone du Pérou et celle des Galapagos).

L'hypothèse de la pression de broutage par le zooplancton pourrait être retenue pour expliquer les faibles productions; mais il y a lieu d'analyser d'autres effets : l'instabilité hydrodynamique, la limitation par la lumière ainsi que celle par le fer (Martin et Fitzwater, 1988). L'utilisation photosynthétique modérée des éléments nutritifs dans les aires proches du centre actif de l'upwelling conduit à leur transport lointain vers l'océan ouvert, et à l'existence de poussées phytoplanctoniques à grande échelle au large, très loin des centres de remontées. L'activité photosynthétique ralentie favorise l'extension des zones sous-saturées en oxygène et sursaturées en CO₂ libre. Les zones «sources» de CO₂ pour l'atmosphère constituent une caractéristique des upwellings du Pacifique tropical.

Oceanologica Acta, 1990. Volume spécial 10, Actes du Colloque Tour du Monde Jean Charcot, 2-3 mars 1989, Paris. 383-390.

ABSTRACT

Hydrological and chemical conditions and primary production in upwellings of Peru and Galapagos Islands during austral winter (Paciprod cruise)

The Paciprod cruise of the R/V *Jean-Charcot* was devoted to study upwellings and their biological consequences in the coastal area off Peru and in the equatorial divergence zone around the Galapagos Archipelago. Main objectives, methodology and shipboard experimentations have been reported by Coste *et al.*, 1989 and Minas, Coste, 1989.

Although it is well known that winds favourable for upwelling near 15°S are strongest during austral winter (June to September), most productivity studies of earlier investigations were carried out during the opposite season. The cruise had the opportunity to encounter strong upwelling conditions with a great extension of the upwelled cold and nutrient rich water. Sections at 15°S have shown that the upwelled source water with temperatures from 14 to 16°C is still found far offshore (Fig. 2), while under normal upwelling conditions this water occupies only a narrow area near the coast over the continental shelf, or even does not reach the sea surface.

The whole prospected area is characterised by a well mixed surface layer, about 50 meters thick, and reaching some greater depths near the coast. Water originating from deeper levels (50-70 m), as usual, is mixed in the ascending flux; some of the less richer nitrate water coming from the denitrification layer might be transported to the photic zone.

The most striking feature of this peruvian upwelling in winter is the nutrients remaining high at the surface at great distances from the coasts. On the connection section between Peru and Galapagos (Fig. 3), the 20°C surface water contains still more than 10 µgat.l⁻¹ N-NO₃ at 200 miles off the coast.

Phytoplankton biomass is extremely low for coastal upwelling, with most of the chl *a* concentrations slightly over 0.5 mg.m⁻³ both off Peru and near the Galapagos Islands. ¹⁴C productivity measurements gave the lowest data recorded in the Peruvian coastal area, *i.e.*, 500 mg C.m⁻².d⁻¹ on the average. The Galapagos value of 530 mg C.m⁻².d⁻¹ appears more normal for the equatorial upwelling conditions.

The low productivity must be attributed partly to hydrodynamical instabilities in the mixed layer, and to a certain extent, also to light limitation, especially in near shore areas which are almost permanently under cloudy cover. It has to be analysed if the still HNLC (high-nutrient-low-chlorophyll) situation very far offshore is due to grazing pressure of zooplankton maintaining a very low increase of the autotrophic standing stock during the offshore transport of the upwelled waters. This grazing effect, which is more characteristic of the equatorial and Costa Rica dome upwellings (Walsh, 1976; Thomas, 1979), seems also to affect coastal upwelling regimes as reported by more recent analysis (Minas *et al.*, 1986). The Pacipro conditions have to be examined in more detail for the iron limitation hypothesis established by Martin and Fitzwater (1988).

Low nutrient assimilation rates explain also the great extension of the oxygen undersaturated water associated with high nutrient properties. Since photosynthetic oxygen contribution remains low, atmospheric oxygen invades the whole area, but not fast enough in order to produce sea surface saturation. For the same reason, the same area is outgassing CO₂. Such a situation is very contrasting to more normal conditions when the CO₂ excess of the upwelled water is rapidly used by photosynthesis (Simpson, Zirino, 1980).

Oceanologica Acta, 1990. Volume spécial 10, Actes du Colloque Tour du Monde Jean Charcot, 2-3 mars 1989, Paris. 383-390.

INTRODUCTION

Les côtes du Pérou et la région des îles Galapagos sont deux zones du Pacifique tropical oriental dans lesquelles se manifestent tout au long de l'année des remontées d'eaux particulièrement riches en éléments nutritifs. Le courant du Pérou connu pour sa grande fertilité et la pêche de l'anchois, avec plus de 12 millions de tonnes par an à la fin des années 60, constituait une fraction très importante du bilan mondial des captures. L'effondrement rapide de cette pêche, attribué principalement au phénomène El Niño, a attiré l'attention des scientifiques sur les problèmes fondamentaux de fertilité générale de cette région qui s'est révélée d'une grande variabilité saisonnière et interannuelle, surtout par comparaison avec celle de l'Océan Atlantique tropical (Barber et Smith, 1981; Co-

disoti *et al.*, 1982). La campagne Pacipro avait pour but principal l'étude de la productivité pélagique devant les côtes du Pérou et dans les eaux autour des îles Galapagos.

