

Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwellings saisonniers dans le Golfe de Guinée

Denis BINET (1)

RÉSUMÉ

Dans le Golfe de Guinée des upwellings saisonniers se produisent pendant l'hiver austral, du cap des Palmes à Cotonou, ainsi qu'au sud du cap Lopez. Ailleurs, c'est-à-dire de la Guinée Bissau au Liberia et dans la baie de Biafra, les eaux chaudes et dessalées sont permanentes. Néanmoins les eaux côtières bénéficient d'apports terrigènes dus au lessivage des sols par les fortes pluies.

Dans les régions d'upwelling saisonnier, la teneur en chlorophylle est négativement liée à la température. Le maximum hivernal atteint 10 mg.m^{-3} devant Pointe-Noire et Abidjan. Les valeurs restent modérées pendant la petite saison froide: 1 à $1,5 \text{ mg.m}^{-3}$. Au large de la Côte d'Ivoire, d'autres blooms sont reliés au régime des crues, qui précèdent et suivent la principale saison d'upwelling. Au contraire, dans la région congo-gabonaise, la production primaire ne semble pas bénéficier des effluents du Zaïre. Ses eaux dessalées, brunes, s'étendent à plusieurs centaines de milles de l'embouchure; leur opacité empêche la pénétration de la lumière au-dessous d'une faible profondeur.

Au large d'Abidjan, des groupes d'espèces associées ont été reliés à diverses conditions de milieu: upwelling jeune ou mature, crues, eaux oligotrophes. Généralement, les diatomées dominent dans les upwellings et les eaux de décharge fluviales, les péridiniens en saison chaude. Cependant, des eaux rouges à péridiniens ont été observées de la fin août à la mi-septembre, lorsque les enrichissements des upwellings et ceux des crues ont lieu simultanément.

La production primaire devant Pointe-Noire et Abidjan est de l'ordre de $150 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, ce qui est inférieur à la production des upwellings permanents, mais — probablement — seulement légèrement supérieur à la production des eaux côtières de la Guinée.

MOTS-CLÉS : Phytoplancton — Production primaire — Golfe de Guinée — Upwelling — Apports terrigènes — Sels nutritifs — Hydroclimat.

ABSTRACT

NERITIC PHYTOPLANKTON AND PRIMARY PRODUCTION OF THE SEASONAL UPWELLING AREAS IN THE GULF OF GUINEA

In the Gulf of Guinea some coastal upwellings occur during the southern winter from Cape Palmas to Cotonou and south of Cape Lopez. In the other areas, i.e. from Bissau Guinea to Liberia and in the Bay of Biafra, the guinean warm water with low salinity is permanent. The terrestrial run-off due to heavy rainfalls drains to the sea terrigenous components. Their nutritive value is considerably higher than that of the open sea warm waters.

In the seasonal upwelling area, the chlorophyll content looks negatively correlated to the sea temperature. The winter maximum can reach 10 mg.m^{-3} off Pointe-Noire and Abidjan. Moderate chlorophyll values are observed, during the little cold season: 1 to 1.5 mg.m^{-3} . Off Ivory Coast, other phytoplankton blooms are related to the seasonal flood pattern. The discharge periods immediately precede or follow the main upwelling season. On the opposite, in the congo-gabonese area, the marine primary production seems to take few advantages of the Zaire discharge. Its brackish

(1) Antenne O.R.S.T.O.M., C.O.B., B.P. 337, 29273 Brest cedex, France.

brown waters spreads out several hundred of nautical miles from the mouth, and their opacity prevents the light penetration beyond a shallow layer.

Off Abidjan, phytoplankton species groups were related to various ecological environments: young or mature upwelling, floods, oligotrophic waters. Usually diatoms predominate in upwelling and discharge waters, dinoflagellates in warm season, although peridinian red tides are recorded in late August till mid September, when upwelling and terrigenous nutrients occur simultaneously.

The primary production off Pointe-Noire and Abidjan is approximately $150 \text{ gC.m}^{-2}.\text{year}^{-1}$. That is lower than the permanent upwelling production, but — probably — only slightly higher than the guinean coastal waters one.

KEY WORDS : Phytoplankton — Primary production — Guinea Gulf — Upwelling — Terrigenous inputs — Nutrients — Hydroclimate.

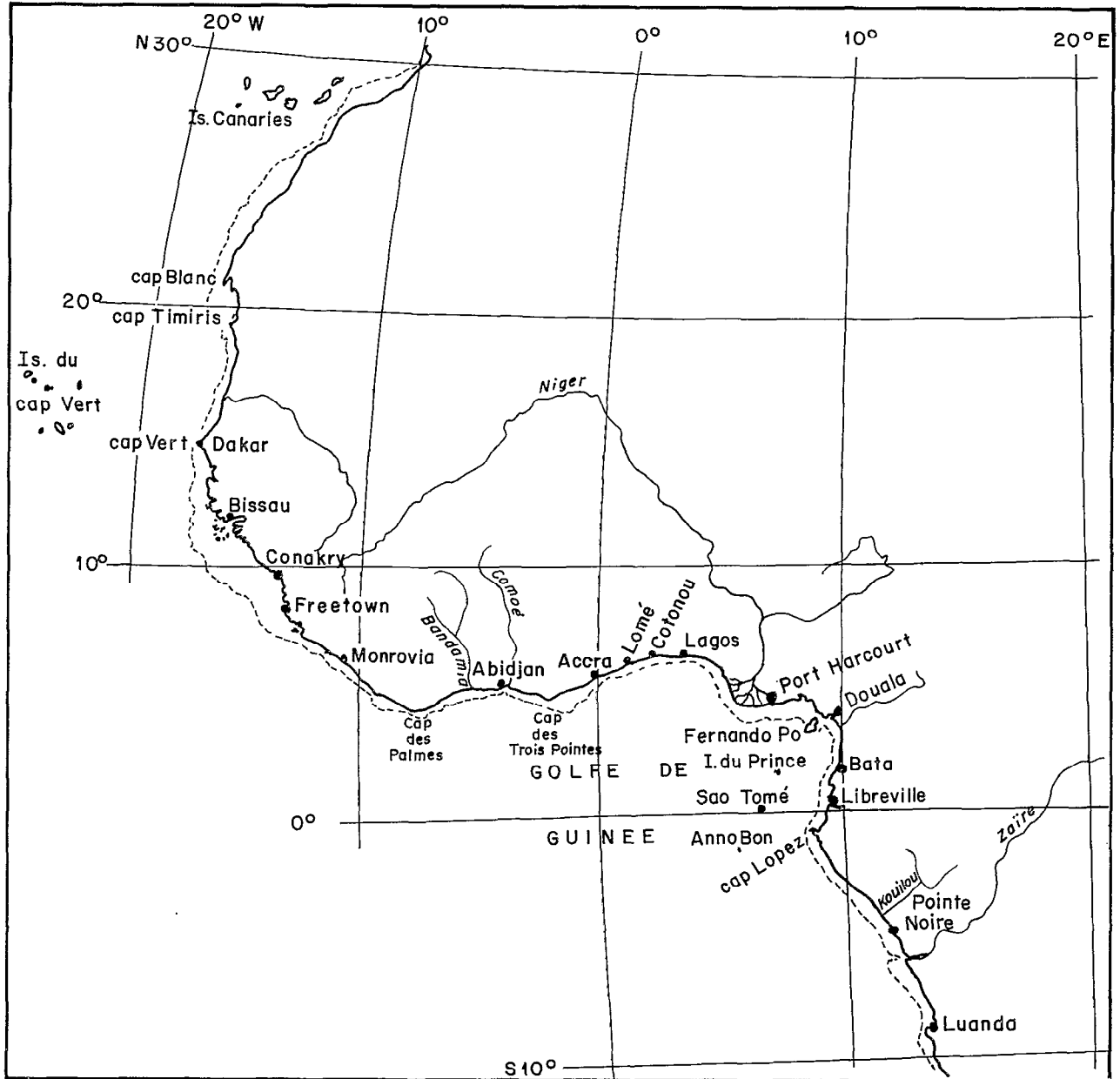


FIG. 1. — Carte de la côte occidentale d'Afrique. Seuls les fleuves cités dans le texte sont mentionnés
The western coast of Africa. The only rivers drawn are those cited in the text

Le long de la côte ouest africaine (fig. 1), entre les zones hautement productives que sont l'upwelling du courant des Canaries ou celui de Benguela, les eaux côtières du golfe de Guinée ont assez peu retenu l'attention des planctologistes. Les pêcheries y sont quantitativement moins importantes et ne sont exploitées que par des nations riveraines. Cependant, la production biologique y est souvent notable, car les enrichissements sont importants et leurs mécanismes variés.

On est frappé par la juxtaposition, tout au long de ce littoral de zones hydrologiquement stables et de régions périodiquement refroidies par des remontées d'eau profonde. Nous appellerons celles-ci, zones d'alternance. C'est sur les travaux menés dans ces dernières que voudrait porter cette synthèse. Ce sont essentiellement des études menées à partir d'Abidjan (REYSSAC, 1970; DANDONNEAU, 1971, 1972, 1973) et de Pointe-Noire (DUFOUR et MERLE, 1972; DESSIER, 1981). Avant d'en replacer l'essentiel dans le cadre du Golfe de Guinée, on rappellera brièvement les conditions physico-chimiques de ces zones côtières.

1. HYDROCLIMAT

1.1. Météorologie — Hydrologie continentale

Le régime des précipitations dans le golfe de Guinée dépend des déplacements méridiens de la zone de rencontre des deux alizés (Zone de Convergence Inter-Tropicale). L'alizé austral humide s'insère en coin sous l'air sec de l'alizé boréal. Le déplacement vers le nord de ce système durant l'hiver austral est accompagné par les saisons des pluies. En Côte d'Ivoire (fig. 2) la convergence aborde la côte en juin et y donne des fortes pluies, suivies d'une première crue des rivières et fleuves côtiers. Cette mousson progresse vers la zone soudanaise jusqu'en août et, tandis qu'il pleut sur la région soudano-sahélienne, une courte saison sèche s'installe sur la côte. Lorsque la mousson se retire vers le sud, la crue principale des grands fleuves (Bandama, Comoé) a lieu. Ils rejettent d'abord des eaux qui ont ruisselé sur les savanes du nord du pays, puis celles qui ont drainé les couverts forestiers. Ce régime est modulé suivant l'orientation de la côte et son relief, de la Guinée au Nigeria. A l'approche de l'équateur (baie de Biafra) les précipitations deviennent abondantes presque toute l'année, avec cependant un maximum entre juin et août (Douala).

Plus au sud, le long de la côte congo-gabonaise le régime pluviométrique est, là encore, déterminé par la plus ou moins grande pénétration de l'air marin au-dessus du continent. En hiver austral, le front de mousson peut atteindre 35° Est ou au

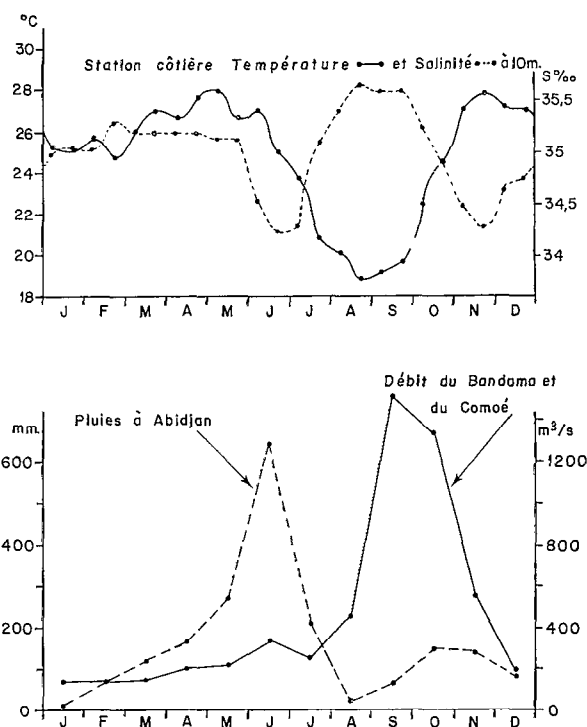


FIG. 2. — Hydroclimat ivoirien : *Haut* : Température et salinité à 10 m, moyennes 1969-1975 à la station côtière d'Abidjan. *Bas* : Pluies en Abidjan, débits du Bandama à Tiassalé et du Comoé à Alépé, moyennes 1969-1975 (données ASECNA et O.R.S.T.O.M.)

Hydrology and climate in Ivory Coast. Top : Abidjan coastal station : temperature and salinity at 10 m, 1969-1975 averages. Bottom : Rainfalls at Abidjan, Bandama and Comoe rivers flows, 1969-1975 averages

contraire disparaître en laissant la place à un courant d'est; dans les deux cas, il y a apparition d'une saison sèche de juin à septembre (fig. 3). En été austral le flux de mousson, plus proche de la côte, devient instable et donne des précipitations, maximales en novembre et février-mars. Les fleuves ont également deux crues : décembre et mai. La crue principale du Kouilou (qui se jette à 50 km au nord de Pointe-Noire) a lieu en mai, celle du Zaïre (Congo) en décembre. L'étiage se situe en fin de saison sèche (juillet-août). Le débit du Zaïre est incomparablement plus important que celui des petits fleuves locaux (Kouilou, Nyanga, Ogoué), mais ces derniers peuvent jouer un rôle dans les dessalures côtières.

1.2. Zones d'alternance et de stabilité hydrologique

Les eaux chaudes et dessalées, caractéristiques de la couche superficielle du golfe de Guinée et nommées pour cette raison « guinéennes » par

BERRIT (1961), se forment essentiellement dans la baie de Biafra, le long de la côte libérienne et à l'embouchure du Zaïre. Apports fluviaux et précipitations locales abaissent la salinité superficielle au-dessous de 34 ‰, parfois jusqu'à 25 ‰. D'après BERRIT (1966), la plus grande extension des eaux dessalées a lieu en baie de Biafra, mais d'après un bilan établi par WAUTHY (1977), la dessalure au sud du cap Lopez serait presque deux fois plus importante. Saisonnièrement ces eaux peuvent recouvrir l'ensemble du plateau continental, des îles Bissagos au Zaïre.

Cependant, à l'exception des trois zones citées de formation d'eaux dessalées, le littoral connaît un régime d'alternance hydrologique caractérisé par l'existence de remontées d'eaux saisonnières. Ces upwellings se produisent le long de côtes orientées favorablement par rapport aux vents dominants, c'est-à-dire du cap des Palmes à Lagos, ainsi qu'au sud du cap Lopez, bien que le vent ne soit pas le seul moteur de ces mouvements ascendants (INGHAM, 1970; PICAUT, 1981).

