

Upwelling équatorial du Pacifique Ouest : distributions physicochimiques et biomasse végétale durant une poursuite de drogue dérivante

par Claude OUDOT⁽¹⁾, Pierre RUAL⁽¹⁾ et Bruno WAUTHY⁽²⁾
Océanographes physiciens de l'ORSTOM

SYNOPSIS

Les changements dans la distribution des paramètres physicochimiques et de la biomasse végétale au cours de la poursuite d'une drogue dérivante dans l'upwelling équatorial occidental du Pacifique (campagne Minepo 2, 1974) sont présentés et interprétés. La variabilité à court terme du régime de vent à l'Équateur permet de vérifier la validité du schéma de circulation méridienne équatoriale avancé antérieurement. L'étude des variations de biomasse végétale avec « l'avancement » de l'upwelling révèle un taux journalier de production primaire supérieur à celui admis jusqu'à présent et comparable à celui des régions orientales des océans : 0,55 à 1,32 gC/m²/j. Le nitrate, source principale de l'alimentation azotée du phytoplancton, ne semble pas être un facteur limitant, contrairement au silicate. La régénération du phosphate (et dans une faible part du nitrite) est démontrée et chiffrée dans l'upwelling équatorial : 40 nmoles PO₄/l, soit 6 % du phosphate présent, sont régénérés chaque jour. Le rôle du Courant de Cromwell sur la distribution verticale des pigments dégradés et le maintien du potentiel nutritif à l'Équateur est mis en lumière.

ABSTRACT

The changes in the distribution of physico-chemical parameters and phytoplankton biomass when following a surface drifting drogue, in the western equatorial upwelling of the Pacific Ocean (cruise Minepo 2, 1974) are given and interpreted. The short-term variability of the wind conditions at the Equator confirms the validity of the formerly proposed theoretical model of meridional equatorial circulation. The study of the phytoplankton biomass variations in fonction of the upwelling progress shows a daily primary production rate higher than that accepted until now and comparable with that in the

(1) Centre de Recherches océanographiques, B.P. V 18, Abidjan (Côte-d'Ivoire).

(2) Centre O.R.S.T.O.M., B.P. n° 1 286, Pointe-Noire (République populaire du Congo).

- 6 AOUT 1979

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

9794 02/10

eastern parts of the ocean: 0.55 to 1.32 gC/m²/d. Nitrate, which is the main nitrogenous source for phytoplankton, does not seem to be a limiting factor, contrary to silicate. The phosphate regeneration (and partly nitrite) is demonstrated and calculated in the equatorial upwelling: 40 nmoles PO₄/l, i. e. 6% of the measured phosphate, are regenerated every day. The action of the Cromwell Current on the vertical distribution of degraded pigments and the nutrient potential conservation at the Equateur is brought to light.

1. INTRODUCTION

L'utilisation de drogues dérivantes en surface ou en subsurface a été rapportée à plusieurs reprises pour l'observation directe des courants équatoriaux, dans le Pacifique en particulier (Montgomery et Stroup, 1962; Stevenson et Taft, 1971; Taft et Jones, 1973). Ces drogues, qui pour l'évaluation des courants sont censées se maintenir dans une même masse d'eau, présentent en outre l'intérêt de permettre le contrôle de l'évolution en temps réel des facteurs physicochimiques et biologiques de cette masse d'eau identifiée au départ. Nous voulons relater ici une tentative visant à adapter cette technique, essayée avec succès jusqu'à présent dans le cadre des écosystèmes d'upwelling côtiers (Ryther *et al.*, 1971; Herbland, Le Borgne et Voituriez, 1973; Herbland et Voituriez, 1974), à l'étude des modifications temporelles des propriétés d'une masse d'eau engendrée par l'upwelling équatorial. Ce dernier type d'écosystème reconnu pour être moins productif que le premier, surtout dans la partie occidentale des océans, n'en demeure pas moins important par l'étendue des zones qu'il recouvre.

2. PLAN DE LA CROISIÈRE ET MÉTHODE

La campagne Minepo 2 exécutée du 5 juillet au 7 août 1974 à bord du N.O. *Cortolis* comporte deux essais de poursuite d'une drogue dérivante, précédés chacun d'une phase de reconnaissance des conditions hydrologiques de la zone équatoriale (*fig. 1*). La première tentative (Stations 16 à 19) est réalisée dans des conditions d'upwelling peu marqué et de plus nécessite de nombreuses interventions sur la drogue; il est jugé préférable de la stopper au bout de 2 jours et de la reprendre plus tard dans l'attente d'une situation hydrologique plus propice. La deuxième tentative (stations 25 à 36) permet de suivre la drogue pendant 6 jours. Cette phase de poursuite est entrecoupée de stations hydrologiques et courantométriques tenues chaque jour à 08.00 heures et 20.00 heures (temps local).

La drogue est une drogue à rideau, très légère, du modèle décrit par Terhune (1968). Le rideau (2 × 3 m) est immergé à 15 m environ. Le flotteur, double parabolôïde de révolution à coefficient de traînée minimale, comporte une balise radio, un flash et un fanion.

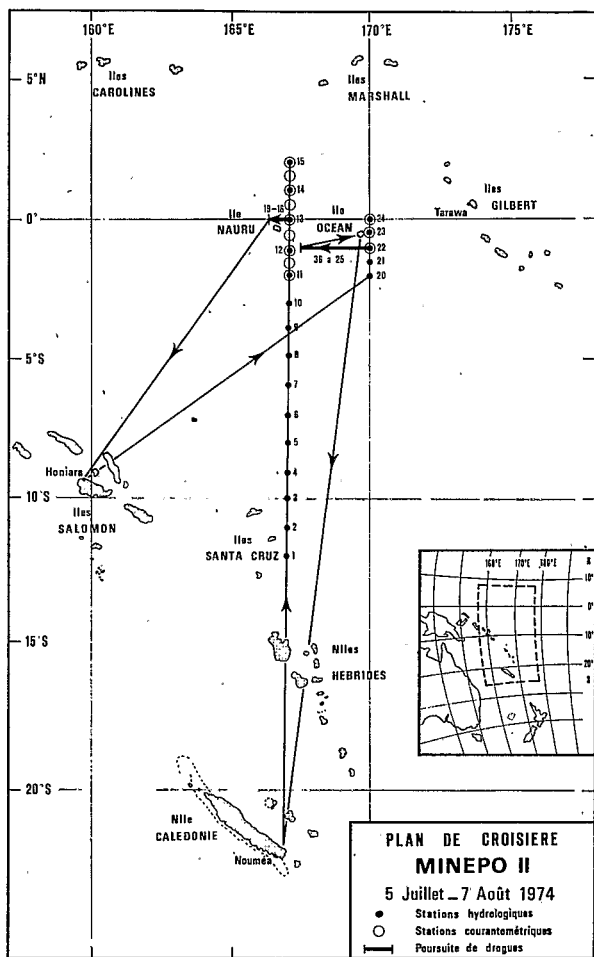


Fig. 1. — Situation de la poursuite de la drogue dérivante pendant la campagne *Minepo 2*.

Sur le trajet de poursuite de la drogue les stations hydrologiques comportent un échantillonnage à 24 niveaux entre 0 et 200 m au moyen de bouteilles Niskin 1,7 l (entièrement en PVC). Les déterminations de salinité, oxygène, ammoniac, nitrite, nitrate, phosphate, silicate, et de pigments chlorophylliens sont réalisées à bord, immédiatement après la récolte des échantillons.

Les mesures de température, salinité et oxygène sont faites suivant les techniques classiques : respectivement thermomètres à renversement (fabrication japonaise Yoshino), salinomètre à induction Autolab, méthode de Winkler avec titrage potentiométrique automatique de l'iode libéré. Les sels nutritifs sont dosés automatiquement en adaptant

à l'Auto-Analyzer Technicon II les méthodes manuelles classiques : méthode de Koroleff (1969) pour l'ammoniaque, méthode de Benschneider et Robinson (1952) pour le nitrite, méthode de Wood *et al.* (1967) pour le nitrate, méthode de Murphy et Riley (1962) pour le phosphate, et méthode de Brewer et Riley (1966) pour le silicate. Les mesures de chlorophylle *a* et de phaeopigments sont exécutées par fluorimétrie suivant la technique d'extraction acétonique des pigments retenus sur des filtres Millipore ha 0,45 μ (Strickland et Parsons, 1968).

Les mesures directes de courant sont effectuées au moyen de deux courantographes Hydro-products modèle 501 B et les résultats sont donnés relativement à une couche de référence choisie à 1 000 m (Magnier *et al.*, 1973).

Les observations météorologiques sont relevées à la passerelle pendant le déroulement de la campagne; elles sont complétées par les observations des satellites du Service de la Météorologie des États-Unis (Tropical Surface Strip Chart, Ashville).

3. TRAJECTOIRE DE LA DROGUE : PRÉSENTATION ET INTERPRÉTATION

1° TRAJET SUIVI PAR LA DROGUE

Lors du deuxième essai, la drogue est lâchée dans le Courant Équatorial à 170°E et 1°S, au point le plus froid, le plus salé et le plus riche en sels nutritifs, apparu sur la coupe de reconnaissance (*fig. 2*). La drogue est suivie pendant 6 jours et ses positions successives sont indiquées sur la figure 3 *a*. Des ennuis de fonctionnement ont rendu nécessaire, à trois reprises, le remplacement de la drogue utilisée par une nouvelle identique à la précédente.

Le déplacement zonal de la drogue sur la période de 6 jours est d'environ 2,5° (*fig. 3 a*), traduisant une composante zonale moyenne du courant de surface portant à l'ouest d'environ 50 cm/s.

2° ANALYSE MÉTÉOROLOGIQUE

L'analyse de la situation météorologique pendant la poursuite de la drogue, complétée par celle régnant sur la zone équatoriale pendant la période précédant le lâcher de la drogue (*fig. 4*), permet d'interpréter la trajectoire suivie. A la fin de la première coupe de reconnaissance le vent faible s'établit au secteur Sud-Est et se renforce pendant le premier essai de poursuite de drogue (stations 16 à 19) jusqu'à atteindre une force supérieure à 10 nœuds. Le vent souffle dans la même direction pendant une dizaine

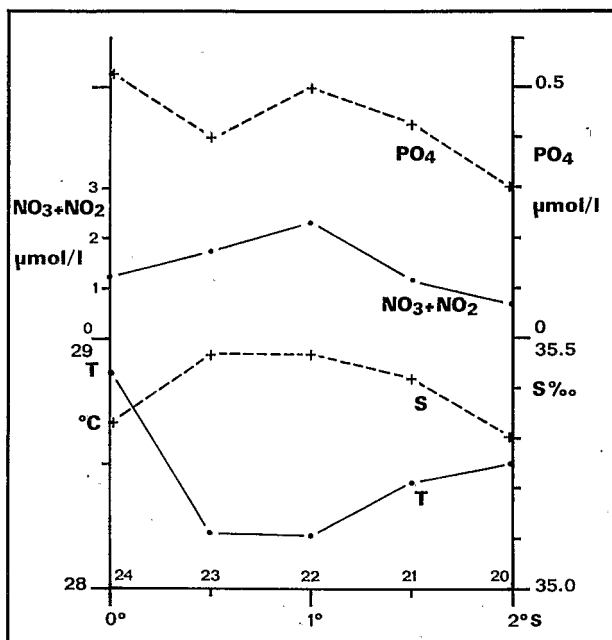
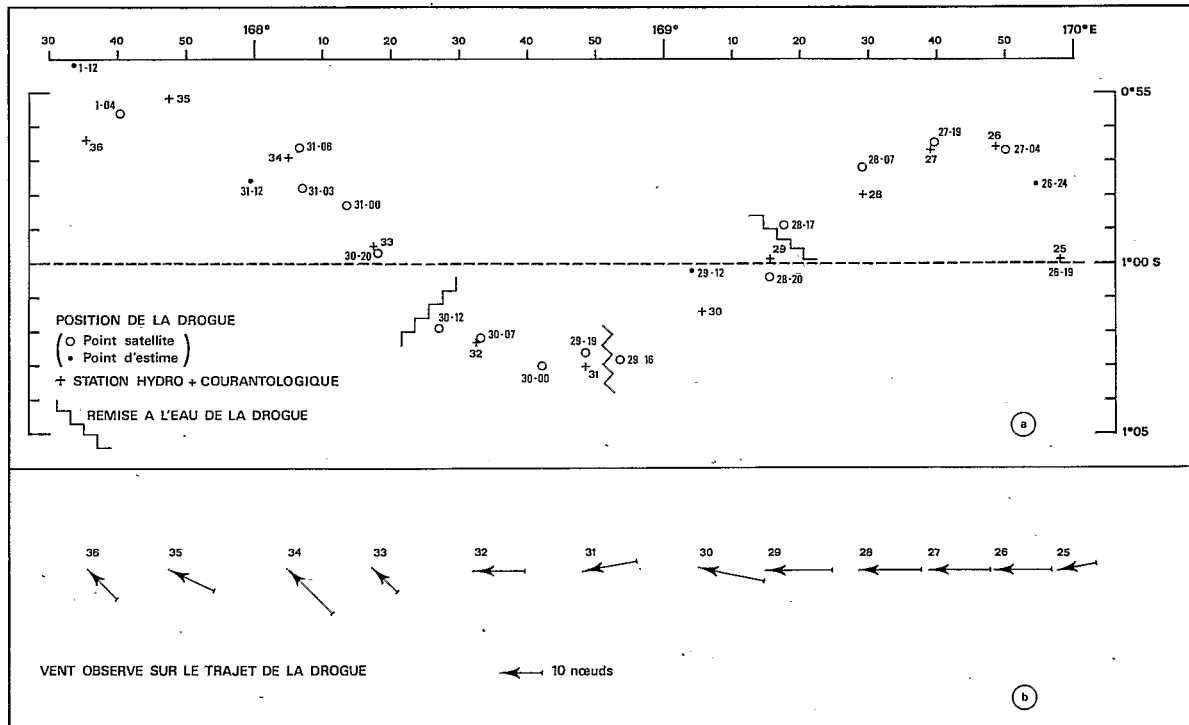


Fig. 2. — Distribution de la température, de la salinité, des teneurs en nitrate+nitrite et en phosphate à la surface de la mer le long du méridien 170°E, avant le lâcher de la drogue.

de jours (observations par satellite). Au retour sur l'Équateur pour la deuxième tentative de poursuite, le vent qui souffle alors du secteur Nord-Est diminue d'intensité pendant la durée de la section méridienne de reconnaissance (stations 20 à 24) puis forcé en s'établissant à l'Est au début de la phase de poursuite. Il se maintient à l'Est avec une force de 14 à 16 nœuds pendant 3 jours et demi, jusqu'à la station 32 (*fig. 3 b*). Il tourne ensuite au secteur Sud-Est tout en gardant la même intensité jusqu'à la fin de la poursuite.