On a tenté d'analyser les différentes situations de productivité sur la base de nombreuses observations effectuées dans le cadre de grands programmes sur les upwellings du Pacifique (Programme JOINT II du CUEA Group). Un travail principal (Barber et Chavez, 1986) analyse en particulier le phénomène El Niño très intense de 1982-1983. Ce dernier semble d'ailleurs avoir été le seul à provoquer une véritable répression des apports nutritifs, car l'onde chaude en provenance du Pacifique occidental avait complètement envahi la zone des îles Galapagos et les côtes du Pérou, avec des anomalies jamais atteintes au cours des El Niño précédents. Ce qui *a posteriori* paraît surprenant est que la pêche de l'anchois a été décimée par des phénomènes El Niño de bien plus faible amplitude.

par ailleurs, on a constaté que la production primaire, considérablement réduite en 1982-83, a repris de façon très puissante dans l'ensemble du secteur, à en juger d'après les observations de télédétection (Feldman, 1986 a) en terme de couleur de la mer (distribution de la chlorophylle).

A la lecture attentive d'une littérature déjà abondante, le Pacifique apparaît comme une zone à problématique très complexe en matière de production primaire et de relations trophiques dans la pyramide alimentaire. La campagne Paciprod a pu être programmée et réalisée à un moment relativement propice car, aussi curieux que cela puisse paraître, la principale période des upwellings du Pérou, la période hivernale australe, était encore très mal connue, n'ayant jamais fait l'objet d'une mission de grande envergure.

NATURE DES TRAVAUX EXÉCUTÉS VIS-À-VIS DES OBJECTIFS PRINCIPAUX ET ANNEXES DE LA CAMPAGNE PACIPROD

Le fascicule des données de la campagne (Coste *et al.*, 1989; Minas et Coste, 1989) présente dans le détail la méthodologie des travaux des différentes équipes. La production primaire a été mesurée par les méthodes d'incubation *in situ* (méthodes ^{14}C et ^{15}N , méthode de l'oxygène) à des stations dites de production (fig. 1) dont les conditions hydrologiques et chimiques sont parfaitement connues. L'hydrologie a été exécutée à l'aide d'une bathysonde CTD (Guildline) équipée d'une rosette de bouteilles Niskin.

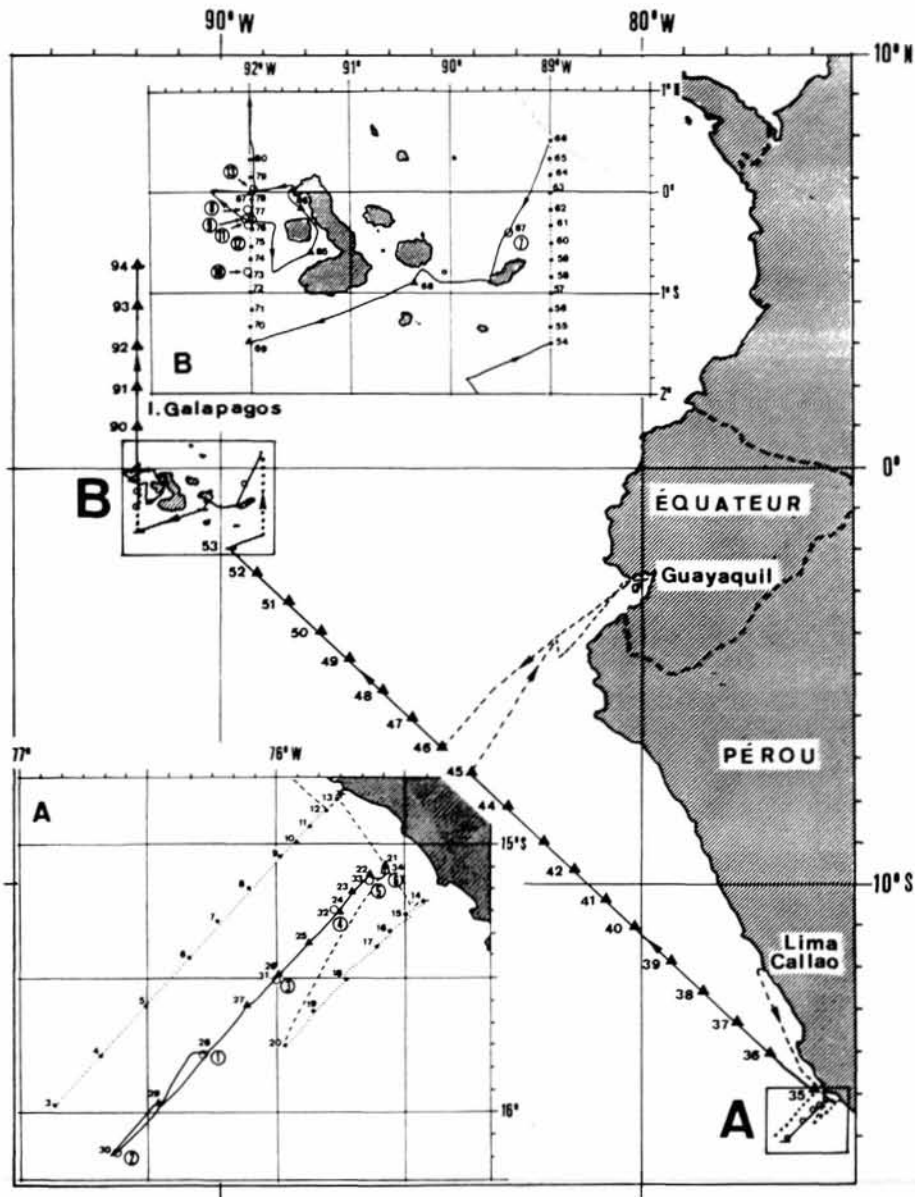


Figure 1

Zone d'étude de la campagne Paciprod. A : upwelling côtier du Pérou; B : divergence équatoriale des Iles Galapagos.