1.2.1. ZONES DE STABILITÉ OU DE FORMATION D'EAUX DESSALÉES

Les régions sans upwellings (de la Guinée au Liberia, baie de Biafra) ne connaissent que de faibles écarts thermiques annuels. Dans la région guinéo-libérienne les maxima de 29 à 30 °C se produisent en mai, les minima de 26 à 27 °C ont lieu en août (BERRIT, 1962 a; WATTS, 1958). On observe parfois un très faible refroidissement entre janvier et mars. Bien que très atténué, on retrouve la trace du régime thermique à quatre saisons décrit à Abidjan (MORLIÈRE, 1972). En baie de Biafra, la période la plus chaude est en mars (29 °C), la moins chaude en août (25 à 26 °C); le régime est également de type austral, sans petite saison fraîche.

Par contre, dans ces zones de formation d'eaux dessalées, les salinités superficielles sont sujettes à de très fortes variations saisonnières. A l'embouchure de la rivière de Sierra Leone, la salinité descend jusqu'à 15 ‰ en septembre, lors des crues (WATTS, 1958). La dilution des eaux fluviales s'atténue au-dessus du plateau continental, où la salinité ne descend pas au-dessous de 26 ‰ pendant la même période (BERRIT, 1962 a). Inversement, des salinités de 35 à 35,5 ‰ peuvent être observées en mars-avril au large de Conakry, au maximum d'extension du courant des Canaries. En baie de Biafra la dilution est beaucoup plus importante. A Fernando Po la salinité de surface est inférieure à 20 ‰ d'août à janvier; entre avril et juin la dessalure est un peu moins forte : 25 à 28 ‰ (BERRIT, 1962 a).

De part et d'autre de l'embouchure du Zaïre existe un régime particulier du fait de l'énorme quantité d'eaux douces rejetées par un seul fleuve sur une côte soumise à des upwellings saisonniers. L'étiage du fleuve (29 000 m³.s⁻¹ en juillet-août) correspond à la période des upwellings, aussi l'influence des eaux dessalées s'estompe-t-elle à environ 100 milles au large (DONGUY *et al.*, 1965). Au contraire, l'extension des eaux dessalées est maximale pendant la crue principale (60 000 m³.s⁻¹ en décembre) et s'étend à plus de 300 milles de la terre (BERRIT, 1966). A cause des upwellings, la variation saisonnière de température est beaucoup plus importante (23-29 °C) que dans les autres régions de formation d'eau dessalée.

1.2.2. ZONES D'ALTERNANCE

La zone d'alternance nord s'étend du cap des Palmes jusqu'à la longitude de Lagos approximativement (fig. 2).

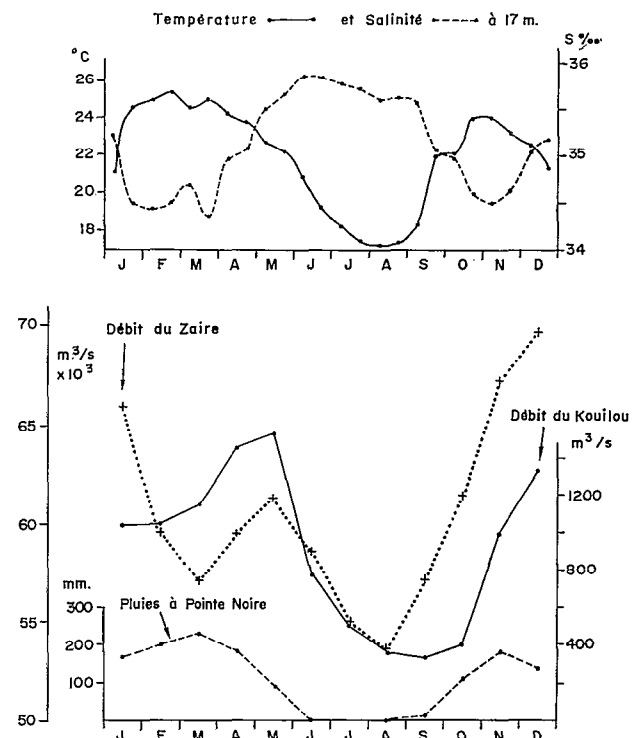


FIG. 3. — Hydroclimat congolais. *Haut* : Température et salinité à 17 m, moyennes 1972-1976 au wharf de Pointe-Noire. *Bas* : Pluies à Pointe-Noire, débit du Kouilou à Sounda, du Zaïre près de son embouchure (moyennes pluriannuelles, in : DESSIER (1979) et GUILLERM (1981)

Hydrology and climate in Congo. Top : Pointe-Noire wharf: Temperature and salinity at 17 m, 1972-1976 averages. Bottom : Rainfalls at Pointe-Noire, flows of Kouilou (at Sounda) and Zaïre (near the mouth), pluriannual means

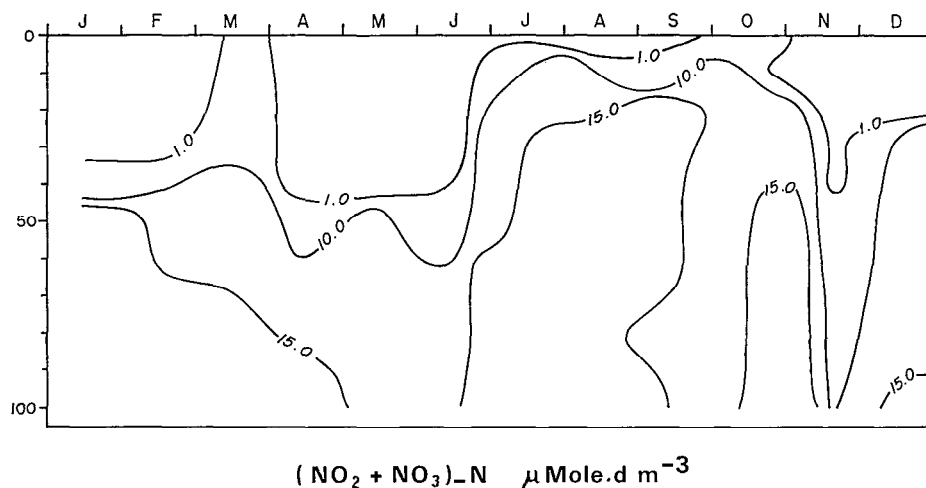


FIG. 4. — Nitrites plus nitrates au large de la Côte d'Ivoire, au-dessus des fonds de 200 m de la radiale Bassam, en $\mu \text{mole} \cdot \text{dm}^{-3}$ (données O.R.S.T.O.M.). Noter la remontée de la nitracline pendant la saison d'upwelling
Nitrites plus nitrates off Ivory Coast; above the 200 m depth of Grand-Bassam transect ($\mu \text{mole} \cdot \text{dm}^{-3}$). Note the nitracline rising during the upwelling season

Durant la saison chaude qui culmine en avril-mai, les eaux tropicales chaudes et salées s'étendent au-dessus du plateau continental sur une épaisseur de quelques dizaines de mètres. La thermocline est bien marquée : c'est la période de stabilité hydrologique. À partir de juin-juillet des upwellings amènent en surface des eaux venant de 50 à 75 m. Ces remontées d'eaux sont plus fortes et plus précoces dans l'est du cap des Palmes et au cap des Trois Pointes du fait de l'orientation de la côte par rapport au vent et au courant de Guinée (effet de cap). Le refroidissement gagne rapidement l'ensemble du littoral jusqu'à Lagos environ (LONGHURST, 1964). La thermocline disparaît alors pratiquement : c'est la grande saison froide. De septembre à la fin d'octobre, la crue principale de tous les fleuves se produit. La couche superficielle est progressivement dessalée et se réchauffe. Les eaux chaudes et dessalées atteignent leur plus grande extension après la saison des pluies. C'est la petite saison chaude (novembre-décembre). En janvier et février la thermocline remonte et des refroidissements superficiels peuvent apparaître. Ce sont les petites saisons froides qui interrompent momentanément l'établissement de la grande saison chaude. Ces refroidissements passagers peuvent se produire jusqu'en avril.

La zone d'alternance sud s'étend au sud du cap Lopez (fig. 3). Le schéma saisonnier est sensiblement le même avec une avance d'environ un mois sur la zone d'alternance nord. Les eaux d'upwelling qui baignent le plateau en saison froide ont deux origines possibles. A Pointe-Noire, durant la première partie de la saison froide ces eaux semblent venir de la

branche sud du courant de Lomonosov (donc du nord), tandis que pendant la fin de la saison froide ces eaux viendraient du sud, de la dérive du courant de Benguela : eau centrale de l'Atlantique sud (DESSIER, 1979; GUILLERM, 1981).

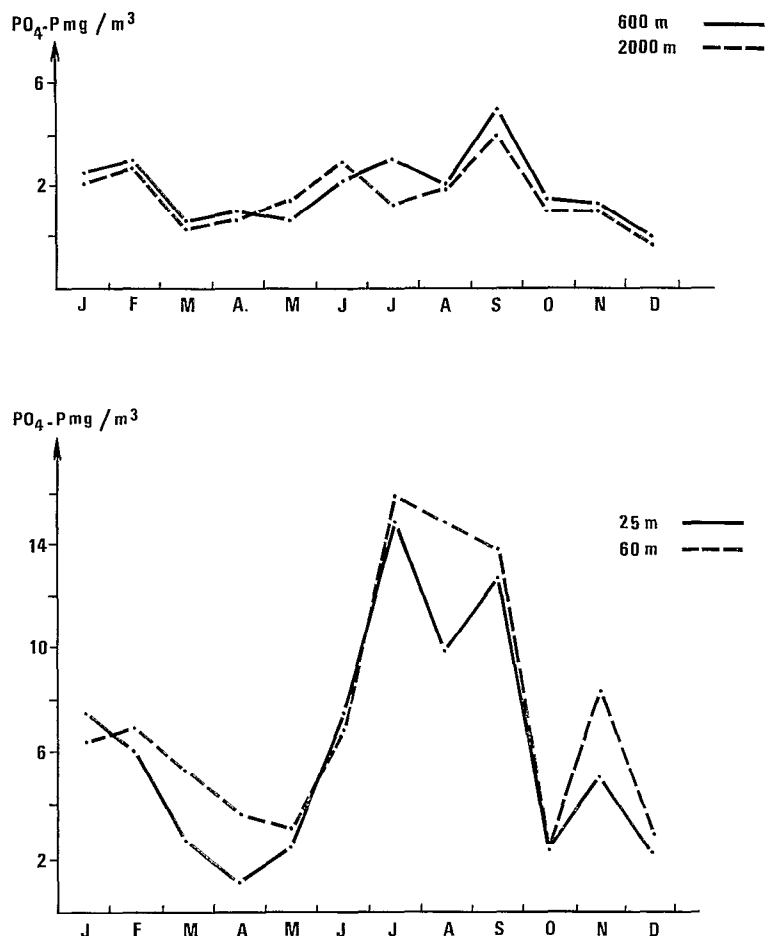
1.2.3. SIMILITUDES ET DIFFÉRENCES ENTRE LES DEUX ZONES D'ALTERNANCE

La succession des saisons marines paraît — approximativement — la même dans les deux zones d'alternance, avec un retard, d'un mois environ, des événements hydrologiques d'Abidjan par rapport à ceux de Pointe-Noire. Notons cependant la plus grande hétérogénéité des eaux baignant le littoral congolais, l'influence des eaux du fleuve Zaïre la double origine des eaux froides. Remarquons encore l'inversion des saisons des pluies : juin à septembre dans le nord, octobre à mai dans le sud.

Il en résultera que dans la zone nord (de la Côte d'Ivoire au Bénin), les apports terrigènes se produiront tout au long du littoral juste avant et juste après les upwellings, limitant donc la saison des enrichissements à juin-novembre. Tandis qu'au sud du cap Lopez ces apports fluviaux auront lieu durant toute la saison chaude.

2. SELS NUTRITIFS : MODALITÉS DES ENRICHISSEMENTS ET FACTEURS LIMITANTS

Les diverses modalités d'enrichissement en sels nutritifs présentent un intérêt particulier, car ce



Radiale de Vridi (Cote d'Ivoire)

FIG. 5. — Phosphates de surface au large de la Côte d'Ivoire, au-dessus de diverses profondeurs. L'accroissement de la teneur en phosphates des eaux côtières est importante pendant les upwellings, au-delà du plateau le phénomène est très estompé. D'après REYSSAC (1970)

Superficial concentrations of phosphates at different distances from the shore, off Ivory Coast. During the upwelling, the increase of concentrations is very important over the shelf, but not offshore. From REYSSAC (1970)

sont les seuls éléments disponibles pour émettre des hypothèses sur le plancton des régions où il n'a pas été étudié.

Les eaux dessalées ou les eaux tropicales qui forment la couche superficielle en saison chaude sont pauvres en sels nutritifs et en phytoplancton. Mais la transparence de ces eaux est généralement élevée et permet une production primaire au-dessous de la thermocline dans des couches plus riches en sels nutritifs. Cependant la diffusion des éléments nutritifs est d'autant plus lente que le gradient de densité est élevé.

2.1. **Les upwellings** sont la principale source d'enrichissement dans les régions où ils se produisent saisonnièrement. L'enrichissement est direct et puissant si la couche homogène de surface est complètement chassée et qu'apparaissent en surface les eaux centrales (comme en grande saison froide), il est indirect et plus modeste si l'upwelling n'entraîne qu'une remontée de la thermocline (petites saisons froides) (fig. 4, 5, 6). Dans ces derniers cas l'agitation des eaux superficielles favorise le passage des sels nutritifs vers les couches les mieux éclairées. La production qui s'ensuit est cependant beaucoup

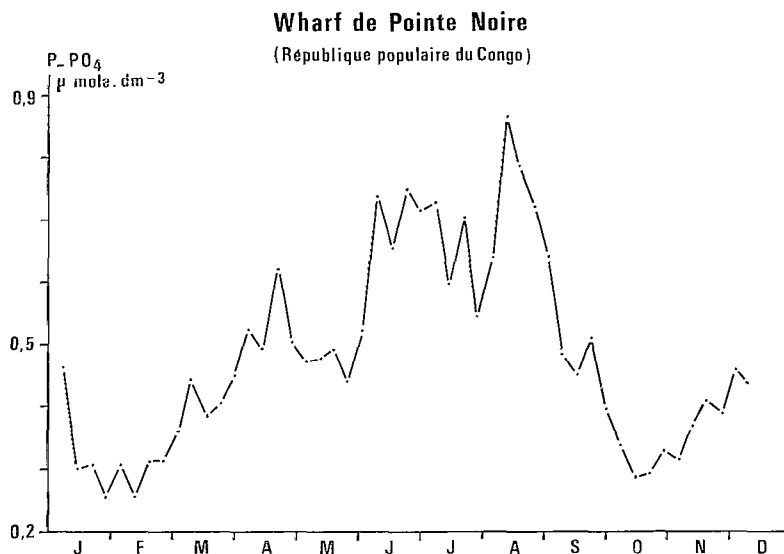


FIG. 6. -- Phosphates à 5 m de profondeur, à l'extrémité du wharf de Pointe-Noire, moyenne 1972-1976 (μ mole. dm^{-3}). D'après DESSIER (1981)

Phosphates at 5 m depth, Pointe-Noire wharf, 1972-1976 mean (μ mole. dm^{-3}). From DESSIER (1981)

moins élevée qu'en grande saison froide (DANDONNEAU, 1973).