La validité du modèle théorique de circulation méridienne à l'Équateur avancé par Cromwell (1953) se trouve une fois de plus confirmée par les déplacements méridiens de la drogue répondant au contexte météorologique. D'après le schéma de Cromwell, un vent de Sud-Est soufflant sur l'Équateur induit une composante méridienne dirigée vers le Nord sur une bande zonale d'environ 1° immédiatement au sud de l'Équateur. Au contraire un vent d'Est ou de Nord-Est induit sur la même zone une composante vers le Sud. Les déplacements méridiens de la drogue vers le Sud de la station 27 à 31,



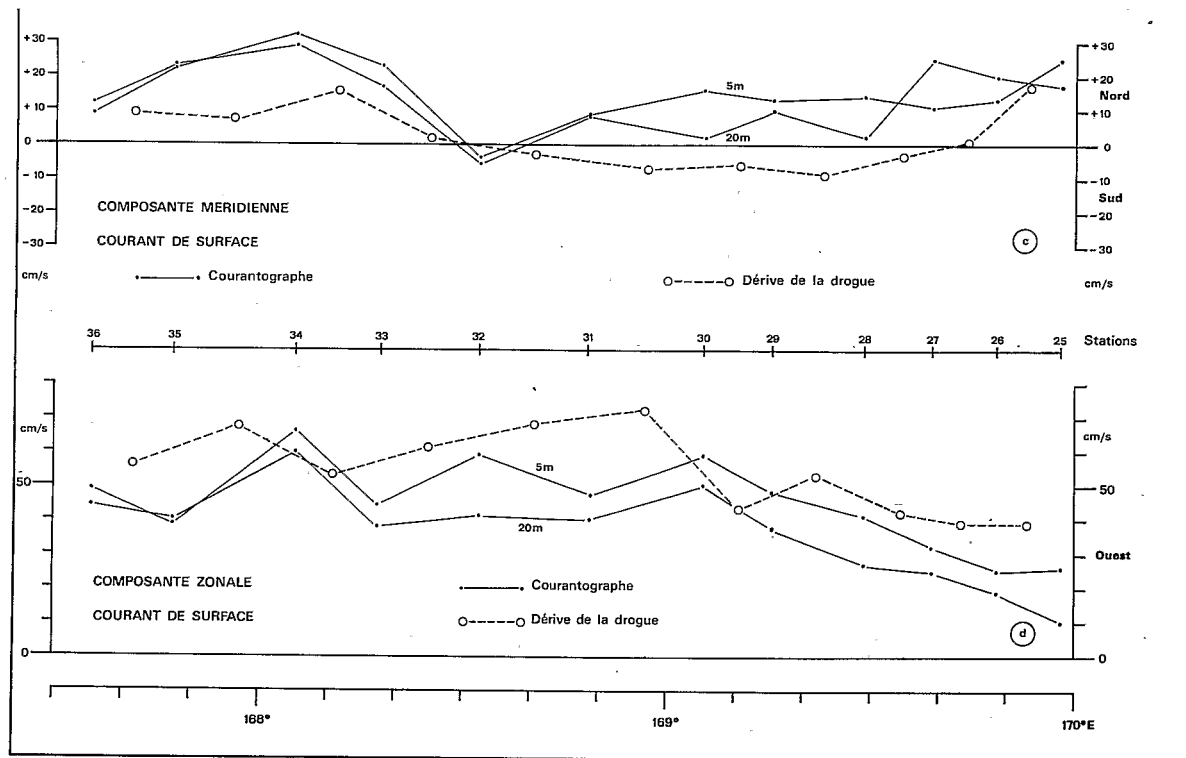


Fig. 3. — Poursuite de la drogue dérivante : (a) position de la drogue et des stations (on a indiqué pour chaque position le jour et l'heure); (b) vent observé; (c) composante méridienne du courant de surface; (d) composante zonale du courant de surface.

vers le Nord après la station 32, sont donc parfaitement cohérents avec la théorie. Le déplacement vers le Nord en début de poursuite est apparemment en contradiction avec le vent de secteur Nord-Est rencontré pendant la courte section de reconnaissance (stations 20 à 24). Cependant d'après les observations par satellite sur la région (*fig. 4*) ce vent a été de courte durée

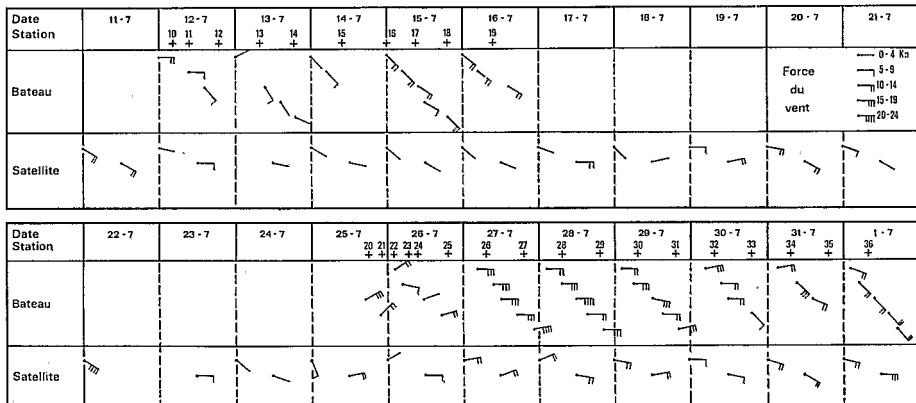


Fig. 4. — Distribution du vent observé en zone équatoriale pendant la campagne *Minepo 2* : vent relevé à la passerelle du navire et vent déduit des observations par satellite à proximité de l'île Océan ou à défaut de l'Atoll de Tarawa.

et son effet a bien pu être trop faible pour annuler celui du vent d'ESE qui a régné sur la zone équatoriale pendant une dizaine de jours et qui a engendré un upwelling à 1°S (*fig. 2*). Il faut noter en outre que le déplacement méridien vers le Sud à partir de la station 27 n'intervient que 24 h après le début du coup de vent d'Est, alors que pour le déplacement vers le Nord, après la station 32, la réponse est pratiquement instantanée. Cette différence de réponse pourrait être expliquée par le fait que dans le premier cas on est plus loin de l'axe de la divergence (avec un vent de secteur Est il est à 0°) que dans le deuxième cas (avec un vent de secteur Sud-Est il est vers 1°S).

3° COURANTS MESURÉS

Les courants évalués à partir de la trajectoire de la drogue sont des courants absolus. Les courants mesurés par les courantomètres sont des courants relatifs (couche de référence 1 000 m). Pour rapprocher les deux résultats il faut considérer que la couche de référence n'est pas immobile mais animée d'un mouvement de 20 cm/s portant dans le Nord-Ouest.

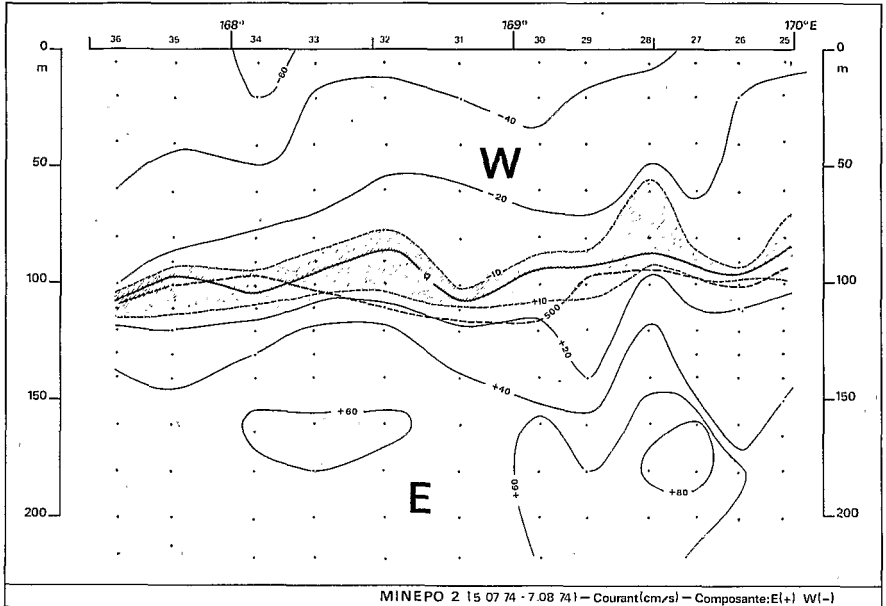


Fig. 5. — Distribution verticale de la composante zonale de courant pendant la poursuite de drogue dérivante. Ligne 500 : Δ ST = 500 cl/t.

Correction faite on retrouve bien les oscillations méridiennes de la drogue dans les mesures des courantomètres aux niveaux 5 et 20 m (fig. 3 c); on note en outre une accélération identique du mouvement zonal de la masse d'eau qu'il soit déduit de la dérive de la drogue ou des lectures des courantomètres (fig. 3 d) : entre le début de la poursuite et la station 30, la composante zonale du Courant Équatorial augmente de 30 cm/s, puis reste sensiblement constante jusqu'à la fin, avec toutefois un renforcement à la station 34.

La drogue, dont la surface dérivante est immergée à environ 15 m, est censée suivre la masse d'eau de surface seulement. L'épaisseur de la couche d'eau réellement suivie est relativement faible par rapport à celle de la masse qui se déplace vers l'Ouest, comme en témoigne la distribution verticale de la composante zonale de courant le long du trajet de poursuite (fig. 5). Mais même si en suivant la drogue de surface on perd très rapidement en profondeur le contrôle de la masse d'eau initiale, l'upwelling équatorial affecte instantanément une bande zonale suffisamment étendue pour qu'on puisse imaginer l'existence dans chaque couche d'une succession zonale de masses d'eau ayant simultanément les mêmes caractéristiques dont

on peut suivre l'évolution temporelle. Cette hypothèse est cependant difficilement applicable en dessous de 100 m, lorsqu'on pénètre dans le Courant de Cromwell dirigé vers l'Est, au sein duquel en outre les mouvements méridiens sont différents de ceux du Courant Équatorial superficiel.

4. RÉSULTATS D'OBSERVATIONS

L'étude de la distribution verticale des divers paramètres (1) physiques (température-salinité), (2) chimiques liés à l'activité biologique (sels nutritifs), (3) et de la production primaire (biomasse végétale) sur le trajet de la drogue permet de faire ressortir plusieurs faits susceptibles de traduire l'activité de l'upwelling équatorial.

La forme générale des isothermes (*fig. 6 a*) montre, outre les variations diurnes en surface, un refroidissement de la couche d'eau 0-100 m aux stations 28 et 34. Le sommet de la thermocline se situe vers 120-130 m pendant toute la durée de la poursuite de la drogue. La salinité (*fig. 6 b*) dans le Courant Équatorial est constante ($35,47 \pm 0,01$ ‰) pendant les trois quarts du trajet et ne diminue très légèrement ($35,43$ ‰) qu'à partir de la station 34. Dans le Courant de Cromwell, le maximum de salinité est scindé en deux maximums par l'intrusion d'eau dessalée (veine d'eau quasi continue : $S < 35,50$ ‰). Le maximum inférieur se renforce à mi-parcours ($S > 35,70$ ‰).

La distribution du nitrite (*fig. 6 c*) est caractérisée par un renforcement, au cours du temps, de la couche d'accumulation qui s'étend, à la base de la couche homogène, à la limite entre le Courant Équatorial et le Courant de Cromwell. En fin de parcours la teneur en nitrite de toute la colonne d'eau superficielle augmente légèrement (tracé de l'isoplethe $0,50 \mu\text{mol NO}_2/\text{l}$). La distribution du silicate (*fig. 6 d*) confirme qu'il existe une variation diurne de certaines propriétés de l'eau proche de l'interface air-mer. Elle montre en outre un enrichissement subsuperficiel à la station 34.

L'observation des teneurs en chlorophylle *a* (*fig. 6 e*) et en phaeophytine (*fig. 6 f*) montre une phase d'intensification de la production primaire au milieu du parcours de la drogue. En outre à plusieurs reprises la biomasse végétale est plus élevée en surface à la station du matin (station paire) qu'à la station du soir (station impaire). La distribution verticale des phaeopigments est complexe, avec la superposition de plusieurs maximums à certaines stations.