▲ stations hydrologiques; • stations SHET; ○ stations de production

Survey area of Paciprod cruise. A : coastal upwelling of Peru; B : equatorial divergence near Galapagos Islands.

▲ hydrological stations; • SHET stations; ○ productivity stations

La répartition des sels nutritifs (phosphate, nitrate, nitrite, ammoniac, silicate, dosés à bord sur Autoanalyseur Technicon) et de la biomasse phytoplanctonique (chlorophylle, déterminée au fluorimètre Turner) a été étudiée sur les sections indiquées sur la carte des stations (fig. 1). Entre les deux zones, Pérou et Galapagos, une longue coupe de liaison a permis de suivre l'évolution des propriétés des masses d'eau du courant du Pérou qui alimente le courant subéquatorial baignant l'archipel des Galapagos. En objectif complémentaire était programmée l'étude des échanges de gaz carbonique et d'oxygène entre l'océan et l'atmosphère. Ces échanges sont particulièrement intenses dans les zones d'upwelling. L'affleurement en surface d'eau sous-saturée en O_2 (eaux presque anoxiques au Pérou) et riche en CO_2 libre (à pH bas) provoque une invasion de O_2 et une évacuation de CO_2 ; plus au large, lorsque la photosynthèse a suffisamment opéré, la situation s'inverse, l'oxygène s'échappant de la mer et le gaz carbonique y pénétrant (Simpson et Zirino, 1980). Le bilan net (Minas *et al.*, 1982 *b*; Minas *et al.*, 1986) de ces échanges est particulièrement utile pour connaître le rôle régulateur de l'océan vis-à-vis du CO_2 atmosphérique.

Pour mieux étudier les échanges gazeux, il a été utilisé, dans les premiers 200 m, un système de prélèvement et de mesure en continu, le SHET – Système Hydro-Electrique Tracté – (Copin-Montégut, 1989), ce qui a permis de localiser avec une résolution supérieure des enclaves d'eaux marquées par des propriétés chimiques particulières (poches de dénitrification, d'ammoniacque). Les trajets du SHET sont indiqués sur la figure 1.

APERÇU DE LA SITUATION RENCONTRÉE, SUR LA BASE DES PRINCIPAUX RÉSULTATS D'OBSERVATION

L'intensité de l'upwelling côtier du Pérou (vers $15^\circ S$) est mise en évidence par la situation thermique (fig. 2). Des eaux à température inférieure à $15^\circ C$ affleurent contre le littoral. L'écart des isothermes 14 et $13^\circ C$ près de la côte traduit le mélange des eaux sources qui alimentent l'upwelling. L'amplitude plus importante de l'upwelling (Guillén *et al.*, 1973) par rapport à la saison chaude (été-automne; Barber et Smith, 1981) est probablement responsable de la remontée d'eaux ayant subi une dénitrification partielle. Le plus remarquable est l'extension très au large des eaux froides riches en sels nutritifs. A l'extrémité de la coupe se trouvent encore des eaux à $16^\circ C$, et pourvues en sels nutritifs. A ces distances de la côte, par régime d'upwelling modéré en saison chaude, on rencontre généralement l'isotherme $20^\circ C$ et les sels nutritifs sont souvent épuisés en surface. En dehors de la dérive vers le large des eaux de remontée, la présence de sels nutritifs en surface est due à l'existence d'une couche de mélange entretenue par les vents alizés qui, durant cette période, soufflent avec le maximum d'intensité. La couche de mélange plonge légèrement vers le large et suit approximativement l'immersion de l'isotherme $15^\circ C$.

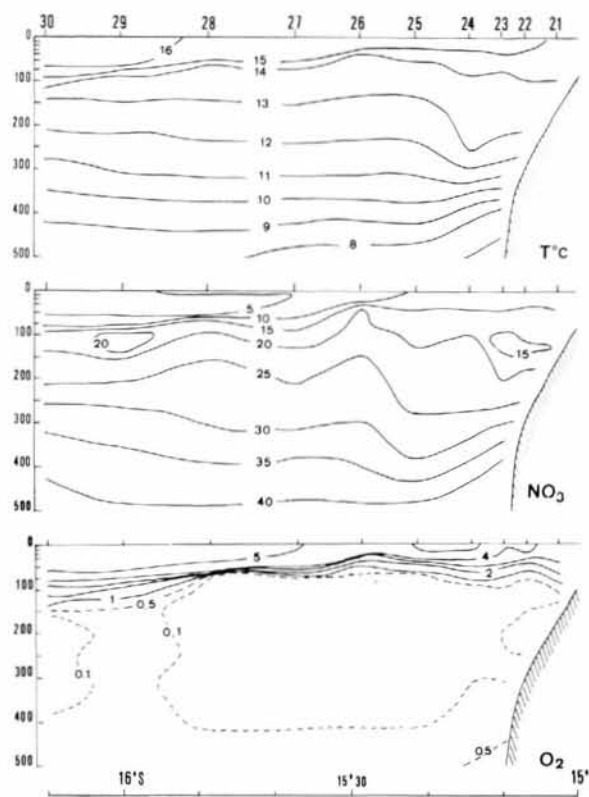


Figure 2

Distribution de la température, du nitrate ($\mu\text{gat.l}^{-1}$) et de l'oxygène (ml.l^{-1}) sur la radiale du Pérou par $15^\circ S$.
Temperature, nitrate ($\mu\text{gat.l}^{-1}$) and oxygen (ml.l^{-1}) distribution on the section of Peru at $15^\circ S$.