Dans le golfe ivoirien les plus importantes concentrations en phytoplancton ne coïncident pas exactement avec les refroidissements (donc les remontées d'eaux) les plus intenses. Le décalage est faible durant les petites saisons froides, mais il peut atteindre une centaine de milles au début des grandes saisons froides. En effet, le laps de temps nécessaire au développement des germes phytoplanctoniques fait que les eaux nouvellement remontées en surface se seront passablement éloignées de leur résurgence quand y apparaîtra la poussée végétale caractéristique.

2.2. Une autre source possible de sels nutritifs est constituée par les apports terrigènes organiques ou minéraux, dissous ou particulaires. Dans les régions privées d'upwelling, ils semblent les seules sources d'enrichissement possibles. Cependant, l'aptitude des eaux fluviales à enrichir les eaux marines dans lesquelles elles s'écoulent n'est pas partout évident. Indiscutable dans certains cas, notamment dans des pays tempérés : sud de l'Angleterre (MOMMAERTS, 1969), embouchure du Mississippi (RILEY, 1937), rivière Columbia (STEFANSSON et RICHARDS, 1963), ou dans certaines régions subtropicales : Nil (ALEEM, 1972), cet enrichissement est beaucoup moins évident pour les effluents des grands fleuves tropicaux Amazone et Zaïre. RYTHER *et al.* (1967) estiment même que les eaux de l'Amazone appauvrissent l'océan dans lequel elles s'écoulent. A Pointe-

Noire l'arrivée d'eaux dessalées en provenance du Zaïre est accompagnée d'une baisse des phosphates, de la chlorophylle et de la production (DUFOUR et MERLE, 1972). Seul, l'enrichissement en silice est incontestable; sa concentration en surface est négativement corrélée à la salinité et peut servir de traceur de l'influence terrigène (VAN BENNEKOM *et al.*, 1978). Cependant, un examen attentif permet de voir que la teneur en éléments nutritifs des eaux fluviales à leur embouchure est rarement inférieure à celle de l'eau de mer superficielle et qu'il existe fréquemment un fort développement phytoplanctonique à l'arrivée de ces eaux en mer (MILLIMAN *et al.* (1975) le montrent clairement pour l'Amazone), mais — et c'est notamment le cas de l'Amazone — il y a un appauvrissement à la périphérie de ce bloom, alors même que les eaux fluviales sont encore individualisées.

Les fleuves à fort débit pourraient augmenter la teneur en sels nutritifs des eaux superficielles indirectement, en induisant un upwelling. En effet, dans une circulation de type « estuaire » l'écoulement vers le large des eaux douces entraîne par frottement une pellicule d'eau salée, la compensation se fait par une arrivée d'eau profonde vers la côte. RYTHER *et al.* (1967) expliquent ainsi l'enrichissement observé sur les côtés des lentilles dessalées d'eaux amazoniennes; VAN BENNEKOM *et al.* (1978) interprètent de la même façon une augmentation des teneurs en sels nutritifs des eaux du Zaïre peu après l'embouchure. SUTCLIFFE (1973) invoque ce même mécanisme d'upwelling pour expliquer une corrélation entre

les débits fluviaux et la production de langouste ou de flétan dans un estuaire canadien. On verra ci-dessous que les effluents des fleuves et lagunes ivoiriens ont incontestablement un rôle enrichissant pour la production primaire des eaux côtières, ce qui est beaucoup moins évident pour les eaux du fleuve Zaïre.

2.2.1. FLEUVES ET LAGUNES IVOIRIENNES

Les eaux de pluie entraînent les particules en suspension dans l'atmosphère; leurs teneurs en éléments nutritifs ne sont pas négligeables (cf. tabl. I) et peuvent avoir une légère influence sur la production en lagune (LEMASSON et PAGÈS, 1982). Sous une végétation normale les eaux de pluie qui se sont chargées au contact de la voûte foliaire et des premiers horizons du sol se purifient avant de ressortir aux sources, moins chargées que les eaux de ruissellement, sauf en silice (ROOSE, 1981). Par contre, les eaux de ruissellement vont se charger en éléments solides ou dissous, organiques ou minéraux et les transporter jusqu'à la mer. L'érosion dépend de la couverture végétale du sol, elle est

de 10 à 15 fois plus importante en savane qu'en forêt (MONNET, 1971). Les savanes périodiquement brûlées, ou soumises à des cultures sarclées, sont beaucoup plus sensibles à l'érosion que celles couvertes de leur végétation naturelle (ROOSE, 1981). Néanmoins, les charges solides du Bandama (en $g.m^{-3}$) sont assez constantes à Tiassalé, à 100 km de l'embouchure. Les exportations solides sont donc proportionnelles au débit qui varie, en moyenne, de $50 m^3.s^{-1}$ en mars, à $1\ 200 m^3.s^{-1}$ en septembre. Elles présentent donc un aspect saisonnier très net (MONNET, 1971).

Ces transports en suspension sont importants, car la turbidité peut inhiber la photosynthèse dans le panache du fleuve. Par contre, un certain nombre de substances adsorbées sur les particules peuvent passer en solution lorsque les eaux fluviales se mélangent à l'eau de mer, et donc enrichir celle-ci. Enfin, il est possible que les particules organiques soient directement consommées par des animaux marins.

Les éléments minéraux solubles sont, globalement, évidemment moins abondants dans les eaux de rivière qu'en mer. A Tiassalé ils atteignent une

TABLEAU I

Teneur en éléments nutritifs ($\mu mole.dm^{-3}$) et charge solide ($g.m^{-3}$) de quelques eaux africaines aux différentes phases de leur retour à la mer. Pluies, ruissellement, Bandama et lagune Ebrié : Côte d'Ivoire. D'après (1) MATHIEU (1971), (2) LENOIR (1971), (3) MONNET (1971), (4) VARLET (1978), (5) PAGÈS *et al.* (1979), (6) BAINBRIDGE (1960), (7) WATTS (1958), (8) VAN BENNEKOM *et al.* (1978), (9) EISMA *et al.* (1978), (10) VARLET *in*: REYSSAC (1970), (11) O.R.S.T.O.M., non publiées, (12) LEMASSON et PAGÈS (1982)

Nutrient concentrations ($\mu mole.dm^{-3}$) and suspended matter ($mg.dm^{-3}$) of some african waters at different stages of their return to the sea. Rain, running, Bandama river and Ebrié lagoon : Ivory Coast

	Silice	Phosphate	Nitrate	Charge solide
Pluies clairière (1)	17	1,0		
forêt (1)	32	4,1		
zone côtière (12)			10	
Ruissellement (1)	222 - 297	2,1 - 2,5		50 - 400
Bandama (Tiassalé) (2, 3)	167 - 366			85 - 100
Lagune Ebrié (4, 5)	saison sèche 71 pluies 280	> 0 < 2	2 10	
Rivière Sierra Leone (embouchure) (6,7)		0,2 - 1	5 - 10	
Niger (embouchure) (8)	250	0,43	7,5	153
Zaïre (embouchure) (8,9)	165	0,8	6,5	32
Littoral ivoirien (Port-Bouet)	Port-Bouet (10) saison sèche (29) de 30 m (11) Petite crue (66) Grde crue (179)	Radiale Bassam au dessus fonds de 30 m (11) 0,2 - 1,3	Radiale Bassam au dessus fonds de 30 m (11) 0,1 - 10	

valeur moyenne très modérée de 39 g.m⁻³, et ne subissent que peu de variations saisonnières. La silice forme la moitié de la charge de juillet à décembre et un tiers de celle-ci à l'étiage (MANGIN *et al.*, 1966). La charge soluble totale est, elle aussi, sensiblement fonction du débit liquide.

En réalité, des expérimentations détaillées, montrent à ROOSE (1981) que les teneurs diminuent lorsque le volume écoulé augmente, pour presque tous les éléments sauf l'alumine et la silice. Les éléments les plus sensibles à cet effet de dilution sont, notamment, les nitrates et les matières organiques. Les premiers écoulements de l'année peuvent avoir des teneurs 10 à 50 fois plus élevés qu'en fin de saison des pluies.

D'autre part, le taux de matière organique des sols forestiers est beaucoup plus élevé que celui des sols de savane (ROOSE, 1981). Les premières pluies qui tombent sur la forêt se chargent en matière azotée. L'azote et les nitrates sont très mobiles en milieu tropical, tandis que le phosphore migre peu, car il est rapidement insolubilisé au contact du fer et de l'alumine des sols. Le ruissellement qui a lieu plus tard, en savane, entraîne peu de matière organique (les sols de savane en sont pauvres), mais vraisemblablement des composés phosphorés, sous forme de particules, qui peuvent éventuellement passer en solution ultérieurement.

Ceci expliquerait les résultats des travaux de DUFOR *et al.* (1981).

Le long du littoral ivoirien les eaux fluviales transitent plus ou moins longuement par un réseau de lagunes avant d'atteindre la mer. Selon DUFOR *et al.* (1981), les eaux qui arrivent en lagune Ébrié, après avoir ruisselé dans la zone forestière (première

saison des pluies) sont plus limitées par le phosphore que par l'azote, tandis que les eaux qui ont ruisselé dans les zones de savane (saison des crues) sont limitées par l'azote, mais moins intensément que les eaux de mer. Or, dans les eaux côtières, il n'y aurait pratiquement pas de limitation par le phosphore (RYTHER et DUNSTAN, 1971). Donc les eaux de ruissellement sont enrichissantes en azote, plus particulièrement celles qui ont ruisselé en forêt.

Finalement, il semble que les apports terrigènes au golfe ivoirien soient qualitativement très enrichissants (teneurs élevées, non limitées en azote) lors de la petite crue (juin/mi-juillet), mais, du fait de l'importance des débits, c'est probablement en grande crue qu'ils sont prépondérants (septembre, octobre, novembre), à cause des quantités de silice rejetées.

Les mesures de silice de VARLET (1958, *in* REYSSAC, 1970) sur une plage devant Abidjan (fig. 7), montrent un minimum en avril, un petit maximum en juin-juillet et le maximum principal en octobre. Le mois d'août (petite saison sèche) est remarquable par sa pauvreté en silice. Autrement dit, la teneur en silice de l'eau néritique superficielle est indépendante de l'upwelling et varie comme les débits fluviaux (fig. 2 et 7).

Or, selon diverses observations, la silice serait épuisée dans la zone euphotique avant l'azote et le phosphore, notamment dans les zones d'upwelling à cause de la consommation lors du bloom de diatomées (PAASCHE, 1980). Par ailleurs, la flottabilité des diatomées dépendrait davantage de la disponibilité des silicates que de celle des nitrates et des phosphates (BIENFANG *et al.*, 1982).

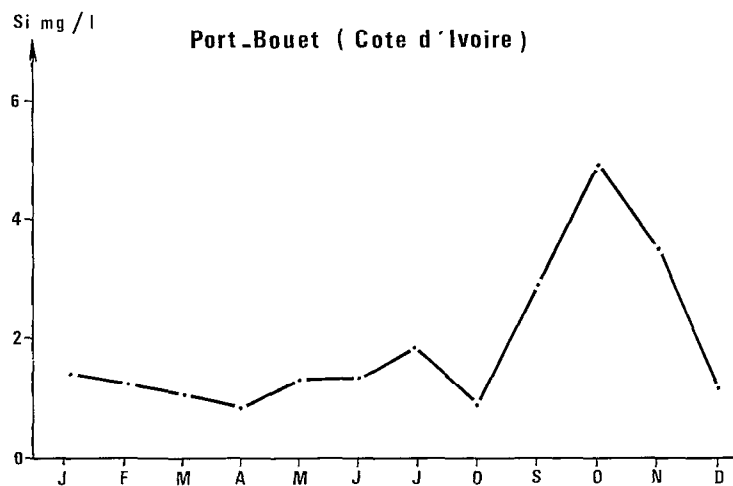
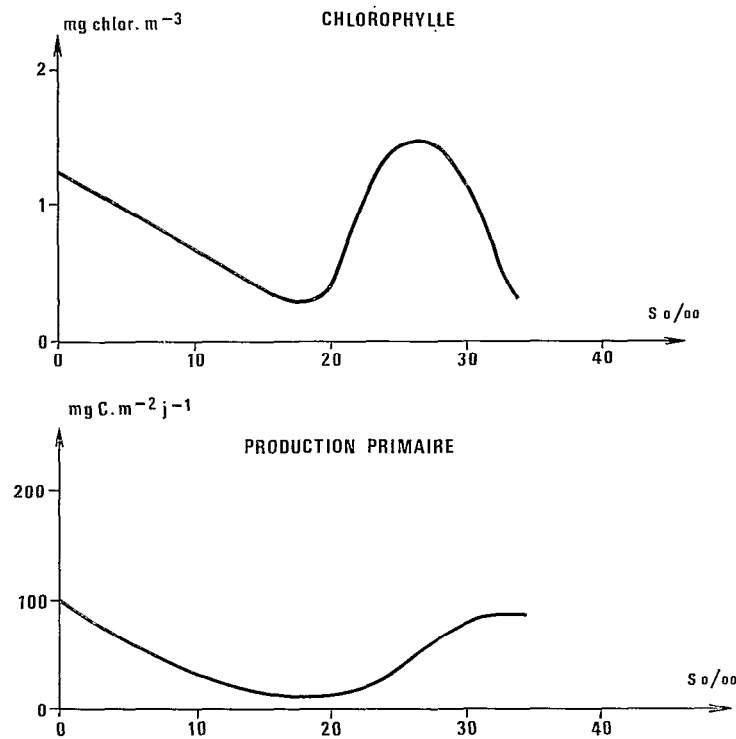


FIG. 7. — Silice en surface à Port-Bouet (près d'Abidjan), d'après VARLET (*in* : REYSSAC, 1970). Comparer avec le débit des rivières (fig. 2)

Silica in surface at Port-Bouet (near Abidjan), from VARLET (*in* : REYSSAC, 1970). Note the similitude with the river flow curve (fig. 2)



PANACHE DU ZAIRE

FIG. 8. — Chlorophylle *a* et production primaire dans le panache du fleuve Zaïre. Le phytoplancton fluvial meurt rapidement au fur et à mesure que les eaux fluviales se répandent en mer. Un canyon canalise les eaux fluviales loin au large et l'état d'équilibre favorable au développement du phytoplancton ne se rencontre qu'à une grande distance de l'estuaire. Mais les sels nutritifs dilués dans les eaux océaniques pauvres ont atteint des teneurs trop faibles pour permettre un bloom important. D'après CADÉE (1978)

Chlorophyll a and primary production in the Zaire plume. Freshwater phytoplankton rapidly dies when the river water enters the ocean. As a canyon canalizes the river plume offshore, the steady state, favourable to phytoplankton development, occurs at a great distance from the estuary. But the nutrients has reached too low levels by dilution in nutrient poor oceanic waters, to produce an important algal bloom.