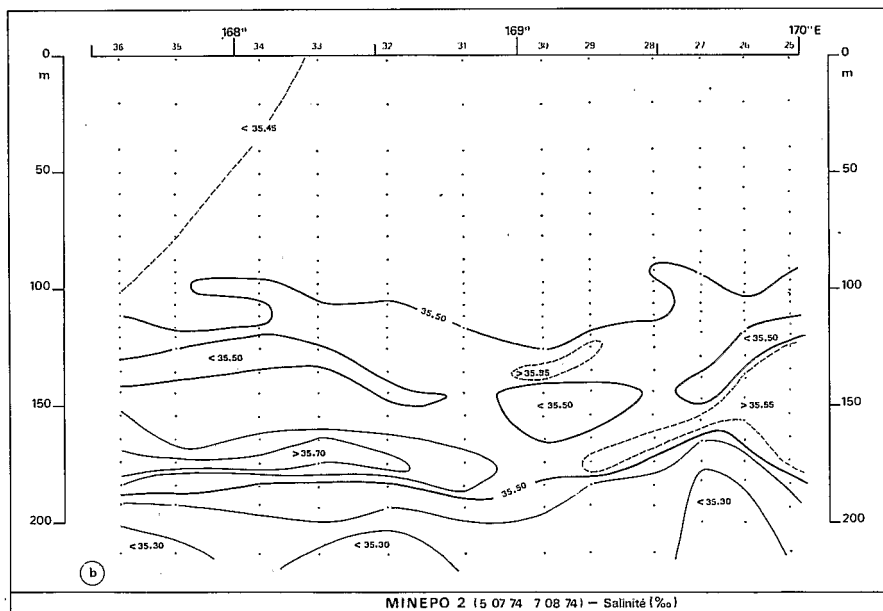
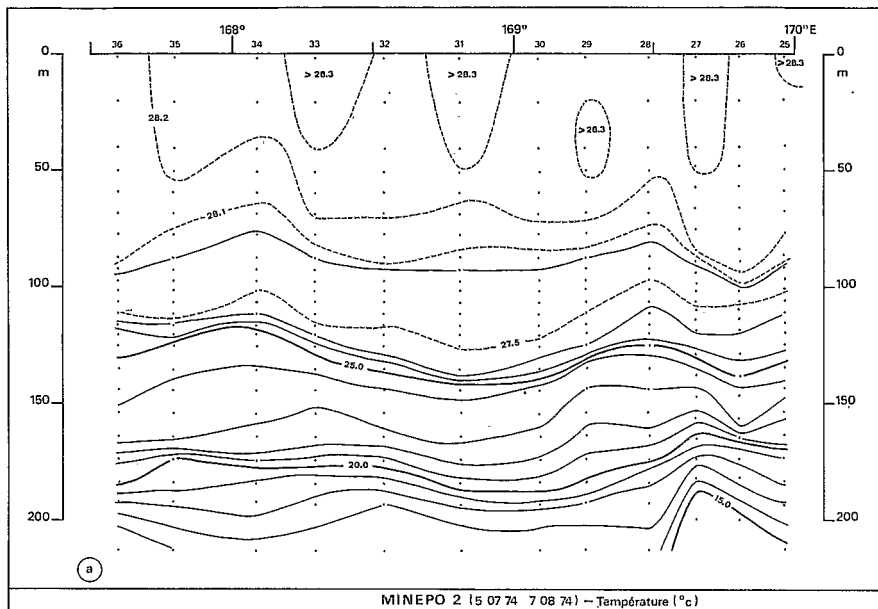


Fig. 6 a et b. — Distributions verticales de la température (a) et de la salinité (b) pendant la poursuite de drogue dérivante.

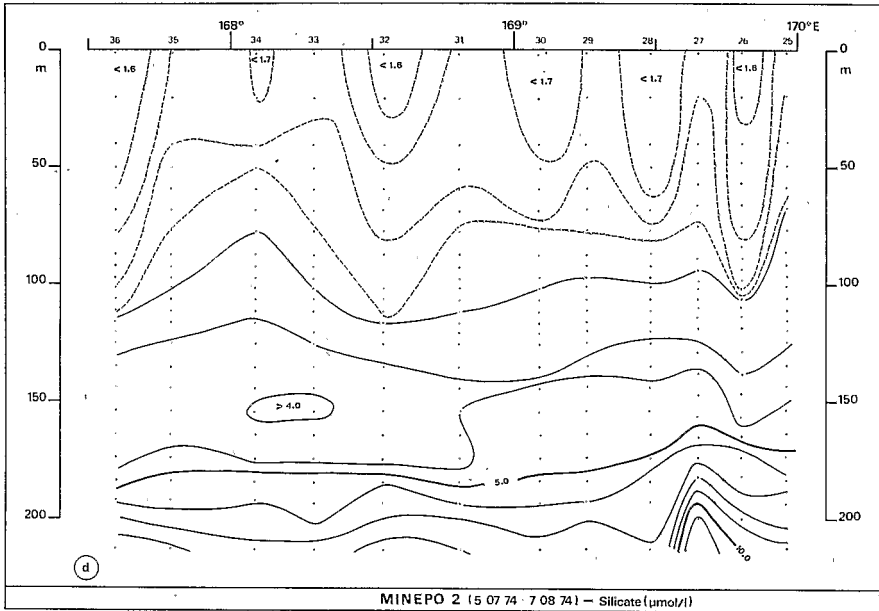
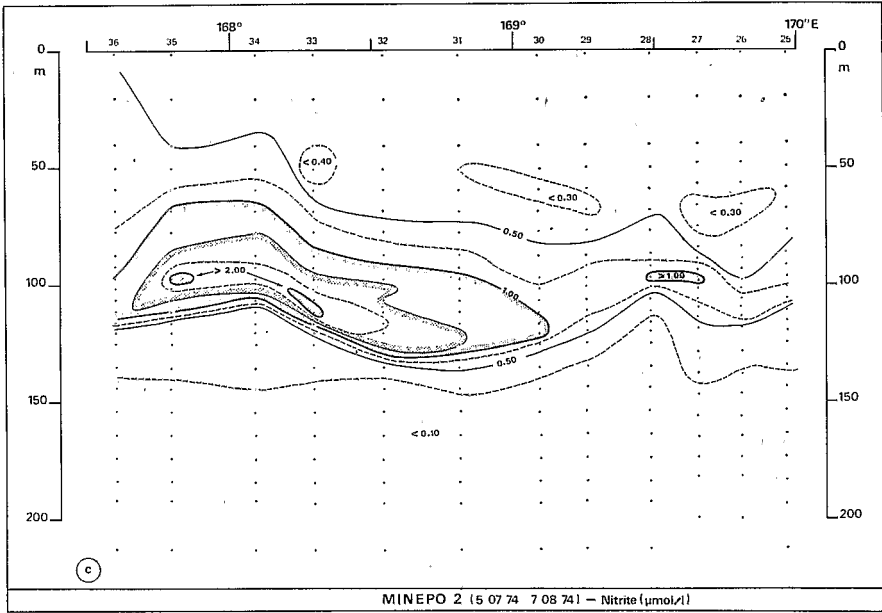


Fig. 6 c et d. — Distributions verticales du nitrite (c) et du silicate (d) pendant la poursuite de drogue dérivante.

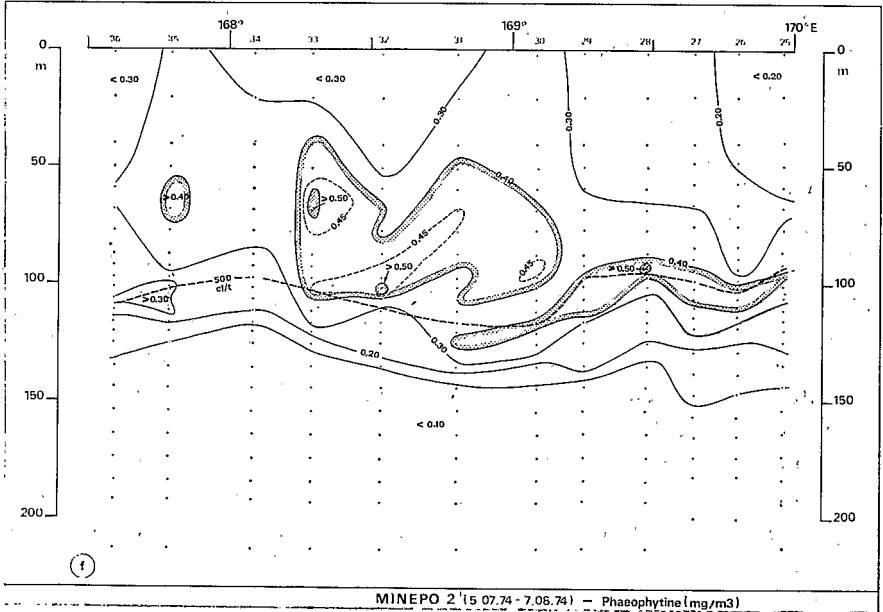
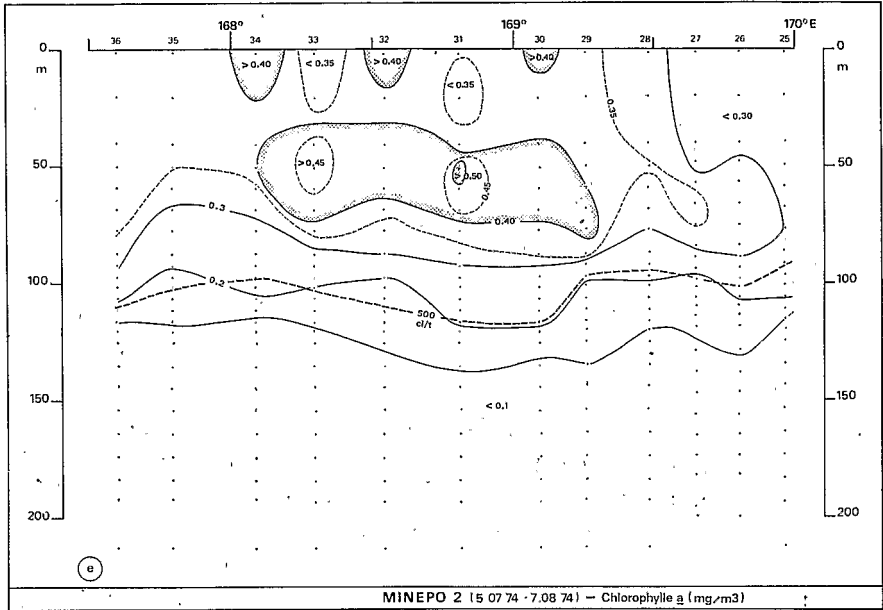


Fig. 6 e et f. — Distributions verticales de la chlorophylle a (e) et de la phaeophytine (f) pendant la poursuite de drogue dérivante.

5. INTERPRÉTATION HYDROLOGIQUE

En surface, les salinités élevées liées à l'activité de l'upwelling équatorial, ont beaucoup augmenté entre la première et la deuxième tentative de poursuite de drague. Elles atteignent des valeurs comparables à celles observées au cours de la campagne Minepo 1, exemple type d'upwelling particulièrement actif à l'Équateur (Oudot et Wauthy, 1976). Mais les températures sont plus élevées et les teneurs en sels nutritifs (silicate et nitrate) plus basses que durant Minepo 1 et il y a tout lieu de penser que l'upwelling observé au début de la poursuite avait déjà atteint un stade relativement avancé de développement.

A la station 28 le refroidissement subsuperficiel pourrait illustrer un renforcement de l'upwelling lié à l'intensification du Courant Équatorial consécutivement au coup de vent d'Est. Il s'ensuit une reprise de l'activité biologique manifestée par une augmentation de la teneur en chlorophylle a ($> 0.4 \text{ mg/m}^3$ à partir de la station 29) puis par celle en phaeopigments ($> 0.4 \text{ mg/m}^3$ à partir de la station 30). Un nouveau renforcement de l'upwelling apparaîtrait à la station 34 avec la remontée des isothermes ($> 25 \text{ }^\circ\text{C}$) et des isoplèthes de silicate (2,0 et 3,0 $\mu\text{mol SiO}_3/\text{l}$). Ce phénomène peut s'interpréter comme la réponse hydrologique au renforcement et à la rotation du vent au secteur Sud-Est; à noter qu'à la station 34 la composante zonale du courant de surface augmente légèrement (*fig. 5*). Mais à partir de cette même station il se pourrait que la nature de la masse d'eau de surface suivie jusqu'alors se soit quelque peu modifiée : la salinité (*fig. 6 b*) diminue légèrement et la quantité de phaeopigments (*fig. 6 f*) diminue subitement. Un troisième renforcement semblerait se manifester également à la dernière station (*fig. 6 a et c*).

En profondeur l'enrichissement au cours du temps de la couche à concentrations de nitrite élevées va de pair avec une augmentation de la salinité. L'épaississement de la veine inférieure de salinité maximale pourrait être la réponse à une intensification antérieure du Courant Équatorial sous la forme d'un renforcement de la convergence au sein du Sous-Courant Équatorial. La couche d'accumulation de nitrite, à la limite du Courant Équatorial et du Courant de Cromwell et associée au gradient supérieur de salinité, bénéficierait ainsi d'un apport d'eau du Sud plus salée et riche en nitrite.

Les stades successifs dans l'activité de l'upwelling équatorial mis en évidence précédemment ressortent très nettement de l'étude de l'évolution

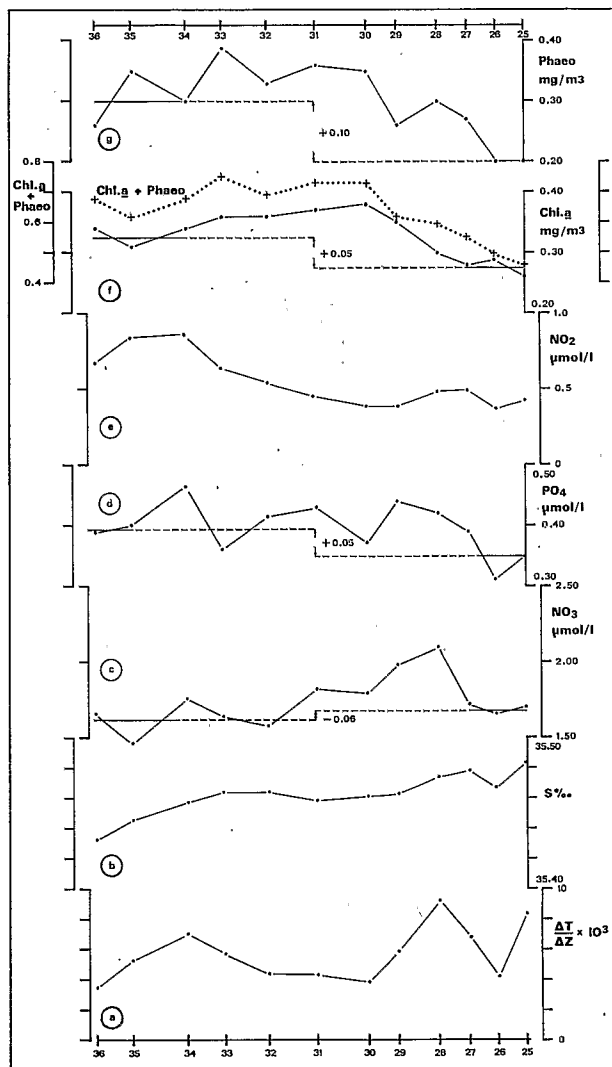


Fig. 7. — Évolution du gradient thermique et des paramètres moyennés entre 0 et 100 m pendant la poursuite de drogue dérivante.

de divers paramètres moyennés dans les 100 premiers mètres (fig. 7). Le renforcement de l'upwelling (station 28) montré par l'augmentation du gradient thermique (fig. 7 a) et de la concentration en nitrate (fig. 7 c) est suivi d'une reprise de l'activité biologique : augmentation des teneurs en

chlorophylle *a* et en phaeophytine et diminution des concentrations de nitrate. Le second renforcement est également net à la station 34 (*fig. 7 a, c, d*).