Sur la coupe de liaison Pérou-Galapagos (fig. 3), la couche de mélange est également bien mise en évidence; peu épaisse, elle ne dépasse pas en général 50 mètres. La présence de sels nutritifs en concentrations encore très élevées au large est particulièrement démontrée sur cette coupe de liaison vers les îles Galapagos. Au niveau de l'isotherme $20^\circ C$, située à plus de 200 milles au large des côtes, les nitrates dépassent encore $10 \mu\text{gat.l}^{-1}$. La présence de sels nutritifs à des distances de cet ordre laisse présager une faible utilisation par photosynthèse, à cette époque, sur un secteur extrêmement vaste qui relie la zone d'upwelling du Pérou à celle de l'upwelling équatorial des îles Galapagos. La faible utilisation des sels nutritifs est confirmée par la concentration en chlorophylle et sa répartition sur l'ensemble du secteur.

De manière générale, la distribution de la chlorophylle sur la grande coupe de liaison est très uniforme dans la couche de mélange des premiers 50 m, avec des teneurs légèrement supérieures à $0,5 \text{ mg.m}^{-3}$, les seules valeurs relativement élevées (2 à 5 mg.m^{-3}) étant observées aux stations côtières 35, 36 et 37. Les profils de chlorophylle portés sur la figure 4 montrent que pour la zone du Pérou, une seule station (P1) présente des concentrations dépassant 3 mg.m^{-3} . Les profils de production sur la même figure indiquent, pour l'upwelling du Pérou, un taux d'assimilation du carbone par mètre carré extrêmement bas. Ces valeurs confirment certaines mesures de surface pour la

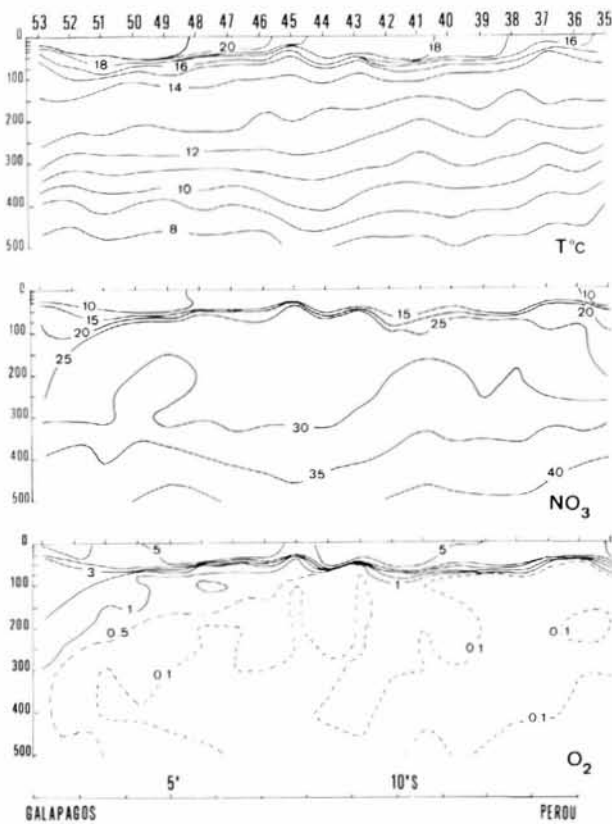


Figure 3

Distribution de la température, du nitrate ($\mu\text{gat.l}^{-1}$) et de l'oxygène (ml.l^{-1}) sur la coupe de liaison Pérou-Galapagos. Temperature, nitrate ($\mu\text{gat.l}^{-1}$) and oxygen (ml.l^{-1}) distribution on the connection section between Peru and Galapagos Islands.

période hivernale (Guillén *et al.*, 1973) dont la moyenne s'élève seulement à $5 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$. Une des principales caractéristiques des courbes est l'absence d'un maximum subsuperficiel, ce qui est à mettre en relation avec le taux journalier de rayonnement solaire, considérablement réduit par la forte couverture nuageuse permanente, surtout près des côtes. Il y a lieu de signaler que les indices de productivité en surface sont également faibles, généralement inférieurs à $3 \text{ mgC. mg Chla}^{-1}.\text{h}^{-1}$.

Dans l'upwelling des Galapagos, les travaux ont été concentrés sur la zone à l'ouest des grandes îles Isabela et Fernandina où, habituellement, se situe un centre actif de remontée des eaux et de production mis en évidence par télédétection (Feldman *et al.*, 1984; Feldman, 1986 *a*). La zone de remontée présente des caractéristiques particulières : à la divergence équatoriale expliquée par la dérive d'Eckman, s'ajoute ici un effet d'île qui crée généralement un panache à l'ouest, dû au parcours d'est en ouest du courant sud-équatorial de surface. De plus, le sous-courant équatorial (courant de Cromwell), avec son maximum d'intensité vers 75 m d'immersion, heurte le socle des îles et contribue à des effets de circulation ascendante.

La situation rencontrée durant Paciprod dans la zone des Galapagos montre un enrichissement nutritif nettement plus important que pendant le reste de l'année; par comparaison avec une coupe générale de long de l'équateur, en avril 1980 (Barber et Chavez, 1986), où l'isoplethe de

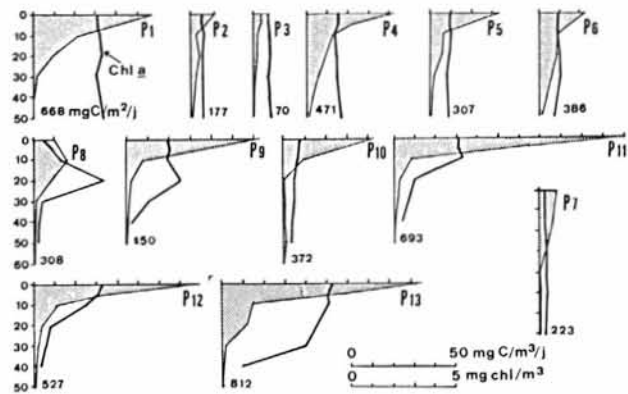


Figure 4

Profils verticaux de production primaire (^{14}C) et de chlorophylle. P1 à P6 : zone du Pérou; P8 à P13 : zone des Galapagos; P7 : station à l'est des Galapagos. Stations numérotées dans un cercle sur la figure 1. Vertical profiles of primary production (^{14}C) and chlorophyll. P1 to P6 : Peru area; P8 to P13 : Galapagos area; P7 : station at the east of Galapagos Islands. Stations numbered in a circle in figure 1.

