

Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan

Vol. IV, n°1, mars 1973, pp 1-75

PRODUCTION PRIMAIRE, SECONDAIRE ET REGENERATION DES SELS NUTRITIFS DANS L'UPWELLING DE MAURITANIE

A. Herbland, R. Le Borgne et B. Voituriez

R E S U M E

L'étude des productions primaire et secondaire et de la régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie a pu être menée en suivant une masse d'eau au moyen d'une drogue depuis sa source jusqu'à sa plongée sous les eaux du large pendant 9 jours. La succession dans le temps du "bloom" phytoplanctonique, du "pic" de mésozooplancton et de l'activité bactérienne est très courte ce qui laisse supposer l'influence d'un sous-courant dans l'établissement d'un cycle biologique. La production organique est estimée de deux façons : (1) à partir des mesures de chlorophylle "a", en tenant compte d'un rapport C/Chla = 25 : pendant les 5,5 jours qu'a duré la phase de croissance du phytoplancton, la production primaire calculée par cette méthode, atteint 13,5 g C/m². (2) à partir des mesures obtenues par la méthode au ¹⁴C : la production primaire nette calculée pour la même durée atteint 10,5 g C/m² et la production organique totale (production nette + excrétion organique) atteint 19,5 g C/m². Les rapports de production organique $\Delta O // \Delta C / \Delta N / \Delta Si / \Delta P$ sont calculés et égaux à 130/43/11/7,4/1. La production secondaire et le "grazing", estimés à partir des valeurs de la respiration du mésozooplancton augmentent considérablement lors du "bloom". La production secondaire nette est estimée à 1,0 - 4,2 g C/m² pendant six jours. La régénération des sels nutritifs sous forme d'ammoniaque, phosphate et silicate est mise en évidence et les taux de régénération calculés. L'excrétion du zooplancton joue un rôle important dans la régénération de l'azote et du phosphore. L'activité bactérienne est d'abord induite par l'excrétion organique du zooplancton, puis intensifiée par la dégradation du phytoplancton en fin de "bloom".

A B S T R A C T

Primary and secondary productions and nutrient regeneration in the Mauritanian upwelling area were studied by following a drogue for 9 days, from the point of upwelling till the water mass dives under offshore waters. The lag between phytoplanktonic bloom, zooplanktonic peak and bacterial activity is very short and may be explained by a well-settled biological cycle connected with an undercurrent. Organic production was estimated in two ways : (1) from chlorophyll "a" values, considering a C/Chla ratio of 25 : during the 5,5 day phytoplankton growth period, primary production computed by this method reaches 13,5 g C/m². (2) from ¹⁴C values : net primary production calculated for the same period reaches 10,5 g C/m² and total organic production (net production + organic excretion) reaches 19,5 g C/m². Organic production computed ratios, $\Delta O // \Delta C / \Delta N / \Delta Si / \Delta P$ are equal to 130/43/11/7,4/1. Secondary production and "grazing" are estimated from mesozooplankton respiration values and have a huge increase during the bloom. Net secondary production is assessed to be 1,0 - 4,2 g C/m² for six days. Evidence of nutrient regeneration as ammonia, phosphate and silicate is given and regeneration rates are calculated. Zooplankton excretion plays an important part in nitrogen and phosphorus regeneration. Bacterial activity is induced by zooplankton organic excretion, then increased by phytoplankton decomposition at the end of the bloom.

S O M M A I R E.

INTRODUCTION

PLAN DE CROISIERE ET METHODES

RESULTATS ET DISCUSSION

I.- Origine des eaux suivies par la 'drogue et circulation

II.- Evolution des paramètres

II. 1 - permanence de l'upwelling

II. 2 - parcours de la drogue

II. 3 - paramètres de surface

II. 4 - évolution de la production primaire

II. 5 - évolution des poids secs du mésozooplancton

III.- Evaluation de la production primaire et calcul des rapports de production organique.

III. 1 - chlorophylle "a"

III. 2 - méthode au ^{14}C .

III. 3 - calcul des rapports de production organique $\Delta\text{C}/\Delta\text{N}/\Delta\text{Si}/\Delta\text{P}$.

III. 4 - calcul de la production d'oxygène et de l'enrichissement par l'atmosphère.

IV.- Evaluation de la production secondaire

V.- Interrelations zooplancton - phytoplancton

VI.- Régénération

VI.- 1- Indices de régénération

VI. 1 - 1 distribution de l'ammoniaque

VI. 1 - 2 distribution du nitrite

VI. 1 - 3 distribution du phosphate

VI. 1 - 4 distribution du silicate

VI.- 2 Mécanismes de la régénération

VI. 2-1 excrétion minérale du zooplancton

VI. 2-2 activité bactérienne.

VI.- 3 Rôle de la régénération dans la photosynthèse

RESUME ET CONCLUSIONS

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANNEXES

INTRODUCTION

Les régions d'upwelling sont, dans l'océan, des régions privilégiées qui présentent un double intérêt : économique et scientifique. Economique, car du fait de leur très forte production, la pêche y est particulièrement abondante. Scientifique, car il est possible d'étudier les diverses étapes de la production en suivant une masse d'eau à partir de son origine, c'est à dire à partir du moment où elle arrive en surface avec son stock à peu près vierge de sels nutritifs. Le déplacement dans l'espace d'une telle masse d'eau permet de suivre l'évolution dans le temps. RYTHER et al (1971) ont déjà mené une étude de ce genre dans l'upwelling du Pérou en suivant une drogue immergés à dix mètres de profondeur, pendant cinq jours. Dans le cadre du programme CINECA, le N.O. CAPRICORNE du Centre ORSTOM d'Abidjan a entrepris une campagne analogue dans les eaux côtières de Mauritanie afin d'évaluer en suivant une masse d'eau, les productions primaire et secondaire. (Croisière CAP 7209 - 25 mars au 13 avril 1972). De plus, la disparition progressive des sels nutritifs et l'apparition d'oxygène permettent d'établir les rapports de production $\Delta O / \Delta C / \Delta N / \Delta Si / \Delta P$. On peut déterminer l'intensité des interrelations zooplancton-phytoplancton, ainsi que celle de la régénération de l'azote et du phosphore par l'excrétion du zooplancton et l'activité bactérienne.

PLAN DE CROISIERE ET METHODES

La croisière (fig. 1) s'est déroulée en trois phases:

1° - Recherche d'une "source" par des mesures de surface entre Saint Louis et le Cap Timiris, choisi d'après les observations du N.O. JEAN CHARCOT en mars 1971 (MINAS, 1971) et description de la région par trois radiales (stations 1 à 19 du 25 au 29 mars).

2° - Poursuite d'une drogue mise à l'eau à la source, c'est à

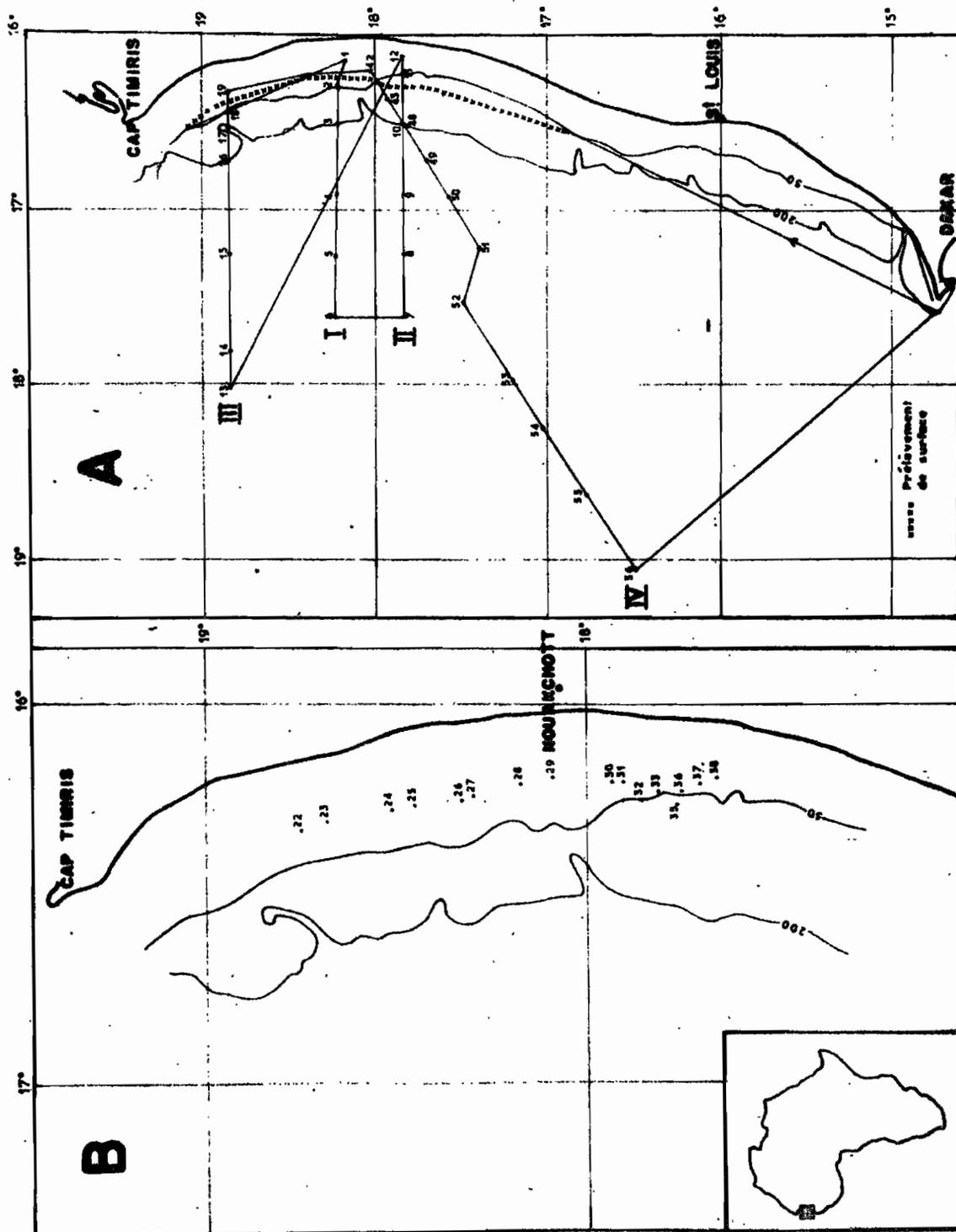


Fig. 1 - Position des stations de la campagne Cap 7209 du N.O. "CAPRI-CORNE" au large de la Mauritanie (26 Mars - 13 Avril 1972)

dire au point le plus froid et le plus riche en sels nutritifs (stations 22 à 38 du 30 mars au 7 avril).

3° - Comparaison avec les eaux du large; radiale IV (station 42 à 56 du 8 au 13 avril).

La drogue est constituée d'une feuille de contre-plaqué de 3m² immergée entre 6 et 8 mètres de profondeur. La surface de la partie aérienne représente 1/12 de la partie immergée. En suivant la drogue et sur la radiale vers le large (stations 42 à 56), deux stations sont faites chaque jour à 6h 00 et comprenant les mesures suivantes:

- Salinité: sonde STDO et salinomètre.
- Oxygène : sonde STDO et méthode de WINKLER.
- Ammoniaque : méthode de KOROLEFF (1969).
- Nitrite, nitrate: méthodes in STRICKLAND et PARSONS (1968).
- Azote et phosphore total: méthode d'ARMSTRONG et TIBBITTS (1968).
- Phosphate: méthode de MURPHY et RILEY (1962) modifiée par KOROLEFF (1968).
- Chlorophylle "a": méthode fluorimétrique in vivo (LORENZEN, 1966).
- Profil de pénétration lumineuse au photomètre sous-marin.
- Production primaire (STEEMANN-NIELSEN, 1952).
- Excrétion organique du phytoplancton (ANDERSON et ZEUTSCHEL, 1969) (annexe n° 1)
- Activité bactérienne (HERBLAND et BOIS, sous presse, annexe n° 1).
- Mesure des poids secs du mésozooplancton, capturé en trait vertical (annexe n° 1).
- Respiration et excrétion N et P du zooplancton (LE BORGNE, 1973; annexe n° 1) à la station du matin seulement.

RESULTATS ET DISCUSSION

I.- ORIGINE DES EAUX SUIVIES PAR LA DROGUE - CIRCULATION :

Trois radiales effectuées au début de la campagne (fig. 1), ont permis de situer la masse d'eau suivie par la drogue dans un contexte général et de déterminer la structure de l'upwelling. Dans une telle région, la salinité est certainement le paramètre le plus conservatif puisque les échanges avec l'extérieur se limitent à l'évaporation. La température dépend en plus du bilan radiatif et des échanges avec l'air qui est à une température plus élevée que celle de la surface de la mer. Ainsi, la salinité de la bande côtière reste constante (35,50‰) tandis que la température passe de moins de 15° à plus de 16° à la latitude de Nouakchott (fig. 2b et 2d).

Les eaux de l'upwelling qui font surface à la côte, ont une salinité de 35,50‰ et l'on peut situer leur origine à 200 mètres environ. C'est ce qui ressort de l'observation de la figure 5a pour laquelle la dessalure côtière ne peut provenir d'apports fluviaux inexistantes. On peut définir d'autre part les caractéristiques chimiques de ces eaux à 35,50‰, à partir des diagrammes, S/SiO₃ - Si, S/PO₄-P, S/NO₃-N, et S/O₂ des stations du large (fig. 3). On obtient les valeurs suivantes: SiO₃-Si = 10 µatg/l, PO₄-P = 1,75 µatg/l, NO₃-N = 22,5 µatg/l et O₂ = 1,60 ml/l. Les teneurs en ammoniacque et nitrite sont nulles. Or, on observe pour les stations côtières suivies par la drogue (stations 22 à 38), des valeurs plus fortes pour les sels nutritifs, tels le phosphate qui atteint 2,10 µatg/l et le silicate qui dépasse 15 µatg/l et plus faibles pour les teneurs en oxygène: 1ml/l (fig. 3). On remarque également que les eaux suivies par la drogue ont dès le départ des teneurs élevées en nitrite-

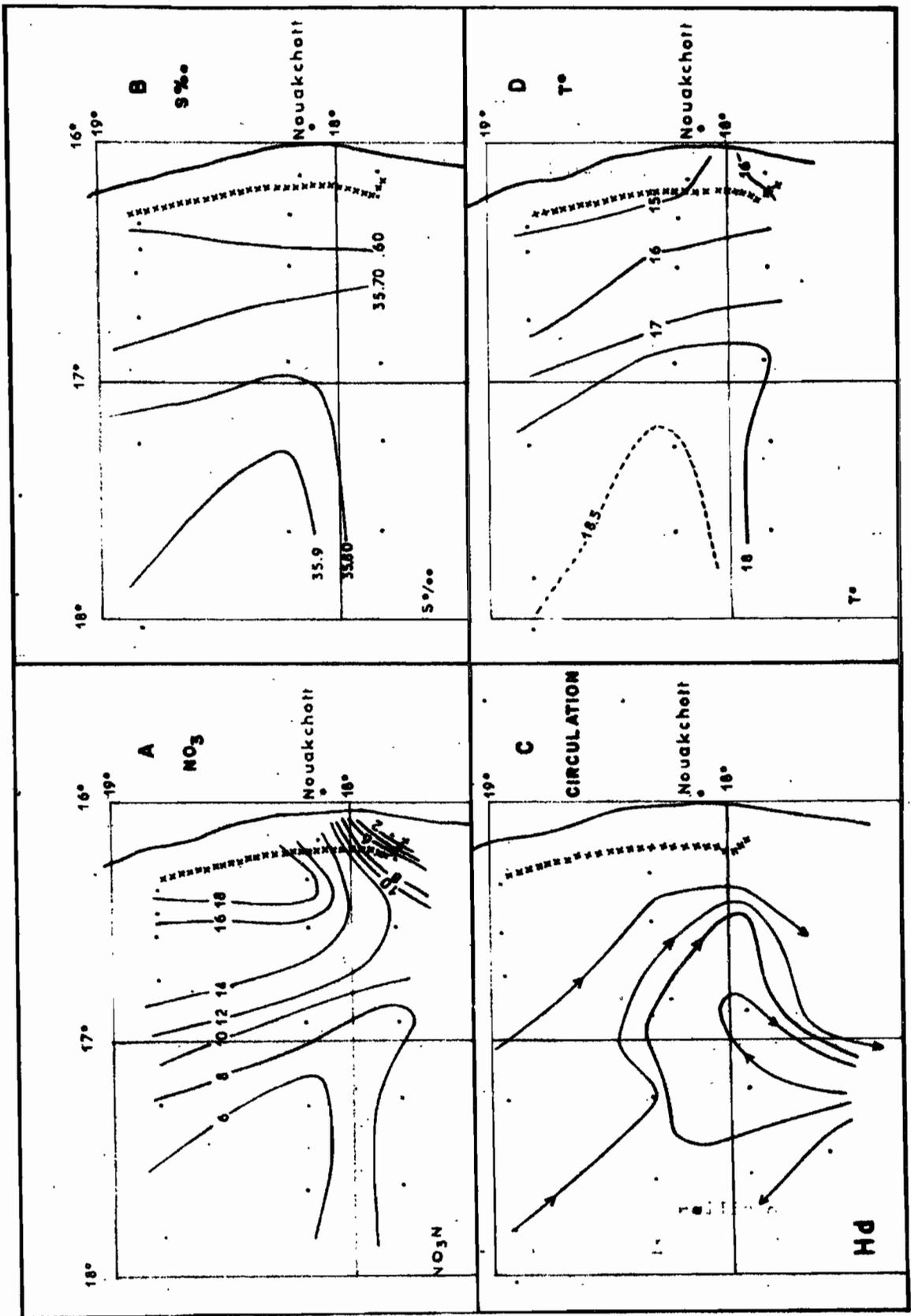


Fig. 2 - Distribution en surface du nitrate, de la salinité, de la circulation et de la température.

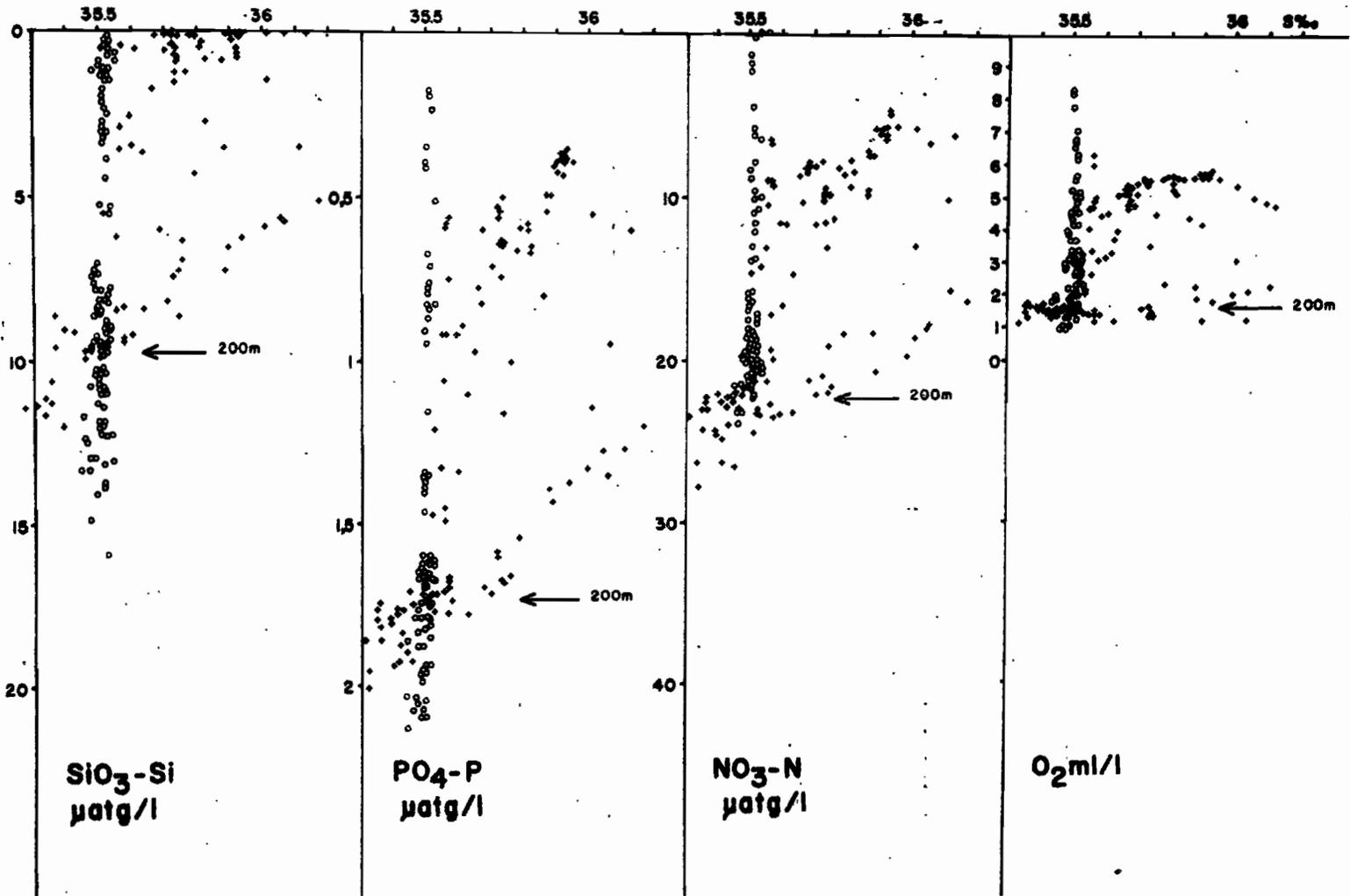


Fig. 3 - Diagrammes S/SiO₃-Si, S/PO₄-P, S/NO₃-N S/O₂. Stations sur le parcours de la drogue + Stations du Large.

(0,50 $\mu\text{atg/l}$) et non négligeables en ammoniacque: 0,20 $\mu\text{atg/l}$ (fig.8). Cet accroissement de sels nutritifs et la diminution d'oxygène dans les eaux côtières sont des indices de régénération (CALVERT et PRICE, 1971), donc la preuve que les eaux d'upwelling suivies par la drogue subissent des modifications biochimiques en remontant de la profondeur 200m vers la côte.