From CADÉE (1978)

En conclusion, la forte crue qui succède à l'upwelling du mois d'août pourrait lever une éventuelle limitation en silice et permettre un plus fort développement de diatomées. Cela expliquerait indirectement pourquoi la biomasse zooplanctonique des mois à fort upwelling n'est pas liée à l'intensité des refroidissements, mais au volume des crues (BINET, 1976).

2.2.2. LE FLEUVE ZAÏRE

Les débits des fleuves ivoiriens en crue (1 000 à 2 000 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour le Bandama) restent modestes par rapport à celui du Zaïre qui décharge de 29 000 à 60 000 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ entre l'étiage et la grande crue. L'énormité de ce débit jointe à l'existence d'un cañon à l'embouchure, qui canalise les eaux du

fleuve vers le large, fait que le panache du Zaïre s'étend très au large. Mais le volume d'eau douce de ce panache est relativement faible : entre l'embouchure et l'isohaline 30 ‰ le volume d'eau douce ne représente que deux ou trois débits journaliers, contre 50 à 100 fois cette quantité pour la rivière Columbia (EISMA et VAN BENNEKOM, 1978).

Les eaux du Zaïre sont pauvres en éléments majeurs (silice exceptée), mais la teneur en éléments nutritifs et traces est cependant du même ordre de grandeur que pour l'Amazone (MEYBECK, 1978). La teneur en nitrates et phosphates augmente légèrement après l'embouchure. Ceci s'explique, pour le nitrate parce que l'eau marine subsuperficielle se mélange avec celle du fleuve, pour le phosphate par la désorption des sédiments en suspension (VAN BENNEKOM *et al.*, 1978). Ces teneurs en sels

nutritifs restent constantes très loin, elles ne diminuent qu'à partir des salinités de 25 à 30 ‰ où se produit un bloom phytoplanctonique (CADÉE, 1978). Cet auteur retrouve le schéma de PARSONS et TAKAHASHI (1973) selon lesquels la production maximale se situe souvent à quelque distance de l'embouchure et n'est pas forcément associée à la disponibilité maximale des sels nutritifs. Les raisons en seraient : l'amélioration de la pénétration lumineuse avec la sédimentation des matières en suspension, la décroissance des processus de mélange avec la distance ainsi qu'un facteur temps qui permet la multiplication des germes phytoplanctoniques et — ajouterons-nous — le retour à un état d'équilibre consécutif à un stress.

Le temps nécessaire au développement de la production primaire pourrait être fonction de la qualité des eaux fluviales et marines en contact ainsi que de facteurs orographiques (estuaire ou delta, vallée ou plateau sous-marin) et courantologiques déterminant la forme du panache. Ainsi, la production maximale à l'intérieur du panache des eaux amazoniennes se situe vers une salinité de 10 ‰ et dans les eaux du Zaïre vers 25 ou 30 ‰ (CADÉE, 1978 : fig. 8). En effet, les eaux de l'Amazonie s'étalent lentement le long de la côte tandis que celles du Congo s'en éloignent rapidement.

Mais ce bloom phytoplanctonique doit être de dimensions modestes puisque, lorsque les eaux s'épandent jusqu'à Pointe-Noire, on n'y décele plus aucune trace d'enrichissement en sels nutritifs, ni en phytoplancton (DUFOUR et MERLE, 1972). Elles auraient probablement épuisé leurs réserves nutritives.

2.3. En conclusion, de cette étude sur les sels nutritifs on pourrait avancer les suppositions suivantes :

1° Les upwellings représentent vraisemblablement un enrichissement considérablement plus fort que les apports terrigènes, ne serait-ce qu'à cause des volumes d'eau mis en œuvre.

2° Mais il peut exister dans les upwellings des éléments nutritifs limitants. En Côte d'Ivoire, il semble que la limitation en silice soit levée par les apports terrigènes.

3° Plus les climats sont contrastés et plus la charge solide des rivières est élevée. D'autre part, la teneur en silice des eaux de source augmente avec l'aridité du climat (ROOSE, 1981). Il y aura donc probablement un enrichissement plus marqué à l'embouchure d'un fleuve soumis à une alternance de saisons sèches et pluvieuses, dont le bassin versant est recouvert de savane, qu'à celle d'un fleuve soumis à un régime équatorial (pluies continues, forêts; exemples : le Nil (ALEEM, 1969) et l'Amazonie (RYTHER *et al.*, 1967)).

4° La charge particulière ou l'opacité causée par les substances organiques dissoutes peut être un obstacle à la production primaire, mais il peut se produire une désorption de certains éléments lors de l'arrivée des particules en eau de mer, donc enrichissement.

5° Les détritiques organiques charriés par un fleuve pourraient être consommés directement par des producteurs « secondaires » (HEINLE *et al.*, 1977) qui permettraient une production « tertiaire » importante. TROADEC (1968) note, en effet, que les chalutiers ponténégrins obtiennent leurs meilleurs rendements en *Pseudotolithus*, devant l'embouchure du Zaïre pendant les périodes de crue.

6° L'écoulement des eaux fluviales sur la mer doit pouvoir créer — dans certains cas — si ce n'est un véritable « upwelling », du moins une certaine remontée de sels subsuperficiels par brassage.

3. PHYTOPLANCTON

3.1. Communautés spécifiques

Par leur aptitude à se reproduire rapidement, les espèces phytoplanctoniques devraient être de bons indicateurs de l'état physico-chimique instantané d'une masse d'eau. En réalité, tous les êtres marins supportent d'assez larges variations du milieu inerte, mais sont probablement plus étroitement dépendants de caractéristiques biologiques : richesse trophique, présence de compétiteurs et de prédateurs. Faute de pouvoir appréhender l'ensemble de ces paramètres, les essais de classification ne parviennent généralement qu'à situer les espèces en fonction de leurs préférences thermo-halines.

Devant la Côte d'Ivoire, REYSSAC (1970) remarque que les diatomées sont plus nombreuses — en valeur absolue et relative — pendant les saisons froides. Les *Chaetoceros* prolifèrent en général dans les eaux les plus froides (moins de 25 °C), tandis que les *Rhizosolenia* préfèrent les eaux de 25 à 28 °C. Ce dernier genre est donc plus caractéristique du début ou de la fin de l'upwelling tandis que les *Chaetoceros* seraient liés à la phase du refroidissement la plus intense. Les *Coccolithus*, relativement côtiers peuvent parfois atteindre des concentrations importantes pendant les saisons froides. Au contraire le genre *Hemiaulus* ne se rencontre que pendant la saison chaude (avril-mai).

Les péridiniens considérés dans leur ensemble paraissent plus thermophiles que les diatomées, ainsi que REYSSAC et ROUX (1972) le mettent en évidence grâce à des analyses factorielles. Le genre *Ceratium* est de loin le plus abondant, on le rencontre également en saison froide.

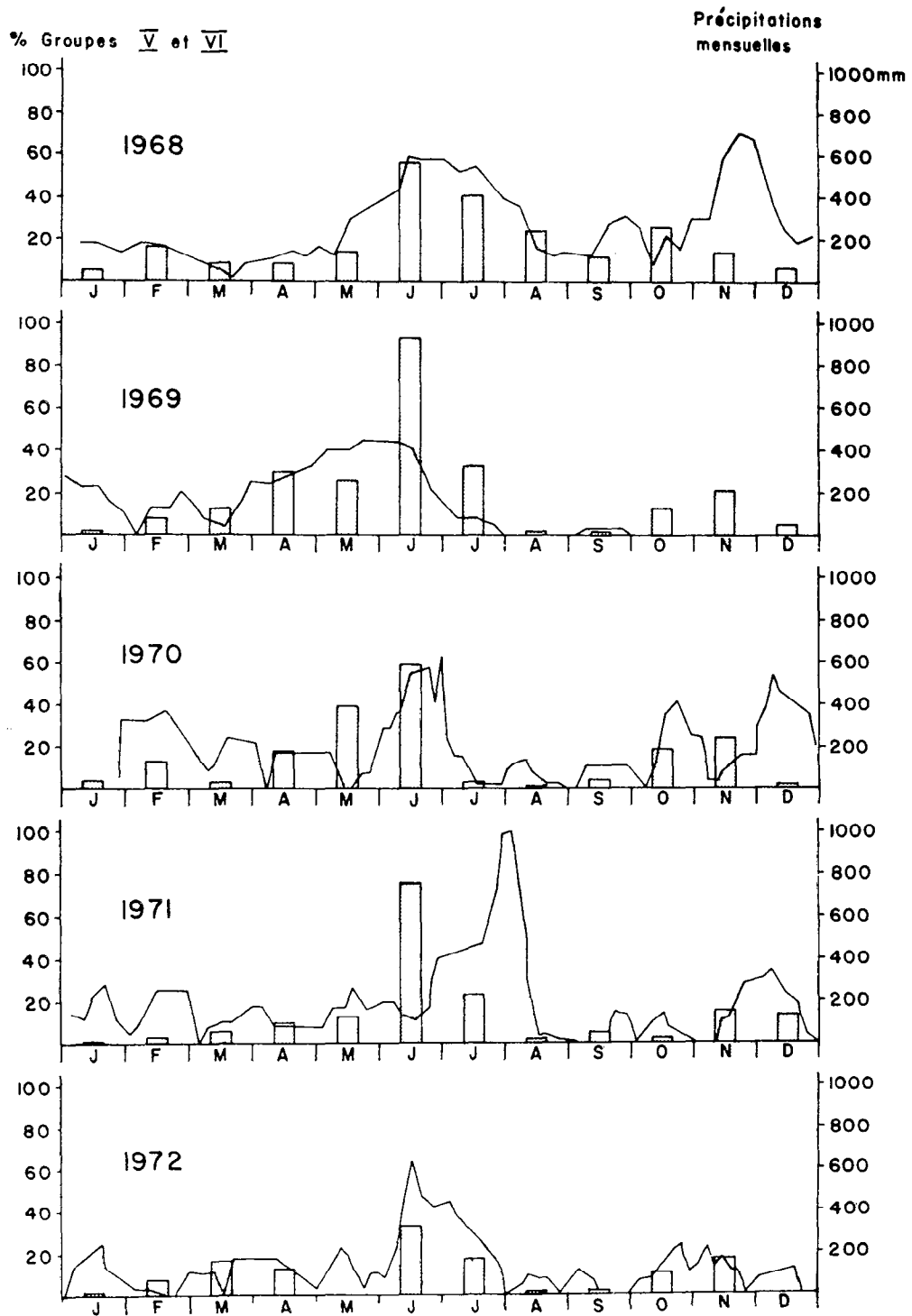


FIG. 9. — Relation entre les groupes phytoplanctoniques V et VI (traits pleins) et les précipitations mensuelles sur Abidjan (histogrammes). Le pourcentage des groupes V et VI est exprimé par rapport à l'ensemble du phytoplancton après lissage sur trois points. D'après DANDONNEAU (1971 et 1973)

Relationship between the phytoplankton species groups V and VI (solid lines) and monthly rainfalls in Abidjan (histograms). V and VI groups are expressed as percent of total phytoplankton. Smoothed by a three point running mean. From DANDONNEAU (1971 and 1973)

DANDONNEAU (1973), à la même station, mais grâce à un échantillonnage plus important et à une méthode différente (coefficient d'association entre espèces) affine cette description et définit huit groupes rattachés à un contexte saisonnier précis. Le calcul de ce coefficient est sensible à l'abondance et il apparaît qu'à des conditions écologiques similaires correspondent deux groupes suivant la fréquence d'apparition des espèces.

Ces groupes sont les suivants (cf. annexe) :

- Groupe I : espèces très fréquentes à faible valeur indicatrice.
- Groupe II : espèces assez fréquentes, du genre *Ceratium* principalement, qu'on trouve surtout dans les eaux guinéennes.
- Groupe III : espèces responsables de blooms dus aux upwellings, mais restant fréquentes tout au long de l'année.
- Groupe IV : espèces qui succèdent à celles du groupe précédent, après réchauffement de l'eau.
- Groupe V : espèces assez fréquentes, favorisées par les apports terrigènes.
- Groupe VI : équivalent au groupe V, mais composé d'espèces plus rares, à meilleure valeur indicatrice.
- Groupe VII : espèces assez rares des eaux d'upwelling.
- Groupe VIII : caractéristique des eaux chaudes et salées du large.

Les conclusions de REYSSAC et celles de DANDONNEAU diffèrent essentiellement sur la signification écologique à accorder aux *Chaetoceros* : caractéristiques des eaux les plus froides selon REYSSAC, des eaux enrichies par des apports terrigènes, d'après DANDONNEAU. La quasi-simultanéité des périodes de crue et d'upwelling n'a vraisemblablement pas permis à REYSSAC de distinguer les deux causes d'enrichissement des eaux côtières ; tandis que DANDONNEAU — grâce à un échantillonnage pluri-annuel — distingue les deux phénomènes. En effet, la saison froide 1968 est marquée par des pluies continues, un refroidissement presque inexistant et un fort développement des groupes V et VI (riches en *Chaetoceros*), tandis qu'en 1972 les pluies sont déficitaires, l'upwelling normalement développé, mais les groupes V et VI limités aux mois de juin et juillet (fig. 9).