$16 \mu\text{gat.l}^{-1} \text{ NO}_3$ dépasse à peine 100 m de profondeur dans la partie orientale, nos mesures présentent des valeurs dépassant déjà $20 \mu\text{gat.l}^{-1}$ à partir de 50 m de profondeur. Il est remarquable de constater que dans les eaux les plus chaudes, il reste toujours un signal d'enrichissement relativement élevé (5 à $6 \mu\text{gat.l}^{-1}$). Productions et biomasses, quoique légèrement plus élevées que devant le Pérou (fig. 4) restent dans l'ensemble modestes : la production, de l'ordre de $0,8 \text{ gC. m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ est associée à des valeurs de chlorophylle de l'ordre de 3 mg.m^{-3} .

DISTRIBUTION DE L'OXYGÈNE

La distribution de l'oxygène dans une zone de remontée donne des indications intéressantes sur l'intensité des activités biologiques, photosynthétique dans la couche éclairée et respiratoire dans la couche immédiatement sous-jacente. La coupe vers le large par 15°S (fig. 2) met en évidence une couche subsuperficielle de minimum d'oxygène, avec des concentrations inférieures à $0,1 \text{ ml.l}^{-1}$. Ce minimum d'oxygène centré vers 150-200 m près de la côte, s'enfonce un peu vers le large tout en s'atténuant légèrement. Sur la coupe de liaison Pérou-Galapagos (fig. 3), la couche du minimum s'atténue progressivement avec l'éloignement de la côte. L'isoline de $0,5 \text{ ml}$ délimitant cette couche, atteint l'avant dernière station (52) à l'approche des îles Galapagos.

Une importante caractéristique des observations de Paciprod est la sous-saturation qui affecte toutes les eaux de surface de la section du Pérou par 15°S, et qui atteint sur la grande coupe la station 46 (tab. 1). Ce n'est que très au large, avec des températures supérieures à 20°C, qu'apparaît l'état de saturation. Comme cela sera analysé dans la discussion, une telle situation se différencie nettement de celle observée normalement dans l'upwelling du Pérou, et encore davantage de celle rencontrée dans d'autres upwellings côtiers, en particulier celui des côtes nord-ouest africaines (Codispoti *et al.*, 1982; Minas *et al.*, 1982 a; Minas *et al.*, 1982 b; Minas *et al.*, 1986).

Tableau 1.
Valeurs de surface de divers paramètres sur les deux radiales des figures 2 et 3.
Surface values of different parameters on the two sections of figures 2 and 3.

n° station	T°C	NO ₃	O ₂	Sat.O ₂
30	16.75	3.1	5.33	97.1
29	16.92	3.4	5.33	97.4
28	15.66	7.7	5.27	93.9
27	15.92	5.0	5.00	89.5
26	15.51	7.6	4.51	80.1
25	15.40	10.0	5.04	89.3
24	15.56	10.2	5.13	91.2
23	15.22	13.8	4.07	71.8
22	15.14	13.7	4.03	71.0
21	14.92	15.2	3.16	55.5
53	21.87	4.9	5.01	100.3
52	21.52	6.4	5.15	102.5
51	21.11	8.4	4.81	95.5
50	21.69	8.4	5.00	99.9
49	21.57	9.1	5.02	100.1
48	20.86	10.6	5.65	111.2
47	20.62	10.1	5.15	100.9
46	20.41	11.4	5.18	101.2
45	19.23	14.0	4.83	92.3
44	18.80	12.7	5.11	96.9
43	18.81	13.4	5.15	97.6
42	19.01	13.4	—	—
41	18.45	12.1	5.11	96.2
40	17.67	15.1	5.07	93.9
39	17.62	11.0	4.99	92.5
38	16.72	11.0	4.93	89.8
37	16.07	11.4	4.91	88.2
36	16.19	10.2	4.37	78.7
35	15.82	7.6	5.29	94.5

DISCUSSION

Conformément à ce que l'on sait sur la production pélagique dans le Pacifique tropical oriental, les upwellings côtiers fertilisateurs se trouvent sur la bordure orientale des grands systèmes de circulation cyclonique subtropicaux dans chacun des deux hémisphères. S'y ajoutent les systèmes ascendants de l'océan ouvert, tels la divergence équatoriale et le dôme de Costa-Rica, seul dôme du Pacifique véritablement fonctionnel (Voituriez, 1981). Ces derniers constituent l'originalité du système producteur Pacifique, et représentent une anomalie qualifiée de paradoxe nutritif, à savoir la coexistence dans la couche euphotique et jusqu'en surface, de teneurs élevées en sels