ALLAIN (1970), dans l'analyse hydrologique qu'il a faite de la région, montre que les eaux d'upwelling sont des eaux centrales de l'Atlantique sud (E.C.A.S.). Le diagramme TS (fig.4) confirme ce résultat. Les eaux suivies par la drogue sont formées d'eaux centrales de l'Atlantique sud, coïncées entre les eaux du large d'origine subtropicale de salinité élevée et la côte. L'écart que l'on observe avec la droite théorique (fig.4) est dû à l'échauffement de ces eaux en surface. Sur le diagramme TS de la station 50 (fig.4), apparaît en profondeur un maximum de salinité associé à une inversion de température, isolant un minimum de salinité ($S < 35,40\%$). TOMCZAK (1973) qui a observé le même phénomène plus au nord attribue ce minimum de salinité à un sous-courant associé à l'upwelling et coulant vers le nord. On peut supposer qu'il en est de même ici et que les minima de salinité observés sur les figures 5 et 6 correspondent à un sous-courant.

Ce sous-courant contribuerait à l'alimentation de l'upwelling côtier. On remarque en effet sur la figure 5, que le minimum de salinité est associé à des valeurs de phosphate ($> 1,80 \mu\text{atg/l}$) plus élevées que celles des eaux de 200 mètres, et d'oxygène plus faibles ($< 1,60 \text{ ml/l}$). Les eaux suivies par la drogue résulteraient donc de ce mélange des eaux du sous-courant et des E.C.A.S., le sous-courant jouant un rôle dans le recyclage des eaux d'upwelling selon un mécanisme analogue à celui décrit par WOOSTER et GILMARTIN (1961) dans l'upwelling du Pérou et auquel fait référence BARBER (1967). Le sous-courant transporterait des eaux riches en matière organique qui a sédimenté au large.

Ce phénomène peut être mis en évidence par l'étude de la circulation. Les stations ont été faites jusqu'à une profondeur de trois cent mètres et il peut paraître téméraire d'étudier la circulation avec une couche de référence prise à deux cent mètres dans une région où les vitesses verticales sont loin d'être négligeables. Néanmoins, la bonne concordance des mesures de courant avec la distribution superficielle des paramètres, permet d'accorder quelque crédit à la figure 2c. Le trait principal en est la circulation cyclonique qui s'établit autour d'une poche d'eau relativement salée, contre laquelle viennent converger les eaux de l'upwelling côtier conformément au schéma de BANG (1971). C'est au niveau de cette convergence (stations 43-48) que les eaux d'upwelling, riches en matière organique, plongeraient et seraient reprises par le sous-courant pour être finalement ramenées en surface par l'upwelling.

II.- EVOLUTION DES PARAMETRES

II. 1 - Permanence de l'upwelling

La carte de circulation (fig. 2c) établie avec des stations qui s'étalent sur une période de deux semaines n'a de sens que si l'upwelling est permanent. Pour vérifier cette hypothèse, on dispose des mesures de surface qui ont été faites toutes les 15 minutes entre Saint-Louis et le Cap Timiris le 26 mars en suivant une route qui correspond de très près à celle que suivra la drogue entre le 30 mars et le 7 avril. Sur les diagrammes de surface correspondant aux deux passages, (fig. 7) on remarquera une grande similitude. En particulier les courbes de décroissance du nitrate et de croissance de la température suivant une évolution parallèle, ce qui suppose que pendant cet

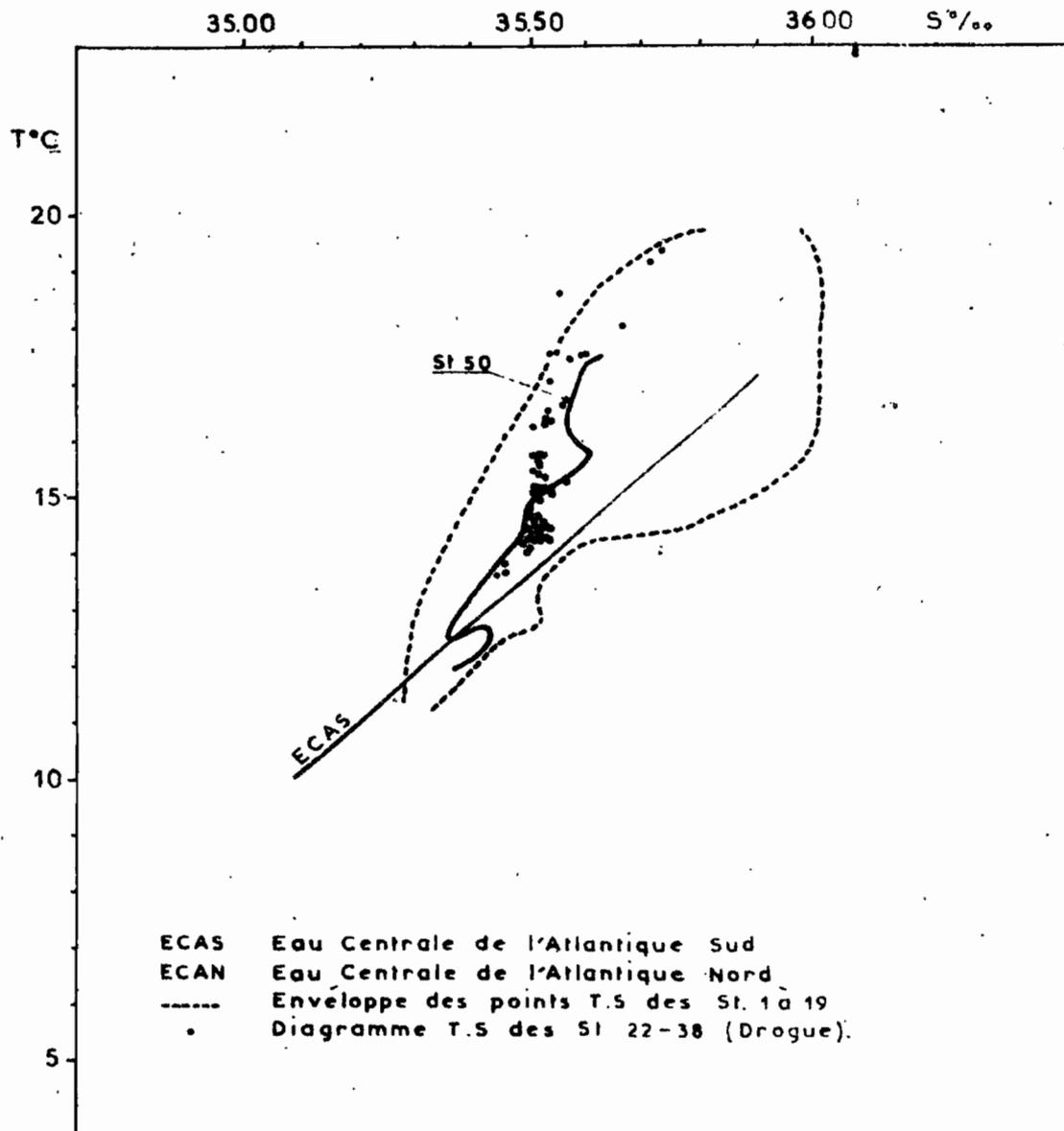


Fig. 4 - Diagramme T-S des stations 1 à 19 (radiales) et 22 à 38 (Drogue)

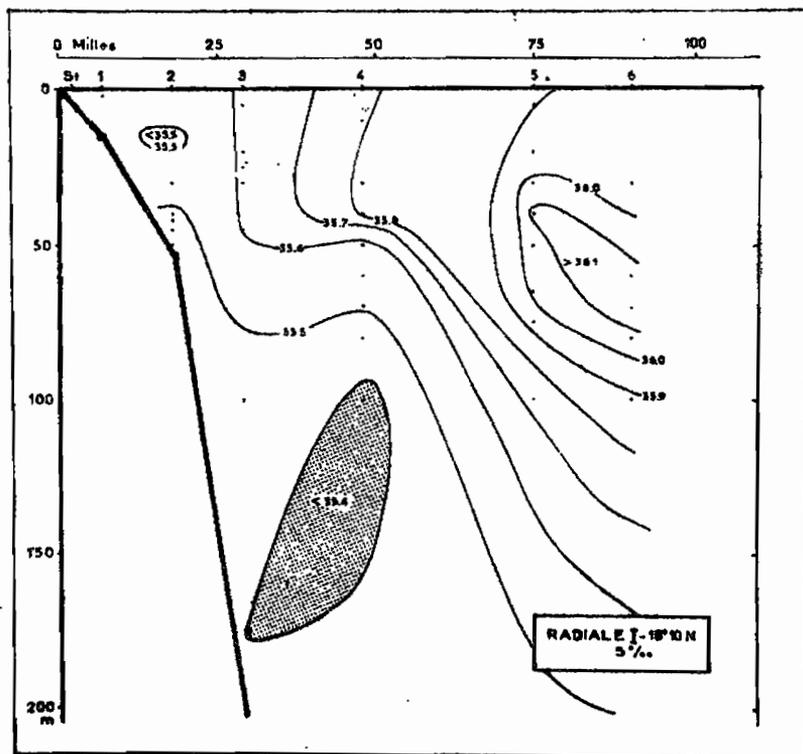


Fig. 5 - Distribution verticale de la salinité, de l'oxygène et des phosphates sur la radiale I.

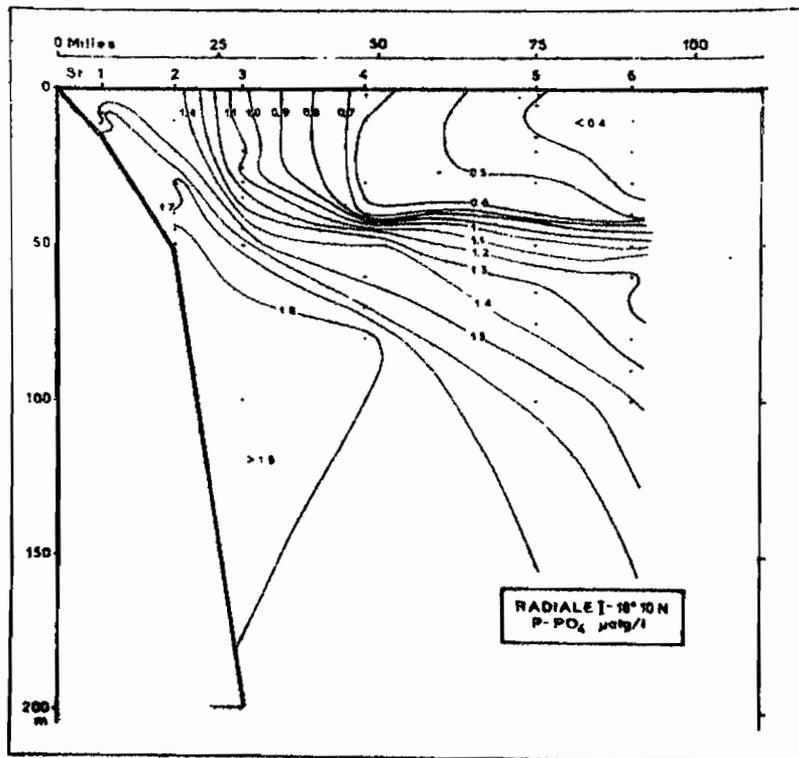
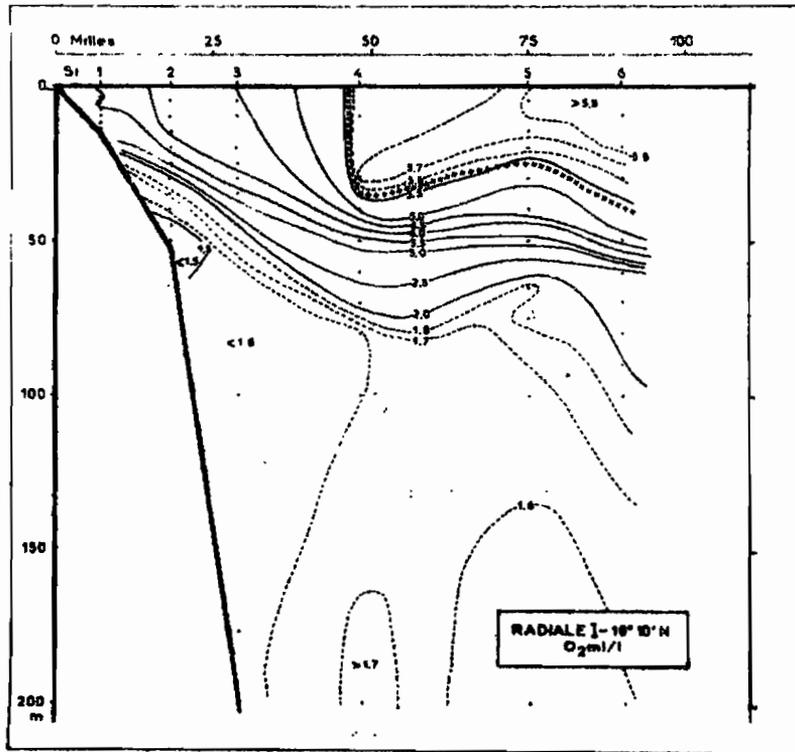


Fig.5 (suite)

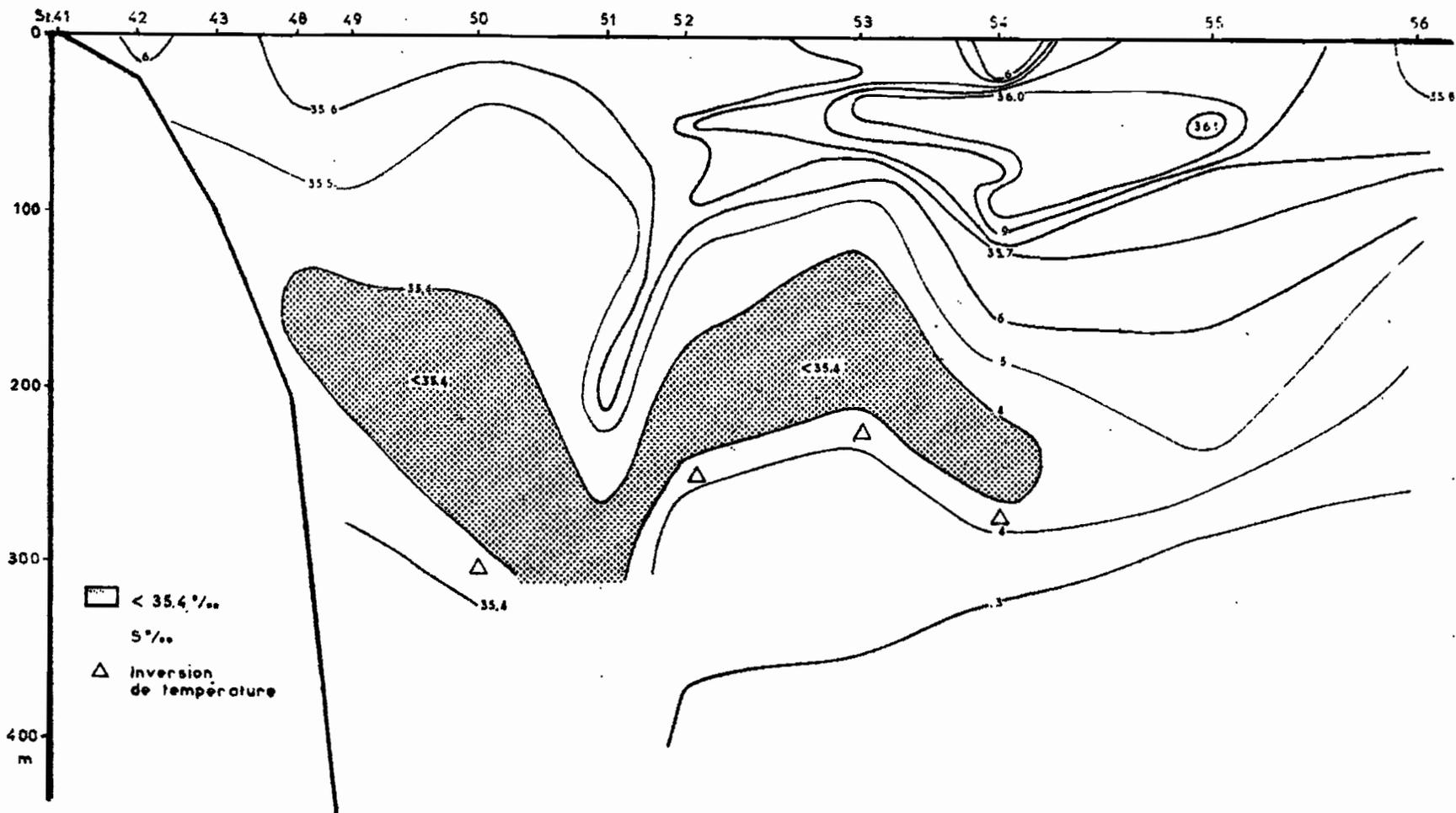


Fig. 6 - Distribution verticale de la salinité sur la radiale IV

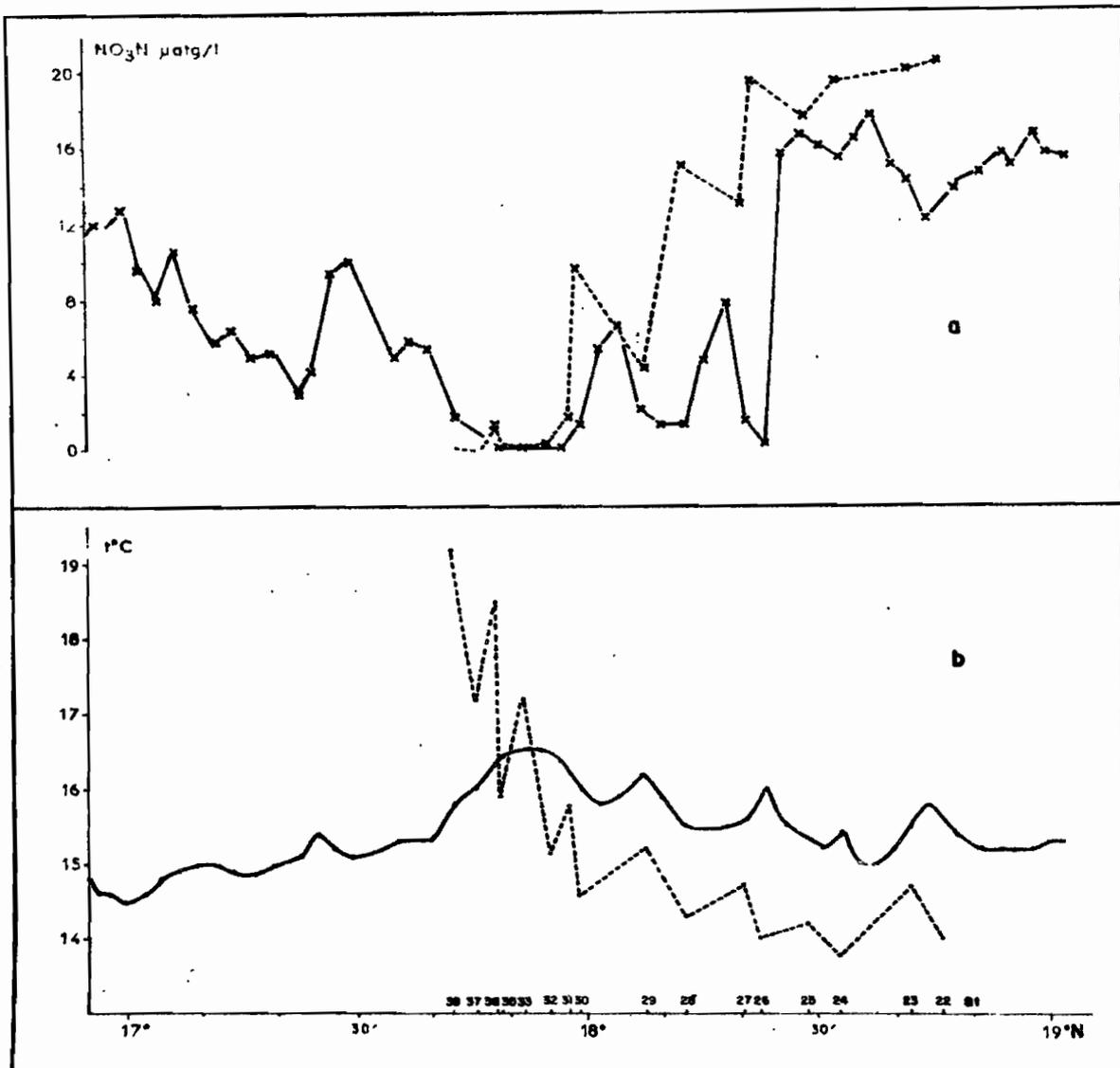


Fig. 7 - Permanence de l'upwelling: (—) Mesures de surface entre St Louis et le Cap Timiris. (26 mars), (---) Mesures de surface en suivant la drague (30 Mars - 7 Avril)

intervalle de temps le régime a été suffisamment permanent pour qu'une masse d'eau prise au même endroit suive une évolution identique.

La zone de convergence déjà signalée est visible sur le parcours Saint-Louis Timiris - entre $17^{\circ}30'$ et $18^{\circ}N$ -, caractérisée par un maximum de température et un épuisement en nitrates. Des différences entre la fin de la période de prospection et le début du trajet de la drogue (soit un écart de 5 jours) apparaissent cependant : abaissement de la température de surface et enrichissement en nitrates au cap Timiris. C'est le signe que pendant cette période l'upwelling est actif et qu'il y a eu transport vers la surface. Une autre différence importante est l'accroissement continu de température à partir de la station 33, alors que les mouvements de la drogue diminuent. Ceci est dû à un rapprochement de la côte des eaux chaudes et plus salées du large, du fait d'un affaiblissement de l'upwelling. En effet, au régime bien établi des vents, succède à partir de la station 32 un système de brise de terre-brise de mer : les eaux d'upwelling s'arrêtent et se trouvent recouvertes par celles du large (fig. 8). Ce rapprochement des eaux chaudes et salées est mis en évidence par la position en surface de l'isohaline $35,70\text{‰}$, à 40 milles de la côte au début de la campagne et à 8 milles à la fin du parcours de la drogue.

II. 2 - Parcours de la drogue

La drogue immergée entre 6 et 8 mètres dans une masse d'eau proche de sa source (station 22) l'a suivie jusqu'au moment où cette masse d'eau a plongé au niveau de la convergence qui borde la région la plus côtière de l'upwelling (station 32). A partir de ce moment, la drogue a suivi le mouvement des eaux du large vers la côte (33-38). Les mesures de courant faites au mouillage à chaque station montrent l'homogénéité de la couche 0-10m. Les directions sont les

mêmes et l'écart des vitesses entre 0 et 10m est faible (4 à 9cm/s). Le vent souffle dans la même direction que le courant (au 150): à la vitesse de 11 noeuds jusqu'à la station 32. Ceci explique que la vitesse de la drogue ait été supérieure de 0,1 noeud aux vitesses mesurées. Du départ à la station 32, elle aurait donc gagné 10,5 milles, soit environ 24 heures sur la masse d'eau.

