

PRODUCTION PRIMAIRE, BIOMASSES DU PHYTOPLANCTON ET DU ZOOPLANCTON DANS L'ATLANTIQUE TROPICAL SUD, LE LONG DU MÉRIDIEN 4° W

P. DUFOUR et J.-M. STRETTA

*Océanographes biologistes de l'O.R.S.T.O.M.
Centre de Recherches Océanographiques. B.P. 1518. Abidjan (République de Côte d'Ivoire)*

RÉSUMÉ

Les teneurs en chlorophylle « a » et phéopigments « a », la production primaire, les effectifs du mésozooplancton récolté à la bouteille et les biovolumes du zooplancton ont été mesurés dans la couche 0-150 m lors d'une croisière de 5° N à 24° S le long du méridien 4° W en novembre 1971. Les auteurs ont rattaché ces paramètres aux conditions hydrologiques mesurées simultanément. Sept zones ont été délimitées et caractérisées. Quatre d'entre elles subissent des enrichissements dont les causes sont discutées : la région côtière, la divergence sud équatoriale, la dérive des alizés et la dérive du courant de Benguela. Trois sont plus pauvres : la convergence nord équatoriale, le contre-courant sud équatorial et la convergence subtropicale.

ABSTRACT

The standing stocks of chlorophyll « a » and pheopigments « a », the primary production, the standing stocks of the mesoplankton collected with a bottle and zooplankton collected with a net, were measured from 0 to 150 m depth during a cruise along 4° W from 5° N to 24° S. The authors have correlated these parameters to the hydrological conditions simultaneously measured. Seven zonal areas have been delimited and described. Four of them are enriched by features which are discussed : the coastal area, the south equatorial divergence, the trade winds drift and the Benguela's drift. Three are poor : the north equatorial convergence, the south equatorial counter-current and the subtropical convergence.

1. INTRODUCTION

Plusieurs expéditions faisant figurer l'étude du plancton parmi leurs objectifs ont été réalisées dans les eaux de l'Atlantique sud. Parmi elles, citons l'expédition planctonique allemande de 1889, celle du Dana (1928-1930), du Carnegie (1928-1929), de l'Albatros (1947-1948), qui eurent surtout un intérêt en systématique; en ce qui concerne les investigations quantitatives du zooplancton nous sommes encore dépendants des résultats du Meteor (1925-

1927) publiés par HENTSCHEL et WATTENBERG (1930). Il faut attendre 1950-1952 et l'expédition de la Galathea pour que soient réalisées les premières investigations sur la production primaire par la méthode du ¹⁴C. Mais cette expédition ne couvrit pas l'Atlantique central tropical; STEEMAN-NIELSEN et JENSEN (1957) dressèrent néanmoins une carte de la production primaire en s'appuyant sur les données des biomasses du zooplancton du Meteor là où leurs mesures directes manquaient. SOROKIN (1963) réalisa 37 autres stations de production