nutritifs et de basses teneurs en chlorophylle (Thomas, 1979; Minas *et al.*, 1986). Ces conditions vont de pair avec une production primaire faible présentant des analogies avec celle d'un régime oligotrophe. Après l'hypothèse du «conditionnement biologique» (Barber et Ryther, 1969; Barber *et al.*, 1971), c'est plutôt celle du broutage (Walsh, 1976) qui semble s'imposer, surtout à la suite de comparaisons avec la divergence équatoriale atlantique. Là en effet, d'importants travaux interdisciplinaires comprenant des études du zooplancton (Voituriez *et al.*, 1982; Herbland *et al.*, 1983) ont montré que l'établissement du régime d'upwelling n'entraîne pas un accroissement dans les productions et biomasses phytoplanctoniques. Dans une étude comparative de différents systèmes d'upwelling, on a pu montrer plus récemment (Minas *et al.*, 1986) que le phénomène de répression de la poussée phytoplanctonique par broutage est susceptible d'affecter également l'upwelling côtier du Pérou (régime été-automne austral). On peut ainsi observer, dans une même zone géographique (vers 15°S par exemple), des situations de très forte production – jusqu'à 11 gC.m⁻².j⁻¹ – (Ryther *et al.*, 1971) et biomasse – plus de 20 mg.m⁻³ – (Simpson, Zirino, 1980) alternant avec des périodes de production modérée (1 à 2 gC.m⁻².j⁻¹) associée à des biomasses relativement faibles (3 à 6 mg.m⁻³). Lors de Paciprod, en dépit d'un upwelling puissant et de l'abondance de sels nutritifs, la production sur l'ensemble du secteur est éminemment faible, avec des valeurs parmi les plus basses (Guillén *et al.*, 1973) mesurées devant les côtes du Pérou. Elles constituent un minimum, très au-dessous des valeurs moyennes de 3,6 à 3,85 gC.m⁻².j⁻¹ calculées récemment (Barber *et al.*, 1986; Chavez, Barber, 1987) sur la base de diverses observations de 1966 à 1985 (il y a lieu de souligner toutefois que ces valeurs excluent totalement la période de l'hiver austral). Le recours à des explications invoquant la pression de broutage demande à être nuancé. Des effets réducteurs tels que l'instabilité hydrodynamique dans la couche de mélange et une certaine limitation par la lumière doivent être pris en compte. En ce qui concerne la réduction de l'énergie solaire par une couverture nuageuse persistante, surtout près de la côte, son influence ne doit pas être exagérée car le plancton proche de la surface bénéficie encore d'un climat lumineux optimal ou suboptimal (A. Morel, comm. pers.).

La situation rencontrée lors de Paciprod exige d'être examinée au moyen d'analyses plus approfondies (travaux en cours, Minas et Minas, 1990) en faisant intervenir également une nouvelle hypothèse sur le ralentissement des productions organiques autotrophes (Martin et Fitzwater, 1988). Selon ces auteurs, le manque de formes dissoutes et particulaires du fer peut limiter la vitesse de croissance phytoplanctonique. Quoique l'expérimentation qui tend à démontrer l'hypothèse de la déficience en fer soit critiquée (Banse, 1990; Buma *et al.*, 1990) on ne peut exclure entièrement que la faiblesse de nos indices de productivité devant les côtes du Pérou soit liée à un certain manque d'oligo-éléments comme le fer. L'exploitation complète des observations faites lors de Paciprod, qui comprennent des mesures d'assimilation de l'azote 15 et des estimations

de zooplancton (*cf.* data report de Coste *et al.*, 1989 et rapport technique de Minas et Coste, 1989) devra permettre d'approfondir l'examen des différentes hypothèses. Une attention particulière devra être portée à la problématique de la production nouvelle, notamment dans les conditions un peu particulières de l'upwelling côtier du Pérou en période hivernale australe. Les différentes possibilités d'approche sont citées par Eppley (1989), dont celle qui consiste à déterminer la production communautaire nette (Minas *et al.*, 1986). L'application du facteur f selon la formulation proposée par Eppley et Peterson (1979) a été tentée pour l'upwelling équatorial par Chavez et Barber (1987) et commentée et critiquée par Dugdale *et al.* (1989). En dehors des pièges à sédiment dont les données à l'équateur pacifique existent déjà (Betzer *et al.*, 1984), des évaluations de vitesses ascendantes de masses d'eau dont la teneur en nitrate est connue, conduisent à des bilans de flux en terme d'azote. Ainsi, de telles évaluations de vitesses, par des voies différentes (Brady et Bryden, 1987; Halpern et Freitag, 1987) aboutissent-elles à peu près aux mêmes résultats à l'équateur Pacifique, soit $2 \times 10^{-5} \text{ m.s}^{-1}$. Diverses approches géochimiques (Broecker et Peng, 1982), en revanche conduisent à des valeurs de transport ascendant plus basses d'un ordre de grandeur ($0,5$ à $1,3 \times 10^{-6} \text{ m.s}^{-1}$).

Avant de confronter nos données avec ce type de résultats, on peut toutefois tirer quelques premières et principales conclusions de Paciprod. La production nouvelle, dont la limite supérieure est approximativement donnée par la connaissance de la production totale (c'est-à-dire celle mesurée au ^{14}C) est éminemment faible, en particulier dans la zone de l'upwelling côtier du Pérou, caractérisée pourtant par une abondance de sels nutritifs dans la couche euphotique. La faible utilisation des sels nutritifs a une conséquence importante : elle permet leur transport très loin vers l'océan ouvert, conclusion déjà énoncée dans l'une de nos études antérieures (Minas *et al.*, 1986). Dans cet ordre d'idées, il est opportun d'évoquer certaines observations spectaculaires par télédétection, en particulier des répartitions de chlorophylle sur imagerie CZCS (Feldman *et al.*, 1984; Feldman, 1986 a; Feldman 1986 b). De véritables «explosions» phytoplanctoniques apparaissent et s'étalent à grande échelle, très au large des centres d'upwelling côtier et du large. Compte tenu des dates d'observation (août à l'ouest des Galapagos, décembre-janvier entre le Pérou et les Galapagos), ces poussées peuvent être rattachées à des cas de dissémination des sels nutritifs intervenant pendant les périodes hivernale et printanière australes. Il y a lieu de déterminer le mécanisme par lequel ces poussées sont déclenchées et l'hypothèse d'un relâchement de la pression de broutage ou celle de la cessation de déficiences en éléments métalliques devraient dans ces conditions être examinées. Par ailleurs, on peut s'interroger sur la conséquence de ces anomalies temporaires de «sels nutritifs élevés – chlorophylle et production basses» sur les prédateurs supérieurs de la pyramide alimentaire.