II. 3 - Les paramètres de surface

L'étude des paramètres de surface donne une bonne représentation de l'évolution de la masse d'eau suivie par la drogue (fig. 9). A la source présumée (station 22) la température de l'eau récemment remontée est faible (14°4), elle croit ensuite pour atteindre 19°2 à la station 38. La concentration en oxygène passe de 3,20 ml/l (55% de saturation à la station 22), à 10,4 ml/l soit 190% de saturation le sixième jour (station 33). Inversement les teneurs en sels nutritifs diminuent. Les nitrates passent de 20.5 $\mu\text{atg/l}$ à des valeurs nulles à la station 33; les phosphates décroissent de 1.85 à 0 $\mu\text{atg/l}$ entre la station 26 et la station 35. Les biomasses de phytoplancton et la production primaire nette croissent de la station 25 à la station 31. Cette évolution des divers paramètres montre bien que jusqu'à la station 32 la drogue a effectivement suivi une masse d'eau au sein de laquelle la production de matière vivante s'est régulièrement développée. Il est difficile de tirer des conclusions pour l'évolution au-delà de la station 32, en raison de la convergence. Entre les stations 22 et 32, l'évolution des différents paramètres suit une progression en dents de scie tout à fait remarquable. La température et la concentration en oxygène diminuent toujours pendant la nuit. La concentration des nitrates augmente au cours des 2^e, 3^e et 4^e nuits (stations 26, 28, 30), celle des phosphates augment la deuxième

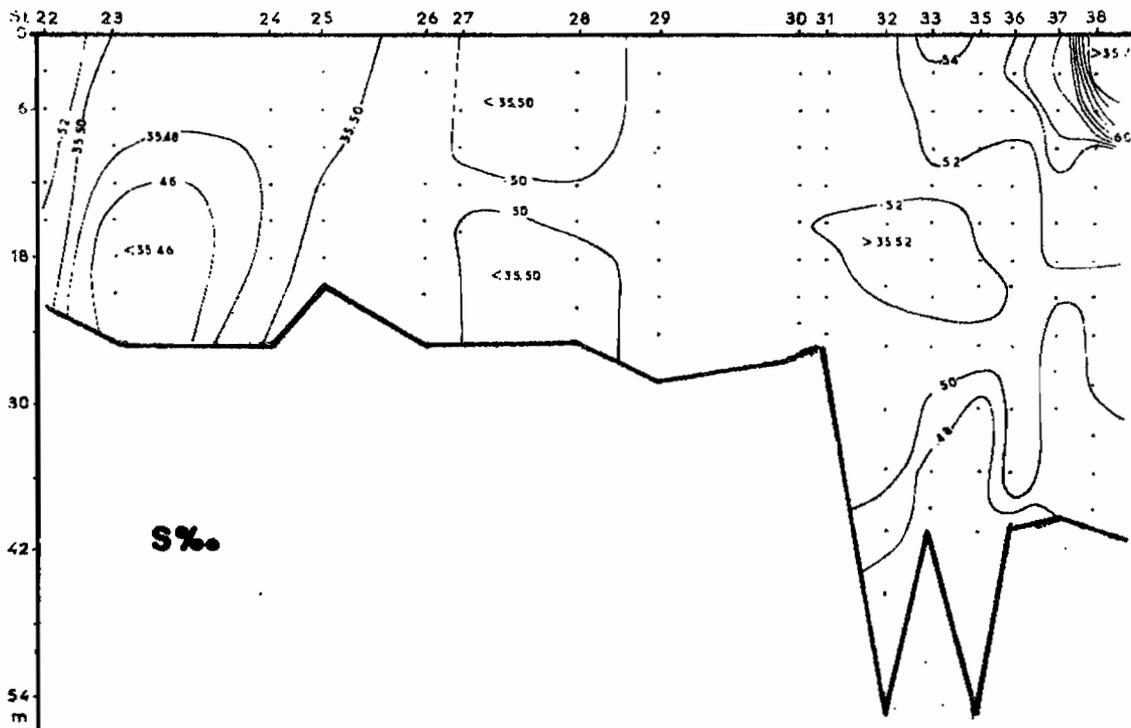
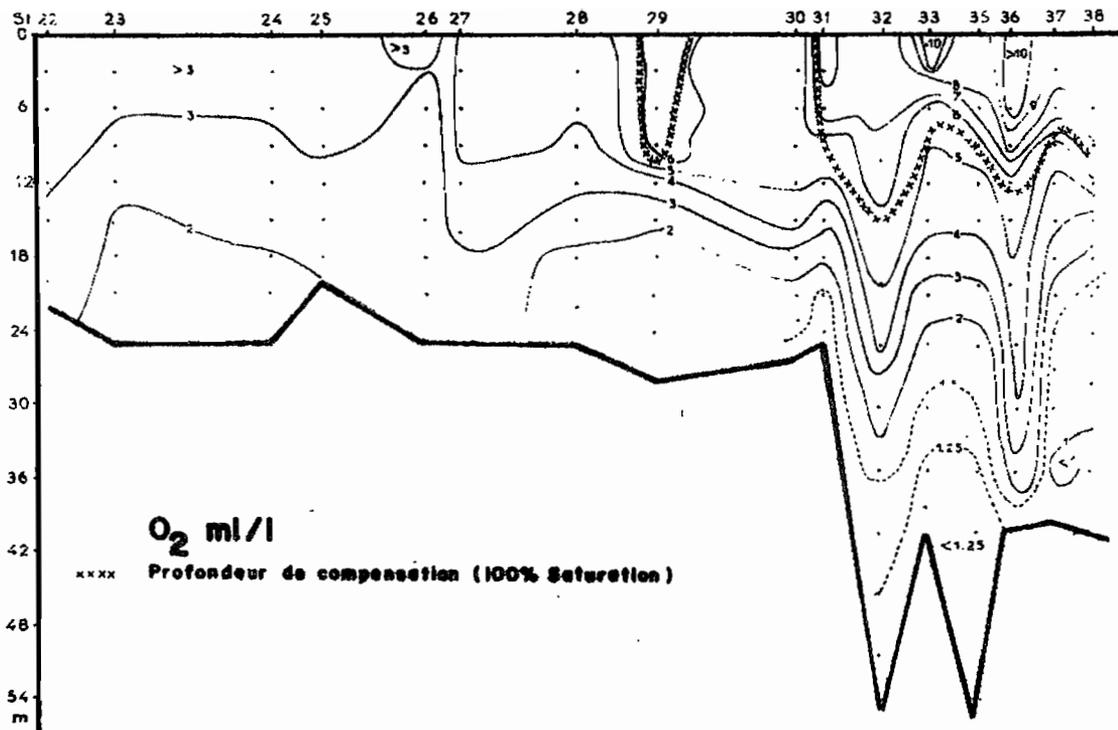


Fig. 8 - Distribution verticale des différents paramètres mesurés pendant le parcours de la drogue.

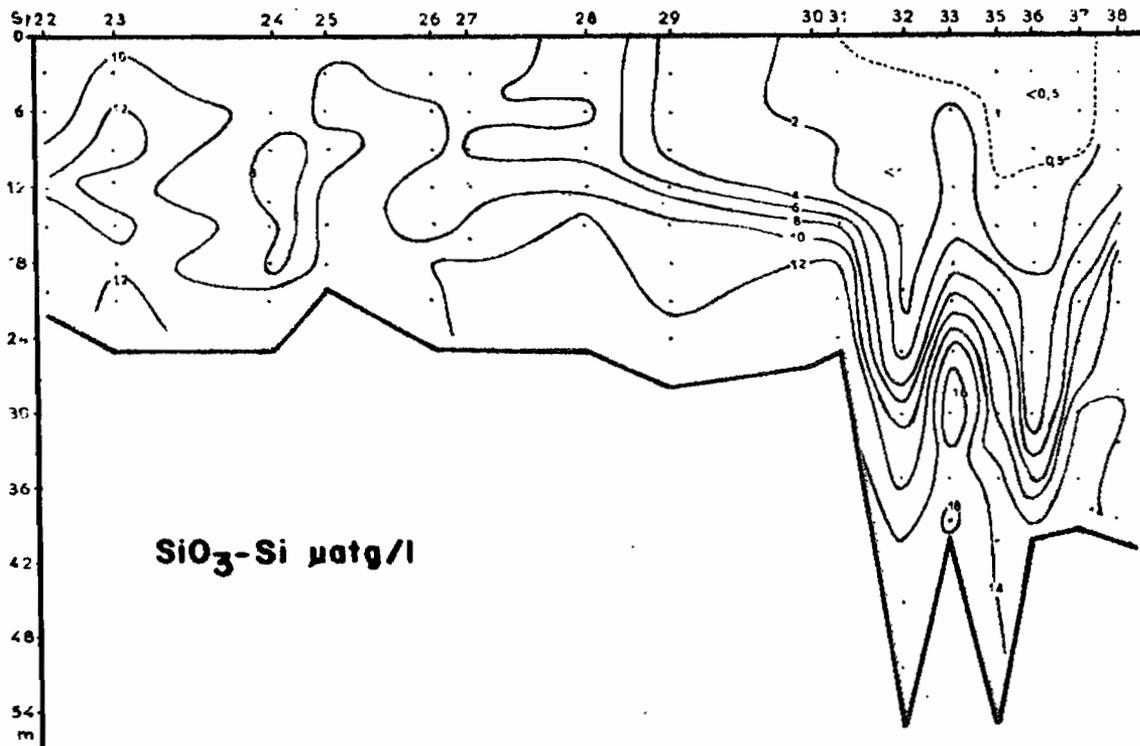
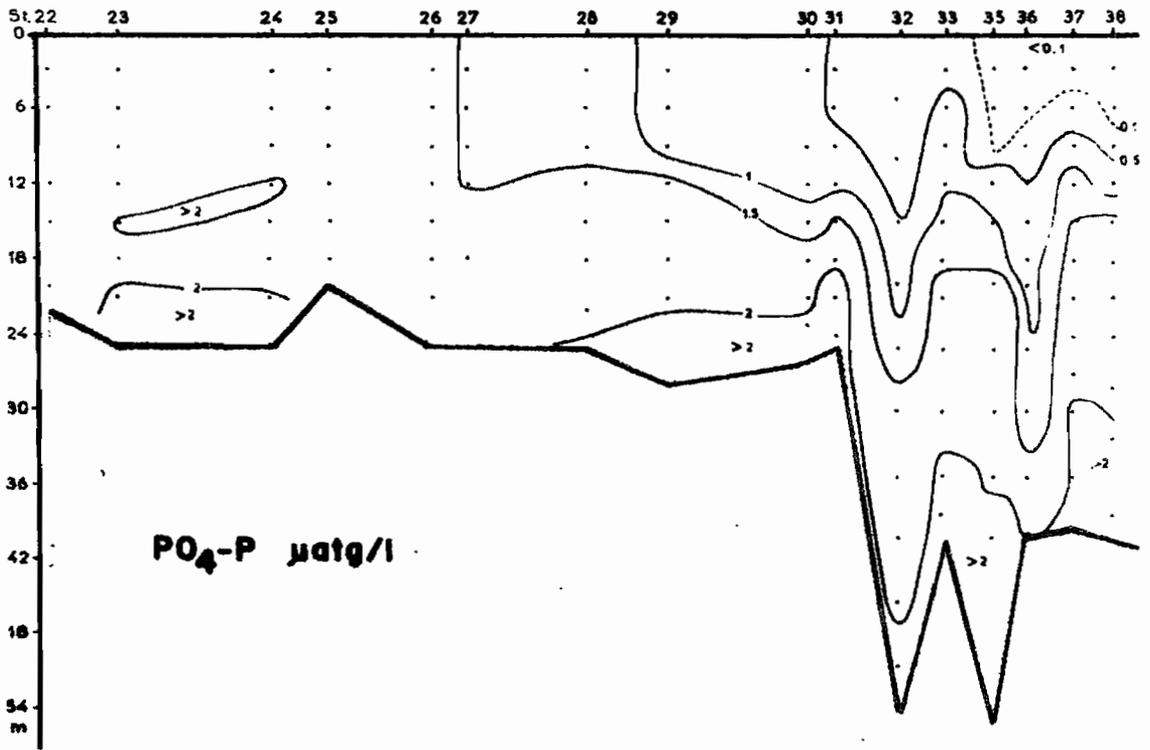


Fig. 8 (suite)

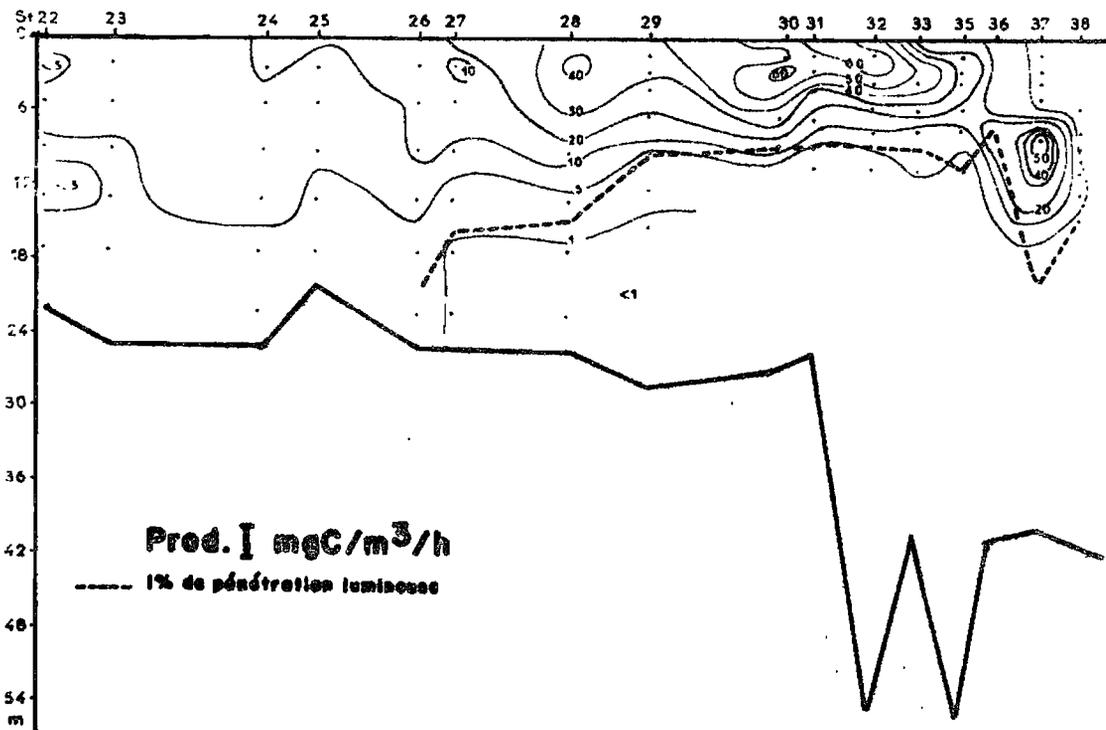
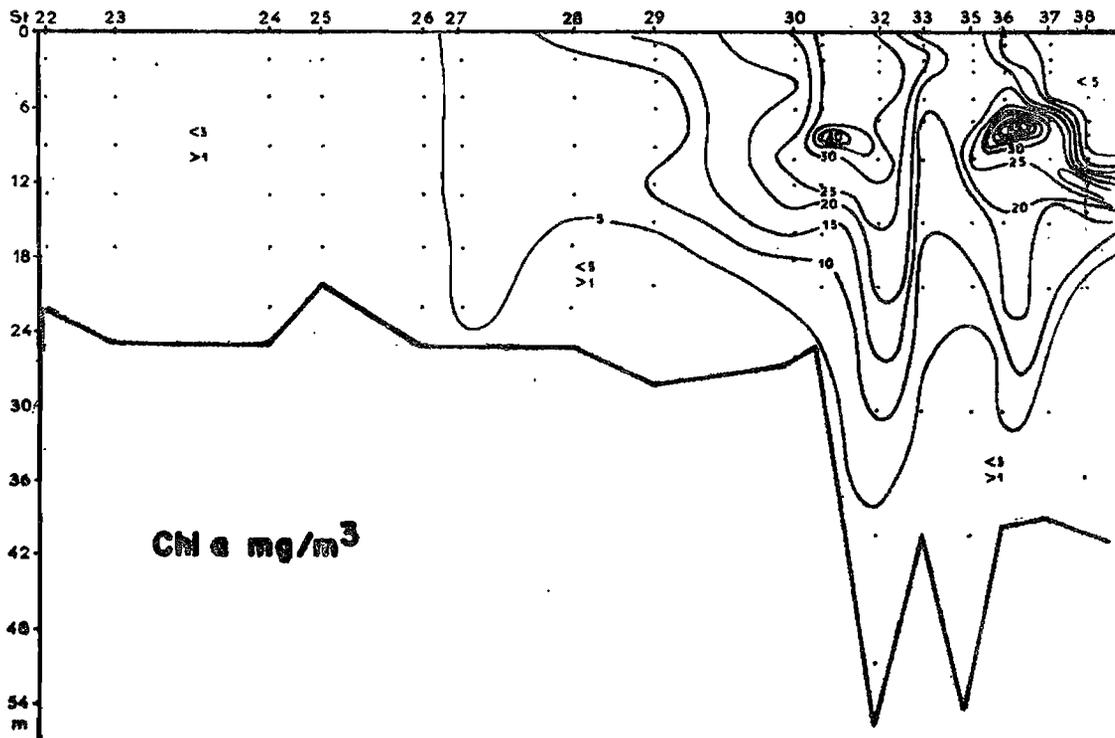


Fig. B - (suite)

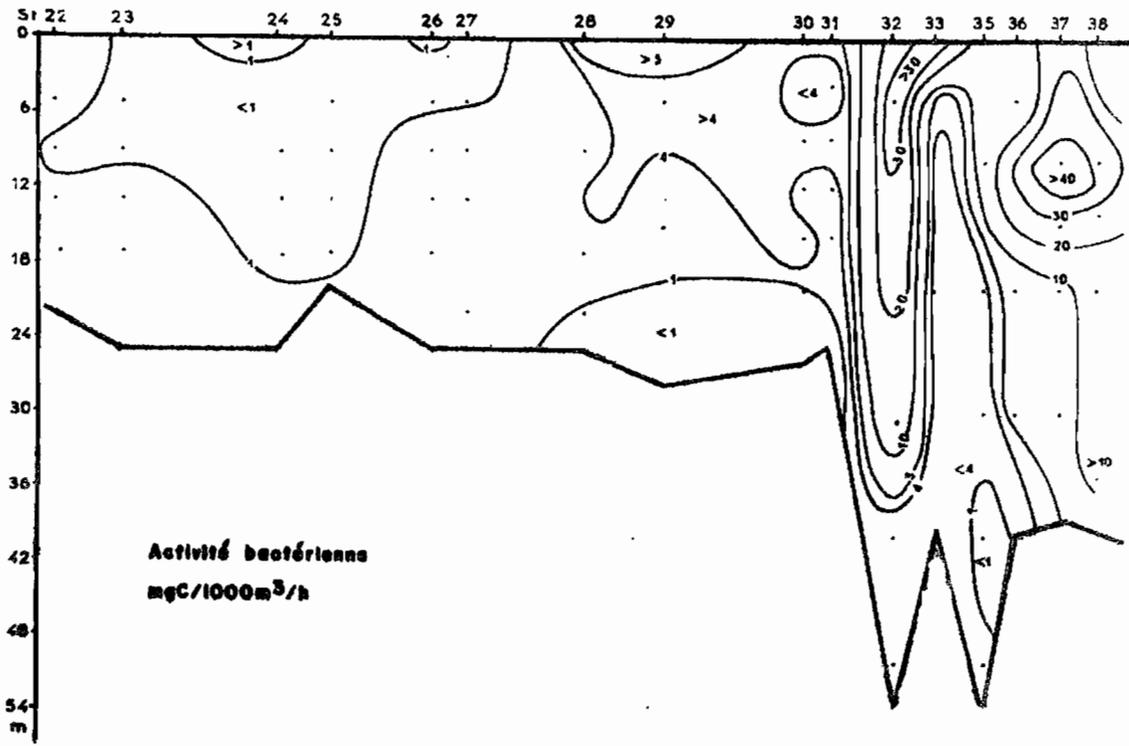
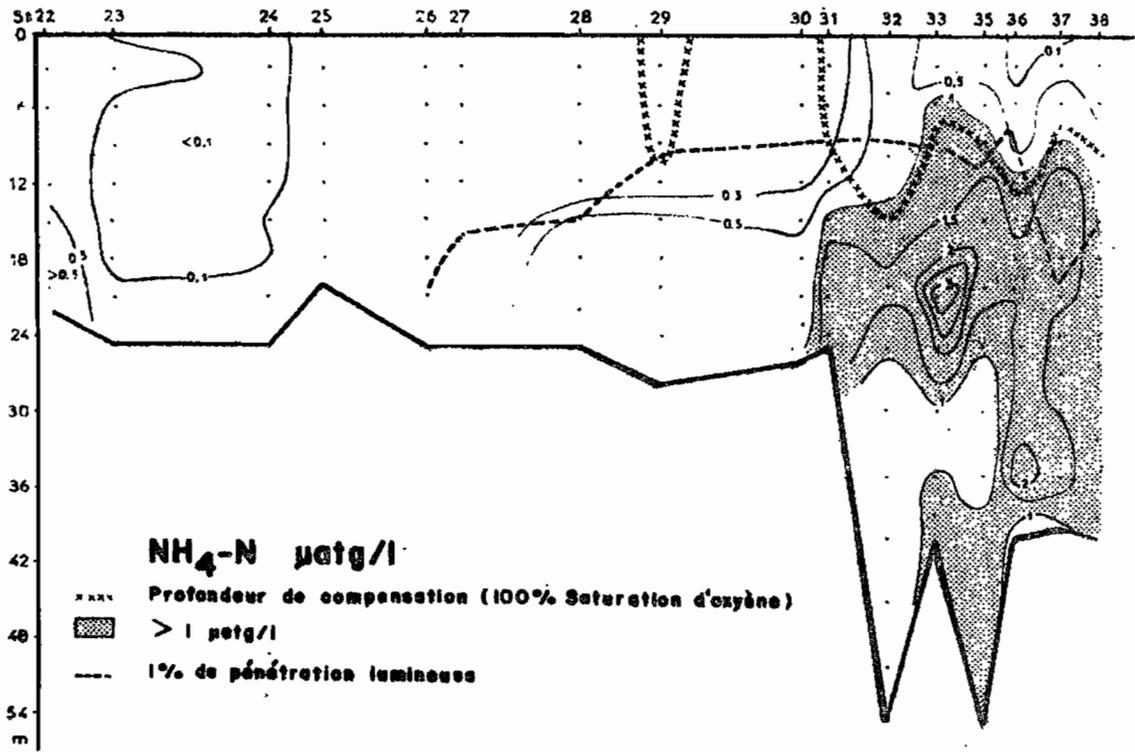