Les réponses aux variations du champ de vent en surface apparaîtraient donc avec un certain retard qui croît tout au long de l'enchaînement des processus physiques puis biologiques et aussi avec la profondeur. Si l'upwelling s'intensifie à la station 28, 1 jour et demi après le renforcement du vent, la biomasse végétale (*fig. 7 f*) : chlorophylle *a* atteint sa valeur maximale à la station 30, 1 jour après l'enrichissement en sels nutritifs de la couche productive. Mais en tenant compte de l'effet du broutage par les Herbivores qui entament le stock de production primaire, la réponse biologique primaire se manifesterait 2 jours et demi (station 33) après l'apport de substances nutritives. En profondeur il est vraisemblable que l'augmentation de la salinité traduisant l'effet de la convergence au sein du Courant de Cromwell n'est pas la réponse au coup de vent d'Est observé au début de la poursuite, mais plutôt au renforcement du vent de secteur Sud-Est intervenu une dizaine de jours auparavant (*fig. 4*) et qui aurait engendré l'upwelling à 1°S : ce décalage temporel est plus en accord avec la vitesse de propagation de l'upwelling en profondeur (Rotschi et Jarrige, 1968).

En outre le retard apporté à la manifestation des effets de l'upwelling est fonction de l'éloignement de l'axe de divergence par rapport au point d'observation. Ainsi l'upwelling qui apparaît à la station 28 consécutivement au coup de vent d'Est et dont l'axe serait à l'Équateur se manifesterait-il plus tard que celui apparu à la station 34, dont l'axe serait très proche de 1°S et qui suivrait presque instantanément le régime de vent.

L'analyse hydrologique des résultats d'observations permettrait donc de dégager trois périodes successives dans l'activité de l'upwelling équatorial :

- entre les stations 25 et 27 (1 jour et demi) : fin de l'upwelling engendré au voisinage de 1°S (vent de Sud-Est);

- entre les stations 28 et 33 (3 jours) : reprise et développement de l'upwelling engendré au voisinage de l'Équateur (vent d'Est);

- entre les stations 34 et 36 (1 jour et demi) : reprise de l'upwelling engendré au voisinage de 1°S (vent de Sud-Est). A la station 36 divers signes portent à croire que l'upwelling se renforce, prolongeant vraisemblablement la reprise de la station 34, après un ralentissement passager de la tension du vent.

6. STABILITÉ ET MÉLANGES VERTICAUX

La distribution verticale de la température (*fig. 6 a*) tout au long du parcours de la drogue laisse entrevoir une variation diurne. La périodicité de cette variation thermique est clairement illustrée sur les profils verticaux de température entre 0 et 100 m (*fig. 8*) : la température des 50 premiers mètres est toujours plus faible à la station du matin (station paire) qu'à la station du soir (station impaire) traduisant ainsi l'effet du refroidissement nocturne. Ce refroidissement nocturne s'accompagne d'une homogénéisation de la colonne d'eau entre 0 et 100 m : vers 80 m l'eau est plus chaude le matin que le soir sauf en deux occasions, lors des renforcements de l'upwelling (stations 28 et 34). L'écart thermique de l'eau de surface entre le matin et le soir (environ $0,05^{\circ}\text{C}$) est plus faible que celui rapporté par Montgomery et Stroup (1962) (environ $0,25^{\circ}\text{C}$) et Colin *et al.* (1975) (écart maximal $0,30-0,40^{\circ}\text{C}$), car il ne correspond pas aux extremums diurnes de température. D'autre part à l'inverse de ce qui a été montré par Montgomery et Stroup (1962), dans le Pacifique Central, il n'est pas possible dans le cas présent d'établir une relation entre la variation diurne de la température et une quelconque variation de courant, car le vent ne reste pas suffisamment constant en intensité ni en direction pendant toute la période d'observation (*fig. 4*).

La reprise de l'upwelling consécutif au coup de vent d'Est affecte très lentement la stabilité de la colonne d'eau. La figure 9 représente l'évolution temporelle des niveaux de gradient maximal de densité. Conformément à l'analyse présentée antérieurement du champ de densité en zone équatoriale (Oudot et Wauthy, 1976) il y a deux niveaux principaux de gradient de densité : l'un supérieur proche de 440 cl/t correspondant au sommet de la thermocline, l'autre inférieur, qui se dédouble parfois, correspondant au maximum inférieur de salinité tout en reflétant également un certain gradient thermique. Il existe au-dessus du niveau principal supérieur des niveaux secondaires où le gradient est plus faible ($1 \text{ à } 2 \text{ cl/t/m}$) et qui disparaissent sous la propagation en profondeur de l'effet de l'upwelling (stations 30 et 31). L'épaississement de la couche à faible gradient de densité entre les niveaux 440 et 330 cl/t à partir de la station 32 est dû au renforcement du noyau inférieur de salinité parallèlement à celui du Courant de Cromwell.

La nature physique de l'eau au-dessus du maximum supérieur de salinité, c'est-à-dire principalement la veine d'eau se dirigeant vers l'Ouest, est dictée par le mélange entre l'eau de ce maximum et l'eau superficielle moins salée.

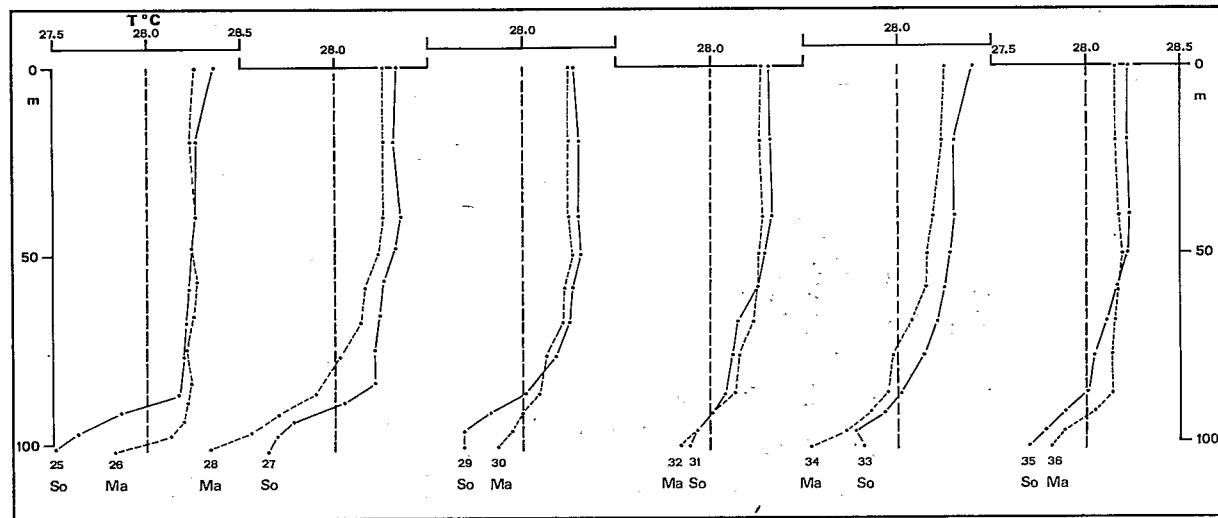


Fig. 8. — Profils thermiques entre 0 et 100 m pendant la poursuite de drogue dérivante.

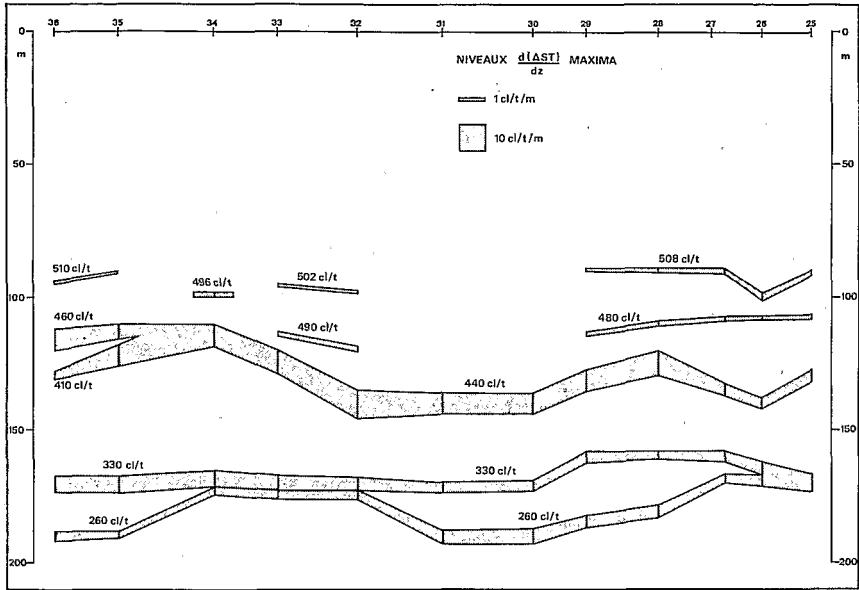


Fig. 9. — Évolution du gradient de densité entre 0 et 200 m pendant la poursuite de drogue dérivante.

Ce trait est clairement illustré par la distribution de la salinité dans le champ de densité (fig. 10) : à chaque station (sauf dans une certaine mesure à la station 36) la salinité varie linéairement avec la densité indiquant par là le mélange binaire entre l'eau de surface et l'eau du maximum supérieur de salinité. Le gradient de salinité dans le champ de densité varie également au cours de la poursuite (tableau I) : il diminue lors de la reprise de l'upwelling (stations 28-29 et 34) et augmente ensuite avec le développement de

TABEAU I

Station	25	26	27	28	29	30
$dS/d \Delta ST$ (g/cl).....	0,15	0,20	0,21	0,16	0,08	0,13
Station	31	32	33	34	35	36
$dS/d \Delta ST$ (g/cl).....	0,23	0,27	0,30	0,28	0,36	0,11 0,34

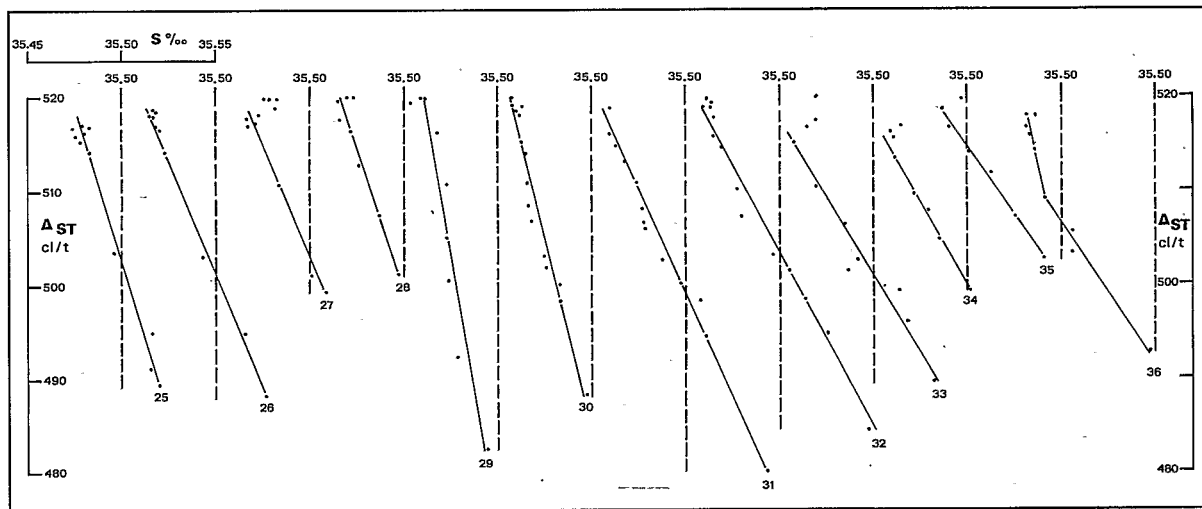


Fig. 10. — Distribution de la salinité en fonction de la densité au-dessus du maximum supérieur de salinité pendant la poursuite de drogue dérivante.

l'upwelling. La dernière station, avec une rupture de pente du gradient de salinité, pourrait représenter le début d'une troisième reprise de l'upwelling évoquée précédemment, comme le suggère par ailleurs le refroidissement et l'augmentation de la teneur en nitrite de l'eau superficielle (*fig. 6 a et 6 c*).

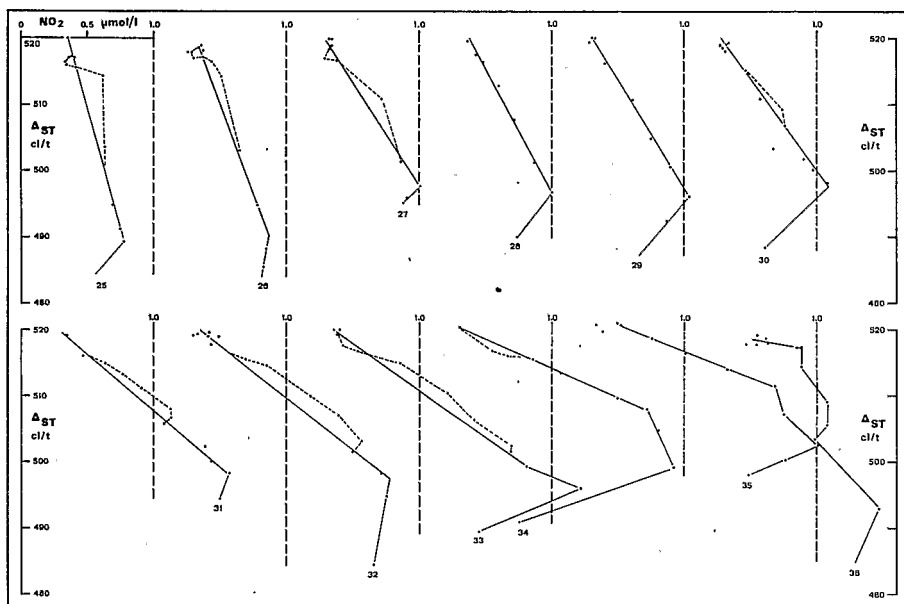


Fig. 11. — Distribution du nitrite en fonction de la densité pendant la poursuite de drogue dérivante.