Dans l'estuaire de Sierra Leone, BAINBRIDGE (1960) observe des populations dominées par les diatomées centriques en toutes saisons. A l'intérieur même de l'estuaire, en période de dessalure, il recueille des diatomées des genres *Cyclotella*, *Cymatodiscus*, *Cymatolheca* qui forment la plus grande partie du matériel végétal en suspension. Ces espèces ne sont pas réellement pélagiques ; BAINBRIDGE

estime qu'elles sont arrachées à leur habitat normal (les chenaux peu profonds en amont de l'estuaire) par les forts courants. Il est possible qu'elles s'élèvent au-dessus du fond à cause d'une flottabilité accrue due à une forte production d'oxygène, comportement signalé chez une diatomée semi-benthique (*Nitzschia palea*, in SOURNIA, 1974).

Pendant la saison sèche, des diatomées typiquement planctoniques se développent : *Rhizosolenia shrubsolei*, *R. alata* var. *indica*, *R. stollerfohii*, *Leptocylindricus danicus*, *Cerataulina pelagica*, *Guinardia flaccida*, ainsi que des dinoflagellés. Ces derniers : *Ceratium furca*, *Dinophysis caudata*, *Prorocentrum micans*... sont toujours plus abondants à l'embouchure que dans l'estuaire. Des cyanophycées (*Oscillatoria*) sont présentes en mer, plus nombreuses durant la saison sèche.

D'une façon générale, les diatomées paraissent plus aptes à se développer dans des masses d'eaux soumises à un enrichissement, qu'il soit d'origine profonde ou terrigène. Les diatomées paraissent des espèces pionnières par rapport aux péridiniens, notion classique, quoique remise en cause par les exemples d'eaux rouges.

3.2. Eaux rouges

Au large de la Côte d'Ivoire, une eau rouge due à un péridinien (*Gymnodinium splendens*) est signalée pendant la saison froide 1969 (DANDONNEAU, 1970). Les concentrations cellulaires atteignent $37,6.10^6$ par litre, entraînant un taux de chlorophylle *a* de 680 mg.m^{-3} , valeurs qui comptent parmi les plus élevées de la littérature. Cette eau rouge a également été observée au Ghana (ANANG, comm. pers.) en septembre 1969. Le phénomène s'est reproduit au large de la Côte d'Ivoire, au moins pendant les saisons froides de 1970 et 1971 (DANDONNEAU, comm., pers.). Au Ghana, durant la saison froide 1974, c'est à un cilié holotriche (*Mesodinium rubrum*) qu'ANANG *et al.* (1976) attribuent un phénomène d'eau rouge dont le développement cellulaire est à peine plus faible ($1,5.10^6$ cellules par litre). Bien que *M. rubrum* soit un cilié (théoriquement autotrophe), la concentration en chlorophylle atteint 5 mg.m^{-3} en surface et décroît dans les premiers mètres comme le nombre de ciliés. En effet *M. rubrum* possède des chloroplastes fonctionnels, considérés comme des « symbiontes incomplets » mais transformant l'association cilié-chloroplaste en un autotrophe (TAYLOR *et al.*, 1971).

Les périodes auxquelles ces eaux rouges apparaissent sont les mêmes (fin août-début septembre) et les conditions hydrologiques requises sont vraisemblablement identiques : les apports de sels nutritifs profonds par l'upwelling sont à leur maximum, l'apport en éléments terrigènes drainés par les

fleuves entrant dans leur crue principale est également important. Il suffit alors vraisemblablement de quelques jours de calme pour que le phénomène apparaisse. HORSTMAN (1981) note que, le long de la côte sud africaine, il suffit d'un à deux jours de calme succédant à une intensification de l'upwelling pour que des eaux rouges apparaissent. Cependant, la multiplication cellulaire favorisée par des conditions trophiques idéales n'explique probablement pas à elle seule les densités extraordinaires. Il y a vraisemblablement concentration des cellules le long des lignes de convergences, par résistance à l'enfoncement. L'aptitude de *Gymnodinium splendens* à la migration verticale est en effet connue et sa tendance à se maintenir en surface dans la journée est favorisée par l'abondance des nitrates (CULLEN et HERRIGAN, 1981).

3.3. Répartition verticale

Dans l'estuaire de Sierra Leone, durant les maxima saisonniers, le plus grand nombre de cellules est observé en surface, puis, si le bloom se maintient deux ou trois semaines, les diatomées se répartissent uniformément dans toute la colonne d'eau (BAINBRIDGE, 1960).

A la station côtière d'Abidjan, lorsque la concentration de la chlorophylle *a* en surface dépasse $1,04 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ on doit s'attendre à un maximum superficiel, ou du moins situé entre la surface et le niveau $s/2$ (s = profondeur de disparition du disque de Secchi, $s/2 = 43 \%$ de la lumière incidente, d'après DANDONNEAU (1972)). Lorsque la teneur en chlorophylle *a* de l'eau de surface est inférieure à $0,5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, le maximum se trouve au niveau $3s/2$ (8% de la lumière incidente). Entre ces deux concentrations, le profil des teneurs en chlorophylle *a* présenterait un minimum au niveau $s/2$; on aurait alors affaire à des eaux océaniques pauvres, avec un maximum de chlorophylle en profondeur et une couche de surface enrichie uniquement par des apports terrigènes (DANDONNEAU, 1972).

Dans les eaux côtières de Pointe-Noire, la biomasse est plus importante aux niveaux supérieurs en saison froide, notamment à cause de la turbidité qui inhibe la photosynthèse en profondeur, tandis qu'en saison chaude la transparence autorise un développement phytoplanctonique jusqu'aux niveaux inférieurs. La distribution verticale de la chlorophylle *a* est homogène en petite saison chaude, tandis qu'elle croît du haut vers le bas en grande saison chaude (DUFOUR et MERLE, 1972).

Le schéma général est bien le même partout : lorsqu'un enrichissement autorise un bloom, celui-ci se produit près de la surface, le développement cellulaire qu'il entraîne diminuant la pénétration lumineuse et donc la photosynthèse aux niveaux

inférieurs. En l'absence d'enrichissement notable, la pénétration lumineuse est bonne et le maximum de chlorophylle peut se situer juste au-dessus de la thermocline et des eaux riches en sels nutritifs.

3.4. Teneurs en pigments

BAINBRIDGE devant Freetown et BERRIT (1964) devant Pointe-Noire, utilisent la méthode de HARVEY (1934) pour quantifier les variations globales de la teneur en phytoplancton. On peut en principe, interpréter ces mesures en termes de chlorophylle (RILEY, 1938). Il convient néanmoins d'être circonspect, car la méthode de HARVEY mesure non seulement des chlorophylles, mais des pigments comme les caroténoïdes qui ne sont pas spécifiquement végétaux (GRAHAM, 1943).

Dans l'estuaire de la Sierra Leone, les pigments phytoplanctoniques n'apparaissent en quantité notable qu'en dehors de la période de crue (de décembre à juin). A l'intérieur même de l'estuaire, ils augmentent graduellement après octobre, au fur et à mesure que le débit fluvial diminue, et demeurent élevés et relativement constants pendant la saison sèche (10^4 unités HARVEY m^{-3}). Puis ils diminuent brutalement quand la salinité commence à décroître. A l'embouchure, le schéma de variations saisonnières est approximativement le même, mais les teneurs sont très inférieures ($7\cdot 10^2$ unités HARVEY m^{-3}) à celles de l'amont et beaucoup plus variables.

La relation entre teneur en pigment et dessalure comporte donc une contradiction : c'est à la station d'amont, la plus dessalée, que les teneurs sont les plus fortes, mais c'est en saison sèche, aux deux stations, qu'a lieu le maximum annuel. Tout se passe comme si les apports terrigènes ne pouvaient bénéficier au phytoplancton que dans des conditions de décharge modérée. En période de crue l'effet de chasse, la turbulence et probablement la turbidité sont trop élevées pour permettre le développement du phytoplancton dans l'estuaire et à l'embouchure.

C'est vraisemblablement ce qui se passe à l'embouchure du Zaïre où CADÉE (1978) remarque la décroissance du phytoplancton fluvial dans la zone de marée, la chlorophylle passe de 2 à moins de $1 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, tandis que le phytoplancton marin ne se développe que très au large, après mélange des eaux fluviales et marines et ralentissement de la turbulence (fig. 8). Au large du Cabinda, en mai 1968, DESSIER (1981) observe un bloom sur toute la largeur du plateau, qu'il attribue aux effluents du Zaïre en crue.

Dans les zones d'alternance, c'est en période d'upwelling qu'on observe les plus fortes teneurs en pigments. Les moyennes mensuelles, obtenues à Pointe-Noire entre 1955 et 1959 à partir des données de BERRIT (1964) (fig. 10), témoignent de valeurs

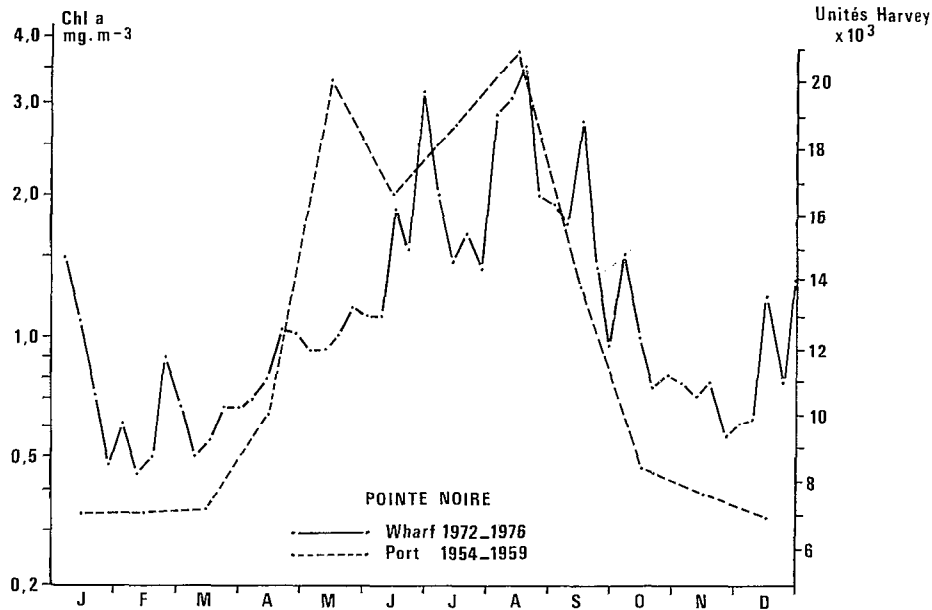


FIG. 10. — Moyenne annuelle de chlorophylle à Pointe-Noire en mg/m^3 (traits pleins) et en unités Harvey/ m^3 (tireté). Les mesures effectuées par BERRIT (1964) sur la plage et devant le port de Pointe-Noire entre 1954 et 1959 sont exprimées en unités Harvey. Les mesures de DESSIER (1981) effectuées à 5 m de profondeur à l'extrémité du wharf ont été effectuées au spectrophotomètre puis au fluorimètre de 1972 à 1976. Le maximum bimodal de grande saison froide apparaît sur les deux courbes. Par contre les données de Berrit ne font pas ressortir de maximum secondaire en petite saison froide

Chlorophyll annual means, in mg/m^3 (solid line) and in Harvey units/ m^3 (dashed line) at Pointe-Noire, Berrit (1964) observations at the beach and off the harbour, from 1954 to 1959 in Harvey units. DESSIER (1981) sampled the 5 m depth at the wharf station from 1972 to 1976; the determinations are made by spectro-photometer or fluorimeter. The bimodal maximum of the main cold season is obvious on the two curves. But the secondary maximum of the little cold season does not appear in Berrit's data

plus importantes en saison froide (mai et août) qu'en saison chaude (décembre à mars). Ces variations (de 1 à 3) semblent considérablement moins amples que celles de l'estuaire de Sierra Leone, mais il s'agit de moyennes. Le maximum de saison froide est bimodal. Les pics de mai et août correspondent aux deux phases de la saison froide (GUILLERM, 1981). Ces mesures indiquent des teneurs en phytoplancton nettement plus élevées (moyenne générale : 12.10^3 unités Harvey. m^{-3}) que celles qu'observe BAINBRIDGE à l'embouchure de la Sierra Leone (430 unités Harvey. m^{-3} en moyenne), mais du même ordre de grandeur que la moyenne de ses observations à l'intérieur de l'estuaire ($11.2.10^3$ unités Harvey. m^{-3}). Les mesures de chlorophylle *a* au wharf de Pointe-Noire (DUFOUR et MERLE, 1972; DESSIER, 1981) confirment ce maximum bimodal de saison froide (fig. 10). DESSIER observe à 5 m un maximum hivernal de 3 à 4 $mg.m^{-3}$ de chlorophylle *a*, alors que pendant le refroidissement de petite saison froide (décembre-janvier), cette teneur ne dépasse pas 1,5 $mg.m^{-3}$.

DUFOUR et MERLE admettent les valeurs, consignées dans le tableau II, comme caractéristiques

des différentes saisons pour la période mai 1969-mai 1970.