Fig. 8 - (suite)

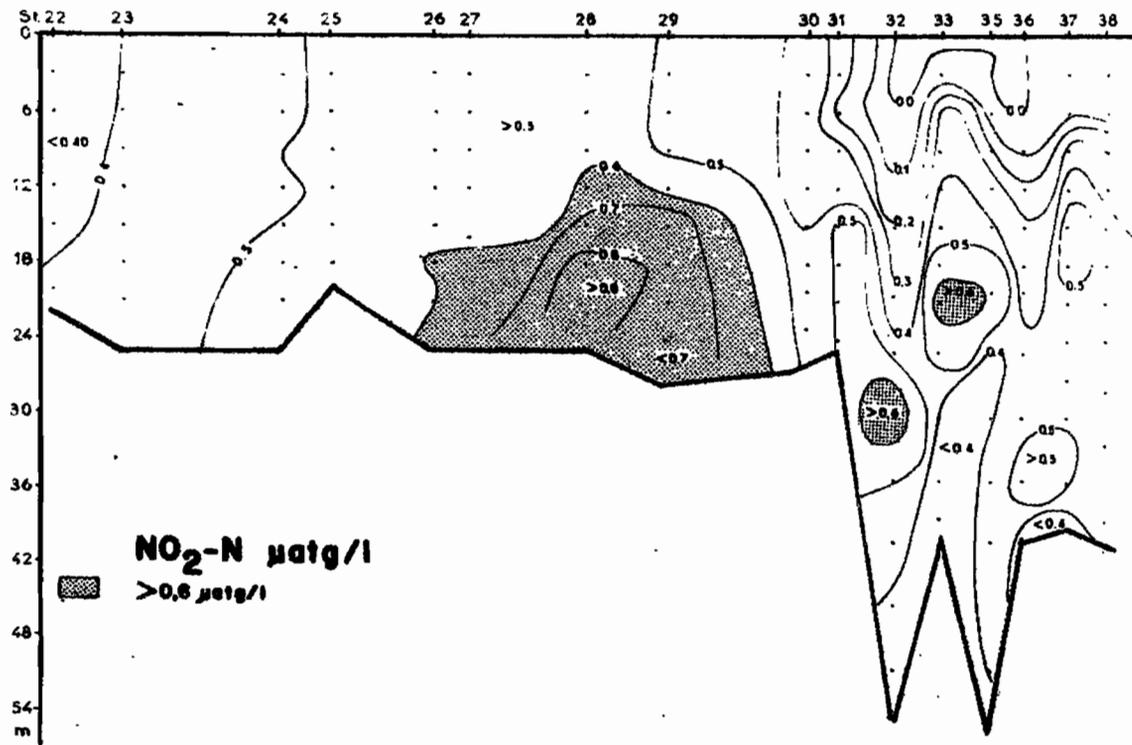
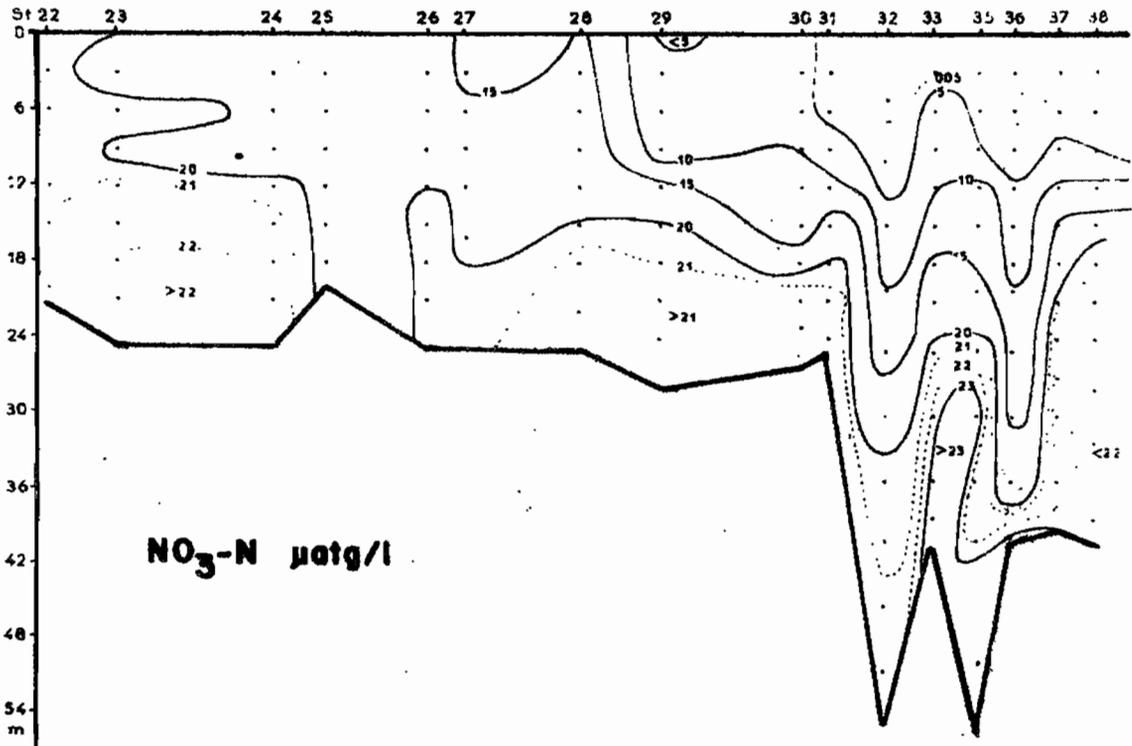


Fig. 8 - (suite)

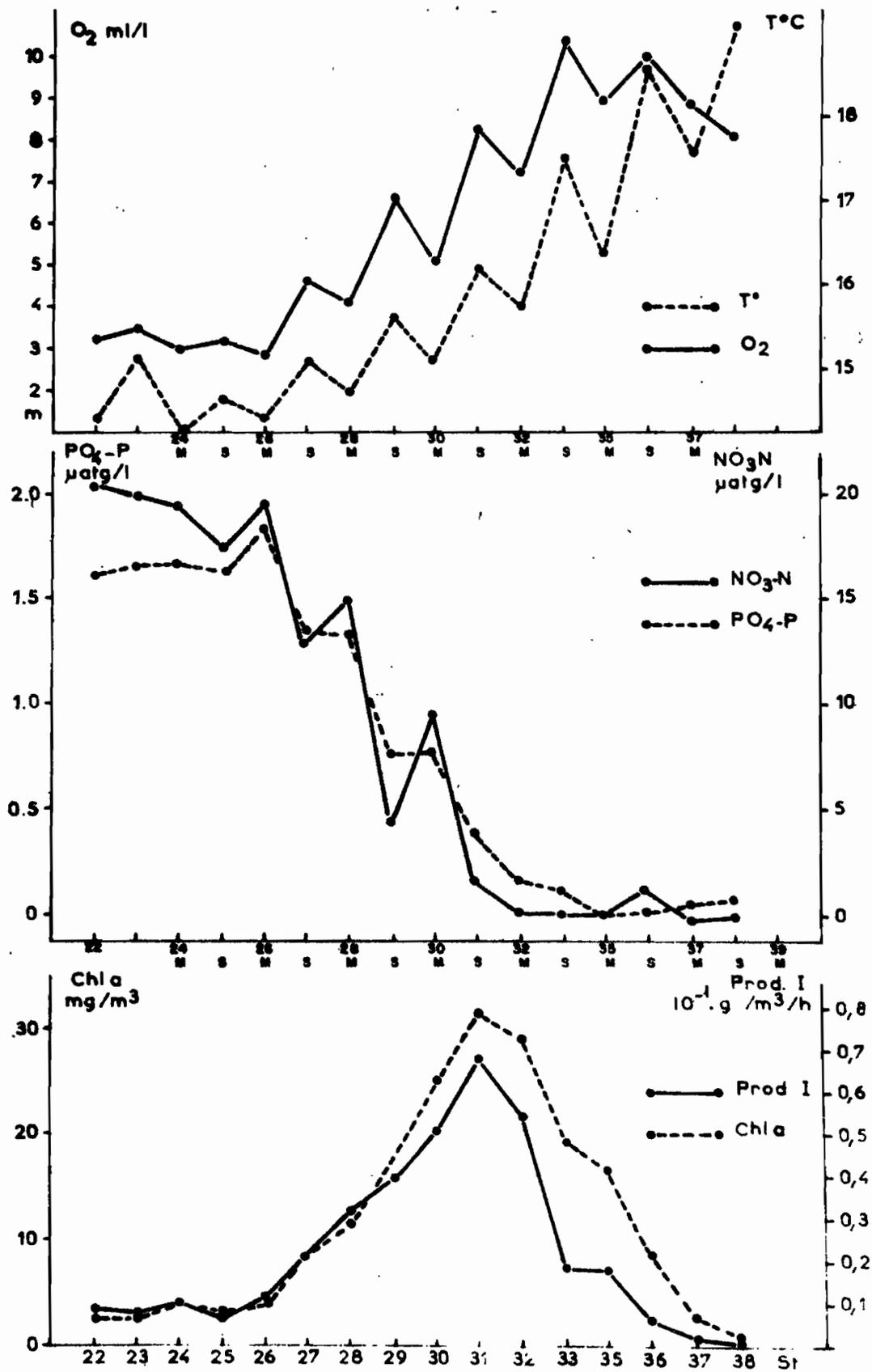


Fig. 9 - Evolution des paramètres en surface pendant le parcours de la drogue

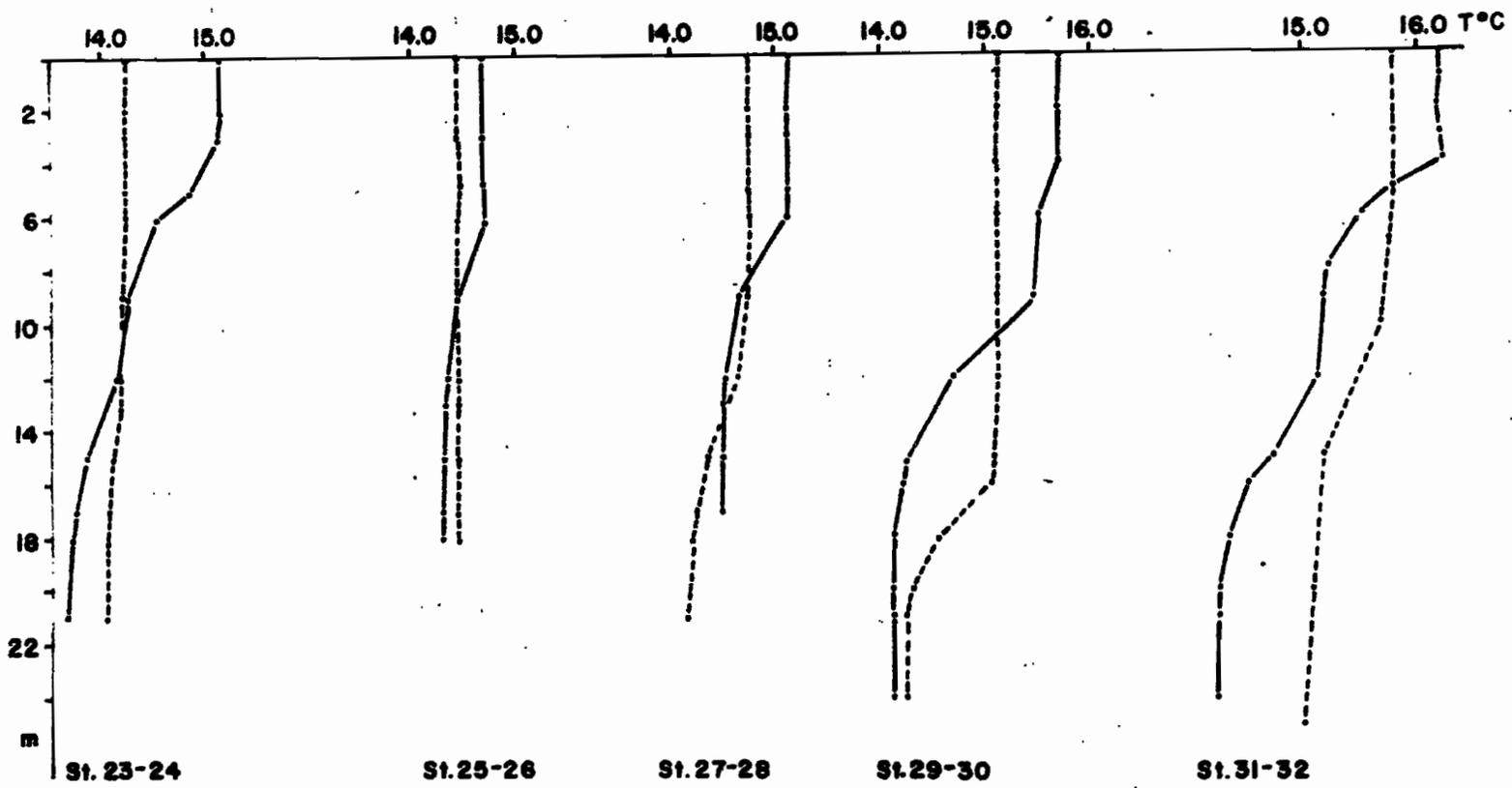


Fig. 10 - Evolution de la distribution verticale de la température entre les stations de l'après-midi (—) et les stations du lendemain (- - -).

nuit (station 26) et reste stationnaire aux stations 28 et 30. Ce palier masque en fait une augmentation puisque les phosphates continuent à être prélevés par le phytoplancton entre 14h (heure de la station) et la tombée de la nuit. Cet enrichissement peut s'expliquer par un mélange nocturne avec les couches sous-jacentes plus froides, plus pauvres en oxygène et plus riches en sels nutritifs (fig. 8). On constate en effet (fig. 10) que la thermocline présente à la station de l'après midi disparaît pendant la nuit du fait du mélange vertical. Cette homogénéisation se fait sur une profondeur variable plus importante au début qu'à la fin où une petite thermocline permanente a tendance à s'établir. On verra plus loin, en faisant le bilan des sels nutritifs, que cette homogénéisation ne suffit pas pour expliquer les augmentations nocturnes de sels nutritifs, mais qu'il y a transport effectif d'eaux de fond, comme l'a déjà montré l'étude sur la permanence de l'upwelling.

II. 4 - Evolution de la production primaire

Intégrée sur 20 mètres la production primaire croît régulièrement jusqu'à la station 32 où elle atteint 0,32 gC/m²/h alors que la couche productive passe de 15 mètres aux stations 22-24, à 8 mètres aux stations 31-32 (fig. 8). Parallèlement la couche euphotique, définie par la profondeur où pénètre 1% de la lumière reçue en surface, passe de 20 mètres et plus à environ 8 mètres aux stations 31-32 (fig. 8) du fait de l'accroissement du nombre des particules. La comparaison avec la distribution de la chlorophylle "a" montre qu'une sédimentation se produit. En effet à partir de la station 27 de fortes teneurs de chlorophylle sont observées jusqu'à 20 mètres bien au-dessous de la couche productive. De même aux stations 31-36 les maximums de phytoplancton supérieurs à 40 mg Chl_a/m³ se trouvent

au-dessous des maximums de production primaire.

II. 5 - Evolution des poids secs du mésozooplancton

Les valeurs de poids secs sont ramenées à une colonne d'eau de 1m² de surface et au m³ (Annexe n°3, fig. 11). Les biomasses par m² permettent d'estimer la richesse totale de la masse d'eau, tandis que les valeurs par m³ permettent de comparer des zones aux profondeurs différentes ce qui est le cas pour les stations 20 à 31 (profondeur de 20-25m) et 32 à 38 (profondeur de 40 à 55m). Entre le début de la poussée du phytoplancton à la station 27 et celui de la poussée du zooplancton à la station 29, ne s'est écoulée qu'une journée. Par la suite, les "pics" des échelons primaire et secondaire coïncident à la station 32, puis les biomasses décroissent simultanément. La diminution des teneurs en chlorophylle est la conséquence d'un broutage important par le zooplancton (voir infra). La diminution des biomasses de zooplancton pourrait s'expliquer par la présence d'importantes concentrations de l'anchois Anchoa guineensis à partir de la station 31 et non par le manque de nourriture puisque les quantités de phytoplancton restent importantes. L'examen de quelques contenus stomacaux de ces filtreurs carnivores a mis en évidence les principales espèces du zooplancton présentes dans le milieu: larves de Lamellibranches, Cépépodes Calanoïdes carinatus et Temoridae.

Il est possible dans un tel système d'avoir une estimation de l'accroissement net des biomasses du zooplancton ΔB pendant la phase d'augmentation des valeurs de poids secs (stations 22 à 32). Cet accroissement est la résultante de la production nette et de la mortalité. Entre ces deux stations se sont écoulés six jours, si l'on admet que la drogue a gagné 24 heures.

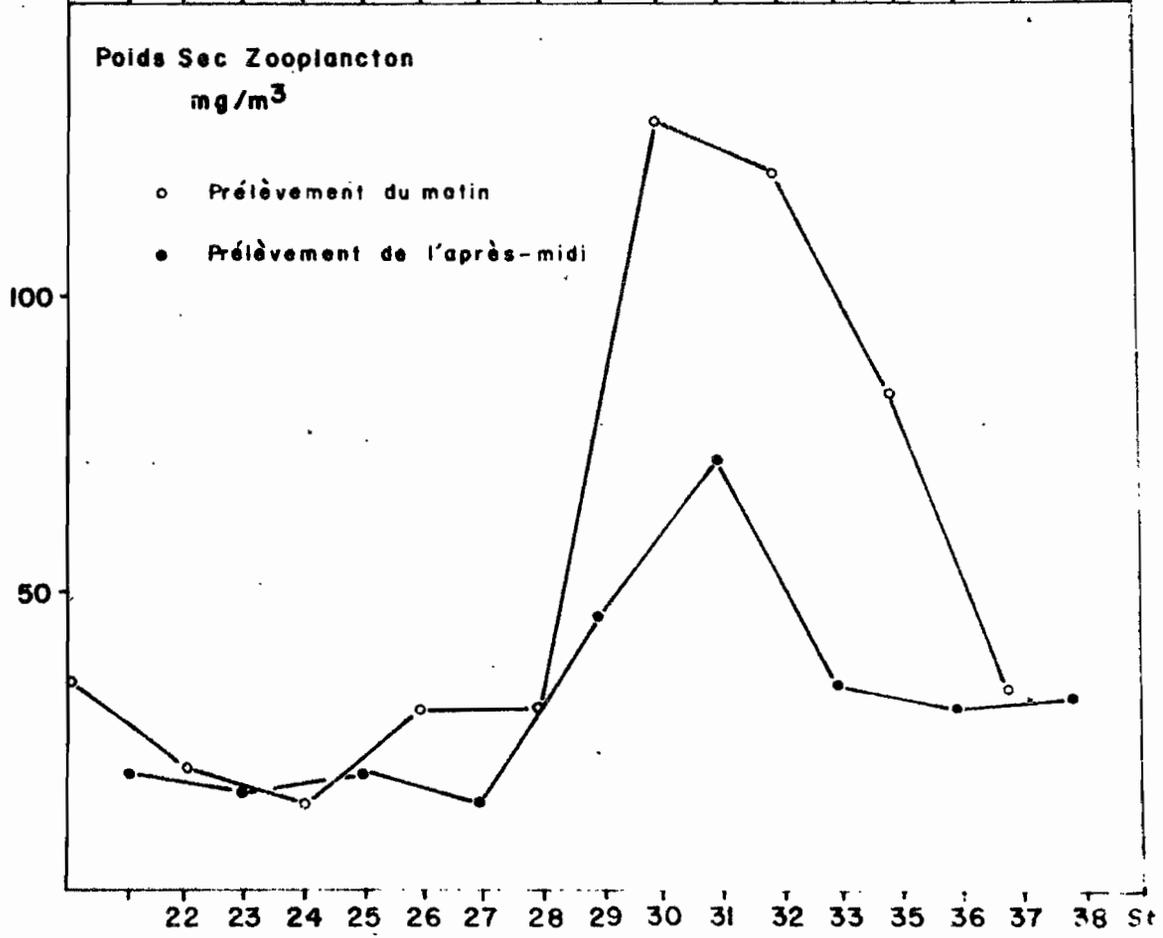
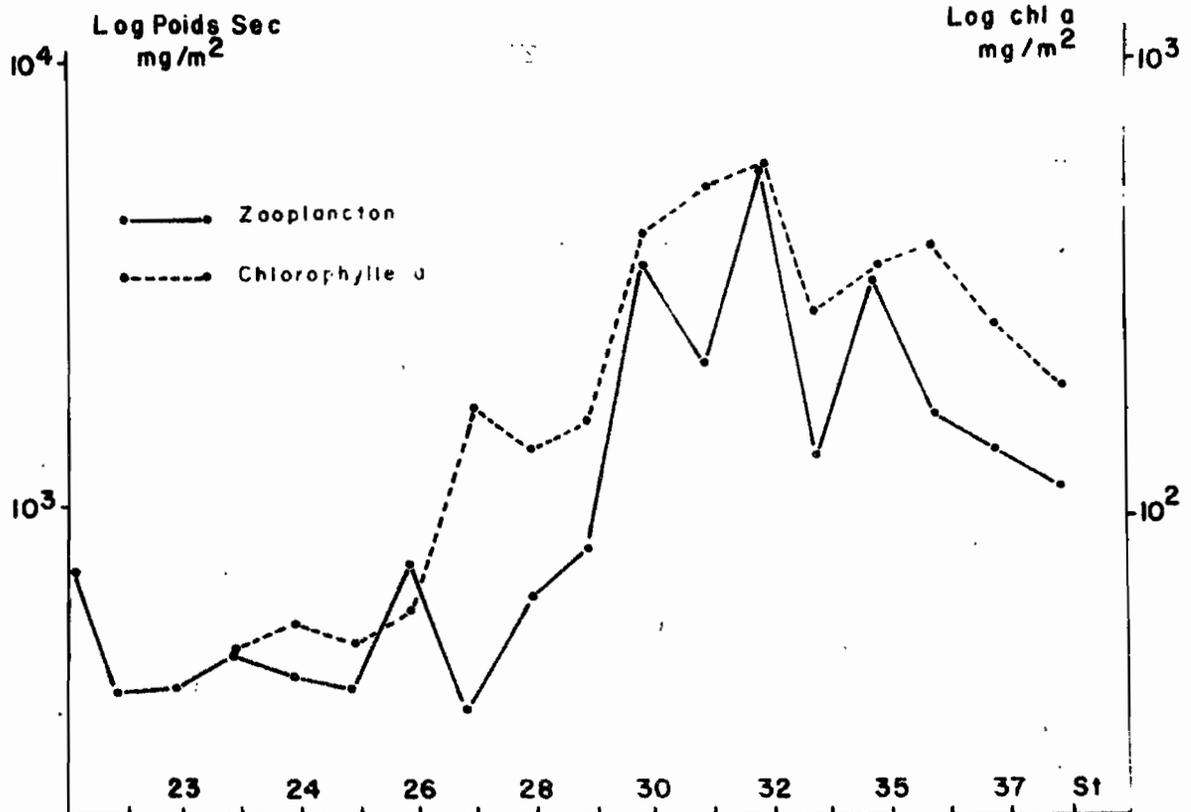


Fig. 11 - Evolution comparée de la chlorophylle "a" et des poids secs de zooplancton pendant le parcours de la drogue.