En zone équatoriale la distribution verticale du nitrite est grandement affectée par la stabilité de la colonne d'eau et les mélanges verticaux (Oudot *et al*, 1969). Le long du trajet de la drogue, la distribution du nitrite au-dessus du maximum rappelle celle de la salinité (*fig. 11*) : il y a mélange entre l'eau du maximum de nitrite et l'eau de surface appauvrie. Ce mélange binaire est plus ou moins parfait suivant les stations : la linéarité est la mieux respectée aux stations 28-29 et dans une certaine mesure 34-35, c'est-à-dire lors de la reprise du phénomène d'upwelling. Les écarts à la droite de mélange, positifs ou négatifs, traduisent les effets de l'activité biologique et seront interprétés ultérieurement.

Le maximum de nitrite reste situé dans une même couche d'égale densité (496-498 cl/t) de la station 27 à 33, tout en augmentant sa concentration.

Cette augmentation va de pair avec celle de la salinité (*fig. 12*) et reflète l'advection méridienne signalée précédemment pour la salinité.

7. PRODUCTION DE MATIÈRE ORGANIQUE

Pendant toute notre étude, la biomasse végétale (*fig. 6 e*) atteint son développement maximal dans la couche homogène (vers 60-70 m), bien au-dessus de la thermocline (*fig. 6 a*) qui délimite le niveau d'enrichissement en sels nutritifs et dont le sommet n'atteint pas 100 m.

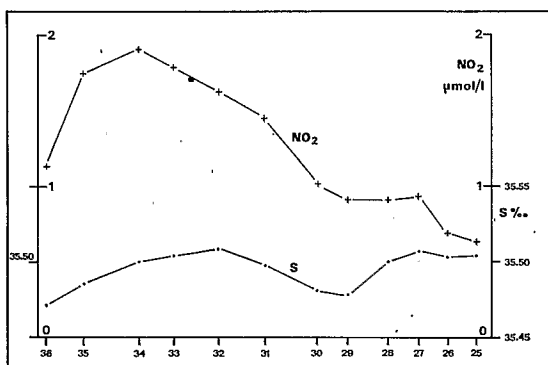


Fig. 12. — Variation de la salinité et du nitrite sur la surface isanostérique 500 cl/t pendant la poursuite de drogue dérivante.

L'évolution des quantités intégrées entre 0 et 150 m de chlorophylle *a* et de phaeophytine (*fig. 13*) illustre très clairement les différentes phases de l'activité biologique au sein de l'écosystème d'upwelling équatorial :

— de la station 25 à la station 27, les quantités de chlorophylle *a* et de phaeopigments augmentent simultanément et celle de phaeopigments finit par dépasser celle de chlorophylle *a*, traduisant d'abord l'augmentation de la biomasse végétale dans une eau « remontée » et ensuite l'activité des Herbivores et le vieillissement des cellules phytoplanctoniques;

— à la station 28 les deux paramètres diminuent légèrement : c'est le renforcement de l'upwelling apportant une partie d'eau nouvelle n'ayant pas encore produit. Jusqu'à la station 31, chlorophylle *a* et phaeopigments augmentent : c'est la phase active de production de matière vivante. Par

la suite la production primaire semble se ralentir, vraisemblablement sous l'effet du broutage des Herbivores, car la biomasse végétale corrigée de l'action des Herbivores, dans la couche homogène (*fig. 7f* : Chl *a* + Phaeo), continue à croître;

— à la station 34 la quantité de chlorophylle *a* dépasse à nouveau celle de phaeopigments traduisant un regain de la production primaire sous l'effet d'un renforcement de l'upwelling;

— à la station 36 la production primaire augmente à nouveau confirmant les indices signalés précédemment d'un renforcement de l'upwelling à cette station.

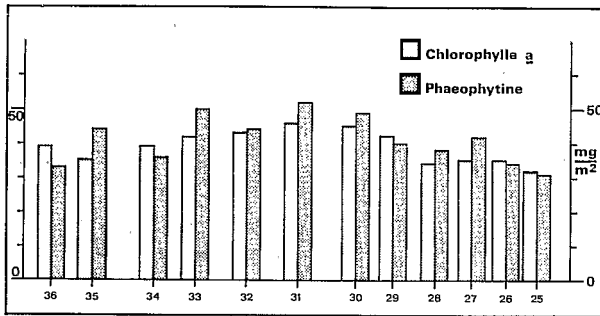


Fig. 13. — Variation des quantités intégrées entre 0 et 150 m de chlorophylle *a* et de phaeophytine pendant la poursuite de drogue dérivante.

Les taux de production de chlorophylle *a* et de phaeopigments sont les plus élevés pendant la période d'upwelling (*fig. 7* et *13* : stations 29 à 33) dont l'axe est situé à l'Équateur c'est-à-dire à une certaine distance du point d'observation. Ce trait pourrait être une illustration du phénomène décrit par Barber et Ryther (1969) dans le Pacifique équatorial oriental, suivant lesquels la production organique primaire se développe mieux sur les bords de l'upwelling qu'en son centre. Par l'augmentation de la biomasse végétale corrigée du broutage des Herbivores (chlorophylle *a* + phaeophytine) pendant la phase de croissance (stations 28 à 30) il est possible de définir un ordre de grandeur du taux de production primaire dans l'upwelling équatorial ouest. Entre les stations 28 et 30, c'est-à-dire pendant un intervalle de 24 h, la biomasse végétale corrigée augmente de 22 mg/m² (*fig. 13*). En adoptant un rapport C/Chl. *a* compris entre 25 et 60 (Antia *et al.*, 1963), cette augmentation de biomasse équivaut à une production organique

comprise entre 0,55 et 1,32 gC/m²/j suivant qu'on considère les conditions plus ou moins favorables à la croissance du phytoplancton.

Le plancton végétal, dont les diatomées représentent une part importante en zone équatoriale (Hisard *et al.*, 1972), est plus abondant en surface le matin que le soir, causant par là même une diminution de la teneur en silicate de l'eau de surface (*fig. 6 a et d*). Cette augmentation de la population phytoplanctonique peut illustrer la division cellulaire qui a lieu principalement la nuit. Cependant c'est en fin de journée (stations 27-31-33) et en subsurface (vers 60 m) que la chlorophylle *a* est la plus abondante.

Alors que le maximum de chlorophylle *a* apparaît toujours à la même profondeur (60-70 m) dans une eau d'égale densité, le maximum de phaeophytine se situe à des niveaux de profondeur et de densité bien distincts au cours de la poursuite (*fig. 6 f*). Au début, le maximum situé à proximité du niveau isanostérique 500 cl/t, c'est-à-dire juste au-dessus du maximum de nitrite et isolé du maximum de chlorophylle par le gradient maximal de densité 508 cl/t (*fig. 9*) pourrait correspondre à une phase de production organique relativement ancienne. A partir de la station 30, le maximum (concentrations supérieures à 0,40 mg/m³) apparaît dans des eaux plus légères, juste en dessous du maximum de chlorophylle, dont il n'est plus séparé par un gradient de densité. Ce dernier maximal traduit la réponse de l'activité des Herbivores au récent accroissement de biomasse végétale. La couche des teneurs maximales de phaeopigments (supérieures à 0,40 mg/m³) a elle-même une distribution verticale assez complexe (*fig. 6 f*) laissant apparaître différentes étapes de l'activité biologique. L'apparition successive de niveaux d'accumulation qui semblent s'enfoncer au cours du temps suggère la sédimentation de populations de cellules phytoplanctoniques dégradées, tandis qu'une nouvelle génération apparaît plus proche du maximum de chlorophylle *a*; ce processus se manifeste à deux reprises entre les stations 30 et 33 (*fig. 6 f*). Cependant une telle explication nécessiterait la mise en jeu de vitesses de sédimentation beaucoup trop élevées (Cushing, 1975 *d*) et le facteur responsable de l'enfoncement des niveaux de concentrations maximales de phaeopigments doit plutôt être recherché dans la migration verticale du zooplancton herbivore. Dans la mesure où la production de phaeopigments représente l'activité des Herbivores, la réponse de ces derniers à l'accroissement de la biomasse végétale a lieu avec un retard d'environ 12 h, lors des deux renforcements de l'upwelling (stations 30/29 et 35/34).

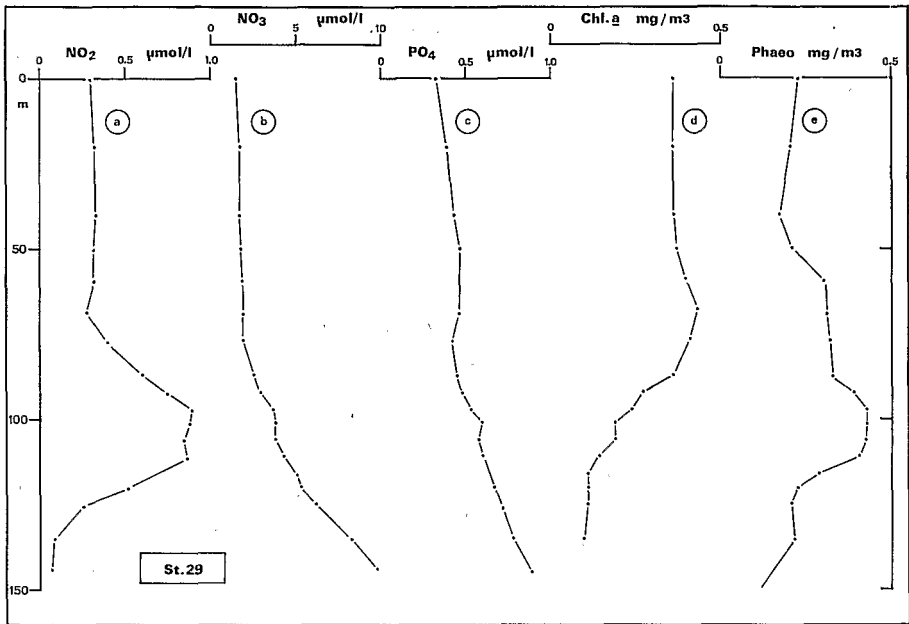


Fig. 14. — Distributions verticales du nitrite (a), du nitrate (b), du phosphate (c), de la chlorophylle a (d) et de la phaeophytine (e) à la station 29.

8. CONSOMMATION ET RÉGÉNÉRATION DES SELS NUTRITIFS

1° CONSOMMATION

La mise en évidence d'une consommation de sels nutritifs par le phytoplancton peut être abordée de plusieurs manières, soit en comparant les distributions verticales instantanées de sels nutritifs et de chlorophylle soit en comparant l'évolution temporelle de leurs quantités moyennées dans la couche homogène des 100 premiers mètres par exemple. Ainsi la distribution verticale du nitrite (fig. 6 c) laisse apparaître des noyaux de concentrations inférieures à 0,30 et 0,40 $\mu\text{mol NO}_2/\text{l}$ à la profondeur du maximum de chlorophylle a (fig. 6 e). La fixation de nitrate et phosphate par le phytoplancton apparaît très faiblement sur les distributions verticales (fig. 14). Il est probable que le déficit des sels nutritifs consécutif à l'activité des populations phytoplanctoniques ne subsiste pas très longtemps dans une couche où la stabilité verticale est faible (fig. 8).

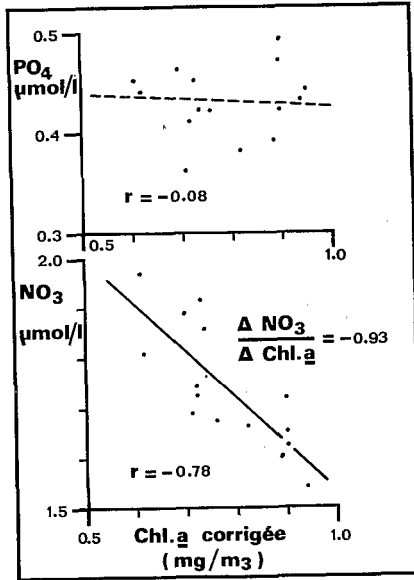


Fig. 15. — Diagrammes nitrate-chlorophylle *a* corrigée du broutage des Herbivores (Chl. *a* + Phaeo.) et phosphate-chlorophylle *a* corrigée entre les stations 28 et 33 de la poursuite de drogue dérivante.

a. CONSOMMATION DE NITRATE

La quantité moyenne de nitrate dans les 100 premiers mètres (fig. 7) diminue progressivement au cours de la deuxième période d'upwelling (stations 28 à 33) avec l'augmentation de la biomasse végétale corrigée du broutage des Herbivores (Chl. *a* + Phaeo.). Pour vérifier que la diminution de nitrate correspond bien à une assimilation par les cellules végétales et non à une éventuelle modification hydrologique de la colonne d'eau pouvant altérer les quantités moyennées il a été jugé opportun de mettre en corrélation la concentration de nitrate au niveau du maximum de chlorophylle avec la biomasse végétale. La figure 15 rapporte cette corrélation négative, significative ($r = -0,78$) entre nitrate et chlorophylle *a* corrigée du broutage. Dans ce cas le taux d'assimilation de nitrate par le phytoplancton, déterminé par la pente de la droite de régression serait de $0,93 \mu\text{mol NO}_3/\mu\text{g Chl. a}$ soit $13,1 \mu\text{g}/\mu\text{g}$. Ce rapport concorde avec les résultats expérimentaux d'Antia *et al.*, (1963) suivant lesquels la composition en azote du phytoplancton (N/Chl. *a*) varie entre 10 et 16, dans des conditions plus ou moins

favorables de croissance. Le rapport trouvé justifie donc la diminution de nitrate par consommation des végétaux, tout en laissant entendre que le nitrate pourrait supporter dans une grande part l'alimentation azotée du phytoplancton dans l'upwelling équatorial.