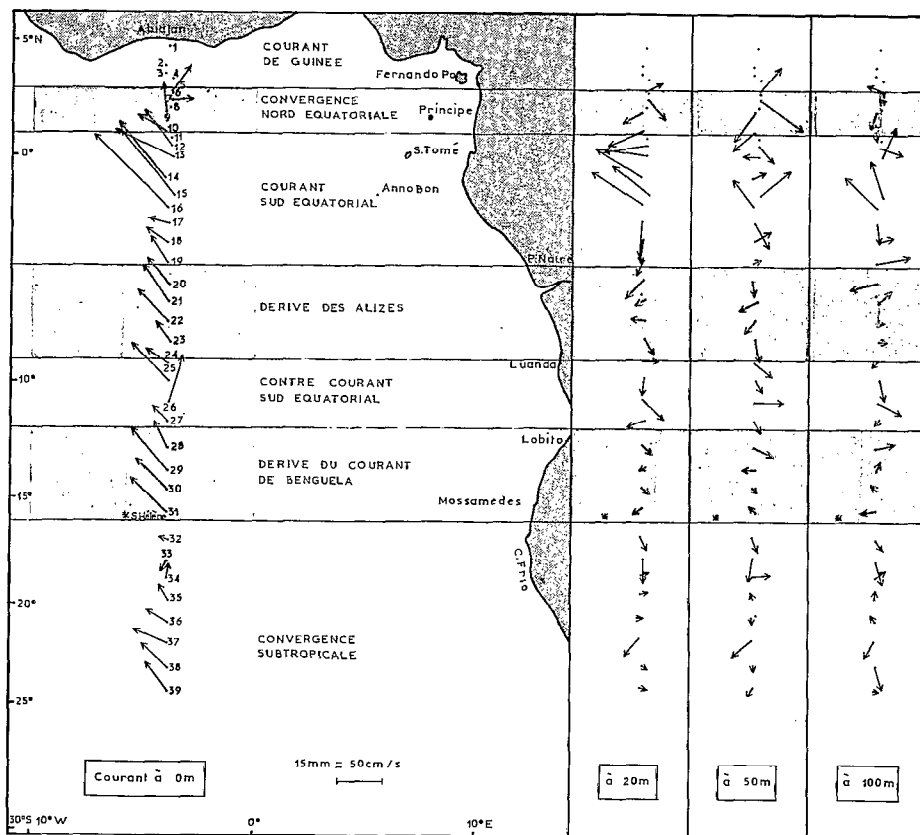


Fig. 1. — Position des stations. Vitesse et direction des courants mesurés en surface, à 20 m, à 50 m et à 100 m. (Communication de LEMASSON et REBERT).

primaire. En 1963 et 1964 les campagnes Égalant I à III étudiaient les variations saisonnières des abondances de zooplancton et de la production primaire entre 15° N et 15° S. Lors de la croisière Guinée I du « Jean Charcot » en 1968 (ANONYME, 1969) des mesures de chlorophylle et de production primaire ont été effectuées entre 5° N et 3° S, et 11° W et 7° E.

Entre le 3 novembre et le 4 décembre 1971, le N.O. Capricorne effectua une croisière le long du méridien 4° W de 5° N à 24° S. 39 stations furent faites, espacées de 50 milles environ à raison de 2 stations quotidiennes de 5 à 12 h et de 18 à 23 h (fig. 1). Les données récoltées au cours de cette croisière sont analysées dans le présent article.

A chaque station ont été réalisées des prises de plancton, des mesures de courant, des collectes de micronecton et des profils de répartition de température, salinité, oxygène, nitrates, nitrites, ammoniacque, phosphate minéral dissous, silicates, azote et phosphore total, matière organique dissoute, phosphore particulaire, matières en suspension. Les

résultats de ces mesures ont été utilisés chaque fois qu'ils pouvaient contribuer à expliquer la répartition et l'abondance du plancton.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Pigments du phytoplancton et production primaire

Les prélèvements ont été effectués au moyen d'une bouteille de 30 litres en P.V.C.. Leurs niveaux, au nombre de 6 à 7, ont été déterminés après examen de la répartition verticale de la température et de l'oxygène. Douze litres étaient passés sur filtres en fibre de verre Whatman GFC pour détermination de la chlorophylle « a » et des pheopigments « a ». La méthode utilisée est dans ses grandes lignes celle préconisée par le S.C.O.R. (ANONYME, 1966). L'extraction se fait immédiatement après filtration, dans l'acétone à 90 %, pendant 6 à 18 heures, au

froid et à l'obscurité. La centrifugation a été remplacée par une filtration des extraits. Les concentrations en chlorophylle « a » ont été calculées selon les formules de LORENZEN (1967). Le terme « taux de pheopigments » utilisé est égal au rapport des pheopigments « a » à la somme pheopigments « a » et chlorophylle « a ».

Les mesures de production primaire ont été réalisées le matin, soit à une station sur deux. La méthode utilisée est celle de la fixation du ^{14}C de STEEMAN-NIELSEN (1952). Un ou trois flacons de 100 ml et un flacon sombre ont été échantillonnés à chaque niveau de prélèvements. Ils ont été inoculés par un millilitre de carbonate de sodium, d'activité $4 \mu\text{Ci}$. Les incubations ont eu lieu in situ au niveau des prélèvements entre le lever du jour et midi. Les échantillons ont été passés sur filtres de la « Sartorius Membran Filter » de porosité $0,2 \mu$. La conservation des filtres impressionnés a eu lieu à l'obscurité et au sec. Les comptages ont été effectués par « l'International Agency for ^{14}C determination » qui nous a également fourni le matériel. La concentration en CO_2 de l'eau de mer a été supposée fixe et égale à 50 ml/l . La radioactivité des ampoules est évaluée par la méthode biologique de STEEMAN-NIELSEN (1965). Aucune correction n'a été effectuée pour la respiration. Les taux d'assimilation quotidiens ont été calculés en multipliant par 12 les taux d'assimilation horaire de la période des incubations.

2.2. Mésozooplancton de bouteille et zooplancton de filet

Le mésozooplancton a été défini par la Working Party 2 (ANONYME, 1966) comme étant d'une taille supérieure à 200μ . L'eau de mer recueillie à la bouteille de 30 litres et servant pour le phytoplancton, était filtrée sur un filtre de 200μ de vide de maille. Le filtre était immédiatement examiné et un comptage par taxon était effectué. Dans cette étude, seuls les copépodes ont été analysés, les autres groupes tels que amphipodes, ostracodes, mollusques et salpes représentaient une quantité négligeable.