Station 22 B₁ = 20,0 mg P.S. / m³

Station 32 B₂ = 120,6 mg P.S. / m³

$$B_2 - B_1 = \Delta B \text{ en 6 jours} = 100,6 \text{ mg P.S. / m}^3$$

ou encore, un accroissement journalier moyen de $\Delta B = 16,8 \text{ mg P.S./m}^3/\text{j}$.

En admettant un modèle de croissance exponentiel (annexe n°1), on obtient un taux moyen d'augmentation journalière de la biomasse de 28% pour les traits du matin.

Le trait vertical ne capture pas les animaux près du fond ou sur le fond l'après-midi (15h, heure solaire); mais ceux-ci se trouvent dans la masse d'eau le matin (7h, heure solaire). C'est ce qui explique la courbe en dents de scie des poids secs (fig.11) et les rapports poids secs de l'après-midi/poids secs du matin, inférieurs à 1 (annexe n°3). A noter que ceci n'est pas vérifié à la station 28 pour laquelle la drogue est entrée dans le "bloom" de zooplancton: l'intensité des migrations verticales a été masquée par l'enrichissement progressif de la masse d'eau. L'importance de ces variations nycthémerales des biomasses explique que l'on ne considèrera que les valeurs des traits du matin - où l'on est certain de récolter le maximum d'organismes - pour les estimations de la production secondaire. On peut également se demander si ces organismes près du fond une partie du temps, continuent à suivre la masse d'eau.

Un calcul analogue au précédent peut être fait sur les valeurs des biomasses de l'après-midi.

Station 21 $B_1 = 18,8 \text{ mg P.S./m}^3$

Station 31 $B_2 = 72,9 \text{ mg P.S./m}^3$

$B_2 - B_1 = \text{Accroissement } \Delta B \text{ en 6 jours} = 54,1 \text{ mg P.S./m}^3$

Soit un accroissement journalier moyen $\overline{\Delta B} = 9,0 \text{ mg P.S./m}^3/\text{j}$.

Le taux moyen d'augmentation journalière de la biomasse est estimé à 17% (annexe n°3).

Ces deux valeurs moyennes ne rendent pas compte de l'accroissement énorme des biomasses entre les stations 27 et 31.

N° Station	ΔB du zooplancton en 24 h. Biomasse de départ
27-29	166%
28-30	452%
29-31	92%

De tels accroissements ne peuvent s'expliquer par la seule production, d'autant plus que ce sont des valeurs obtenues après l'action des prédateurs. Plusieurs raisons peuvent les expliquer :

- Une sous estimation des valeurs de poids sec du phyto-plancton pris au filet, par l'application de la relation chlorophylle-poids sec (voir Annexe 2).

- La sélectivité du filet peut être la raison majeure des accroissements observés. En effet, les stades jeunes (nauplii et premiers copépodites) présents dès le départ de la drogue ne sont pas

échantillonnés ou très mal - par le filet de 200 μ . Ayant acquis une taille suffisante, ils apparaissent brutalement en grand nombre dans les prélèvements (BINET et LE BORGNE, en préparation).

- Nous avons supposé les apports extérieurs négligeables, ce qui n'est pas le cas. L'advection que l'on observe jusqu'à la station 30 peut contribuer à cet accroissement. (cf. III - 3)

III.- EVALUATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE ET CALCUL DES RAPPORTS DE PRODUCTION ORGANIQUE

De la station 22 à la station 32 la drogue a suivi une masse d'eau et l'on peut calculer, sur ce parcours, la production primaire de deux façons différentes:

1° - à partir de l'accroissement des biomasses végétales donné par les mesures de chlorophylle.

2° - à partir des mesures directes de production par la méthode au ^{14}C .

Il est plus exact de dire que chacune de ces méthodes donne une partie de la production primaire brute, et il importe de savoir exactement laquelle avant de les comparer. On peut décomposer la production brute de la manière suivante:

Production brute = Production nette + Excrétion + Respiration, où la production nette représente l'accroissement effectif de la biomasse dans le volume d'eau considéré. Si l'on fait, dans une masse d'eau donnée, le bilan du carbone, de l'oxygène et des sels nutritifs, la respiration n'entre pas en ligne de compte, puisqu'elle rend au système une partie du gaz carbonique prélevé; seules la

production nette et l'excrétion prélèvent effectivement au milieu du carbone et des sels nutritifs. C'est cette production que l'on peut appeler Production Organique, qui nous intéresse ici.

Production Organique = Production nette + Excrétion organique.

Pour calculer cette production il faut limiter la masse d'eau étudiée à un volume défini. De la station 22 à la station 32 le fond était à une profondeur de 20-25 mètres sauf à la station 32 où il atteignait 55 mètres. C'est pourquoi nous avons choisi un volume de 20 m³ (1m² sur 20m de profondeur). Ce volume déborde largement la couche euphotique, mais n'est certainement pas suffisant pour négliger la perte de matière organique par sédimentation. A partir de la station 32 les distributions de la chlorophylle et de l'ammoniaque montrent bien que des quantités importantes de matière organique sont perdues par le système.

Les valeurs seront exprimées en gC/m² et par unité de temps.

III.1 - Chlorophylle "a"

La quantité de chlorophylle contenue dans la masse d'eau représente une estimation de la biomasse du phytoplancton; son augmentation traduit donc l'accroissement de la biomasse. Cependant une partie du phytoplancton produit est consommée par broutage ou sert du système par sédimentation. Les valeurs de chlorophylle observées représentent donc la production nette moins la somme: broutage + sédimentation. Cette production pourra s'exprimer en grammes de carbone si l'on connaît le rapport C/chla. Le facteur varie suivant les espèces et les conditions environnantes entre 20 et 70 ou plus. Il est toujours

faible en zone d'upwelling. RYOTHER et al (1971) ont adopté 35 alors que STRICKLAND (1965) propose 25 pour des eaux riches en diatomées avec excès d'azote et de phosphore, en se référant aux travaux d'ANTIA et al (1963). C'est ce dernier rapport que l'on a adopté.

Production Chla = Production nette - broutage - sédimentation.

En 5,5 jours la production de carbone calculée par cette méthode atteint 13,33 gC/m².

III.2 - Méthode du ¹⁴C

Les courbes cumulatives de la Production nette et de la Production Organique (calculées en prenant les valeurs de la station du matin pour les six premières heures d'ensoleillement et celles de la station de l'après-midi pour les six dernières) divergent de façon excessive (fig.12).

Les valeurs d'excrétion seraient surestimées puisque le rapport Excrétion/(Excrétion + Production) (Tableau I) dépasse largement la valeur maximum de 45% trouvée par RYOTHER et al (1971) dans les régions les moins productives de l'upwelling du Pérou. De même ANTIA et al (1963) avaient estimé que, dans la période de croissance, cette excrétion représentait 35% de la production nette alors qu'ici les valeurs trouvées vont de 41 à 225% de la station 36. RYOTHER et al (1971) pensent également que cette excrétion est d'autant plus faible que le taux de production est plus important contrairement aux résultats du tableau I.

Les stations où ces rapports sont les plus élevés correspondent à la fin du "bloom", là où le phytoplancton est plus abon-

dent. Les quantités importantes de phytoplancton accroissent les durées de filtration et surtout, les cellules ne sont plus en pleine vigueur ce qui augmente leur fragilité. Bien que la dépression soit faible lors de la filtration (200mm de Hg), ces deux raisons peuvent expliquer une lyse partielle des cellules et le passage dans le filtrat sous forme dissoute d'une partie de la matière organique assimilée. De ce fait la production nette serait sous-estimée au profit de l'excrétion. La courbe de la production nette réelle devrait se situer entre celle de la production nette mesurée et celle de la production organique se rapprochant de cette dernière lorsque la quantité de chlorophylle croit. Ceci pourrait expliquer que la production calculée à partir de la chlorophylle soit supérieure à la production nette mesurée au ^{14}C (stations 30 - 31 et 32)

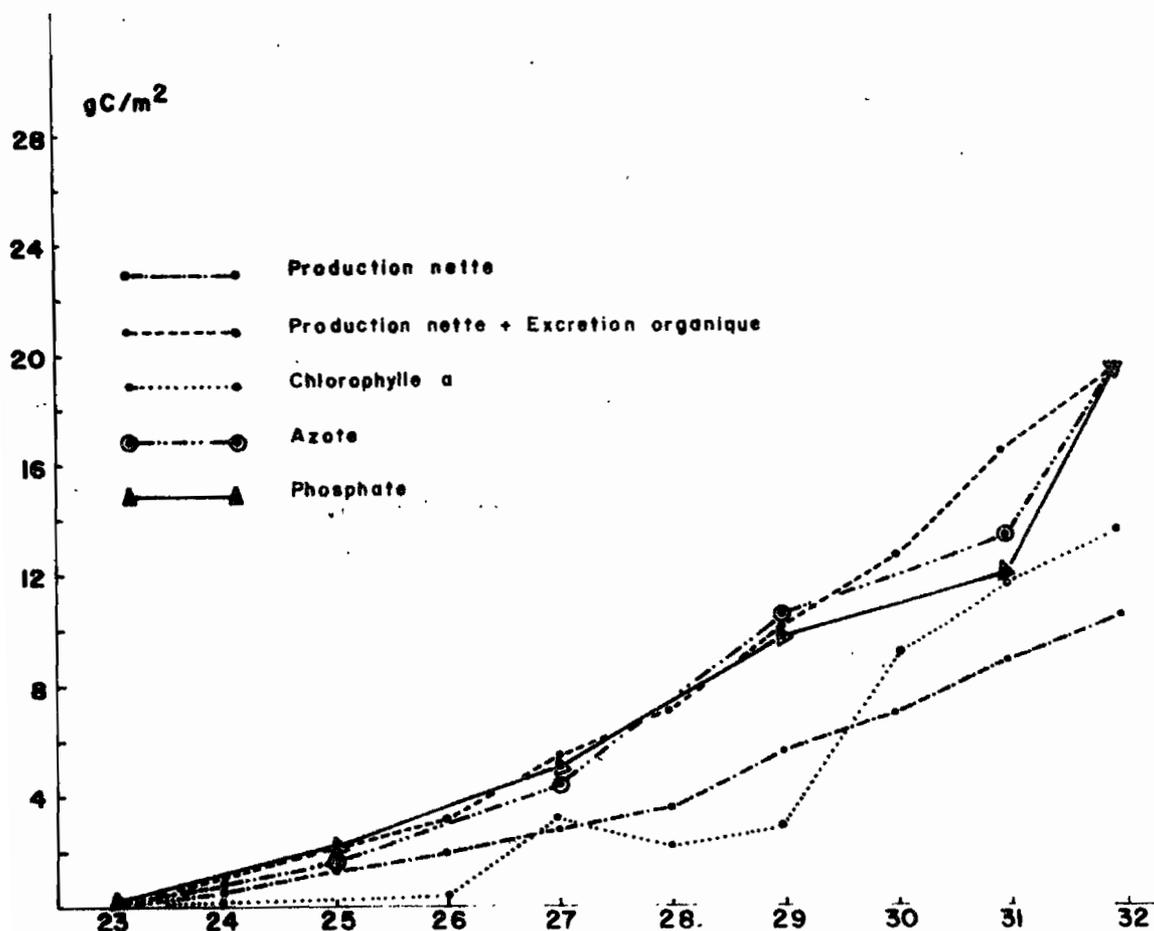


Fig. 12 - Estimation de la production primaire par différents moyens (voir texte)

alors qu'elle devrait lui être inférieure puisqu'une partie de la chlorophylle sort du système par broutage et sédimentation. Quoiqu'il en soit la somme production nette mesurée + excrétion organique mesurée représente bien la production organique totale. En 5,5 jours, elle atteint 19,4 gC/m².

Stations	Production nette (¹⁴ C) mgC/m ² /6h (1)	Excrétion (¹⁴ C) mgC/m ² /6h (2)	Rapport (%): (2)/(1)+(2)
22	0,56	0,23	21
23	0,57	0,38	40
24	0,87	0,46	35
25	0,50	0,40	44
26	0,97	0,42	30
27	0,86	0,77	47
28	1,98	0,97	33
29	1,32	1,19	47
30	2,85	1,81	47
31	1,49	1,45	49
32	1,93	2,87	60
33	1,37	2,29	63
35	0,96	1,84	63
36	0,43	0,96	69
37	0,57	1,03	64

TABLEAU I : Production et excrétion du phytoplancton

III.3.- Calcul des rapports de production organique $\Delta C / \Delta N / \Delta Si / \Delta P$.

Le phytoplancton consomme des sels nutritifs et dans les conditions normales, il n'en n'excrète pas, si bien que l'on peut calculer les rapports $\Delta C / \Delta N / \Delta Si / \Delta P$ en connaissant la consommation des sels nutritifs. Les rapports O/C/N/P couramment employés, tels ceux de REDFIELD et al (1963) sont des rapports déduits des analyses de plancton correspondant à une production nette alors que les sels nutritifs prélevés représentent l'ensemble de la production organique. La consommation des sels nutritifs peut se déduire de leur diminution dans la masse d'eau de la station 23 à la station 32 (fig.13). On constate qu'aux stations 26 et 28, qui sont des stations du matin, les quantités de nitrate et de phosphate contenues dans la masse d'eau augmentent. Ceci ne peut s'expliquer que par un apport extérieur de sels nutritifs amenés avec les eaux du fond. Il faut tenir compte de cette advection dans le calcul de la consommation des sels nutritifs. Pour ce faire on utilisera les profils de température (fig.10). On constate, en effet, qu'il y a homogénéisation pendant la nuit mais que la température moyenne est souvent plus faible le matin que le soir précédent.

St.	23	24	25	26	27	28	29	30
	Soir	Matin	Soir	Matin	Soir	Matin	Soir	Matin
Tempér. moyenne	14,28	14,15	14,47	14,42	14,70	14,50	14,97	14,97

Cette différence de température permet de calculer l'advection, c'est à dire la quantité d'eau du fond nécessaire pour refroidir la masse d'eau en supposant qu'il y ait homogénéisation complète pendant la nuit. On en déduira l'excès de sels nutritifs et le défaut d'oxygène correspondant à cette advection. Les caractéristiques de l'eau de fond (Température, Oxygène,

Nitrate , Phosphate , Silicate) sont celles mesurées à chaque station, près du fond (Tableau II). Ces résultats sont sans doute surestimés puisque négligeant le refroidissement nocturne par rayonnement, on attribue le refroidissement exclusivement à l'advection. Les résultats cumulés de la station 23 à la station 32 sont les suivants:

- Production Organique ^{14}C (matgC): 1617
- Consommation d'azote (matg.): 407
- Consommation de phosphore (matg.): 37,5
- Consommation de Silicium (matg.): 276
- Production d'oxygène (litres): 98,6

Soient des rapports atomiques $\Delta\text{C}/\Delta\text{N}/\Delta\text{Si}/\Delta\text{P} = 43/11/7,4/1$.

Ces rapports recourent largement ceux d'ANTIA et al. (1963): C/N = 3 et N/P = 12-15. Les courbes de production calculées au moyen de ce rapport à partir de la consommation des sels nutritifs sont représentées sur la figure 12.

N°Stations Advection	23-24	25-26	27-28	29-30
Volume d'eau (m ³)	5	6	10	0
Silicates (matg)	10	11	50	0
Nitrates (matg)	6.5	15	50	0
Phosphates (matg)	1	2.16	5.5	0
Oxygène (litres)	- 4	- 2.5	- 15.5	0

TABLEAU II: - Advection de sels nutritifs et d'oxygène.

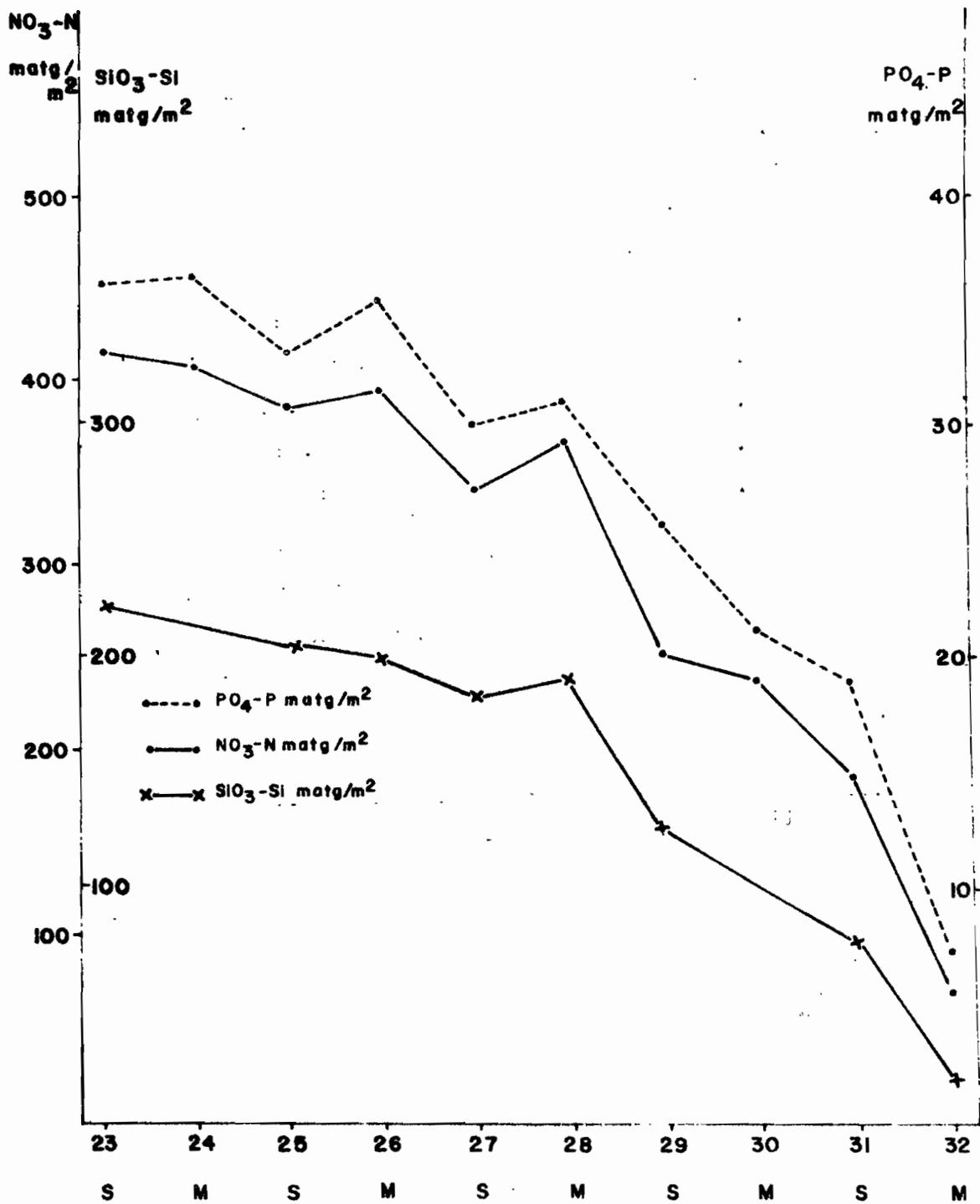


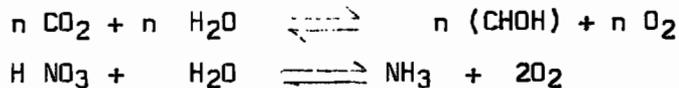
Fig. 13 - Evolution des sels nutritifs pendant le parcours de la drogue. Valeurs intégrées.

III.4.- Calcul de la production d'oxygène et de l'enrichissement par l'atmosphère

La photosynthèse produit de l'oxygène qui est en partie consommé par la respiration des divers organismes vivants. Mais de l'oxygène également apporté au système par contact avec l'air se dissoudra jusqu'à ce que la saturation soit atteinte, c'est à dire jusqu'à la station 31 (fig.8). A partir des valeurs d'oxygène on peut donc obtenir le bilan:

$$\begin{aligned} \text{Production d'Oxygène mesurée} &= \text{Production du phytoplancton (organique)} \\ &+ \text{Apport Atmosphérique} - \text{Respiration} \\ &\quad (\text{Poissons, plancton, benthos}) \end{aligned}$$

Pour calculer la quantité d'oxygène produit par le phytoplancton, on postulera la réversibilité des réactions d'oxydation de la matière organique:



Pour des rapports $\Delta C / \Delta N / \Delta Si / \Delta P = 43/11/7,4/1$ la production d'oxygène égale 130 atg pour 1 atg de phosphore.

D'après ce rapport la production d'oxygène correspond à 55 litres. Or la production d'oxygène mesurée est de 99 litres, la différence (44 litres) doit correspondre au bilan des apports atmosphériques et de la respiration des organismes (plancton, poissons, benthos). Les mesures de respiration du zooplancton (Tableau III) montrent que jusqu'à la station 32 il a été respiré 300 matg d'O₂/m², soient 3,4 litres. Les apports atmosphériques représenteraient donc 47,4 litres d'oxygène. Ce résultat est plausible puisque, du fait de l'advection, la sous-saturation est de 60 litres environ jusqu'à la station 26 et qu'elle est encore de 24 litres à la station 30. Cependant l'advection ayant été vraisemblablement surestimée (refroidissement nocturne négligé) les 99 litres d'oxygène produits le sont également, de même que la quantité d'oxygène d'origine atmosphérique.