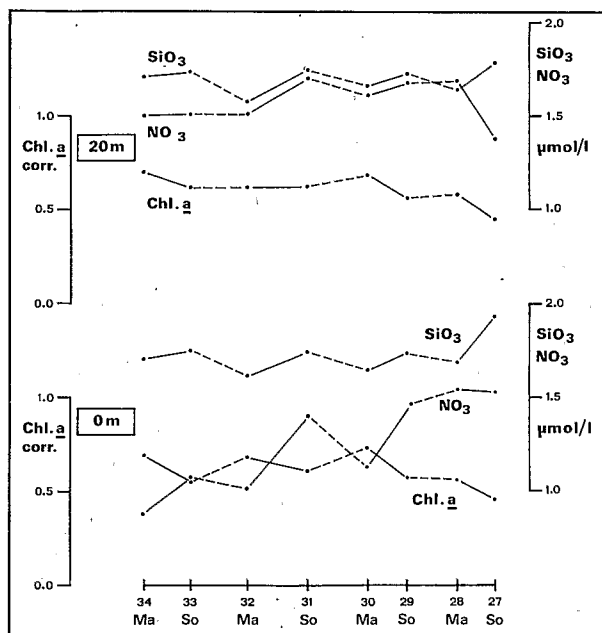


Fig. 16. — Variation diurne des teneurs en silicate, nitrate et chlorophylle *a* corrigée du broutage des Herbivores, dans la couche de surface entre les stations 27 et 34 de poursuite de drogue dérivante.

b. CONSOMMATION DE PHOSPHATE

Si entre le début et la fin de la deuxième période d'activité de l'upwelling (stations 28 à 33) la quantité de phosphate a également diminué (*fig. 7 d*), il est difficile de mettre clairement en évidence une diminution progressive de phosphate avec l'augmentation de la biomasse végétale. Le même traitement statistique appliqué au phosphate ne permet pas de dégager une corrélation significative ($r = -0,08$) entre la concentration de phosphate et la biomasse végétale (*fig. 15*). Cette absence de relation peut très bien être simplement due à la faiblesse des variations de phosphate ($0,03 \mu\text{mol PO}_4/\text{l}$ sur la base d'un rapport $\text{N/P} = 16$) à la limite de la précision méthodologique.

c. CONSOMMATION DE SILICATE

La consommation de silicate par le phytoplancton a été entrevue précédemment en surface. De la station 27 à la station 34 les teneurs en silicate et en chlorophylle *a* varient en sens inverse entre deux stations consécutives, suggérant une fixation du silicate par les cellules végétales pendant la nuit en surface (fig. 16). L'analyse statistique des données d'observations pour

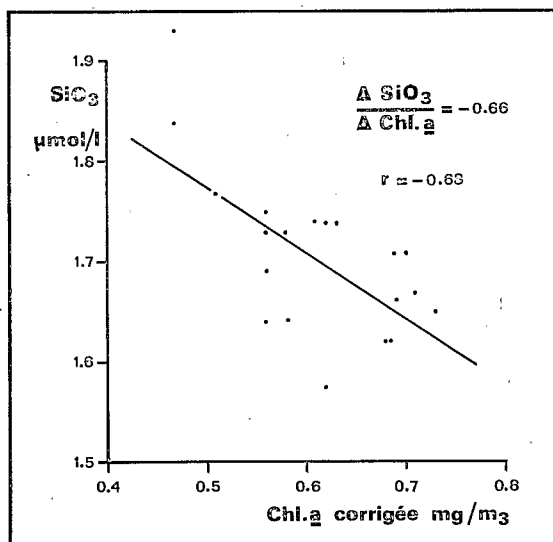


Fig. 17. — Diagramme silicate-chlorophylle *a* corrigée du broutage des Herbivores dans la couche de surface (0-40 m) entre les stations 27 et 34 de poursuite de drogoue dérivante.

la couche de surface (0-40 m) où la liaison silicate-Chl. *a* est la plus nette, entre les stations 27 et 34, montre qu'il existe une corrélation négative, significative ($r = -0,68$) entre les teneurs en silicate et la biomasse végétale corrigée du broutage des Herbivores (Chl. *a* + Phaeo.) (fig. 17). Dans ce cas le taux d'assimilation de silicate par le phytoplancton, déterminé par la pente de la droite de régression serait de $0,66 \mu\text{mol SiO}_3/\mu\text{g Chl. a}$, soit $18,5 \mu\text{g}/\mu\text{g}$. Ce taux d'assimilation est à la limite des résultats tirés des travaux expérimentaux d'Antia *et al.* (1963) sur la composition cellulaire du plancton végétal (Si/Chl. *a* varie entre 15 et 60). Il faut noter en outre que la consommation de silicate par le phytoplancton en surface pendant la nuit est accompagnée d'une consommation de nitrate (fig. 16).

2° RÉGÉNÉRATION

La régénération plus ou moins rapide des sels nutritifs à partir de la matière organique synthétisée altère les proportions relatives de ces sels dans l'eau de mer. Ainsi l'étude des rapports $\Delta N/\Delta P$ et $\Delta Si/\Delta P$ constitue un outil rapide et simple pour la mise en évidence de la régénération du phosphate minéral (Grill et Richards, 1964; Calvert et Price, 1971; Herbland *et al.*, 1973). D'après Le Borgne (1973), la moitié de l'excrétion de matière azotée et phosphorée par le zooplancton se fait sous forme minérale : ammoniacque et phosphate. La régénération du phosphate est donc plus rapide que celle du nitrate qui nécessite le passage par les stades ammoniacque puis nitrite (Redfield *et al.*, 1963).

a. RÉGÉNÉRATION DE PHOSPHATE

Dans l'étude de la régression N/P (*fig.* 18) nous avons considéré pour N la somme nitrate + nitrite car la plus grande partie du nitrite dans le cas présent est le résultat d'une advection : ce point signalé précédemment en comparant nitrite et salinité sera précisé ultérieurement. Le tableau II présente les résultats des calculs de régression N/P de part et d'autre de la barrière de densité 440 cl/t, repère du sommet de la thermocline (*fig.* 9); pour chaque droite de régression on a donné entre parenthèses la valeur de r pour chiffrer l'intensité de la liaison $NO_3 + NO_2/PO_4$. La variation au cours du temps du rapport $\Delta N/\Delta P$ dans la couche homogène, au-dessus de la thermocline, présente une certaine analogie avec celle de l'activité de l'upwelling : ce rapport est maximal au début de chaque renforcement de l'upwelling (stations 28-34 et 36) et diminue ensuite avec son développement. Cette diminution traduit une régénération plus rapide du phosphate que du nitrate, à la base de la couche homogène. L'augmentation du rapport aux stations de renforcement de l'upwelling est due à un apport d'eau nouvelle dans laquelle la proportion d'azote par rapport au phosphore minéral est plus élevée et plus proche du rapport théorique 16. En effet en dessous de 440 cl/t (tableau II) la pente de la droite de régression N/P est toujours supérieure à celle du dessus; les valeurs supérieures à 16 des stations 29 et 30 correspondent à une modification hydrologique de la couche inférieure à 440 cl/t : le maximum inférieur de salinité (*fig.* 6 b) s'affaiblit tandis que le maximum supérieur [$S > 35,55$ ‰] se renforce].

TABLEAU II

Évolution temporelle des rapports de sels nutritifs et de l'indice de dégradation de la chlorophylle a

Station	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
$\Delta N/\Delta P$	12.6	12.0	12.0	12.8	12.3	11.2	10.9	10.5	11.1	12.3	10.7	12.5
> 440 cl/t.....	(0.98)	(0.88)	(0.98)	(0.97)	(0.95)	(0.86)	(0.91)	(0.95)	(0.96)	(0.93)	(0.98)	(0.91)
$\Delta N/\Delta P$	—	—	—	12.9	16.5	16.8	12.8	13.9	13.4	14.3	13.5	15.4
< 440 cl/t.....	—	—	—	(0.96)	(0.99)	(0.98)	(0.99)	(0.99)	(0.99)	(0.99)	(0.99)	(0.99)
$\Delta Si/\Delta P$	2.12	2.18	1.50	2.01	1.47	1.67	1.58	1.09	1.24	1.71	1.34	2.42
> 440 cl/t.....	(0.95)	(0.89)	(0.94)	(0.96)	(0.92)	(0.77)	(0.89)	(0.76)	(0.90)	(0.89)	(0.90)	(0.96)
Phaeo./Chl. a.....	1.01	1.02	1.23	1.11	0.94	1.09	1.12	1.02	1.19	0.91	1.25	0.85

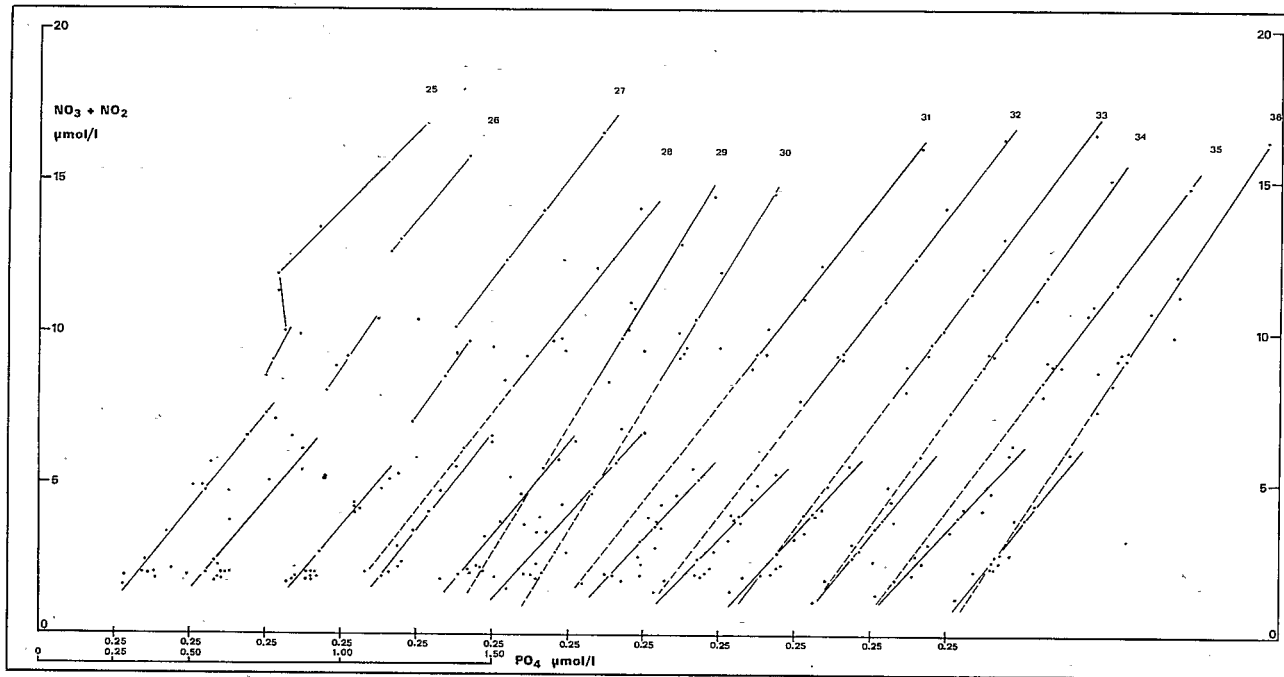


Fig. 18. — Diagramme (nitrate + nitrite), phosphate à chaque station de poursuite de drogue dérivante.

A la fin de la deuxième période d'activité de l'upwelling (station 33), le rapport $\Delta N/\Delta P$ augmente légèrement : cela peut être le signe d'un début de reminéralisation d'azote.

Phosphate et ammoniacque sont rapidement excrétés par le zooplancton herbivore qu'on sait par ailleurs dégrader quantitativement la chlorophylle (Schuman et Lorenzen, 1975); il est donc intéressant de comparer la mise en évidence de la régénération de phosphate avec l'activité du zooplancton herbivore illustrée par l'indice de dégradation de la chlorophylle *a* (phaeophytine/chlorophylle *a*). Dans le tableau II il y a une assez bonne concordance entre les faibles valeurs du rapport $\Delta N/\Delta P$ et les fortes valeurs de l'indice de dégradation de la chlorophylle à la fin de chaque période d'activité de l'upwelling : stations 27-33-35. Il ne nous est pas possible de mettre en évidence une régénération d'ammoniacque, les résultats de nos mesures étant trop incertains.

L'évolution temporelle du rapport $\Delta Si/\Delta P$ dans la couche homogène (tableau II) confirme la succession des périodes d'activité de l'upwelling équatorial et la régénération de phosphate plus rapide que celle de silice à la fin de chaque période d'activité (stations 27-32 et 33-35). L'étude du rapport $\Delta Si/\Delta P$ est d'un usage moins commode que celle du rapport $\Delta N/\Delta P$ car le gradient vertical de silicate est beaucoup plus faible que celui de nitrate d'une part et la consommation privilégiée de silicate en surface pendant la nuit altère la pente de la droite de régression SiO_3/PO_4 d'autre part. On peut noter en outre la faiblesse du rapport (au maximum 2,4) comparée à la valeur 23 trouvée par Grill et Richards (1964) lors de la décomposition du phytoplancton, ou même la valeur 16 suggérée par Richards (1958).

L'étude quantitative de la variation du rapport $\Delta N/\Delta P$ dans la couche homogène au fur et à mesure du développement de l'upwelling permet d'évaluer une vitesse de régénération du phosphate. Pour chaque station la régression $(NO_3 + NO_2)/PO_4$ donne lieu aux équations suivantes :

station 25, $N_{25} = 12,6 P_{25} - 2,22$;	station 31, $N_{31} = 10,9 P_{31} - 2,36$;
station 27, $N_{27} = 12,0 P_{27} - 2,48$;	station 32, $N_{32} = 10,5 P_{32} - 2,15$;
station 28, $N_{28} = 12,8 P_{28} - 2,94$;	station 34, $N_{34} = 12,3 P_{34} - 2,85$;
station 29, $N_{29} = 12,3 P_{29} - 2,92$;	station 35, $N_{35} = 10,7 P_{35} - 1,95$.

En se plaçant à un niveau assez profond pour qu'il n'y ait plus de consommation de sels nutritifs et en supposant que la régénération de nitrate et

nitrite est négligeable, on peut écrire entre deux stations, 25 et 27 par exemple :

$$12,6 P_{25} - 2,22 = 12,0 P_{27} - 2,48;$$

$$P_{27} - P_{25} = 0,05 P_{25} + 0,022.$$

A la base de la couche homogène, limite inférieure de la droite de régression, la concentration de phosphate à la station 25 est voisine de $0,70 \mu\text{mol PO}_4/\text{l}$:

$$P_{27} - P_{25} = 0,035 + 0,022 = 0,057$$

Entre les stations 25 et 27 (c'est-à-dire en 24 h) la quantité de phosphate régénéré est donc égale $0,06 \mu\text{mol PO}_4/\text{l/j}$.