TABLEAU II

Valeurs intégrées de Chlorophylle *a* ($mg.m^{-2}$) et production primaire ($mgC.m^{-2}.h^{-1}$) au wharf de Pointe-Noire (0-17 m). D'après DUFOUR et MERLE (1972)

Chlorophyll a content ($mg.m^{-2}$) and primary production ($mgC.m^{-2}.h^{-1}$) at the Pointe-Noire wharf. Integrated values from 0 to 17 m. From DUFOUR and MERLE (1972)

	saisons froides		saisons chaudes	
	Chl <u>a</u>	P I	Chl <u>a</u>	P I
eaux du large	49,9	81.8	14,6	17.2
eaux dessalées	30,7	44.0	19,0	27.5

D'après ces auteurs l'arrivée d'eau dessalée en saison froide diminue de façon significative biomasse et production primaire. En saison chaude (oligotrophe), il semblerait au contraire que les eaux dessalées soient plus riches que les eaux tropicales. Cela n'a pas été établi de façon significative, mais

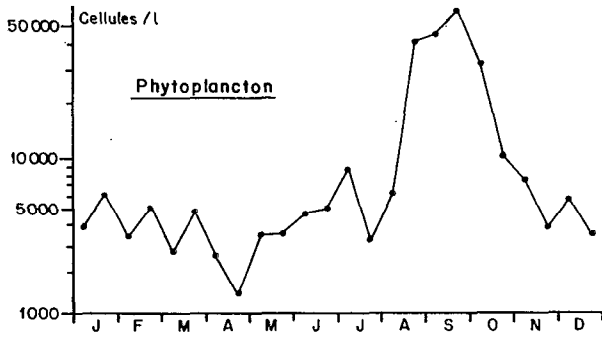


FIG. 11. — Teneur moyenne en microplancton de l'eau de surface à la station côtière d'Abidjan (1969-1975), données DANDONNEAU-DJÉDJÉ. Trois maxima correspondent respectivement : aux petites saisons froides du début de l'année, à la saison des pluies et des premières crues (juin-juillet), à la grande saison froide et aux plus fortes crues (août-septembre)
Annual mean density of microplankton in surface water at the Abidjan coastal station (1969-1975), data from DANDONNEAU-DJÉDJÉ. Three maxima correspond respectively : to the little cold seasons (January to March), to the rainy season and first flood (June-July), and to the great cold season and the main floods (August-October)

serait confirmé par les blooms phytoplanctoniques observés par DESSIER (1981) en février et avril 1974, au wharf de Pointe-Noire, en même temps que des dessalures. En effet, DUFOUR et MERLE remarquent que la production primaire est limitée par la turbidité en saison froide, tandis que ce sont les éléments minéraux qui sont limitants en saison chaude.

Devant la Côte d'Ivoire, c'est aussi en période froide que les teneurs sont les plus élevées. Sur les moyennes de trois années (1969, 1970, 1971), le maximum de chlorophylle *a*, de 10 mg.m⁻², se situe fin août ou début septembre (DANDONNEAU, 1973), en même temps que le maximum de densité cellulaire, au-dessus des fonds de 25 m. Mais il y a également des poussées notables pendant les saisons de décharge (juin et octobre-novembre). La quasi coïncidence des crues et des upwellings ne permet donc pas d'attribuer avec certitude le maximum annuel à un type d'enrichissement plutôt qu'à un autre (fig. 11). En novembre-décembre les concentrations en chlorophylle diminuent progressivement.

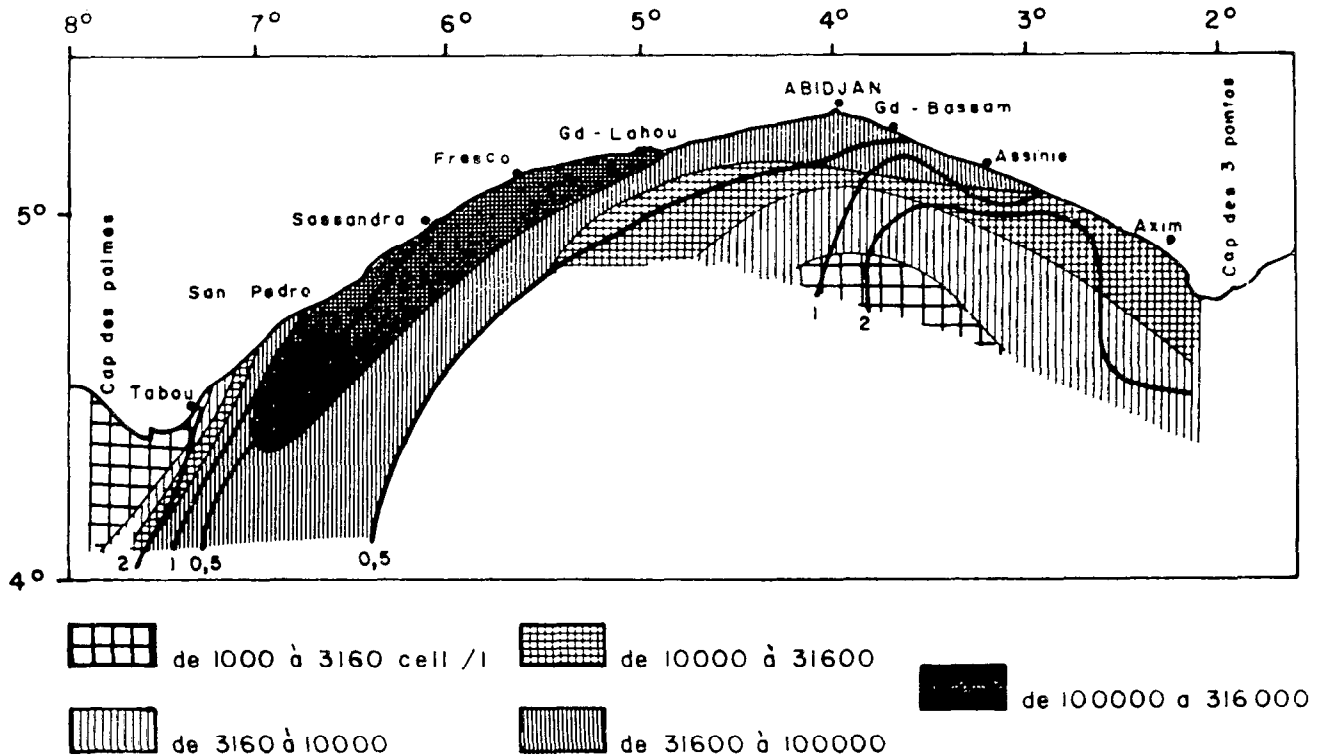


FIG. 12. — Répartition du phytoplancton de surface dans le golfe ivoirien, lors d'une petite saison froide (comptages et diversité). Un upwelling faible dans l'ouest du littoral ivoirien permet un développement phytoplanctonique sur place. Puis les eaux dérivent vers l'est avec le courant de Guinée en s'appauvrissant et se diversifiant. Les eaux libériennes (à l'ouest) ne profitent pas de cet enrichissement. D'après DANDONNEAU (1973)

Superficial phytoplankton distribution in the ivoirian gulf, during a little cold season (counts and diversity). Along the western ivoirian shore, a weak upwelling increases the in situ phytoplankton growth. Then, as the waters drift eastward (Guinea current), the phytoplankton diversity increases and the number of cells decreases. Westward, liberian waters remain poor. From DANDONNEAU (1973)

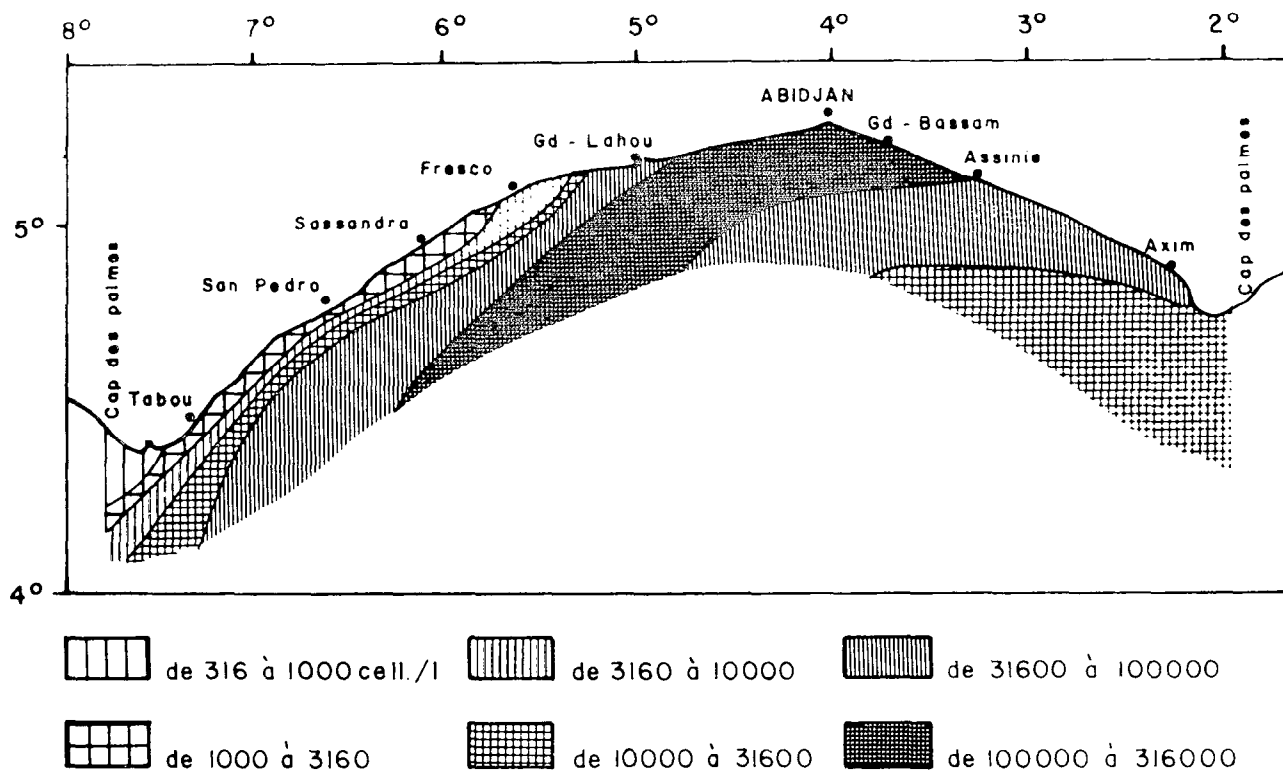


FIG. 13. — Répartition du phytoplancton de surface dans le golfe ivoirien, en fin de grande saison froide. L'enrichissement a gagné l'ensemble du golfe, les teneurs maximales sont au centre de la région. D'après DANDONNEAU (1973)

Superficial phytoplankton distribution in the ivoirian gulf, during the end of the great cold season (September). Enriched water spread over the whole gulf, maximum values are observed in the middle of the area. From DANDONNEAU (1973)

Enfin, lors des petits refroidissements qui interrompent la saison chaude, on observe des petites poussées.

3.5. Dynamique des poussées phytoplanctoniques : variations saisonnières

Dans le golfe ivoirien les enrichissements induisent des poussées phytoplanctoniques qui se développent plus ou moins rapidement dans la dérive superficielle du courant de Guinée. La composition des peuplements se modifie en quelques jours et REYSSAC (1970) a pu mettre en évidence plusieurs « successions » (selon l'acception de MARGALEF, 1963) au large d'Abidjan, avec des variations rapides de la diversité spécifique. Chacune de ces « successions » se déroulerait en un à deux mois : un développement rapide de quelques espèces de diatomées fait rapidement chuter la diversité de ces peuplements « jeunes » qui évoluent en se diversifiant vers un état de « maturité ».

Plusieurs refroidissements fugaces ont ainsi été décelés à leur trace sur les peuplements phytoplanctoniques. En effet, lorsque les remontées d'eaux

profondes sont peu intenses, elles sont limitées à la partie occidentale du golfe (fig. 12). Dans ces eaux « neuves » qui dérivent vers l'est (et donc aussi vers le large), DANDONNEAU (1973) observe — étalés d'est en ouest — les stades classiques des successions, grâce aux indices de diversité pigmentaire. Cette dérive explique le décalage zonal entre le refroidissement maximum et la biomasse la plus élevée. Elle explique également pourquoi les mesures de REYSSAC font apparaître le maximum phytoplanctonique au large (mi-juillet sur les fonds de 2 000 m) deux mois avant le maximum côtier (mi-septembre sur les fonds de 25 m) : en début de saison froide la dérive des eaux de surface est rapide; elle ne se ralentit qu'à la fin de la saison froide et l'enrichissement planctonique gagne alors tout le golfe (fig. 13).

Mais les upwellings ne sont pas la seule source d'enrichissement et la première saison des pluies sur le littoral ivoirien (juin-juillet) entraîne vraisemblablement un enrichissement azoté et une poussée caractéristique de la première saison de décharge. Durant la petite saison sèche qui s'établit fin juillet, la poussée phytoplanctonique retombe, notamment au centre du golfe ivoirien. En effet, les upwellings

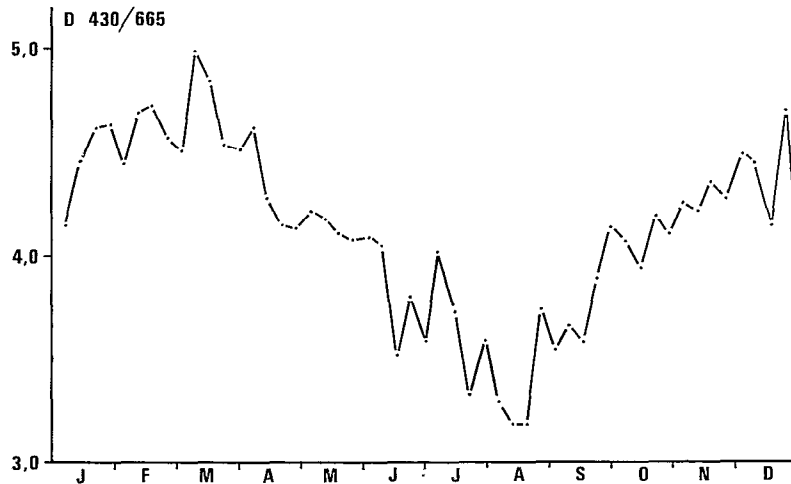


FIG. 14. — Diversité pigmentaire au wharf de Pointe-Noire, moyenne 1972-1976. Noter la relation inverse avec la chlorophylle (fig. 10). D'après DESSIER (1981)

Pigmentary diversity at the Pointe-Noire wharf, 1972-1976 mean. Note the opposite relationship with the chlorophyll (fig. 10). From DESSIER (1981)

sont déclenchés dans l'ouest, mais leurs eaux dérivent trop vite vers l'est ou le large pour enrichir l'ensemble du plateau. En août, les upwellings côtiers connaissent leur plus grande extension, le refroidissement est le plus intense à la fin du mois et les teneurs phytoplanctoniques sont les plus importantes. A partir de septembre, les upwellings régressent, mais la seconde crue amène à la mer les eaux de ruissellement de la savane. Leur apport azoté, même faible, s'ajoute à celui des upwellings pour maintenir une production élevée. La concentration en silice augmente rapidement et n'est plus limitante. Au plus fort de leur crue, les fleuves rejettent à nouveau des eaux de lessivage des forêts. Leur teneur en éléments azotés est plus faible que lors des premières crues, mais ceci est probablement compensé par le volume des rejets. On observe généralement un dernier pic de microplancton dans les eaux côtières entre novembre et décembre.