N° Station	Respiration Oxygène $\mu\text{atg}/\text{m}^2/\text{j}$	Excrétion $\text{NH}_4\text{-N}$ $\mu\text{atg}/\text{m}^2/\text{j}$	Excrétion N Total $\mu\text{atg}/\text{m}^2/\text{j}$	Excrétion N organique $\mu\text{atg}/\text{m}^2/\text{j}$	Excrétion $\text{PO}_4\text{-P}$ $\mu\text{atg}/\text{m}^2/\text{j}$	Excrétion P Total $\mu\text{atg}/\text{m}^2/\text{j}$	Excrétion P organique $\mu\text{atg}/\text{m}^2/\text{j}$
20	9 249	596	1 151	555	59	112	53
24	5 565	344	848	504	40	60	20
26	10 032	1 167	1 993	826	107	201	94
28	12 393	1 248	2 311	1 063	97	212	115
30	260 791	22 165	32 369	10 204	2 436	4 717	2 281
32	403 190	24 543	48 513	23 970	2 112	5 933	3 821
35	323 803	24 073	57 158	32 085	2 324	6 655	4 331
37	77 855	4 887	9 438	4 550	522	832	310

TABLEAU III - Quantités d'oxygène respiré, d'azote et de phosphore excrétés par le zooplancton (filet 200 μ) - par m² et par jour.

IV.- EVALUATION DE LA PRODUCTION SECONDAIRE

A l'échelon d'une population, la production journalière nette peut être estimée à partir des quantités de matière ou d'énergie assimilées et de celles perdues par la respiration, d'après la relation:

$$P = AR - T$$

P : production nette (mg de C ou de poids secs/j.)

A : Coefficient d'assimilation (sans dimension)

R : Ration, ou quantité de nourriture ingérée (mg C ou de poids sec/j.)

T : Dépenses en respiration (mg C/j.)

Pour SHUSHKINA (1968) citant les travaux d'autres auteurs, le coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée pour la croissance K_2^* est compris entre 0,2 et 0,5 avec une probabilité plus forte entre 0,3 et 0,4. Ce rapport K_2 représente la fraction de l'énergie assimilée qui passe en production nette.

$$\text{Soit: } K_2 = \frac{P}{AR} = \frac{P}{P + T} . \text{ On a donc: } P = \frac{K_2 T}{1 - K_2} \text{ qui est la}$$

relation entre la production nette et la respiration. P varie entre deux limites correspondant à $K_2 = 0,2$ et $K_2 = 0,5$.

$$K_2 = 0,2 \quad P = 0,25 T$$

$$K_2 = 0,5 \quad P = T$$

Ces rapports s'entendent pour des valeurs de P et T exprimées en énergie. En raison de la forte corrélation qui la lie au carbone (PLATT & al, 1969), nous utiliserons ce rapport, d'ailleurs sensiblement le même pour le phosphore et l'azote. Dans le tableau IV figurent les deux valeurs limites

* net growth efficiency.

de la production pour $K_2 = 0,2$ et $K_2 = 0,5$, exprimées en carbone. Le quotient respiratoire (Q.R.) est supposé égal à 1, ce qui implique une nutrition exclusivement glucidique. Le rapport atomique (O/NH₄⁺ - N égal à 13,5 est suffisamment élevé pour que l'on puisse admettre cette hypothèse (LE BORGNE, 1973).

A titre indicatif, la correspondance de carbone à pgids sec a été calculée de façon à connaître le rapport journalier Production/Biomasse (P/B). D'après CURL (1962), on peut estimer que le carbone représente environ 30% du poids sec d'un plancton dominé par les Crustacés, ce qui est le cas ici. La productivité P/B est à peu près constante jusqu'à la station 26 (tableau IV). Elle atteint sa valeur la plus forte à la station 35 pour laquelle l'estimation minimum (pour $K_2 = 0,2$) est de 48,1%. Une telle valeur est normale en zone d'upwelling et correspond à un doublement de la biomasse de zooplancton en 48 heures, donc à la phase exponentielle de croissance des crustacés. CORNER & al. (1967) démontrent pour le Copépode Calanus finmarchicus que la biomasse sextuple en cinq jours entre les stades III et V, amenant un rapport P/B supérieur à 100%. A l'échelon d'une population dominée par les stades jeunes de Copépodes (BINET & LE BORGNE, en préparation), il n'y a donc rien d'étonnant.

Les valeurs de production obtenues pour $K_2 = 0,5$ des stations 30 à 37 sont nettement surestimées (tableau IV). Il est certain que dans cette zone du "bloom" phytoplanctonique, le zooplancton a un métabolisme fortement augmenté (Annexe 3) du fait de l'abondance de nourriture et le rapport K_2 diminue. En effet, lorsque la nourriture est abondante, la ration-quantité de nourriture ingérée - augmente (SUSCHENYA, 1970; PARSONS & LE BRASSEUR, 1970). Or cette augmentation de la ration entraîne une diminution du coefficient d'utilisation de la nourriture ingérée pour la croissance K_1 (SUSCHENYA, 1970) c'est à dire du rapport Production nette/Ration. On s'accorde à présent à reconnaître qu'il n'y a pas d'"overgrazing" (surbroutage), c'est à dire de diminution du coefficient d'assimilation lorsque la ration augmente (CORNER & DAVIES, 1971).

n° Station	Respiration matg O/m ² /j	K ₂ = 0,2 ou Production nette = 0,25 respiration			K ₂ = 0,5 ou Production nette = respiration		
		Production du zooplancton mgC/m ² /j	Production mg Poids sec/ m ² /j	Rapport journalier P/B(%)	Production du zooplancton mgC/m ² /j	Production en mg Poids sec/ m ² /j	Rapport journalier P/B(%)
20	9,25	13,9	46	6,4	55,5	185	25,7
22	5,23	7,9	26	6,5	31,4	105	25,9
24	5,57	8,4	28	6,7	33,4	111	26,9
26	10,03	15,0	50	6,7	50,2	201	26,7
28	12,39	18,6	62	10,1	74,3	248	40,3
30	260,79	391,2	1 304	36,3	1 564,5	5 214	145
32	403,19	604,8	2 016	34,0	2 419,1	8 063	136
35	323,80	485,7	1 619	48,1	1 943,8	6 475	192
37	77,86	116,8	389	28,5	467,2	1 557	114

TABLEAU IV - Evaluation de la production secondaire à partir de la respiration : estimation entre deux limites correspondant à K₂ = 0,2 et K₂ = 0,5 (voir détails dans le texte)

Il existe donc une relation linéaire entre K_1 et K_2 , et toute augmentation de la ration entraîne une diminution de K_2 . Pour résumer, cela revient à dire que dans les zones riches en phytoplancton, le zooplancton broûte davantage mais a un métabolisme plus élevé. D'où une production nette relativement plus faible.

Comme pour la production primaire, il est possible d'estimer la production secondaire pendant six jours en cumulant les valeurs des stations 22 à 32 du tableau IV. On obtient alors une production comprise entre 1,05 et 4,2 gC/m², soit entre 7 et 25% de la production primaire selon la valeur du K_2 .

V.- INTERRELATIONS ZOOPLANCTON-PHYTOPLANCTON

On constate qu'entre le début du "bloom" de phytoplancton et celui du zooplancton, ne se sont écoulées que 24 heures, ce qui est très court (fig.11). Il est vraisemblable qu'un système d'upwelling stabilisé depuis des mois ne se comporte pas, du point de vue de ses populations, comme un "bloom" printanier en zone tempérée ou comme un upwelling naissant. Un cycle biologique - en relation avec le sous-courant - a dû s'installer qui a réussi à adapter les besoins énormes des stades en pleine croissance à la présence du phytoplancton. L'examen de l'évolution des différents stades larvaires du Copépode Calanoïdes cerinatus tend à confirmer cette hypothèse (BINET & LE BORGNE, en préparation).

La disparition du phytoplancton par broutage, ou "grazing", par le zooplancton peut être estimée indirectement à partir des besoins en carbone du zooplancton pour couvrir à la fois ses besoins métaboliques (respiration) et la production de matière nouvelle. On suppose d'une part que tout le zooplancton prélevé au filet WP2 se nourrit de phytoplancton et d'autre

part que ce dernier est l'unique source de carbone, les agrégats particuliers jouant un rôle négligeable en zone d'upwelling. Le calcul a été fait de la façon suivante, à partir des valeurs de la respiration.

1 - Les besoins minimums en carbone doivent couvrir les pertes de la respiration. Pour un coefficient respiratoire $Q.R. = 1$, il faut deux atomes d'oxygène pour un atome de carbone. Ces besoins minimums représentent la quantité assimilée par l'organisme. La quantité ingérée, quant à elle, est supérieure. Ainsi que nous l'avons vu précédemment, le coefficient d'assimilation est constant, quelle que soit la quantité de nourriture ingérée (ration). D'après les résultats de CONOVER (1966), pour du plancton mélangé il est de 70% en moyenne pour la matière organique, valeur que nous utiliserons. D'autres auteurs ont trouvé des valeurs très voisines: 66% pour Artemia salina (SUSHCHENYA, 1970), 72% pour les Carnivores (cité par SAMEOTO, 1972).

2 - A ces besoins minimums, s'ajoutent ceux de la production nette qui sont compris entre 2 valeurs correspondant à $K_2 = 0,2$ et $K_2 = 0,5$, toujours en tenant compte d'un coefficient d'assimilation de 70%.

On obtient donc des quantités totales de carbone ingérées comprises entre deux limites (fig.14 et tableau V). De plus, les calculs des rapports entre la quantité de carbone ingérée et la production primaire nette ont été effectués. Au départ de la drogue (station 22), le "grazing" affecte peu la production primaire: le broutage représente de 4 à 9% du phytoplancton produit. En revanche, à partir de la station 30, correspondant au "bloom" du zooplancton, toute la production primaire nette disparaît par broutage, celui-ci atteignant 260% à 400% de la production primaire à la station 35. Par conséquent, les chutes des biomasses du phytoplancton s'expliquent par le fait que la production nouvelle est utilisée entièrement par le zooplancton, et que d'autre part les stocks accumulés sont à leur tour entamés.

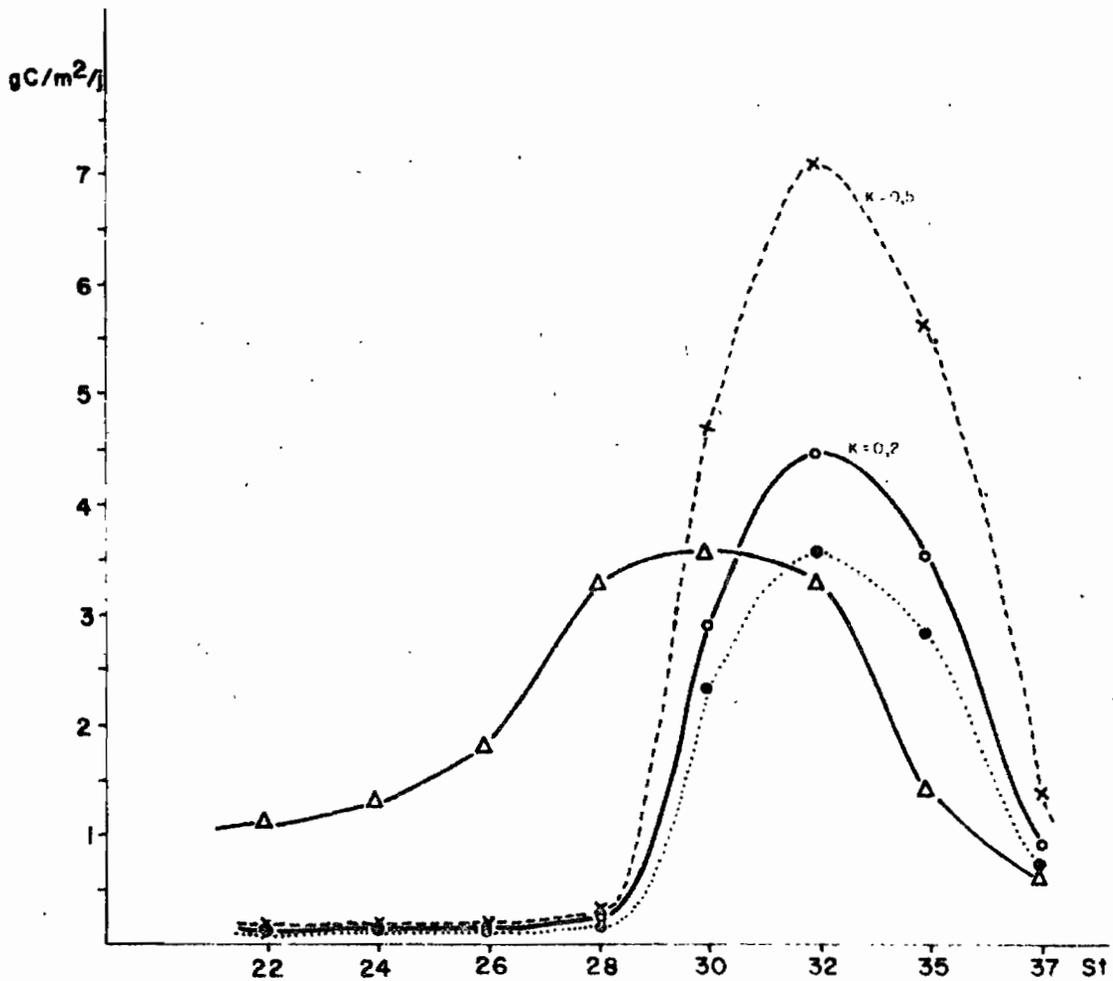


Fig. 14 - Estimation des quantités de carbone ingérés par le zooplancton: besoins pour respiration $\bullet \cdots \bullet$; besoins pour respiration et production $\left\{ \begin{array}{l} K_2 = 0,2 \circ \text{---} \circ \\ K_2 = 0,5 \times \text{---} \times \end{array} \right.$; production primaire nette. ($\Delta \text{---} \Delta$)

VI.- REGENERATION

VI.1 - Indices de régénération

Au fur et à mesure du développement des divers niveaux trophiques, une partie des sels nutritifs utilisés est régénérée et remise à la disposition du phytoplancton. Par rapport aux eaux du large de même salinité, il y a, sur le plateau continental, enrichissement en phosphate et silicate et appauvrissement en oxygène (fig.3). L'absence d'augmentation des teneurs en nitrate

N° Station	Respiration matg O'/m2/j	Carbone ingéré pour la respiration gC/m2/j	Rapport (%): Carbone ingéré Production primaire	Carbone ingéré pour la production nette gC/m2/j		Quantité totale de carbone ingéré gC/m2/j		Rapport (%): Carbone ingéré Production primaire	
				K ₂ =0,2	K ₂ =0,5	K ₂ =0,2	K ₂ =0,5	K ₂ =0,2	K ₂ =0,5
20	9,25	0,079	-	0,020	0,079	0,099	0,158	-	-
22	5,23	0,044	3,9	0,011	0,044	0,055	0,088	4,88	7,8
24	5,57	0,048	3,5	0,012	0,048	0,060	0,096	4,37	7,0
26	10,03	0,086	4,7	0,022	0,086	0,108	0,172	5,90	9,4
28	12,39	0,104	3,2	0,026	0,104	0,130	0,208	3,94	6,3
30	260,79	2,191	62,1	0,548	2,191	2,739	4,382	77,6	124,2
32	403,19	3,387	102,9	0,847	3,387	4,234	6,774	128,7	218,4
35	323,80	2,720	195,7	0,680	2,720	3,400	5,440	244,6	391,4
37	77,86	0,654	93,4	0,164	0,654	0,818	1,308	116,9	186,8

TABLEAU V - Besoins en carbone du zooplancton calculés à partir des valeurs de la respiration et de la production nette (K₂ = 0,2 et K₂ = 0,5) (Q. R. = 1 et taux d'assimilation = 0,7) et relation avec la production primaire.

résulte de la lenteur de la régénération de ce sel par rapport à la vitesse de régénération du phosphate ou du silicate (GRILL et RICHARDS, 1964). La distribution de l'ammoniaque sur le parcours de la drogue témoigne de la régénération des sels azotés (fig.8): intégrés sur vingt mètres la quantité d'ammoniaque passe de 1.71 matg/m² (st.24) à 18 matg/m² (st.32). La production de nitrite, en quantité moindre que l'ammoniaque, est aussi un indice de la régénération de l'azote.

VI.1.1.- Distribution de l'ammoniaque

En suivant la drogue, les teneurs en ammoniaque initialement faibles croissent d'abord sur le fond à partir de la station 28. On observe ensuite (fig.8) un double maximum d'ammoniaque, l'un sur le fond l'autre à une profondeur de 20 mètres environ. Le premier maximum observé sur le fond, provient de la reminéralisation de la matière organique sédimentée qui s'y accumule. On retrouve d'ailleurs ce maximum pour les phosphates (> 2 uatg/l) et silicates (> 12 uatg/l). Le second maximum d'ammoniaque est situé à la base de la couche euphotique (définie par la profondeur où pénètre 1% de l'énergie lumineuse reçue en surface), ainsi qu'on le remarque sur le trajet de la drogue (fig.8) et la radiale du large (fig.15). Sachant que l'ammoniaque est consommé préférentiellement au nitrite et au nitrate, on peut supposer qu'il est produit dans toute la couche superficielle, mais immédiatement réutilisé dans la couche euphotique, très productive. Il n'est donc décelable qu'en profondeur là où la photosynthèse est réduite. Dans les zones de divergence, telles les stations 50 et 52, de l'ammoniaque est amené à la surface; il devient dans ces conditions un bon traceur de circulation, permettant de retrouver (fig.15) un schéma voisin de celui de BANG (1971): convergence aux stations 43-48 induisant le recyclage de l'eau dans l'upwelling côtier et divergence aux stations 50-52 sur la pente du plateau continental.

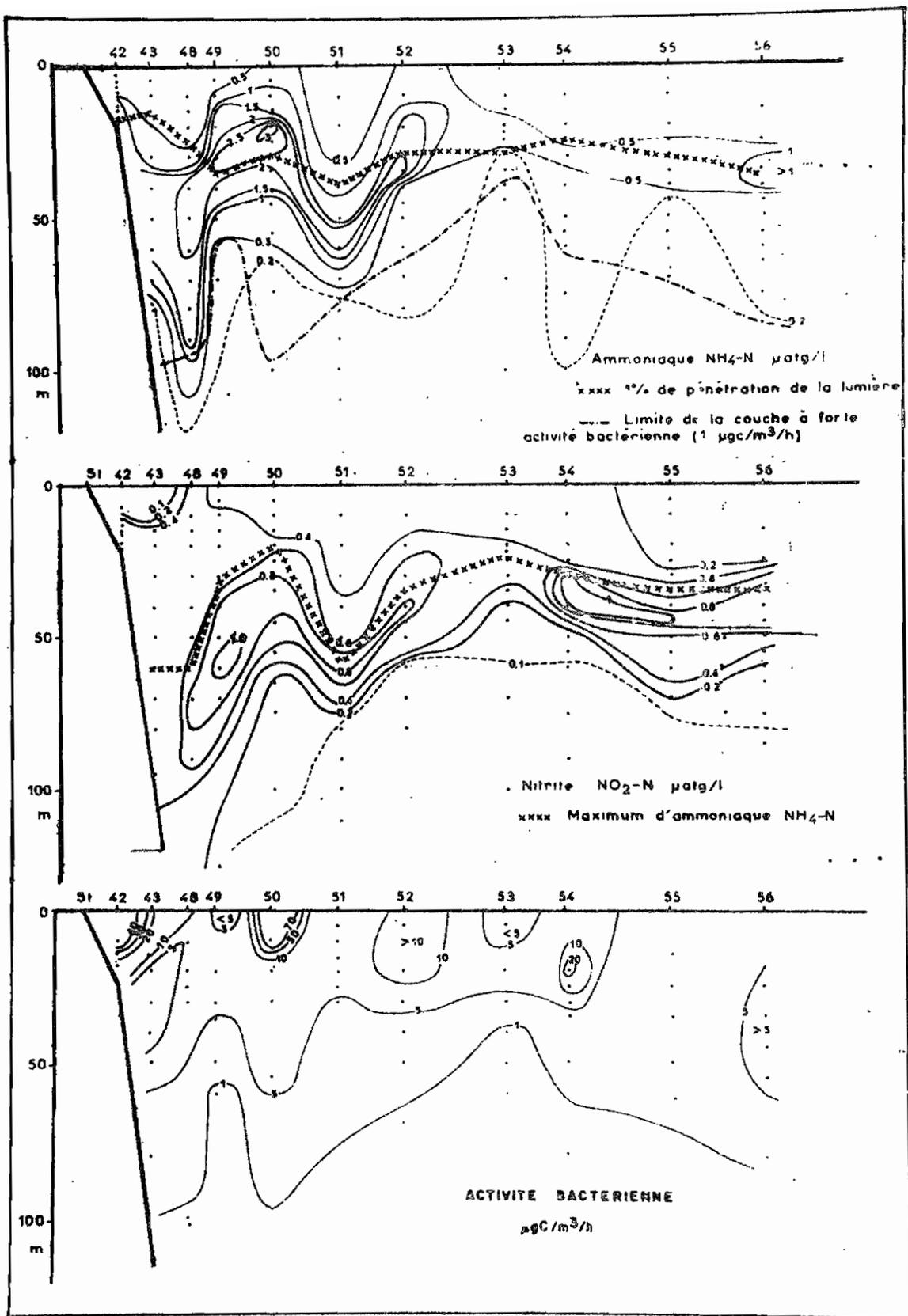


Fig. 15 - Distribution verticale de l'ammoniaque, du nitrite et de l'activité bactérienne sur la radiale du large, (radiale IV).

VI.1.2.- Distribution du nitrite

Le nitrite suit une évolution parallèle à celle de l'ammoniaque avec cette différence, toutefois que dès le départ de la drogue les teneurs en nitrite sont relativement élevées, voisines de $0,5 \mu\text{atg/l}$. Les valeurs maximums d'azote sous forme de nitrite sont plus faibles que pour l'azote ammoniacal et le double maximum apparaît moins nettement. La position du maximum de nitrite est toujours voisine de celle du maximum d'ammoniaque, se situant parfois légèrement au-dessous (fig.15). Il est donc logique de penser que le nitrite est le résultat de l'oxydation de l'ammoniaque. S'il est relativement abondant dans les eaux de surface dès le départ de la drogue, c'est qu'elles viennent, en partie, des régions voisines du maximum de nitrite et que ces eaux ont plongé à la convergence (stations 43-48). L'ammoniaque qu'elles pouvaient contenir au départ disparaît peu à peu, par oxydation, au profit du nitrite. On ne saurait invoquer la dénitrification pour la formation du nitrite puisque nulle part on n'observe des teneurs en oxygènes aussi faibles que celles du Pérou (WOOSTER et al, 1965).