Une productivité aussi faible ne peut-elle avoir des conséquences analogues à celle d'un événement El Niño, notamment si ce dernier n'atteint pas les dimensions et l'intensité exceptionnelles de celui de 1982-1983 ?

Quant à la distribution de l'oxygène, on constate que le minimum d'oxygène, avec des concentrations proches des conditions anoxiques, apparaît comme une situation permanente en subsurface, malgré l'épisode saisonnier de faible production réduisant nécessairement la sédimentation organique. La présence de ce minimum (d'ailleurs associé comme habituellement à une dénitrification des eaux au Pérou – Codispoti *et al.*, 1982) témoigne d'une eutrophisation importante durant le reste de l'année dans ces zones. Ceci suppose par ailleurs que le temps de résidence des eaux en subsurface est suffisamment long pour permettre la permanence de la couche du minimum. L'activité photosynthétique réduite au moment des observations de Paciprod assure un minimum d'oxygénation biologique, ce qui favorise une oxygénation physique par pénétration d'oxygène atmosphérique. Contrairement à un upwelling biologiquement actif, l'état de sous-saturation des eaux de surface est maintenu plus longtemps (le brassage des eaux dans la couche de mélange favorise aussi la sous-saturation de surface), et la limite de 100 % de saturation est repoussée très au large, alors que dans un régime à grande poussée autotrophe, la saturation est rapidement atteinte à peu de distance de la côte (Minas *et al.*, 1982 b; Minas *et al.*, 1986).

En ce qui concerne le CO_2 , il va de soi que l'activité photosynthétique retardée favorise dans la zone d'ascendance, et encore au cours de la dérive vers le large, un dégazage en CO_2 au profit de l'atmosphère (zone source de CO_2), le renversement de la situation, à savoir le pompage de CO_2 par photosynthèse (zone puits) ne s'effectuant que très au large (en dehors du champ d'observation de Paciprod). La véritable fonction de pompage photosynthétique se produit probablement dans l'ensemble de la zone à la fin du régime hivernal et au début du printemps. On observe là les types de poussées planctoniques à méso et grande échelle notées par Feldman (1986 b).

En conclusion et d'une manière générale, on peut énoncer que la faible assimilation des sels nutritifs engendre l'existence des vastes étendues où se produit un dégazage de CO_2 («source» de CO_2 vis-à-vis de l'atmosphère), le long de l'Equateur et, de manière saisonnière, très au large des côtes du Pérou. C'est donc la faiblesse des productions nouvelles qui est le moteur biologique de la formation des vastes zones à forte pression partielle de CO_2 ; il va de soi que l'augmentation des températures de surface accroît encore ces pressions partielles par suite de la diminution de la solubilité du CO_2 dans les eaux chaudes. Les concepts et les modèles des géochimistes (Takahashi, 1989; Volk, 1989) sur le dégazage de CO_2 à l'équateur Pacifique devraient prendre en considération les faibles taux d'assimilation des communautés planctoniques des régions considérées.