A Pointe-Noire, DESSIER (1981) met en évidence un cycle saisonnier de la diversité pigmentaire sur la moyenne de cinq années de mesure (fig. 14). On sait que la diversité pigmentaire (rapport des densités optiques à 430 et 665 nm (D_{430}/D_{665})) est sensiblement égale au rapport des caroténoïdes sur la chlorophylle *a* et peut être interprétée comme un indice de diversité spécifique en termes de maturité du peuplement phytoplanctonique (MARGALEF, 1963). Une population jeune, en croissance rapide, contient une proportion élevée de chlorophylle *a* dans ses pigments, tandis qu'une population mûre contient davantage de caroténoïdes. Les communautés les plus « matures » se rencontrent

en saison chaude (janvier à mars). A partir d'avril un « rajeunissement » s'opère, dû au début de la poussée hivernale. La diversité diminue jusque vers la mi-août — un peu après le maximum du refroidissement — on observe alors simultanément la teneur en chlorophylle *a* et la production les plus élevées. En fait, il existe en juin-juillet un début de maturation (augmentation de la diversité et de la biomasse) correspondant au ralentissement de l'upwelling des eaux issues du courant de Lomonosov. Cette évolution est stoppée par un rajeunissement brutal, lorsque les remontées d'eau benguéléenne se produisent. On retrouve dans l'évolution des peuplements phytoplanctoniques un indice de la double origine des eaux froides devant Pointe-Noire. La fin de la grande saison froide et la petite saison chaude sont marquées par une augmentation régulière de la diversité et une diminution concomitante de la biomasse. Par contre, en petite saison froide la diversité diminue rapidement, tandis qu'augmente la biomasse (décembre-janvier).

Le long de la côte congo-gabonaise, les upwellings sont quasiment tenus pour seuls responsables des apports en éléments nutritifs vers la couche euphotique. Les apports terrigènes ne semblent pas particulièrement bénéfiques : les dessalures sont accompagnées d'une baisse des phosphates, de la chlorophylle, de la production primaire et des poids secs de zooplancton (DUFOUR et MERLE, 1972), à l'exception probable des dessalures de saison chaude.

On constate donc une certaine contradiction

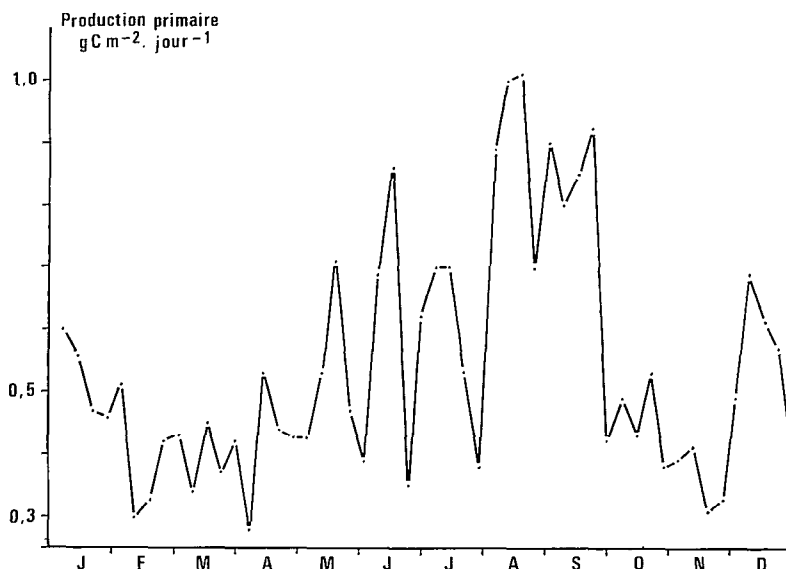


Fig. 15. — Production primaire au wharf de Pointe-Noire, moyenne 1969-1976. D'après DESSIER (1981)
Primary production at the Pointe-Noire wharf, 1969-1976 mean. From DESSIER (1981)

entre ce qui est observé en Côte d'Ivoire où des apports fluviaux relativement faibles, sensibles à de fortes variations saisonnières, mais répartis tout au long du littoral, entraînent un accroissement sensible de la biomasse végétale et, ce qui a lieu sur le littoral congolais : un fleuve puissant aux valeurs d'étiage élevées semble appauvrir les régions côtières que ses eaux atteignent.

4. PRODUCTION PRIMAIRE ET PRODUCTIVITÉ

La production primaire mesurée par l'assimilation de ¹⁴C en incubation suit approximativement les variations saisonnières de la biomasse, dans la région d'Abidjan et dans celle de Pointe-Noire (fig. 15). A la station côtière d'Abidjan, DANDONNEAU (1973) quantifie cette correspondance entre biomasse et production par la relation :

$$P = 12 \{30 (N+1)^{0,291} - 1\} \quad (1)$$

liant la production de toute la colonne d'eau (P en mgC.m⁻².jour⁻¹) à la teneur en microplancton de surface (N en nombre de cellules cm⁻³). DUFOUR et MERLE (1972) calculent la régression suivante entre production et quantité de chlorophylle :

$$P' = 2,56 \text{ Chl } a - 5,15 \quad (2)$$

(P' en mgC.m⁻².h⁻¹; Chl a en mg.m⁻²)

L'équation (2) indique une productivité (P'/Chl a) indépendante de la biomasse. Il apparaît au contraire que ce rapport est plus élevé en saisons froides (quand la biomasse est élevée, cf. tabl. II) qu'en

saison chaude. DUFOUR et MERLE estiment d'ailleurs que le taux de renouvellement (turn-over rate) varie de 42 heures en grande saison froide à 93 heures en grande saison chaude. REYSSAC (1970) calcule dans la région d'Abidjan des productivités (assimilation de Carbone/Chlorophylle) de 4 à 8,6 en saison chaude (pauvre) contre 11,5 à 23,3 en saisons froides (riches). Ces calculs de P/B viennent donc en contradiction avec l'équation (1) qui laisse supposer que la production croît moins vite que la biomasse et donc que des productivités faibles sont associées à de fortes biomasses. En réalité, il est assez évident que les écosystèmes de saison froide et de saison chaude sont différents et que les théories sur l'évolution de la production et de la productivité au cours d'une succession écologique (ODUM, 1969) s'appliquent séparément à chaque écosystème saisonnier.

Les productions annuelles nettes (tabl. III) aux stations côtières d'Abidjan et de Pointe-Noire (90 à 170 gC.m⁻²) ne montrent pas de très grandes différences. Elles semblent légèrement inférieures à celles de BESSONOV et FEDOSOV (1965) obtenues à l'est du Cap des Trois Pointes par la méthode de l'oxygène (150-300 gC/m⁻²), mais sont nettement inférieures à celles que ces auteurs obtiennent à Dakar (300-600 gC/m⁻²), ce qui est parfaitement plausible étant donné le temps qu'y dure l'upwelling.

Il n'y a pas — à ma connaissance — de mesure de production dans la baie de Biafra. Les résultats de la campagne Équalant II (CORCORAN et MAHNKEN, 1969; MAHNKEN, 1969) tendent à montrer qu'en saison froide la côte de la Guinée au Liberia est très pauvre tandis que la Côte d'Ivoire et le littoral

TABLEAU III

Production primaire annuelle nette en différents points de la côte d'Afrique de l'ouest. Seules les mesures de Côte d'Ivoire et du Congo proviennent de cycles annuels, les autres () sont des moyennes d'un petit nombre de stations

Annual primary production in different places of the western african coast. The only values of Ivory Coast and Congo are computed from annual cycles, the other ones () average a small number of stations

Régions	Production primaire annuelle nette $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$	Auteurs
Courant des Canaries	(36 - 360)	Kondrat'eva, 1979.
SENEGAL (Dakar)	(300 - 600)	Bessonov, Fedosov, 1965.
Large du cap-Vert	(360)	Kondrat'eva, 1979.
GUINEE-BISSAU (cap Verga - cap Roxo)	(240)	Schemainda <i>et al.</i> , 1975.
GUINEE (Conakry)	(120 - 280)	Steeman-Nielsen, 1957; Sorokin, Klyashtorin 1961 (in Bessonov, Fedosov, 1965).
COTE D'IVOIRE (Abidjan) (Lagune Ebrié)	86 - 169 360	Reyssac, 1970; Dandonneau 1973. Pagès, Lemasson, 1981.
GHANA (Takoradi)	(150 - 300)	Bessonov, Fedosov, 1965.
République du CONGO (Pointe-Noire)	150	Dufour, Merle, 1972; Dessier, 1981.
Embouchure du ZAIRE	(254)	Kondrat'eva, 1979.

congo-gabonais sont des pôles de production. En réalité, d'après les mesures de STEEMAN-NIELSEN et de SOROKIN et KLYASHTORIN (*in* BESSONOV et FEDOSOV, 1965), la production annuelle dans la région de Conakry pourrait varier de 120 à 280 gC/m^2 ; d'après SCHEMAINDA *et al.* (1975) la production du plateau continental de Guinée Bissau serait de 240 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Ces dernières valeurs, extrapolées à partir de quelques stations, prouvent néanmoins que les régions d'upwellings ne seraient pas les seules productives dans le golfe de Guinée.

5. CONCLUSION

La diversité des situations hydrologiques le long des côtes du Golfe de Guinée entraîne une variété des peuplements phytoplanctoniques liée à la multiplicité des sources en sels nutritifs.

Là où se produit saisonnièrement une remontée d'eaux profondes, le maximum phytoplanctonique se situe toujours pendant cette saison. Mais les apports terrigènes dus aux décharges des fleuves côtiers ont un rôle fertilisant, incontestable en Côte d'Ivoire, moins évident au Congo. La silice qui pourrait être un facteur limitant dans les eaux d'upwellings est apportée en quantité par les

décharges fluviales. En Côte d'Ivoire, il semble que les deux saisons de crues — coïncidant avec le début de l'upwelling — puissent renforcer considérablement son action enrichissante. Ainsi, de juin à novembre, une forte production « nouvelle » se développe dans les eaux superficielles. Ensuite l'écosystème vit davantage sur ses réserves, la production est dite de « régénération ». Elle se produit essentiellement aux dépens de l'excrétion et de la décomposition des organismes planctoniques. Le maximum de production se tient donc plus profondément, au niveau de la pycnocline. Cependant, des mouvements ascendants se produisent sporadiquement, même en saison chaude, et rajeunissent provisoirement l'écosystème par un nouvel afflux de sels nutritifs. Il y a donc, probablement toute l'année, maintien des deux types de production. Cependant, il y a une tendance générale à l'appauvrissement en biomasse, comme en production, de la saison froide à la fin de la saison chaude.

Au large du littoral congolais, la saison des pluies et des crues et celle des upwellings ne coïncident pas. L'apparition des eaux froides correspond incontestablement à un enrichissement du milieu. Il n'en est pas de même pour les eaux fluviales. On peut avancer diverses hypothèses explicatives :

1° Les apports terrigènes ayant lieu presque

toute l'année, l'effet enrichissant pourrait passer inaperçu, faute de comparaison.

2° La coloration brun foncé des eaux du Zaïre, à plusieurs centaines de milles de l'embouchure, même après sédimentation de la fraction turbide, ralentirait à un tel point la pénétration de la lumière que la photosynthèse est inhibée, dès qu'on atteint quelques mètres de profondeur.

3° La teneur en sels nutritifs — silicates exceptés — des eaux fluviales est faible et le « bloom » signalé par CADÉE (1978) à distance de l'embouchure (à une salinité de 30 ‰) ou par DESSIER (1981) au large du Cabinda suffirait à épuiser les sels nutritifs disponibles, ou du moins à induire un déséquilibre entre les disponibilités en phosphates et nitrates.

Néanmoins, les apports fluviaux constituent vraisemblablement le principal facteur enrichissant les zones privées d'upwelling. Malgré le peu de travaux concernant ces régions, on peut supposer

que les apports terrigènes sont d'autant plus fertilisants pour les eaux côtières qu'ils sont saisonniers et donc que la région est sujette à une alternance de pluies et de sécheresses. Ceci pourrait expliquer pourquoi les eaux côtières de la Guinée semblent relativement riches (BINET, 1983), alors qu'il ne s'y produit aucun upwelling. Par contre, comment expliquer la pauvreté de la baie de Biafra (BAINBRIDGE, 1972; BINET, 1983). La teneur en silice des eaux du Niger est élevée (tabl. I), et la carence se situe vraisemblablement ailleurs. La majeure partie du Niger coule en zone aride, les apports organiques y sont probablement des plus limités. On peut raisonnablement s'attendre à une carence azotée.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 5 août 1983

BIBLIOGRAPHIE

- ANANG (E. R.), OBENG-ASAMOA (E. K.) and JOHN (D. M.), 1976. — Observations on the red-water ciliate *Mesodinium rubrum* Lohmann in Ghanaian coastal water. *Bull. I.F.A.N.*, 38-A, (2) : 235-240.
- ALEEM (A. A.), 1972. — Effect of river outflow management on marine life. *Mar. Biol.*, 15 (3) : 200-208.
- BAINBRIDGE (V.), 1960. — The plankton of Inshore Waters off Freetown, Sierra Leone. Colonial Office, Fishery publications, 13, 43 p.
- BAINBRIDGE (V.), 1972. — The zooplankton of the gulf of Guinea. *Bull. mar. Ecol.*, 8 : 61-97.
- BENNEKOM (A. J.), van, BERGER (G. W.), HELDER (W.) and DE VRIES (R. T. P.), 1978. — Nutrient distribution in the Zaire estuary and river plume. *Neth. J. Sea Res.*, 12 (3/4) : 296-323.
- BERRIT (G. R.), 1961. — Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le golfe de Guinée. Observations de surface le long des lignes de navigation. *Cah. Océanogr. C.C.O.E.C.*, 13 (10) : 715-727.
- BERRIT (G. R.), 1962. — Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le golfe de Guinée. Observations de surface le long des lignes de navigation. — 2^e partie : étude régionale. *Cah. Océanogr. C.C.O.E.C.*, 14 (9) : 633-643.
- BERRIT (G. R.), 1962. — Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le golfe de Guinée. Observations de surface le long des lignes de navigation. — 2^e partie : étude régionale, suite et fin. *Cah. Océanogr. C.C.O.E.C.*, 14 (10) : 719-729.
- BERRIT (G. R.), 1964. — Observations océanographiques côtières à Pointe-Noire de 1953 à 1963. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. II, n° 3 : 31-55.
- BERRIT (G. R.), 1966. — Les eaux dessalées du Golfe de Guinée. — C.R.O. Abidjan Doc. sc. prov., 9, 15 p., ou : Actes du symposium sur l'océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical. Unesco, Paris (1969) : 13-22.
- BESSONOV (N. M.) and FEDOSOV (M. V.), 1965. — Primary production in the shelf waters of the west african coast. *Okeanologiya*, 5 (5) : 88-93.
- BIENFANG (P. K.), HARRISON (P. J.) and QUARMBY (L. M.), 1982. — Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. *Mar. Biol.*, 67 (3) : 295-302.
- BINET (D.), 1983. — Zooplancton des régions côtières à upwellings saisonniers du golfe de Guinée. *Océanogr. trop.* 18 (2) : 357-380.
- CADÉE (G. C.), 1978. — Primary production and chlorophyll in the Zaire river, estuary and plume. *Neth. J. Sea Res.*, 12 (3/4) : 363-381.
- CORCORAN (E. F.) and MAHNKEN (C. V. W.), 1969. — Productivity of the tropical Atlantic ocean. Actes du symposium sur l'océanographie et les ressources halieutiques de l'Atlantique tropical. Unesco, Paris : 57-67.
- CULLEN (J. J.) and HERRIGAN (S. G.), 1981. — Effects of nitrate on the diurnal vertical migration, carbon to nitrogen ratio and the photosynthetic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. *Mar. Biol.*, 62 (3) : 81-89.
- DANDONNEAU (Y.), 1970. — Un phénomène d'eaux rouges au large de la Côte d'Ivoire causé par *Gymnodinium splendens* Lebour. *Doc. scient. C.R.O. Abidjan*, 1 (1) : 11-19.