VI.1.3.- Distribution du phosphate

On a vu que les teneurs en phosphate les plus élevées ($> 2 \mu\text{atg/l}$) apparaissaient sur le fond là où les concentrations d'ammoniaque sont également fortes. Mais on n'observe pas de maximum de phosphate au niveau du maximum d'ammoniaque, comme on pourrait s'y attendre, si l'on admet que le phosphate et l'ammoniaque sont régénérés en même temps. Ce maximum pourrait être masqué car les quantités de phosphate régénéré sont dix fois plus faibles que celles d'ammoniaque (LE BORGNE, 1973), et qu'il devrait apparaître dans une zone où le gradient vertical de phosphate est très important. Si tel est bien le cas, il suffit de comparer les teneurs de phosphate à celles de nitrate,

qui n'est pas régénéré: le rapport $\frac{NO_3-N}{PO_4-P}$ devrait être minimum là où le phosphate est régénéré sans être consommé, c'est à dire à la base de la couche euphotique au niveau du maximum d'ammoniaque. C'est bien ce que l'on observe sur la fig. (16). On peut en conclure que le phosphate et l'ammoniaque sont régénérés de façon parallèle. Leur consommation dans la couche euphotique se traduit par un maximum d'ammoniaque au bas de cette couche et un excès de phosphate sur le nitrate au même niveau.

VI.1.4.- Distribution du silicate

La régénération des silicates se fait suivant un processus très différent de celle du phosphore et de l'azote puisqu'il ne s'agit que de la redissolution progressive des frustules de diatomées au cours de leur sédimentation. Il s'ensuit une accumulation sur le fond responsable des teneurs élevées de silicate (fig. 8).

VI.2.- Mécanismes de la régénération:

La régénération des sels nutritifs peut être le fait de l'excrétion minérale des animaux (protozoaires, zooplancton, benthos et poissons) et de l'activité bactérienne s'exerçant sur la matière organique dissoute (produits d'excrétion) ou particulaire.

VI.2.1.- Excrétion minérale du zooplancton

Les quantités d'azote et de phosphore excrétées par le mesozooplancton sous leurs diverses formes figurent au tableau III. LE BORGNE (1973) montre que dans la région étudiée, la moitié de l'excrétion d'azote et de phosphore est minérale, la fraction organique excrétée étant minéralisée ultérieurement. Nous ne considérerons que l'excrétion azotée, celle du phosphore suivant une évolution semblable.

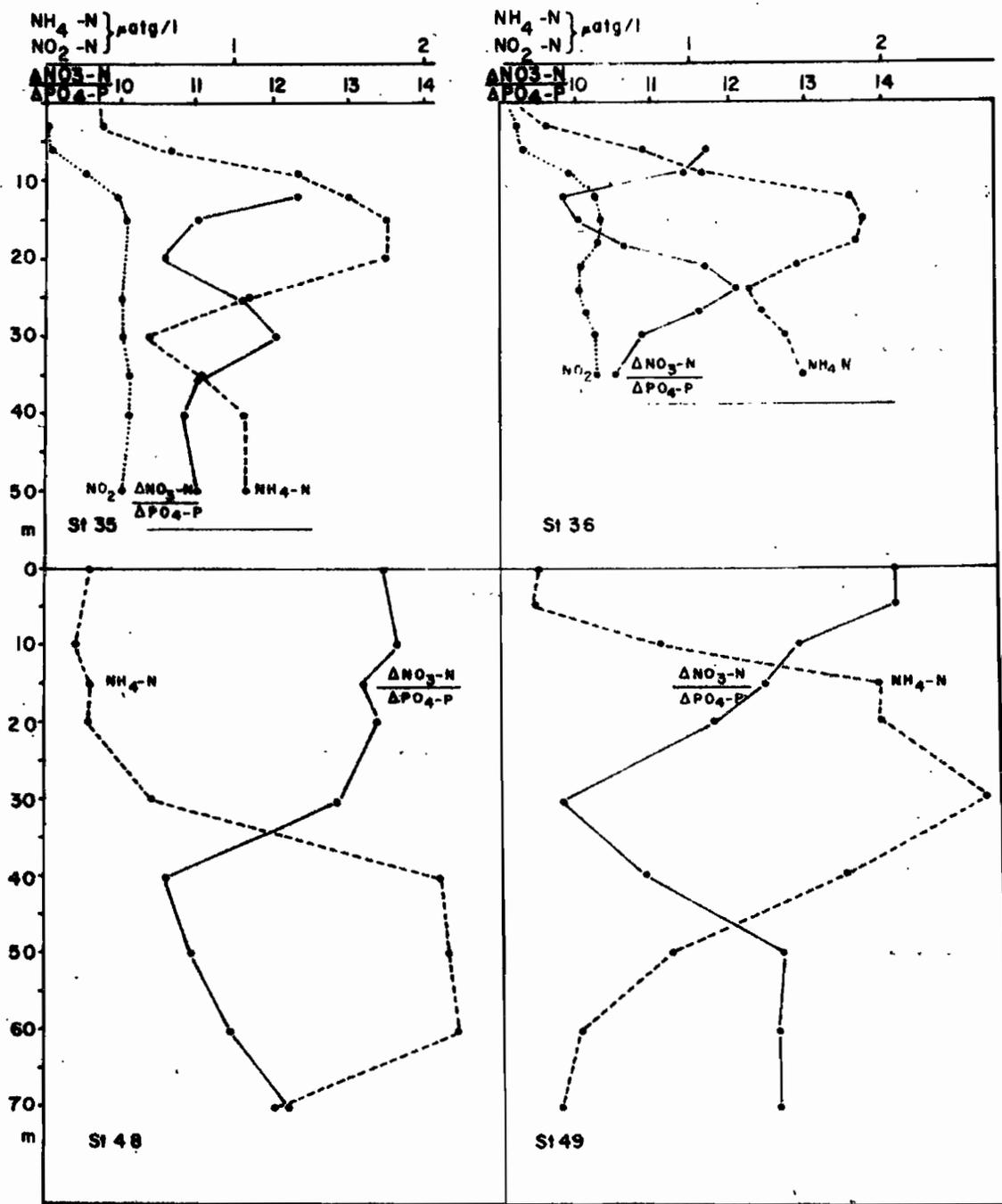


Fig. 16 - Distribution verticale du rapport $\frac{NO_3-N}{PO_4-P}$ et de l'ammoniaque

La quantité d'ammoniaque intégrée sur toute la colonne d'eau croît parallèlement à l'excrétion cumulée du zooplancton, tout en lui restant supérieure jusqu'à la station 35 (fig.17). A partir de cette station, l'excrétion du zooplancton est supérieure à la quantité d'ammoniaque, ce qui peut montrer un accroissement de la consommation par le phytoplancton à un moment où les nitrates diminuent. Il est difficile à partir de ces simples données de connaître la part exacte du zooplancton dans la production de l'ammoniaque en raison des inconnues que sont l'excrétion des poissons, du benthos et du microzooplancton et le prélèvement par le phytoplancton. Dans l'upwelling du Pérou, WHITLEDGE et PACKARD (1971) montrent que l'excrétion du zooplancton peut être dix fois plus faible que celle des poissons (anchois) et que ces derniers sont responsables de plus du tiers de l'ammoniaque présent. Ils estiment en effet que les taux d'excrétion des anchois et du zooplancton sont sensiblement les mêmes et que la biomasse des anchois est dix fois supérieure à celle du zooplancton. Il semble que les conditions rencontrées en Mauritanie soient très différentes. WHITLEDGE et PACKARD (1971), avec du zooplancton prélevé dans les 50 premiers mètres (filet de 200 μ) trouvent des quantités d'ammoniaque excrétées de 18 à 420 $\mu\text{atg}/\text{m}^2/\text{j}$. alors que nous avons trouvé, dans les mêmes conditions sur des profondeurs plus faibles (20 à 55 mètres), des quantités excrétées de 350 à 24500 $\mu\text{atg}/\text{m}^2/\text{j}$., soit 60 fois plus pour les valeurs maximums (tableau III). Il semble que cette différence soit surtout due à des biomasses de zooplancton très supérieures en Mauritanie. Si l'on ajoute à cela que la biomasse de poissons est certainement moins importante qu'au Pérou, il est raisonnable de penser que la part du zooplancton est prépondérante dans la régénération des sels nutritifs. Les valeurs d'excrétion du zooplancton estimées ici sont minimales puisqu'elles ne font pas intervenir le microzooplancton non retenu par le filet utilisé. En se fondant sur les travaux de BEERS et STEWART (1967) et JOHANNES (1965), WHITLEDGE et

PACKARD (1971) estiment que cette excrétion serait le double de celle du mésozooplancton.

On peut estimer la quantité totale d'ammoniaque produite dans la masse d'eau en faisant l'hypothèse suivante. Si l'on admet une production d'ammoniaque homogène dans la couche euphotique, on peut calculer la quantité minimum produite en supposant que la concentration dans cette couche serait celle du maximum s'il n'y avait pas de prélèvement par le phytoplancton. La figure 17 représente la courbe de production ainsi calculée et celle, cumulée, de la production par le zooplancton. On remarque que l'importance du mésozooplancton dans la régénération augmente puisqu'elle est de 16% aux stations 26 à 30 et de 40% à la station 32. Au-delà de cette station, les valeurs de la production totale calculée diminuent, en raison certainement d'une sous-estimation de la consommation par le phytoplancton.

VI.2.2.- Activité Bactérienne

Même si le rôle des bactéries est peu important dans la régénération directe des sels nutritifs elles n'en sont pas moins une étape nécessaire puisqu'elles s'attaquent à la matière organique dissoute qu'elles transforment en matière vivante consommée principalement par les protozoaires (JOHANNES, 1968) qui excrètent des sels minéraux. Cette matière organique provient de l'excrétion des animaux benthiques et pélagiques ou de la décomposition d'organismes morts. Le zooplancton excrète à peu près autant de phosphore et d'azote sous forme organique que sous forme minérale (tableau III). Le phytoplancton excrète également de la matière organique. On peut donc affirmer qu'une plus grande quantité d'azote et de phosphore est régénérée par l'intermédiaire des bactéries que par la seule excrétion minérale des herbivores. La distribution de l'activité bactérienne doit donc refléter l'intensité de la régénération même s'il n'est pas possible de l'évaluer quantitativement (voir méthodes). Sur le parcours de la drogue (fig.8) le développement de l'ac-

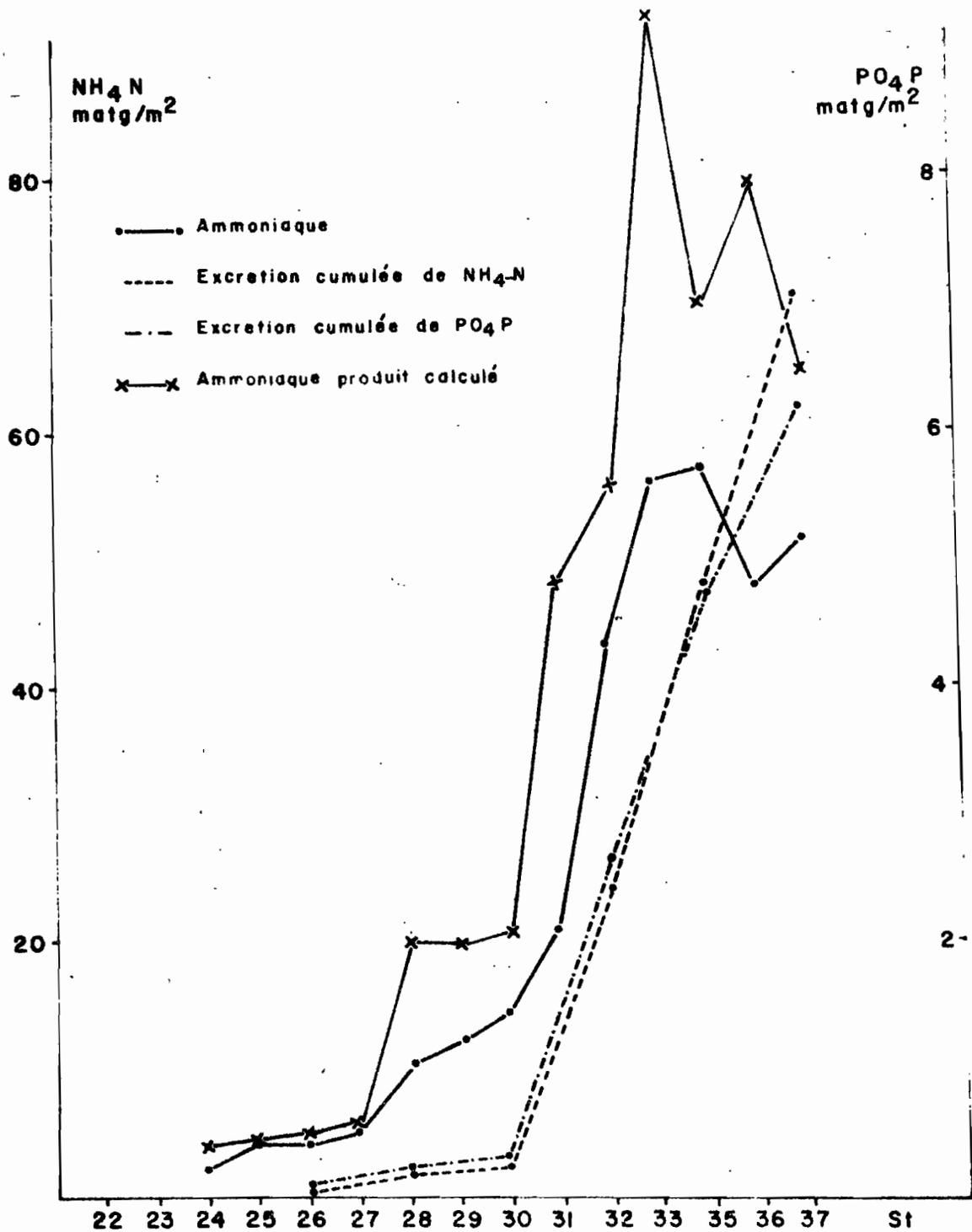


Fig. 17 - Evolution des valeurs observées et produites d'ammoniaque (voir texte), de l'excrétion cumulée du phosphate et d'ammoniaque par le mésozooplancton.

tivité bactérienne correspond, en effet, à l'apparition de fortes teneurs en ammoniacque et suit de peu le développement de l'excrétion organique du zooplancton.

Sur la section du large le lien entre l'ammoniacque et l'activité bactérienne apparaît clairement (fig.15): la couche d'activité bactérienne que l'on peut limiter à $1 \mu \text{ gC/m}^3/\text{h}$ englobe exactement la couche riche en ammoniacque ($> 0.2 \mu \text{ atg/l}$). Dans la mesure où l'excrétion du zooplancton est prépondérante on peut conclure que c'est le zooplancton qui contrôle la distribution de l'ammoniacque, soit qu'il en produise lui-même soit qu'il produise la matière organique qui induira un développement bactérien.

VI.3.- Rôle de la régénération dans la photosynthèse

En comparant la quantité d'ammoniacque contenue dans la colonne d'eau à la quantité produite, calculée à partir de la valeur du maximum d'ammoniacque on peut estimer la quantité d'ammoniacque consommée par le phytoplancton.

En moyenne à la fin du "bloom", au moins 33% de l'ammoniacque produit a été consommé (tableau VI). Du départ de la drogue à la station 32, il a été consommé 407 matg/m^2 d'azote et produit au moins 55 matg d'ammoniacque soit 15% de l'azote utilisé. Le tiers de cet ammoniacque prélevé par le phytoplancton représente donc 5% de l'azote utilisé. Si l'on admet que la régénération de l'azote et du phosphore se fait dans un rapport (N/P) ≈ 10 comme le suggère l'excrétion du zooplancton, $5,5 \text{ matg/m}^2$ de phosphore seraient régénérés soit 15% du phosphore consommé.

Stations	30	31	32	33	35	36	37
(1) (matg/m ²) Production d'ammoniaque	21.4	48.6	54.7	93.7	70	79	66
(2) Quantité d'ammoniaque dans l'eau (matg/m ²)	14.3	21	44	57	58	48	52
(3) Ammoniaque consommé (matg/m ²)	7	28	11	37	12	31	14
(3) / (1) %	33	57	20	40	17	38	22

TABLEAU VI: - Rapports entre l'ammoniaque consommé et l'ammoniaque produit

RESUME ET CONCLUSION

1 - Les trois radiales préliminaires ont permis de retrouver la structure classique de l'upwelling et de déterminer les types d'eau concernés. L'étude de la salinité permet d'identifier les eaux qui font surface à la côte comme venant d'une profondeur de 200 mètres. Ce sont les eaux centrales de l'Atlantique Sud (E.C.A.S.). Plus en profondeur, les eaux centrales de l'Atlantique Nord (E.C.A.N.) en sont séparées par un minimum de salinité, comme celui trouvé par TOMCZAK (1973). Ce minimum correspondrait à un sous-courant orienté vers le Nord, et qui contribuerait à l'alimentation de l'upwelling côtier étudié. En effet, au départ de la drogue, on observe des teneurs en nitrite, ammoniaque et phosphate plus élevées que celles des eaux

à 200 mètres, ce qui prouve que les eaux de remontée ont déjà été impliquées dans des processus biologiques. Le sous-courant pourrait avoir le rôle de recyclage (WOODSTER et GILMARTIN, 1961) puisque ses eaux sont pauvres en oxygène ($1,60 \text{ ml/l}$) et riches en phosphates ($1,80 \text{ } \mu\text{atg/l}$).

2 - Pendant les quinze jours de la campagne, l'upwelling est resté permanent: en suivant la masse d'eau avec la drogue pendant 9 jours, on a pu retrouver la structure décrite tout au début de la campagne. Ce n'est qu'à la fin que, le vent ayant cessé, les eaux de surface du large, plus chaudes et plus salées se sont approchées de la côte.

3 - L'ensemble des paramètres mesurés tend à prouver qu'une masse d'eau a bien été suivie par la drogue, les cinq premiers jours. Cette masse d'eau ne s'éloigne pas de la côte comme on pourrait le penser, mais suit une trajectoire strictement parallèle jusqu'au moment où les eaux du large se sont approchées. Les teneurs en NO_3 , PO_4 et SiO_3 diminuent jusqu'à épuisement en surface, tandis que la température et la teneur en oxygène augmentent régulièrement. Les productions primaire et secondaire croissent puis décroissent à partir du 6ème jour.

4 - Si on appelle production organique la quantité de matière organique formée à partir d'éléments minéraux, il est possible à partir de la disparition des sels nutritifs, d'établir les rapports de production organique $\Delta\text{O}/\Delta\text{C}/\Delta\text{N}/\Delta\text{Si}/\Delta\text{P}$. On postule que la meilleure estimation de la production organique est celle donnée par la méthode du ^{14}C en y ajoutant l'excrétion organique. L'augmentation de la biomasse de phytoplancton déduite des mesures de chlorophylle, représente une moins bonne estimation car une partie de la matière organique produite, disparaît par broutage et sédimentation, alors que ces deux phénomènes n'existent pas dans les flacons d'incubation. Compte tenu de ce fait, la production primaire nette doit atteindre approximativement 15 gC/m^2 en cinq jours.

Pour l'établissement des rapports de production, il faut tenir compte d'une augmentation nocturne par advection et mélange aux premières stations, de la valeur intégrée des sels nutritifs. On ne peut évaluer cette augmentation directement à partir des valeurs constatées, car entre 15h (heure de la station de l'après-midi) et la tombée de la nuit, le phyto-plancton continue à prélever des sels nutritifs dans un certain rapport, précisément celui que l'on cherche à déterminer. Par le biais de la diminution des températures, on peut approcher par excès (c'est à dire en ne tenant pas compte du rayonnement) la quantité d'eau de fond mélangée aux couches supérieures.

Les rapports $\Delta C / \Delta N / \Delta Si / \Delta P$ égalent 43/11/7,4/1. En supposant que la source azotée soit le nitrate, la production d'oxygène se fera dans le rapport: $\Delta O / \Delta C / \Delta N / \Delta Si / \Delta P = 130 // 43/11/7,4/1$. Le surplus d'oxygène observé, par rapport à la quantité calculée peut être dû à un enrichissement par l'atmosphère car les sous-saturations sont particulièrement importantes. En fait, pour obtenir des rapports de production organique exacts, ainsi qu'une bonne estimation des échanges d'oxygène avec l'atmosphère, il faudrait isoler une masse d'eau à la "source" de l'upwelling, la suivre et l'analyser périodiquement en la perturbant le moins possible. Ainsi seraient supprimés les termes d'advection, de mélange et d'interaction océan-atmosphère.

5 - La courbe des poids secs de mésozooplancton prélevé du fond à la surface montre l'importance des variations nycthémérales et permet de calculer un accroissement journalier moyen des biomasses en six jours de 28%, pour les récoltes du matin (7h00) et de 17% pour celles du soir (15h00). Afin d'éliminer les différents facteurs de disparition du zooplancton, la production journalière a été calculée à partir de la respiration. La production se situe entre deux valeurs limites correspondant à un coefficient d'utilisation de la nourriture (K_2) de 0,2 et 0,5. Le rapport P/B augmente lorsque la nourriture

est très abondante: l'estimation minimum est de 48%, ce qui equivaut à un doublement de la biomasse en 48 heures. Pour une population dominée par les stades jeunes de Copépodes, il est normal que l'on ait de tels résultats. Les valeurs de P/B obtenues pour $K_2 = 0,5$ et supérieures à 100% semblent confirmer les résultats généralement admis: à savoir que dans les zones riches en phytoplancton, il y a diminution du coefficient d'utilisation de la nourriture K_2 . La production secondaire en six jours est estimée à $1,05 - 4,2 \text{ gC/m}^2$, soit de 7 à 25% de la production primaire selon la valeur du K_2 .

6 - Les variations des biomasses phyto - et zooplanctoniques sont synchrones. Le début du "bloom" végétal ne précède que de 24 heures celui du zooplancton. Cette compression dans le temps des phénomènes laisse à penser qu'un cycle biologique - peut-être en relation avec le sous-courant - a dû s'installer dans ce système stabilisé depuis des mois. Le "grazing" est faible au départ de la drogue (environ 6% de la production primaire), puis croît jusqu'à utiliser la production primaire totale et entamer les stocks qui se sont accumulés au fur et à mesure. On a donc le système classique où la production primaire permet le développement d'une production secondaire qui à son tour, attaque celle qui l'a engendrée. A cela, vient s'ajouter une prédation par les anchois (dès la station 31) ce qui fait que le rendement semble très élevé.