REFERENCES

- Banse K. (1990). Does iron really limit phytoplankton production in the offshore subarctic Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, **35**, 3, 772-775.
- Barber R.T., F.P. Chavez (1986). Ocean variability in relation to living resources during the 1982-83 El Niño. *Nature*, **319**, 279-285.
- Barber R.T., J.H. Ryther (1969). Organic chelators: factors affecting primary production in the Cromwell Current upwelling. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **3**, 191-199.
- Barber R.T., R.L. Smith (1981). Coastal upwelling ecosystem, in: *Analysis of marine ecosystems*, edited by A.R. Longhurst, Academic Press, New-York, 31-68.
- Barber R.T., J.E. Kogelschatz, F.P. Chavez (1986). Primary productivity of coastal waters of the Southeastern Pacific, in: *SELA Report*, edited by O.A. Mathisen, Instituto del Mar del Peru, Lima.
- Barber R.T., R.C. Dugdale, J.J. Mac Isaac, R.L. Smith (1971). Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water. *Inv. Pesq.*, **31**, 171-193.
- Betzer P.R., W.J. Showers, E.A. Laws, C.D. Winn, G.R. DiTullio, P.M. Kroopnick (1984). Primary productivity and particle fluxes on a transect of the equator at 153°W in the Pacific Ocean. *Deep-Sea res.*, **31**, 1-11.
- Brady E.C., H.L. Bryden (1987). Estimating vertical velocity on the Equator, in: *Vertical motion in the equatorial upper ocean*, edited by D. Halpern and R.T. Barber, *Oceanol. Acta*, **SP 6**, 33-37.
- Broecker W.S., T.H. Peng (1982). Tracers in the sea. *Lamont-Doherty Geophys. Observ.*, 690 pp.
- Buma A.G.J., R.F. Nolting, H.J.W. de Baar, G.C. Cadée, G. Jacques, P.J. Tréguer (1990). Testing the iron limitation hypothesis for phytoplankton from the Southern Ocean. *EOS, Trans. am. geophys. Soc.*, **71**, 2, 67.
- Chavez F.P., R.T. Barber (1987). An estimate of new production in the equatorial Pacific. *Deep-Sea Res.*, **34**, 1229-1243.
- Codispoti L.A., R.C. Dugdale, H.J. Minas (1982). A comparison of the nutrient regimes off Northwest Africa, Peru., and Baja California. *Rapp. P.v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, **180**, 184-210.
- Copin-Montégut C. (1989). Influence de la production biologique en période hivernale sur la répartition du CO₂ et de l'oxygène dans les couches superficielles de l'upwelling péruvien (campagne PACIPROD), Symposium «Tour du monde du Jean-Charcot», 12 janvier 1989, Paris.
- Coste B., H.J. Minas, M.C. Bonin (1989). Production pélagique des côtes du Pérou et des Iles Galapagos - Campagne PACIPROD, 8 Août-18 Septembre 1986. *Publ. IFREMER, Campagnes océanographiques françaises*, **7**, 183 pp.
- Dugdale R.C., A. Morel, A. Bricaud, F.P. Wilkerson (1989). Modeling new production in upwelling centers: A case study of modeling new production from remotely sensed temperature and color. *J. geophys. Res.*, **94**, 18119-18132.
- Eppley R.W. (1989). New production: History, methods, problems, in: *Productivity of the ocean: Present and past*, edited by W.H. Berger, V.S. Smetacek, G. Wefer, Springer Verlag, Berlin, 85-97.
- Eppley R.W., B.J. Peterson (1979). particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, **282**, 677-680.
- Feldman G.C. (1986 a). Patterns of phytoplankton production around the Galapagos Islands, in: *Tidal mixing and plankton dynamics*, edited by J. Bowman, M. Yentsch and W.T. Peterson, Springer-Verlag, Berlin, 77-104.
- Feldman G.C. (1986 b). Variability of the productive habitat in the eastern equatorial Pacific. *EOS*, **67**, 9, 106-108.
- Feldman G.C., D. Clark, D. Halpern (1984). Satellite color observations of the phytoplankton distribution in the eastern equatorial Pacific during the 1982-1983 El Niño. *Science*, **226**, 1069-1071.
- Guillén O., B. Rojas de Mendiola, R. Izaguirre de Rondán (1973). Primary productivity and phytoplankton in the coastal Peruvian waters, in: *Oceanography of the South Pacific*, edited by R. Fraser, UNESCO, Wellington, 405-418.
- Halpern D., H.P. Freitag (1987). Vertical motion in the upper ocean of the equatorial Eastern Pacific, in: *Vertical motion in the quatorial upper ocean*, edited by D. Halpern and R.T. Barber, *Oceanol. Acta*, **SP 6**, 19-26.
- Herbland A., R. Le Borgne, B. Voituriez (1983). Structure hydrologique et production planctonique dans l'Atlantique tropical oriental, Thèse Doct. ès. Sci., Univ. Aix-Marseille II.
- Martin J.H., S.E. Fitzwater (1988). Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. *Nature*, **331**, 341-343.
- Minas H.J., B. Coste (1989). Campagne PACIPROD: Production des upwellings côtier (Pérou) et équatorial (zone des îles Galapagos), Symposium «Tour du monde du Jean-Charcot», 12 janvier 1989, Paris.
- Minas H.J., M. Minas (1990). New productivity and CZCS ocean color imagery. Considerations based on examples in upwelling systems of the tropical ocean and the Mediterranean Sea, *EOS, Trans. am. geophys. Soc.*, **71**, 160.
- Minas H.J., L.A. Codispoti, R.C. Dugdale (1982a). Nutrients and primary production in the upwelling region off northwest Africa. *Rapp. P.v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, **180**, 148-183.
- Minas H.J., T.T. Packard, M. Minas, B. Coste (1982b). An analysis of the production-regeneration system in the coastal upwelling area off N.W. Africa based on oxygen, nitrate and ammonium distribution. *J. mar. Res.*, **40**, 615-641.
- Minas H.J., M. Minas, T.T. Packard (1986). Productivity in upwelling areas deduced from hydrographic and chemical fields. *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 1182-1206.
- Ryther J.H., D.W. Menzel, E.M. Hulburt, C.J. Lorenzen, N. Corwin (1971). The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. *Investigación. pesq.*, **35**, 43-59.
- Simpson J.J., A. Zirino (1980). Biological control of pH in the Peruvian coastal upwelling area. *Deep-Sea Res.*, **28**, 901-919.
- Takahashi T. (1989). Only half much CO₂ as expected from industrial emissions is accumulating in the atmosphere. Could the oceans be the storehouse for the missing gas? *Oceanus*, **32**, 22-29.
- Thomas W.H. (1979). Anomalous nutrient-chlorophyll interrelationships in the offshore eastern tropical Pacific Ocean. *J. mar. Res.*, **37**, 327-335.
- Voituriez B. (1981). Les sous-courants équatoriaux nord et sud et la formation des dômes thermiques tropicaux. *Oceanol. Acta*, **4**, 497-506.
- Voituriez B., A. Herbland, R. Le Borgne (1982). L'upwelling équatorial de l'Atlantique Est pendant l'Expérience Météorologique Mondiale (PEMG). *Oceanol. Acta*, **5**, 301-314.
- Volk T. (1989). Effect of the equatorial Pacific upwelling on the atmospheric CO₂ during the 1982-1983 El-Niño. *Global biogeochemical Cycles*, **3**, 267-279.
- Walsh J.J. (1976). Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 1-13.