Le même calcul répété entre les autres stations conduit à des résultats voisins (tableau III).

Le résultat moyen ($0,04 \mu\text{mol PO}_4/\text{l/j}$) qui constitue une estimation par défaut de la régénération du phosphate dans un écosystème naturel est plus faible que celui rapporté par Antia *et al.* (1963), dans les conditions bien différentes d'un bassin fermé : $0,13 \mu\text{mol PO}_4/\text{l/j}$. Il n'en représente pas moins une illustration du rôle non négligeable joué par la régénération sur place dans le maintien de la richesse nutritive de l'upwelling équatorial : au moins 6 % environ du phosphate présent proviennent d'une reminéralisation journalière.

TABLEAU III
Quantité de phosphate régénéré

Stations	ΔPO_4 ($\mu\text{mol PO}_4/\text{l/j}$)	PO_4 présent (%)
25-27	0,06	8
28-29	0,05	7
29-31	0,04	5
31-32	0,01	2
28-32	0,04	6
34-35	0,04	6
Moyenne	0,04	6

b. RÉGÉNÉRATION DE NITRITE

Il a été démontré précédemment que la distribution du nitrite présent à la base de la couche homogène pendant toute la phase de poursuite était le résultat d'une advection méridienne au même titre que celle de la salinité

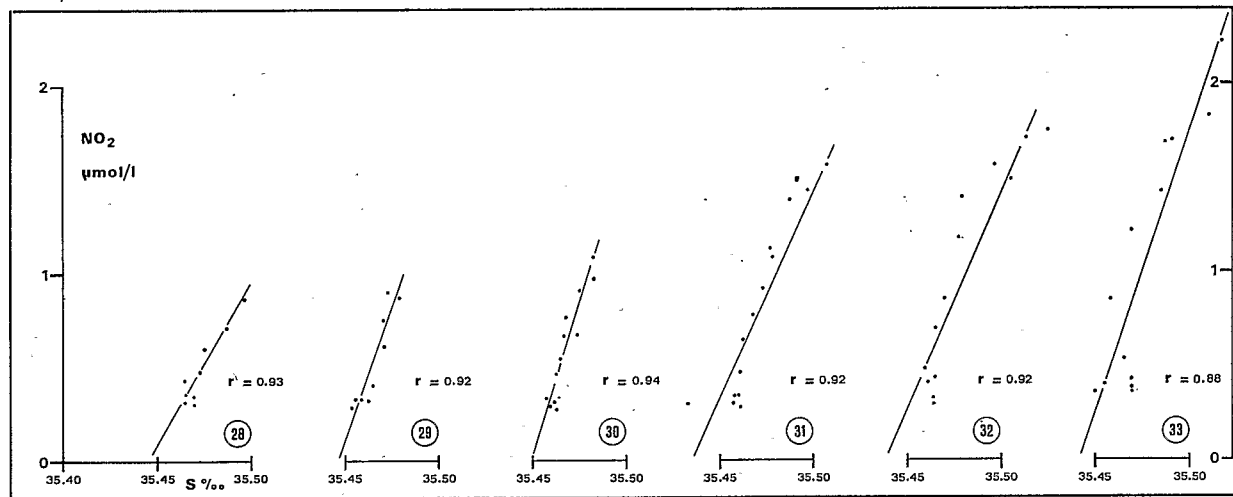


Fig. 19. — Diagramme nitrite-salinité entre les stations 28 et 33 de poursuite de drogue dérivante.

et que sa distribution verticale dans la couche homogène était dictée par les processus de mélange physique. Salinité et nitrite sont étroitement corrélés au-dessus du maximum de ce dernier (*fig. 19*); mais il existe cependant au-dessus du maximum principal de nitrite des écarts à la loi de

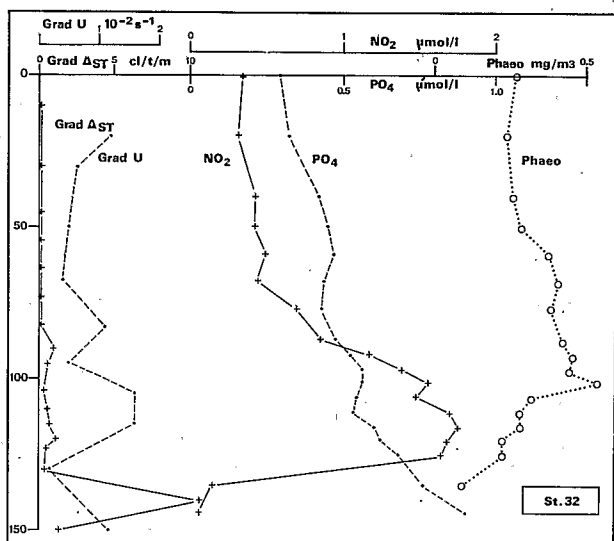


Fig. 20. — Distributions verticales de nitrite, phosphate et phaeophytine comparée aux gradients verticaux de densité et de la composante zonale du courant, à la station 32 de poursuite de drague dérivante.

mélange physique signalés précédemment et qu'on peut attribuer à l'activité biologique (*fig. 11*) : ces écarts sont soit négatifs près de la surface (stations 25-26-27-33-34), soit positifs plus profondément (stations 25-26-27-30-31-32-33). Si les écarts négatifs situés au niveau du maximum de chlorophylle *a* représentent le déficit dû à la consommation par le phytoplancton, par contre-coup on est tenté d'admettre que les écarts positifs dans des eaux plus lourdes traduisent une reminéralisation sur place de l'azote. Ces écarts positifs qui apparaissent avec le développement de l'upwelling, se situent en effet au niveau du maximum de phaeopigments (Kawarada et Sano, 1969) et d'un maximum relatif de phosphate (*fig. 20*). En outre il semble que cet excès de nitrite tout comme les phaeopigments s'enfoncent avec le temps dans des eaux de plus en plus lourdes (*fig. 11* : stations 25 à 27 d'une part et 30 à 33 d'autre part), suggérant une sédimen-

tation des particules génératrices de nitrite. L'enfoncement du petit maximum supérieur (fig. 11 : stations 31 à 33) de nitrite dans des eaux plus lourdes est un argument en faveur de sa formation récente sur place, car nos travaux antérieurs (Oudot *et al.*, 1969; Oudot et Wauthy, 1976) ont toujours révélé une étonnante continuité en densité de la couche d'accumulation de nitrite.

L'importance de la régénération sur place de nitrite peut être évaluée graphiquement sur les profils de ce sel en fonction de la densité (fig. 11). Entre 502 et 516 cl/t elle se chiffre à environ 15 % du nitrite présent à la station 32 et 10 % aux stations 31 et 33. Le nitrite qu'on avait admis jusqu'à présent (Oudot et Wauthy, 1976) être formé lors de la plongée des eaux de surface chargées de la production organique engendrée par l'upwelling équatorial, pourrait déjà être en partie régénéré sur place à l'image du phosphate. Cela n'est pas étonnant dans la mesure où le nitrite est le stade suivant immédiat d'oxydation de l'ammoniaque régénérée en même temps que le phosphate.

9. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Avec Vinogradov (1975) nous admettons aisément que la représentation idéalisée de l'instant de formation de l'écosystème d'upwelling équatorial instant pendant lequel la surface est occupée par une eau « nouvelle » riche en sels nutritifs et vide de phytoplancton, suivi de l'apparition d'un bloom végétal bientôt suivi d'un développement massif de zooplancton, est rarement rencontrée, contrairement à ce qui peut se passer dans un upwelling côtier (Pérou-Mauritanie). De plus la présence à l'Équateur en subsurface du Courant de Cromwell peut créer des conditions particulières qui accroissent l'originalité de cet écosystème.

Le vent régnant à l'Équateur est généralement variable en intensité et en direction même en régime régulier. Ce trait météorologique a pour effet de modifier continuellement les caractéristiques spatio-temporelles de l'upwelling engendré en zone équatoriale. Le trajet suivi par la drogue dérivante en est une bonne illustration. Si le déplacement zonal de la drogue traduit bien l'intensification du Courant Équatorial observé avec les mesures directes de courant consécutivement à l'accroissement de la force du vent, le déplacement méridien confirme la validité à court terme du modèle théorique de circulation méridienne proposé par Cromwell (1953) et qui souligne le rôle de la direction du vent pour la situation de l'upwelling.

La variabilité du régime de vent soufflant sur l'Équateur entraîne des à-coups dans le développement de l'upwelling qui masquent la succession simple et idéale des manifestations au plan biologique et chimique de ses effets. Ainsi il a été possible de relever pendant toute la durée de la poursuite de la drogue, plusieurs périodes d'activité de l'upwelling, chacune pouvant être caractérisée par un « degré d'avancement » (Vinogradov, 1975), à l'image d'une réaction chimique. D'autre part, pour un lieu d'observation donné, la reprise de l'activité tant au plan hydrologique qu'au plan biologique se manifeste plus ou moins longtemps après la cause, suivant la direction du vent, traduisant les phénomènes décrits par Cromwell (1953) et Barber et Ryther (1969). Au plan hydrologique, le retard sur le changement météorologique [stations 28/25 et 34 (ou 36)/33] paraît plausible car compatible avec les observations antérieures dans la région (Rotschi et Jarrige, 1968). Au plan des producteurs primaires (chlorophylle *a*) et secondaires herbivores (dont l'activité est traduite par les phaeopigments) la réponse par rapport au changement hydrologique (stations 29 et 30/28) peut paraître rapide comparativement aux déclenchements biologiques observés dans les upwellings côtiers (plusieurs jours). Mais dans les zones intertropicales de l'océan et dans une certaine mesure de l'upwelling équatorial ouest qui peut être considéré comme permanent pendant la période où le régime des alizés est le plus régulier (été boréal), le cycle de production est continu et la réponse est beaucoup plus rapide (Cushing, 1975 *a*).

On assiste pendant toute la poursuite, à un mélange vertical turbulent important au sein de la colonne d'eau de surface où le gradient de densité est faible. On constate en effet chaque matin que le refroidissement nocturne superficiel a réduit le gradient thermique entretenu par le réchauffement diurne, sauf en deux occasions lors du renforcement de l'upwelling. D'autre part la consommation nocturne de silicate par les populations superficielles de phytoplancton ne peut être compensée chaque jour que par un apport d'eau profonde plus riche en silicate. Cet enrichissement par mélange vertical implique vers 80 m une vitesse verticale moyenne de l'ordre de 10^{-2} cm/s, tout à fait compatible avec les résultats avancés par Rotschi et Jarrige (1968) dans la même région et confirmés par Fedorov (1975) plus à l'Est.

Le bilan global de l'étude des pigments phytoplanctoniques et des sels nutritifs au sein du Courant Équatorial entre le début et la fin de la poursuite conduit à une augmentation de la chlorophylle *a* et des phaeopigments d'une part et du phosphate et du nitrite d'autre part et à une diminution du nitrate. L'augmentation de la biomasse végétale qui, corrigée du

broutage des Herbivores, atteint 98 mg Chl. a/m^2 (fig. 13 : station 31), lors d'une reprise d'activité de l'upwelling, correspond à un taux de production primaire compris entre 0,55 et 1,32 $gC/m^2/j$. Le Bourhis et Wauthy (1969) ont mesuré, dans la même zone de divergence équatoriale, pour une biomasse moyenne de 24 mg Chl. a/m^2 entre 0 et 200 m une production primaire de 0,16-0,31 $gC/m^2/j$. soit un rapport Production primaire/Biomasse végétale très voisin. L'évaluation nettement supérieure de la biomasse phytoplanctonique présentée dans notre étude, par rapport à celle fournie autrefois, n'est pas un fait isolé (Sorokin *et al.*, 1975) et peut signifier que l'amélioration des techniques et des connaissances de la région permet de mieux cerner l'amplitude du cycle de production primaire en zone hauturière. D'autre part le taux de production primaire peut paraître élevé pour une région non réputée jusqu'à présent pour sa richesse nutritive comparée aux zones productives de la bordure orientale du système des courants équatoriaux et des upwellings côtiers. En effet dans le Pacifique occidental il est admis que la tension du vent génératrice de l'upwelling équatorial est plus faible que dans les parties centrale et orientale : cette faiblesse de l'upwelling loin d'être un inconvénient pourrait plutôt être un facteur bénéfique favorisant la production primaire (Cushing, 1975 *b*) pourvu que la durée de l'action du vent soit suffisante. Les travaux russes dans le Pacifique oriental rapportent que, malgré une diminution de la biomasse végétale d'Est en Ouest (97 à 155°W) dans la divergence équatoriale (1,23 à 0,26 gC/m^2) (Finenko et Lanskaya, 1975), le taux de croissance du phytoplancton reste à peu près le même et la production primaire varie peu suivant la longitude (1,0 $gC/m^2/j$ à 122°W, 1,1 $gC/m^2/j$ à 139°W et 0,7 $gC/m^2/j$ à 155°W) (Sapozhnikov, 1975). On peut donc supposer que sur toute l'étendue zonale de la divergence équatoriale le phytoplancton se trouve approximativement dans des conditions similaires au point de vue nutritif, et que les facteurs limitant la production de matière vivante primaire dans la partie occidentale concernent d'une part plutôt la fréquence et la durée que l'amplitude du cycle de production et d'autre part la dilution de la biomasse dans une couche de mélange vertical turbulent plus épaisse.

En outre conformément aux avis couramment admis (Thomas, 1969; Ryther *et al.*, 1971; Cushing, 1975 *b*) l'augmentation de la biomasse végétale avec le degré d'avancement de l'upwelling apparaît être limitée par le broutage des Herbivores, indiqué par l'augmentation des phaeopigments postérieure à celle de la chlorophylle *a*, plutôt que par une diminution des substances nutritives. Les concentrations de nitrate qui décroissent régu-

lièrement sous l'effet de la consommation par le phytoplancton et sans atteindre un seuil très bas ($1,5 \mu\text{mol NO}_3/\text{l}$ au niveau du maximum de pigments) ne semblent pas limiter la croissance du phytoplancton dans le cas présent.