- DANDONNEAU (Y.), 1971. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. I. Groupes d'espèces associées. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. IX, n° 2 : 247-265.
- DANDONNEAU (Y.), 1972. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. II. Représentativité de l'eau de surface pour la description et pour l'interprétation des phénomènes dynamiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, n° 3 : 267-274.
- DANDONNEAU (Y.), 1974. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III. Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 4 : 431-454.
- DESSIER (A.), 1979. — Écologie dynamique des peuplements zooplanctoniques côtiers, et plus particulièrement des Copépodes, du sud du golfe de Guinée (côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola). Thèse Doct. État, Univ. Paris VI, 275 p., 126 fig.
- DESSIER (A.), 1981. — La production planctonique : Phytoplancton et zooplancton. In: Milieu marin et ressources halieutiques de la République Populaire du Congo. *Trav. Doc. O.R.S.T.O.M.*, 138 : 75-150.
- DONGUY (J. R.), HARDIVILLÉ (J.) et LE GUEN (J. C.), 1965. — Le parcours maritime des eaux du Congo. *Cah. Océanogr. C.C.O.E.C.*, 17 (2) : 85-97.
- DUFOUR (P.) et MERLE (J.), 1972. — Station côtière en atlantique tropicale. Hydroclimat et production primaire. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M., Pointe-Noire, n¹e sér.*, 25, 48 p., 21 fig.
- DUFOUR (P.), LEMASSON (L.) et CRÉMOUX (J. L.), 1981. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. II. Variations géographiques et saisonnières. *J. exp. mar. Biol. Écol.*, 51 : 269-284.
- EISMA (D.) and BENNEKOM (A. J.), van, 1978. — The Zaire river and estuary and the Zaire outflow in the Atlantic ocean. *Neth. J. Sea Res.*, 12 (3/4) : 255-272.
- GUILLERM (J. M.), 1981. — Contribution à l'océanographie physique du golfe de Guinée : hydrologie et circulation saisonnière sur une radiale au large de Pointe-Noire (Congo). Thèse Doct. Université, Univ. Bretagne Occidentale. 203 p., annexes.
- GRAHAM (H. W.), 1943. — Chlorophyll-content of marine plankton. *J. Mar. Res.*, 5 (2) : 153-160.
- HARVEY (H. W.), 1934. — Measurements of phytoplankton population. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 19 : 761-773.
- HEINLE (D. R.), HARRIS (R. P.), USTACH (J. F.) and FLEMER (D. A.), 1977. — Detritus as food for estuarine Copepods. *Mar. Biol.*, 40 (4) : 341-353.
- HORSTMAN (D. A.), 1981. — Reported red-water outbreaks and their effects on fauna of the west and south coasts of south africa, 1959-1980. *Fish. Bull. S. Afr.*, 15 : 71-88.
- INGHAM (M. C.), 1970. — Coastal upwelling in the north-western gulf of Guinea. *Bull. Mar. Sci.*, 20 (1) : 1-34.
- KIDD (R.) and SANDER (F.), 1979. — Influence of Amazon River discharge on the marine production system off Barbados, West Indies. *J. Mar. Res.*, 37 (4) : 669-681.
- KONDRAT'EVA (T. M.), 1979. — Primary production in tropical Atlantic Waters and its diurnal variations. *Okeanologiya*, 19 (5) : 576-581.
- LEMASSON (L.) et PAGÈS (J.), 1982. — Apports de phosphore et d'azote par la pluie en zone tropicale (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (1) : 9-14.
- LENOIR (F.), 1971. — A propos de la répartition saisonnière des éléments transportés en solution dans un fleuve de la zone intertropicale (le Bandama, Côte d'Ivoire). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 273 sér. D, 1 : 34-36.
- LONGHURST (A. R.), 1964. — The coastal oceanography of Western Nigeria (avec un appendice : The zooplankton par V. Bainbridge). *Bull. I.F.A.N.*, 26, sér. A (2) : 337-402.
- MANGIN (J. P.), LECOLLE (J.), MATHIEU (P.), MONNET (C.), PINTA (S.) et SIRCOULON (J.), 1966. — Géochimie des eaux naturelles ; le transport en solution par un fleuve de Côte d'Ivoire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 262, sér. D, 21 : 2204-2206.
- MAHNKEN (C. V. W.), 1969. — Primary organic production and standing stock of zooplankton in the tropical Atlantic ocean — Equalant I and II. *Bull. Mar. Sci.*, 19 (3) : 550-567.
- MARGALEF (R.), 1963. — Modelos simplificados del ambiente marino para el estudio de la sucesión y distribución del fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos. *Inves. Pesq.*, 23 : 11-52.
- MATHIEU (P.), 1971. — Apports chimiques par les eaux de pluie et action des eaux de ruissellement en milieu forestier tropical (Côte d'Ivoire). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272, sér. D, 1 : 45-48.
- MEYBECK (M.), 1978. — Note on dissolved elemental contents of the Zaire river. — *Neth. J. Sea Res.*, 12 (3-4) : 293-295.
- MILLIMAN (J. D.), SUMMERHAYE (C. P.) and BARRETO (H. T.), 1975. — Oceanography and suspended matter off the Amazon River, February-March 1973. *J. Sedimentary Petrology*, 45 (1) : 189-206.
- MOMMAERTS (J. P.), 1969. — On the distribution of major nutrients and phytoplankton in the Tamar estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 49 (3) : 749-765.
- MONNET (C.), 1971. — Données sur le transport en suspension par un fleuve de zone intertropicale (Bandama, Côte d'Ivoire). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 273, sér. D, 1 : 41-44.
- MORLIÈRE (A.), 1970. — Les saisons marines devant Abidjan. *Doc. scient. C.R.O. Abidjan*, 1 (2) : 1-15.
- MORLIÈRE (A.) et RÉBERT (J. P.), 1972. — Étude hydrologique du plateau continental ivoirien. *Doc. scient. C.R.O. Abidjan*, 3 (2) : 1-30.
- PAASCHE (E.), 1980. — Silicon. In: *The physiological ecology of phytoplankton*, I. Morris (Ed.), Studies in Ecology, vol. 7. Blackwell scientific publications : 259-284.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (P.), 1979. — Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire. Cycle annuel. *Arch. scient. C.R.O. Abidjan*, 5 (1) : 1-60.

- PAGÈS (J.) et LEMASSON (L.), 1981. — Mesure de la production primaire dans une lagune tropicale. Bilan de la production par la méthode du ^{14}C . *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 213-222.
- PARSONS (T.) and TAKAHASHI (M.), 1973. — Biological oceanographic processes. Pergamon press, 186 p.
- PICAUT (J.), 1981. — Seasonal coastal upwelling in the eastern Atlantic. *Tropical ocean-atmosphere Newsletter*, 5.
- REYSSAC (J.), 1970. — Phytoplankton et production primaire au large de la Côte d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, 32, sér. A (4) : 869-981.
- REYSSAC (J.) et ROUX (M.), 1972. — Communautés phytoplanktoniques dans les eaux de Côte d'Ivoire. Groupes d'espèces associées. *Mar. Biol.*, 13 (1) : 14-33.
- RILEY (G. A.), 1938. — The measurements of phytoplankton. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 36 : 371-373.
- ROOSE (E.), 1981. — Dynamique actuelle de sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux d'Afrique occidentale. *Trav. Doc. O.R.S.T.O.M.*, 130, 569 p.
- RYTHER (J. H.), MENZEL (D. W.) and CORWIN (N.), 1967. — Influence of the Amazon river outflow on the ecology of the Western tropical Atlantic. — I. Hydrography and Nutrient Chemistry. *J. Mar. Res.*, 25 (1) : 69-83.
- RYTHER (J. H.) and DUNSTAN (W. M.), 1971. — Nitrogen, Phosphorus and Eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, 171 (3975) : 1008-1013.
- SCHEMAINDA (R.), NEHRING (D.) und SCHULTZ (S.), 1975. — Ozeanologische Untersuchungen zum Production Potential der nordwest Africanischen Wasserauftriebsregion 1970-73. *Geodätische u. Geophys. Veröff.*, 4 (16) : 4-88.
- SOURNIA (A.), 1974. — Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. *Adv. mar. Biol.*, 12 : 325-389.
- STEFANSSON (U.) and RICHARDS (F. A.), 1963. — Processes contributing to the nutrient distributions off the Columbia river and Strait of Juan de Fuca. *Limnol. Oceanogr.*, 8 (4) : 394-410.
- SUTCLIFFE (W. H., Jr.), 1973. — Correlations between seasonal river discharge and local landings of american lobster (*Homarus americanus*) and atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the gulf of St Lawrence. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 (6) : 856-859.
- TAYLOR (F. J. R.), BLACKBOURN (D. J.) and BLACKBOURN (J.), 1971. — The Red-Water Ciliate *Mesodinium rubrum* and its « Incomplete Symbionts » : A review including new ultrastructural observations. *J. Fish. Res. Board Can.*, 28 (3) : 391-407.
- TROADEC (J. P.), 1968. — Observations sur la biologie et la dynamique des *Pseudotolithus senegalensis* dans la région de Pointe-Noire (Congo). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. VI, n° 1 : 43-94.
- VARLET (F.), 1978. — Le régime de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire), Traits physiques essentiels. *Trav. Doc. O.R.S.T.O.M.*, 83, 162 p.
- VOITURIEZ (B.) and HERBLAND (A.), 1981. — Primary production in the tropical Atlantic ocean mapped from oxygen values of Equalant 1 and 2 (1963). *Bull. mar. Sci.*, 31 (4) : 853-863.
- WATTS (J. C. D.), 1958. — The hydrology of a tropical West African estuary. *Bull. I.F.A.N.*, 20, sér. A, (3) : 697-752.
- WAUTHY (B.), 1977. — Révision de la classification des eaux de surface du golfe de Guinée (BERRIT, 1961). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 3 : 279-295.

ANNEXE

Groupes d'espèces associés du phytoplancton de Côte d'Ivoire, d'après DANDONNEAU (1971)

Groupe I — Espèces très fréquentes à faible valeur indicatrice.

Chaetoceros decipiens
Rhizosolenia calcaravis
Nitzschia closterium
Oscillatoria sp.
Hemiaulus membranaceus
Ceratium furca
Chaetoceros diversum
Prorocentrum micans
Asterionella japonica
Chaetoceros peruvianum
Nitzschia delicatissima
Gymnodinium sp.

Groupe III — Espèces responsables des blooms dus aux upwellings, mais restant fréquentes tout au long de l'année.

Stephanopyxis palmeriana
Leptocylindrus danicus
Rhizosolenia stouterfolhii
Planctoniella sol
Rhizosolenia robusta
Ceratium tripos
Guinardia flaccida
Rhizosolenia alata indica
Rhizosolenia setigera
Chaetoceros curvisetum
Chaetoceros tortissimum
Coscinodiscus oculus irridis
Rhizosolenia styliformis latissima
Coscinodiscus nobilis
Ceratium hexacanthum
Rhizosolenia hyalina

Groupe V — Espèces assez fréquentes, favorisées par les apports terrigènes.

Corethron criophilum
Ceratium fusus
Cerataulina pelagica
Chaetoceros affinis
Chaetoceros didymum
Biddulphia mobilensis

Groupe II — Espèces assez fréquentes, du genre *Ceratium* principalement, surtout présentes dans les eaux guinéennes.

Ceratium trichoceros
Chaetoceros coarctatum
Dinophysis caudata
Ceratium massiliense
Ceratocorys horrida
Ceratium candelabrum
Ceratium macroceros
Ceratium breve
Ceratium gibberum
Ceratium schmidii

Groupe IV — Espèces qui succèdent à celles du groupe précédent, après réchauffement de l'eau.

Rhizosolenia styliformis
Rhizosolenia alata forme gracillima
Rhizosolenia fragilissima
Rhizosolenia delicatula
Schroederella delicatula
Climacodium frauenfeldianum
Eucampia cornuta
Rhizosolenia alata
Rhizosolenia bergonii
Chaetoceros messanense
Chaetoceros atlanticum

Groupe VI — Équivalent au groupe V, mais composé d'espèces plus rares, à meilleure valeur indicatrice.

Chaetoceros lacinosum
Chaetoceros compressum
Streptotheca indica
Skeletonema costatum
Chaetoceros lorenzianum
Hemiaulus hauckii
Ditylum sol
Ceratium buceros
Bellerochea malleus
Lithodesmium undulatum
Chaetoceros socialis
Lauderia borealis

Groupe VII — Espèces assez rares des eaux d'upwelling.

Coscinodiscus centralis
Nitzschia sp.
Chaetoceros tetraslichon
Biddulphia aurita
Gymnodinium splendens

Groupe VIII — Caractéristique des eaux chaudes et salées du large.

Hemiaulus indicus
Ceratium carriense
Rhizosolenia cylindrus
Ceratium pentagonum
Ceratium extensum
Amphisolenia bidentata
Ornithocercus magnificus
Ornithocercus steinii
Ceratium leres
Rhizosolenia styliformis forme *longispina*
Ornithocercus quadratus
Chaetoceros dadayi
Podolampas palmipes