7 - Les indices de régénération sont nets (NH_4 , NO_2 , rapport $\frac{\text{NO}_3}{\text{PO}_4}$) et leur distribution verticale tend à montrer que des sels nutritifs sont immédiatement réutilisés par le phytoplancton dans la couche euphotique. A la différence de ce qui se passe dans l'upwelling du Pérou, le mésozooplancton tiendrait le principal rôle dans la régénération immédiate de l'ammoniaque et du phosphate. L'activité bactérienne, essentiellement dépendante de la quantité de matière organique dissoute, serait d'abord induite

par l'excrétion organique du phytoplancton et du zooplancton, puis intensifiée par la dégradation de ces organismes en fin de "bloom".

La production par recyclage ("regenerated production" de DUGDALE et GOERING, 1967) ne représente que 5% de la production totale pour l'azote pendant les cinq premiers jours. Le nitrate très abondant jusqu'au quatrième jour et la production d'ammoniaque ne devenant importante qu'à partir du 5ème, ce faible taux de réutilisation est vraisemblable.

B I B L I O G R A P H I E

- AHLSTROM (E.H.), THRAILKILL (J.R.), 1963.- Plankton volume loss with time of preservation. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. repts, IX, 57-73.
- ALLAIN (Ch.), 1970.- Observations hydrologiques sur le talus du banc d'Arguin en décembre 1962 (Campagne de la "Thalassa" du 2 nov. au 31 déc. 1962). Rapp. Cons. Explor. Mer, 159: 86-89.
- ANDERSON (G.G.), ZEUSCHEL (R.P.), 1970.- Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the Northeast Pacific ocean. Limnol. Oceanogr., 15, 3: 402-407
- ANONYME, 1968.- Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology 2, UNESCO: 153-159.
- ANTIA (N.J.), Mc ALLISTER (C.D.), PARSONS (T.R.), STEPHENS (K.), STRICKLAND (J.D.H.), 1963.- Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere. Limnol. Oceanogr., 8: 166-183.
- ARMSTRONG (F.A.J.), TIBBITTS (S.), 1968.- Photochemical combustion of organic matter in sea water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 48: 143-152.
- BANG (N.D.), 1971.- The southern Benguela current region in February 1966. Part II. Bathythermograph and air sea interactions. Deep Sea Res., 18: 209-224.
- BARBER (R.T.), 1967.- The distribution of dissolved organic carbon in the Peru current. Ph. D. Thesis, Stanford University.
- BEERS (J.R.), STEWART (G.L.), 1967.- Microzooplankton in the euphotic zone at five locations across the California current. J. Fish. Res. Bd. Canada, 24: 2053-2067.
- CALVERT (S.E.), PRICE (N.B.), 1971.- Upwelling and nutrient regeneration in the Benguela current, October 1968. Deep Sea Res., 18, 5: 505-524.

- CONOVER (R.J.), 1966.- Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11, 3: 338-345.
- CORNER (E.D.S.), COWEY (C.B.), MARSHALL (S.M.), 1967.- On the nutrition and metabolism of zooplankton. V. Feeding efficiency of Calanus finmarchicus. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 47: 259-270.
- CORNER (E.D.S.), DAVIES (A.G.), 1971.- Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea. *Adv. Mar. Biol.*, 9: 101-204.
- CURL (H.), 1962.- Analysis of carbon in marine plankton organisms. *J. Mar. Res.*, 20, 3: 181-188.
- CUSHING (D.H.), 1958.- The estimation of Carbon in phytoplankton. *Rapp. Cons. Explor. Mer.*, 144: 32-33.
- DUGDALE (R.C.), GOERING (J.J.), 1967.- Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 2: 196-206.
- FRONTIER (S.), 1972.- Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *J. Exp. Mer. Biol.*, 8, 2: 121-132.
- GRILL (E.), RICHARDS (F.), 1964.- Nutrient regeneration from phytoplankton decomposing sea-water. *J. Mar. Res.*, 22: 57-69.
- HERBLAND (A.), BOIS (J.F.), 1973.- Assimilation et minéralisation de la matière organique dissoute dans la mer. Méthode par scintillation liquide. (sous presse).
- JOHANNES (R.E.), 1965.- The influence of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.*, 10: 434-442.
- JOHANNES (R.E.), 1968.- Nutrient regeneration in lakes and oceans. *Adv. Microbiol. Sea*, 1: 203-213.
- KOROLEFF (F.), 1968.- Determination of total phosphorus in natural waters by means of persulfate oxydation. *Cons. Int. Explor. Mer*, CM 1968/G: 33.
- KOROLEFF (F.), 1969.- Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Cons. Int. Explor. Mer*, CM 1969/G: 9.

- LE BORGNE (R.), 1973.- Etude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations zooplanctoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972). Mar. Biol., 19, 3: 249-257.
- LORENZEN (C.J.), 1966.- A method for continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. Deep Sea Res., 13: 223-227.
- MINAS (H.J.), 1971.- Campagne CINECA - CHARCOT II. Rapport de mission.
- MURPHY (J.), RILEY (J.P.), 1962.- A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Analyt. Chem., Acta 26: 31-36.
- PARSONS (T.R.), LE BRASSEUR (R.J.), 1970.- The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. In "Marine food Chains", J.H. STEELE Ed., OLIVER & BOYD Edinburgh: 325-343.
- PLATT (T.), BRAWN (W.M.), IRWIN (B.), 1969.- Calorific and carbon equivalents of zooplankton biomass. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26, 9: 2345-2349.
- REDFIELD (A.C.), KETCHUM (B.H.), RICHARDS (F.A.), 1963.- The influence of organisms on the composition of sea water. In "The Sea", vol.2, chap.2, Inter Sci. publ. N.Y.: 26-77.
- RYTHER (J.H.), MENZEL (D.W.), HULBURT (E.M.), LORENZEN (C.J.), CORWIN (N.), 1971.- The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. Inv. Pesq., 35, 1: 43-59.
- SAMEOTO (D.D.), 1972.- Yearly Respiration rate and estimated energy budget for Sagitta elegans. J. Fish. Res. Bd. Canada, 29, 73: 987-996.
- SHUSHKINA (E.A.), 1968.- Calculation of Copepod production based on metabolic features and the coefficient of utilization of assimilated Food for growth. Oceanology, 8, 1: 98-110.
- STEEMAN NIELSEN (E.), 1952.- The use of radioactive carbon (^{14}C) ampoules for measuring organic production in the sea. J.Cons.Perm. Int. Explor. Mer, 18, 2: 117-140.

- STEEMAN NIELSEN (E.), 1963.- Productivity, definition and measurement. In "The Sea", vol.2, chap.7, Inter Sci. Publ. N.Y.: 129-164.
- STRICKLAND (J.D.H.), 1965.- Production of organic matter in the primary stages of the marine food-chain. In "Chemical Oceanography", RILEY & SKIRROW Ed. Accademic Press 1: 477-610.
- STRICKLAND (J.D.H.), PARSONS (T.R.), 1968.- A practical handbook of sea water analysis. Fish. Res. Bd. Canada Bull., 167, 311 pp.
- SUSCHENYA (L.M.), 1970.- Food rations, metabolism and growth of crustaceans. In "Marine food chains", JH STEELE Ed., Oliver and Boyd Edinburgh: 127-141.
- TOMCZAK (M.), 1973.- Problems of physical oceanography in coastal upwelling investigations. Geoforum 11/72.
- WHITLEDGE (T.E.), PACKARD (T.T.), 1971.- Nutrient excretion by anchovies and zooplankton in pacific upwelling regions. Inv. Pesq., 35, 1: 243-250.
- WINBERG (G.G.), 1956.- Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish. Res. Bd. Canada Transl., 194: 1-202.
- WOOSTER (W.S.), GILMARTIN (M.), 1961.- Peru Chile undercurrent. J. Mar. Res., 19: 97-122.

*
* *

ANNEXE N°1: METHODES

I.- EXCRETION ORGANIQUE DU PHYTOPLANCTON

Le filtrat de chacun des échantillons ayant servi aux mesures de production primaire est recueilli pour mesurer l'excrétion du phyto-plancton de la manière suivante. Le gaz carbonique est chassé du filtrat par acidification à l'acide chlorhydrique, (PH-2,5) et barbotage. Une fraction connue du filtrat (1,8 ml) est ensuite recueillie dans des fioles à scintillation liquide pour comptage à terre avec un compteur dont le rendement est de 70 à 80%. Les quantités excrétées ont été calculées par référence aux mesures d'assimilation. Les comptages des filtres recueillis pour mesurer l'assimilation ont été faits par l'Agence Internationale pour la Détermination au ^{14}C de Charlottenlund avec un compteur Geiger-Muller dont le rendement est de 7 à 8%. (*) La quantité de matière organique excrétée a été calculée à partir des rapports de l'Agence Internationale en divisant par 10 les comptages obtenus pour les mesures d'excrétion. Ces mesures ne sont pas d'une très grande précision. En effet l'introduction d'une quantité importante de liquide non scintillant (1,8 ml) dans le liquide scintillant (10 ml) crée un trouble malgré la présence du triton X 100 qui permet le mélange d'une solution aqueuse avec du toluène. Des tests ont montré que dans ces conditions les résultats d'excrétion étaient surestimés de 100% en moyenne. Les valeurs d'excrétion ont donc été divisées par 2.

* Ann-Mari BRESTA, (communication personnelle)

2.- ACTIVITE BACTERIENNE

Des mesures de l'activité bactérienne (assimilation et respiration) sont faites à cinq ou six niveaux par la méthode exposée par HERBLAND et BOIS (1973). Du glucose marqué au ^{14}C est introduit dans une fiole contenant 100 ml d'eau de mer. L'incubation se passe à l'obscurité dans un bac thermostaté pendant 3 heures. A la fin, les bactéries sont tuées avec du formol. Le gaz carbonique dégagé par la respiration des microorganismes est piégé directement dans une fiole à scintillation par de la hyamine, après acidification. Les bactéries sont retenues sur un filtre Millipore HA ($0,45 \mu$) et le filtre est introduit dans une fiole à scintillation. Ces mesures n'ont qu'une valeur relative puisque faites sur un substrat composé uniquement de glucose à une concentration arbitraire ($1,8 \mu\text{g/l}$), donc loin des conditions trophiques du milieu.

3.- MESURE DES POIDS SECS DU MESOZOOPLANCTON

3 - 1 - Prélèvements: traits verticaux au filet WP2 de 200 microns (ANONYME, 1968), du fond à la surface dans la zone parcourue par la drogue et de 200 mètres à la surface. Mesure du volume filtré avec un débit-mètre intérieur. Comparaison avec le volume théorique pour déceler le colmatage.

3 - 2 - Traitement à bord du bateau: l'échantillon total est fixé immédiatement au formol neutralisé au "borax", puis mis à sédimenter dans une éprouvette pour la mesure des biovolumes.

3 - 3 - Traitement à terre: un mois après la campagne, l'échantillon total est fractionné à la poire par la méthode de FRONTIER (1972) pour les comptages et déterminations. Le reste sert à la mesure des poids secs. Dans ce but, le plancton est tamisé sur un filtre de nylon de 100 microns prépesé,

rincé à l'eau douce et mis à l'étuve à 60°C pendant 48 heures. Les pesées ont été faites avec une précision de $\pm 0,1$ mg. Les pertes de poids secs dues à la fixation préalable sont impossibles à estimer, mais vraisemblablement faibles. AHLSTROM et THRAILKILL (1963) montrent que ce sont surtout des pertes en eau et sels minéraux qui interviennent du fait de la fixation, ce qui doit influencer assez peu sur les valeurs de poids secs. La composition taxonomique étant homogène dans la zone parcourue par la drogue, les poids secs gardent leur valeur comparative.

3 - 4 - Relation entre le logarithme des poids secs (mg) et celui des biovolumes sédimentés (ml): l'équation de la droite de régression et le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson sont calculés pour l'ensemble des prélèvements (33 valeurs), les stations sans phytoplancton ramené au filet (17 valeurs) et avec (16 valeurs). Un test F vérifié au seuil de risque 5% montre que ni les pentes, ni les ordonnées à l'origine de ces droites ne sont significativement différentes. D'où l'utilisation de la relation générale:

$$y = 0,74x + 1,53$$

y = logarithme décimal des poids secs (mg)
nombre de couples corrélés = 33
coefficient de corrélation r = 0,889

x = logarithme décimal des
volumes sédimentés (ml)

3 - 5 - Correction des valeurs de poids secs dans la zone du "bloom" phytoplanctonique: des stations 28 à 42, le filet a ramené des quantités importantes de phytoplancton enrobé de mucus - du fait de la présence de Diatomées (Chaetoceros socialis entre autres) - sans pour autant

qu'il y ait eu de colmatage mis en évidence par le débit-mètre. De façon à estimer les poids secs du zooplancton seul, nous avons opéré de la façon suivante. Plusieurs sous-échantillons du plancton prélevé sont dilués, homogénéisés et passés au fluorimètre. La quantité totale de chlorophylle de l'échantillon est alors connue et convertie en poids sec en supposant qu'à 1 mg de chlorophylle correspondent 125 mg de poids sec de phytoplancton. En effet, pour des eaux riches en Diatomées et avec excès de N et P, 1 mg de chlorophylle correspond à 25 mg de carbone (STRICKLAND, 1965) et 1 mg de carbone correspond à 5 mg de poids sec (CUSHING, 1958). On obtient ainsi de façon grossière - car la relation chlorophylle - poids sec est variable - la fraction du poids sec total qui revient au zooplancton (annexe n°2). Le phytoplancton représente de 16 à 53% du poids sec total et de 0,8 à 8% des valeurs intégrées de chlorophylle (annexe n°2). Les valeurs des poids secs des stations 28 à 42 sont des valeurs corrigées (annexe n°2).

4.- RESPIRATION ET EXCRETION N ET P DU MESOZOOPLANCTON

Les taux d'excrétion d'azote et de phosphore minéraux et totaux, de respiration, ont été mesurés sur du plancton prélevé à la station du matin (7h00) en trait vertical, puis mis en incubation pendant 22 heures (voir détails de la méthode dans LE BORGNE, 1973). Les valeurs des taux figurent en annexe n°4. Du départ de la drogue à la station 35, la température était sensiblement la même sur toute la colonne d'eau (écart maximum entre le fond et la surface de 2,5°C): le facteur température n'intervient donc pas sur les variations nycthémerales des taux. En outre, des expériences d'incubation de 22 heures, dans une eau contenant des particules du milieu permettent à la fois de procéder sur des animaux nourris et de tenir compte de leur rythme interne. Il est classique pourtant d'admettre que les valeurs mesurées en incubation sont des valeurs minimums (WINBERG, 1956).

Les quantités respirées et excrétées sont le produit des poids secs (par m²) par les taux métaboliques (par jour). Pour les stations 28 à 42 où le filet ramenait du phytoplancton, il a été impossible de séparer le phytoplancton du zooplancton tous deux retenus par une soie de 200 μ. Les quantités totales d'oxygène respirées ont donc dû être corrigées de la façon suivante. La respiration du phytoplancton représente environ 40% de sa production nette (STEEMANN-NIELSEN, 1963). A partir de la valeur de production (méthode au ¹⁴C) et de la proportion du phytoplancton prélevé au filet, on a déduit sa respiration (annexe n°5).

5.- CALCUL DU TAUX MOYEN D'AUGMENTATION JOURNALIERE DE LA BIOMASSE

Il s'agit du rapport $p = \frac{\Delta B}{B} \times 100$ où ΔB est l'accroissement journalier de la biomasse B. Si l'on admet un rapport constant p et un modèle de la croissance, exponentiel, on peut écrire les relations suivantes:

$$\begin{aligned} \text{Biomasse de départ} & B_0 \\ \text{Biomasse un jour plus tard} & B_1 = B_0 (1 + p) \\ & \dots\dots \\ \text{Biomasse n jours plus tard} & B_n = B_0 (1 + p)^n \quad (1) \end{aligned}$$

De façon à minimiser l'erreur que l'on commettrait en ne considérant que B₀ et B_n, ces deux valeurs ont été déduites de l'équation de la droite de régression $y = \text{Log } B = an + b$, obtenue sur l'ensemble des valeurs de biomasses du matin, et sur l'ensemble de celles du soir:

$$\begin{aligned} \text{matin: } y &= 0,44 n + 2,58 & (r = 0,89) \\ \text{soir : } y &= 0,27 n + 2,56 & (r = 0,78) \end{aligned}$$

On obtient alors pour $n=0$ et $n=5$, les valeurs de départ (B_0) et au cinquième jour (B_5). Soient:

$$\begin{array}{ll} \text{matin: } B_0 = 13,4 & B_5 = 120 \\ \text{soir : } B_0 = 13,2 & B_5 = 50 \end{array}$$

La drogue ayant gagné 24 heures, B_5 est en réalité au sixième jour et l'on a:

$$(1) \quad B_6 = B_0 (1 + p)^6$$

$$\text{matin: } (1 + p)^6 = 120/13,4$$

$$p = 0,28 \quad \text{ou } 28\%$$

$$\text{soir : } (1 + p)^6 = 50/13,2$$

$$p = 0,17 \quad \text{ou } 17\%$$

ANNEXE n°2: - Correction des poids secs de zooplancton (200 μ) aux stations 28 à 36.

N° Station	P. S. total de l'échantillon (mg) (1)	Chla dans le prélèvement (mg) (2)	P. S. du ppK (mg) (3) = (2) x 125	P. S. du zpK (mg) = (1) - (3)	Rapport des P. S. ppK/total (4) = (3) / (1)	Rapport Chla prélèvement au file/ Chla totale(par m2)
28	193	0,32	40	154	0,21	0,009
29	247	0,34	42	205	0,17	0,008
30	1 671	6,18	773	899	0,46	0,060
31	832	-	-	533*	-	-
32	2 967	11,8	1 480	1 487	0,50	0,081
33	643	-	-	321*	-	-
35	1 716	7,00	875	841	0,51	0,080
36	827	-	-	405*	-	-
37	732	3,12	390	342	0,53	0,044
38	599	-	-	282*	-	-

Symboles: P.S. = Poids sec; Chla = Chlorophylle "a"; ppK = Phytoplancton; zpK = Zooplancton

* : déduit du rapport (4) de la station précédente.

ANNEXE n°3: - Poids secs de zooplancton (Filet de 200 μ)

N° station	Profondeur du trait (m)	Poids sec/m ² (mg)	Poids sec/m ³ (mg)	Rapport : poids sec de l'après-midi / poids sec du matin
20*	20	719	34,6	0,51
21	20	376	18,8	
22*	20	402	20,0	1,16
23	25	465	15,9	
24*	25	413	14,1	0,94
25	20	388	19,4	
26*	25	752	30,1	0,45
27	25	344	14,3	
28*	23	614	29,8	1,35
29	25	989	45,8	
30*	25	3 596	130,3	0,59
31	25	2 130	72,9	
32*	55	5 932	120,6	0,21
33	40	1 285	34,9	
35*	50	3 364	84,1	0,48
36	50	1 620	31,2	
37*	40	1 366	32,8	0,82
38	40	1 126	33,1	
42*	20	1 250	67,9	

* : Stations du matin avec incubation

— moyenne sur 2 traits consécutifs.

ANNEXE n°4: - Valeurs des taux de respiration et d'excrétion de $N-NH_4^+$, $P-PO_4^{3-}$, d'azote et de phosphore total aux différentes stations (Zooplancton de 200 μ).

n° station	Rapport : poids sec mis à incuber/poids sec total du filet	Taux de respiration $\mu\text{atg O}_2/\text{mg P. S. /j.}$	Taux d'excrétion de NH_4^+ ($\mu\text{atg}/\text{mg P. S. /j.}$)	Taux d'excrétion de N total ($\mu\text{atg}/\text{mg P. S. /j.}$)	Taux d'excrétion de P. PO_4^{3-} ($\mu\text{atg}/\text{mg P. S. /j.}$)	Taux d'excrétion de P total ($\mu\text{atg}/\text{mg P. S. /j.}$)
20	0,238	12,86	0,829	1,601	0,083	0,157
24	0,226	13,48	0,834	2,055	0,097	0,156
26	0,283	18,66	1,552	2,561	0,143	0,268
28	0,151	18,57	1,614	3,313	0,125	0,303
30	0,052	41,96	3,384	5,327	0,372	0,755
32	0,007	35,45	2,068	4,841	0,178	0,568
35	0,006	47,32	3,439	8,435	0,332*	0,988
37	0,050	31,96	1,955	4,108	0,209	0,363
42	0,050	32,95	1,352	2,803	0,119	0,255
48	0,051	30,36	3,066	4,167	0,276	0,554
50	0,043	16,87	1,135	1,578	0,065	0,135
52	0,055	14,11	0,740	1,480*	0,088	0,146
54	0,290	15,92	1,049	3,223	0,121	0,248

* Valeurs non mesurées, déduites des relations O/P et $N-NH_4^+/N$ Total (LE BORGNE, 1973).

P.S. = Poids sec.

ANNEXE n°5: - Correction des quantités respirées par le zooplancton aux stations 28 à 37 (voir détails des calculs dans le texte).

n° Station	Rapport : Chlorophylle du filet Chlorophylle totale (1)	Respiration du phyto = 40% de la production I (gCm2/j)(2)	Respiration par le phyto du filet (gC/m2/j) (1) x (2)	Respiration par le phyto du filet (µatg O/m2/j) (3)	Respiration totale du plancton filet (µatg O/m2/j)(4)	Respiration du zooplancton (4) - (3) (µatg O/m2/j)
28	0,009	1,32	0,01188	1 972	14 365	12 393
30	0,060	1,41	0,08460	14 044	274 835	260 791
32	0,081	1,32	0,10560	17 530	420 720	403 190
35	0,080	0,56	0,04480	7 437	331 240	323 803
37	0,044	0,28	0,01232	2 045	79 900	77 855

RÉPUBLIQUE DE CÔTE D'IVOIRE

MINISTÈRE
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

**CENTRE DE RECHERCHES
Océanographiques
ABIDJAN**

DOCUMENTS SCIENTIFIQUES

SOMMAIRE

- A. HERBLAND, R. LE BORGNE et B. VOITURIEZ —
Production primaire, secondaire et régénération des
sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie 1-75
- D. BINET. — Note sur l'évolution des populations de
Copépodes pélagiques de l'upwelling mauritanien
(mars-avril 1972) 77-90
- L. LEMASSON et J. P. REBERT. — Circulation dans
la partie orientale de l'Atlantique sud 91-124