La distribution verticale des phaeopigments qu'on peut admettre être représentative des particules en voie de dégradation révèle qu'il existe des niveaux d'accumulation variables en profondeur au cours du temps et situés bien au-dessus de la barrière supérieure de densité constituée par le sommet de la thermocline (*fig. 20*) et supposée freiner la sédimentation. Le ralentissement de la chute des détritiques correspondrait bien plutôt à la présence du Courant de Cromwell dont la limite supérieure avec le Courant Équatorial superficiel, là où le gradient vertical de vitesse est maximal (*fig. 20*), constitue une zone privilégiée de turbulence capable de maintenir plus longtemps en suspension les particules. Cushing (1975 *d*) souligne que l'effet le plus important sur la sédimentation des cellules végétales dans la mer est probablement celui de la turbulence verticale. D'ailleurs le maximum le plus profond et le plus ancien de phaeopigments continu sur la surface isanostérique 500 cl/t, pendant la première moitié de la poursuite, est situé approximativement à la profondeur de renversement du courant zonal. Ainsi le Courant de Cromwell pourrait, en freinant la chute des déchets organiques, s'opposer à la perte des éléments nutritifs de la couche productive superficielle. Par la suite le changement de profondeur des maximums successifs de phaeopigments qu'on voit naître au cours de la deuxième période d'activité est sans doute le reflet de la migration des animaux planctoniques plutôt que celui de la sédimentation de cellules végétales sénescentes ou broutées, processus qui impliquerait des vitesses d'enfoncement trop élevées (Cushing, 1975 *d*).

A l'instar de Thomas (1969), il y a tout lieu de croire que le nitrate constitue sans limitation l'alimentation azotée principale du phytoplancton se développant dans l'upwelling équatorial puisque le rapport de son assimilation à l'augmentation de la biomasse végétale reste proche de la teneur cellulaire du phytoplancton en azote. La distribution verticale du nitrite suggère que ce sel entre partiellement dans la ration alimentaire des populations phytoplanctoniques. La variation diurne de l'utilisation des sels nutritifs (silicate et nitrate) pour la croissance du phytoplancton, relevée le plus nettement en surface est apparemment en contradiction avec la périodicité admise habituellement : maximum à midi et minimum à minuit (Ryther *et al.*, 1961; Walsh *et al.*, 1971; Goering *et al.*, 1973). Ce phénomène qui, en ce qui concerne le silicate peut traduire l'effet de la division

cellulaire des diatomées qui a surtout lieu la nuit, peut n'être que le reflet de l'inhibition de la photosynthèse en surface aux radiations trop intenses du jour (Cushing, 1975 *d*). En réalité au niveau du maximum vertical de biomasse les valeurs maximales sont relevées le soir, et les valeurs minimales le matin. D'après Ryther *et al.* (1961) c'est dans des conditions d'appauvrissement qu'on est en mesure d'attendre la plus grande réponse des organismes aux changements diurnes dans les facteurs d'environnement qui limitent de façon critique la production : le silicate (et dans une certaine mesure le nitrate) pourrait ainsi être considéré comme limitant en surface. Le caractère limitant du silicium a déjà été signalé à plusieurs reprises dans les upwellings côtiers (Goering *et al.*, 1973; Herbland et Voituriez, 1974). De plus la faiblesse du rapport $\Delta Si/\Delta P$ dans la couche homogène (2,4) comparativement aux valeurs rapportées habituellement (16) (Richards, 1958) pourrait être une illustration supplémentaire du rôle limitant du silicate dans l'upwelling équatorial.

L'augmentation de phosphate au sein du Courant Équatorial entre le début et la fin de la poursuite, contrairement au nitrate, met en lumière la régénération de ce sel à court terme : 6 % environ du phosphate présent à la base de la couche homogène sont régénérés chaque jour. Si la régénération de phosphate a été démontrée qualitativement à de nombreuses reprises dans la mer, l'évaluation de sa vitesse a été abordée seulement dans des conditions expérimentales (bassin fermé), en étudiant principalement l'excrétion de phosphore sous forme organique et minérale par le zooplancton qui représente la source majeure de régénération (Le Borgne, 1973; Herbland *et al.*, 1973; Mullin *et al.*, 1975) : elle varie de quelques unités (Eppley *et al.*, 1973) à une centaine (Antia *et al.*, 1963) de nanomoles de phosphate par litre et par jour. Notre estimation de la vitesse de régénération du phosphate dans l'écosystème d'upwelling équatorial (40 nmol $PO_4/l/j$) est comprise entre ces valeurs extrêmes et peut paraître suffisamment élevée pour que le stock de phosphate soit rapidement reconstitué. A ce propos Cushing (1975 *c*) admet que l'effet du manque de sels nutritifs dans le cycle de production tropical continu peut être atténué par la régénération des sels nutritifs.

Il semble également possible d'envisager dans l'upwelling équatorial une régénération partielle du nitrite parallèlement à celle du phosphate, le nitrite étant le produit immédiat de l'oxydation de l'ammoniaque excrétée en même temps que le phosphate. Il apparaît en effet avec l'avancement de l'upwelling un petit maximum secondaire de nitrite qui n'est pas stable en densité contrairement au maximum principal et à toutes nos observations

antérieures sur la distribution verticale de ce sel. Cependant la plus grande partie du nitrite présent à l'Équateur est le résultat d'une advection méridienne et verticale depuis les zones de convergences au sud et au nord de l'Équateur dans lesquelles les détritiques organiques azotés sont lentement dégradés et reminéralisés sous l'action des bactéries.

BIBLIOGRAPHIE

- ANTIA (N. J.), McALLISTER (C. D.), PARSONS (T. R.), STEPHENS (K.) et STRICKLAND (J. D. H.), 1963. — Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, **8**, 166-183.
- BARBER (R. T.) et RYTHER (J. H.), 1969. — Organic chelators: factors affecting primary production in the Cromwell current upwelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **3**, 2, 191-199.
- BENSCHNEIDER (K.) et ROBINSON (R. J.), 1952. — A new spectrophotometric method for the determination of nitrite in sea water. *J. Mar. Res.*, **11**, 87-96.
- BREWER (P. G.) et RILEY (J. P.), 1966. — The automatic determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water. *Anal. Chim. Acta*, **35**, 514-519.
- CALVERT (S. E.) et PRICE (N. B.), 1971. — Upwelling and nutrient regeneration in the Benguela current, October 1968. *Deep Sea Res.*, **18**, 5, 505-523.
- COLIN (C.), HENIN (C.) et JARRIGE (F.), 1975. — Short period variations of Equatorial currents at 170°E. *Contrib. 13th Pacific Science Congress* Vancouver, Canada, August, 1975.
- CROMWELL (T.), 1953. — Circulation in a meridional plane in the central Pacific. *J. Mar. Res.*, **12**, 2, 196-213.
- CUSHING (D. H.), 1975 a. — Production cycles in space and time. In *Marine Ecology and Fisheries*, Cambridge Univ. Press, 1-24; 1975 b. — Production cycles in upwelling areas. In *Marine Ecology and Fisheries*, Cambridge Univ. Press, 25-44; 1975 c. — The part played by nutrients in the sea. In *Marine Ecology and Fisheries*, Cambridge Univ. Press, 45-61; 1975 d. — Models of production in the sea. In *Marine Ecology and Fisheries*, Cambridge Univ. Press, 62-84.
- EPPLEY (R. W.), RENGER (E. H.), VENRICK (E. L.) et MULLIN (M. M.), 1973. — A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **18**, 4, 534-555.
- FEDOROV (K. N.), 1975. — Estimation of vertical velocity in equatorial upwelling. In *Ecosystems of the pelagic zone of the Pacific ocean*, **102**, p.p. Shirshov Inst. Ocean. (trad. H. ROTSCHI), 41-46.
- FINENKO (Z. Z.) et LANSKAYA (L. A.), 1975. — Growth rate of phytoplankton in the Equatorial Pacific. In *Ecosystems of the pelagic zone of the Pacific ocean*, **102**, Shirshov Inst. Ocean. (trad. H. ROTSCHI), 123-130.
- GOERING (J. J.), NELSON (D. M.) et CARTER (J. A.), 1973. — Silicic acid uptake by natural populations of marine phytoplankton. *Deep Sea Res.*, **20**, 9, 777-789.
- GRILL (É.) et RICHARDS (F.), 1964. — Nutrient regeneration from phytoplankton decomposing sea water. *J. Mar. Res.*, **22**, 1, 57-69.

- HERBLAND (A.), Le BORGNE (R.) et VOITURIEZ (B.), 1973. — Production primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr.* Abidjan, 4, 1, 1-75.
- HERBLAND (A.) et VOITURIEZ (B.), 1974. — La production primaire dans l'upwelling mauritanien en mars 1973. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 12, 3, 187-201.
- HISARD (P.), COLIN (C.), DESROSIERES (R.), GARBE (J.), GUEREDRAT (J. A.), LE CORVAISIER (A.), OUDOT (C.), PAGES (J.), RUAL (P.) et WAUTHY (B.), 1972. — Rapport scientifique de la croisière Éponite 1 du N.O. *Coriolis. O.R.S.T.O.M., Centre de Nouméa*, Rapp. 48, 103 p. (multigr.).
- KAWARADA (Y.) et SANO (A.), 1969. — Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the western North Pacific. *Oceanogr. Magazine*, 21, 2, 137-146.
- KOROLEFF (F.), 1969. — Direct determination of ammonia in natural waters, as indophenol blue. *ICESCM 1969/C*, 9, 4 p. (mimeo).
- LE BORGNE (R.), 1973. — Étude 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.
- LE BOURHIS (J.) et WAUTHY (B.), 1969. — Quelques aspects de la distribution de la production primaire le long du méridien 170°E entre 20°S et 5°N. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, 7, 4, 83-93.
- MAGNIER (Y.), ROTSCHI (H.), RUAL (P.) et COLIN (C.), 1973. — Equatorial circulation in the Western Pacific. *Prog. in Oceanography*, 6, B. WARREN, ed., Pergamon Press, 29-46.
- MONTGOMERY (R. B.) et STROUP (E. D.), 1962. — Equatorial waters and currents at 150°W in July-August, 1952. *Johns Hopkins Oceanog. Stud.* 1, 68 p.
- MULLIN (M. M.), PERRY (M. J.), RINGER (E. H.) et EVANS (P. M.), 1975. — Nutrient regeneration of oceanic zooplankton: a comparison of methods. *Mar. Sc. Comm.*, 1, 1, 1-13.
- MURPHY (J.) et RILEY (J. P.), 1962. — A modified simple solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta*, 27, 31-36.
- OU DOT (C.), HISARD (P.) et VOITURIEZ (B.), 1969. — Nitrite et circulation méridienne à l'Équateur dans l'Océan Pacifique occidental. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 7, 4, 67-82.
- OU DOT (C.) et WAUTHY (B.), 1976. — Upwelling et dôme dans le Pacifique tropical occidental : distributions physicochimiques et biomasse végétale. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 14, 1, 27-48.
- REDFIELD (A. C.), KETCHUM (B. H.) et RICHARDS (F. A.), 1963. — The influence of organisms on the composition of sea water. In *The Sea*, M. N. HILL, ed., Interscience Publ., 2, 26-77.
- RICHARDS (F. A.), 1958. — Dissolved silicate and related properties of some western North Atlantic and Caribbean waters. *J. Mar. Res.*, 17, 449-465.
- ROTSCHI (H.) et JARRIGE (F.), 1968. — Sur le renforcement d'un upwelling équatorial. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 6, 3-4, 87-90.
- RYTHER (J. H.), MENZEL (D. W.) et VACCARO (R. F.), 1961. — Diurnal variations in some chemical and biological properties of the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 6, 2, 149-153.

- RYTHER (J. H.), MENZEL (D. W.), HULBURT (E. M.), LORENZEN (C. J.) et CORWIN (N.), 1971. — The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. *Inv. Pesq.*, **35**, 1, 43-59.
- SAPOZHNIKOV (V. V.), 1975. — Transformation of nitrogen compounds in the Equatorial Pacific. In *Ecosystems of the pelagic zone of the Pacific Ocean*, **102**, Shirshov Inst. Ocean. (trad. H. ROTSCHI), 61-66.
- SCHUMAN (F. R.) et LORENZEN (C. J.), 1975. — Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnol. Oceanogr.*, **20**, 4, 580-586.
- SOROKIN (Y. I.), SUKHANOVA (I. N.), KONOVALOVA (G. V.) et PABEL'EVA (E. V.), 1975. — Primary production and phytoplankton in the area of equatorial divergence in the eastern part of the Pacific ocean. In *Ecosystems of the pelagic zone of the Pacific Ocean*, **102**, Shirshov Inst. Ocean. (trad. H. ROTSCHI), 108-122.
- STEVENSON (M. R.) et TAFT (B. A.), 1971. — New evidence of the Equatorial Undercurrent east of the Galapagos Islands. *J. Mar. Res.*, **29**, 1, 103-115.
- STRICKLAND (J. D. H.) et PARSONS (T. R.), 1968. — A practical handbook of sea water analysis. *Fish. Res. Bd. Canada, Bull.* **167**, 311 p.
- TAFT (B. A.) et JONES (J. H.), 1973. — Measurements of the Equatorial Undercurrent in the Eastern Pacific. *Prog. in Oceanography*, **6**, B. WARREN, ed., Pergamon Press, 47-110.
- TERHUNE (L. D. B.), 1968. — Free floating current followers. *Fish. Res. Bd. Canada, Technical Report n° 85*.
- THOMAS (W. H.), 1969. — Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **25**, 5, 1133-1145.
- VINOGRADOV (M. E.), 1975. — The study of ecosystem in the pelagic zone of the Eastern Pacific upwellings during 17th cruise of the R/V "Akademik Kurchatov". In *Ecosystems of the pelagic zone of the Pacific Ocean*, **120**, Shirshov Inst. Ocean. (trad. H. ROTSCHI), 7-17.
- WALSH (J. J.), KELLEY (J. C.), DUGDALE (R. C.) et FROST (B. W.), 1971. — Gross features of the Peruvian upwelling system with special reference to possible diel variation. *Inv. Pesq.*, **35**, 1, 25-42.
- WOOD (E. D.), ARMSTRONG (F. A. J.) et RICHARDS (F. A.), 1967. — Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction to nitrite. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **47**, 23-31.