La courbe des effectifs des copépodes en fonction de la profondeur a été intégrée de 0 à 100 mètres par planimétrie et les résultats ont été exprimés en nombre d'individus par m^3 .

Le zooplancton a été collecté en faisant un trait oblique, de 100 m à la surface, avec le filet « FAO Larval Tuna Net » (MATSUMOTO, 1966). Ce filet cylindro-conique d'un mètre de diamètre et de 505μ de vide de maille, était accroché à un mètre au-dessus d'un dépresseur « V Fin » de 6 pieds fabriqué par Braincon Corporation. Les traits ont été faits à une vitesse de filtration de l'ordre de 4,5 nœuds. La profondeur maximum de chaque trait a été

mesurée avec une jauge TSK. La profondeur moyenne atteinte était de 96 m avec un coefficient de variation de 10,3 %. Le volume d'eau filtré a été mesuré avec un débitmètre TSK. Le plancton était immédiatement analysé pour le tri des larves de thons et les résultats exprimés en millilitres de plancton frais sédimenté pour 1000 m^3 d'eau filtrée; les animaux supérieurs à 5 cm en longueur et 5 ml en volume, étaient éliminés. Les échantillons ont été conservés dans une solution de formol à 10 % neutralisé au borate de sodium. De retour à terre, les comptages ont été exécutés par deux fois dans des cuves de Dollfus après sous-échantillonnage au « Folsom Plankton Splitter ». Pour certaines stations, un deuxième trait de filet a été fait dans des conditions identiques.

Pour chaque zone étudiée, le rapport des biovolumes moyens des traits nocturnes sur les biovolumes moyens des traits diurnes donne une indication sur la richesse des zones inférieures à 100 mètres.

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

La production planctonique de l'Atlantique tropical apparaît largement conditionnée par les courants et leurs caractères hydrologiques. Le fait hydrologique essentiel est l'enfoncement de la thermocline de part et d'autre de l'équateur. Or, on vérifie qu'au niveau du fort gradient thermique se superpose un fort gradient de sels minéraux (PO_4 , NO_3 , en particulier fig. 2 et 3). Vers le sud, ces deux gradients s'enfoncent sous la zone euphotique et seule pourrait exister une production de « régénération », selon le concept de DUGDALE et GOERING (1967), le facteur limitant étant alors la carence en sels minéraux. Vers l'équateur, ces deux gradients sont à l'intérieur de la zone euphotique, il y a en plus une production nouvelle dont le facteur limitant devient la lumière. Des phénomènes de transports horizontaux à l'intérieur de la couche euphotique viennent contrarier ce schéma.

Sur la radiale explorée de 5°N à 24°S , les systèmes de courant délimitent sept zones distinctes par leur biomasse et leur production planctonique (fig. 1). Les distributions verticales le long de la radiale de la chlorophylle « a », de la production primaire et du mésozooplancton de bouteille sont représentées sur les fig. 4, 5 et 6. Les valeurs intégrées à chaque station des paramètres utilisés dans le texte sont portées sur le tableau 1.

3.1. Le courant de Guinée

De 5°N à 3°N , la couche superficielle est intéressée par le courant de Guinée. On y a effectué les stations 1

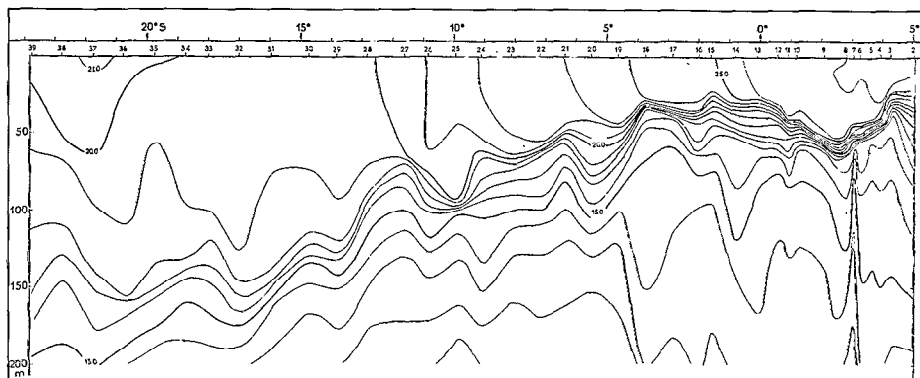


Fig. 2. — Coupe de la répartition verticale des températures (en °C).

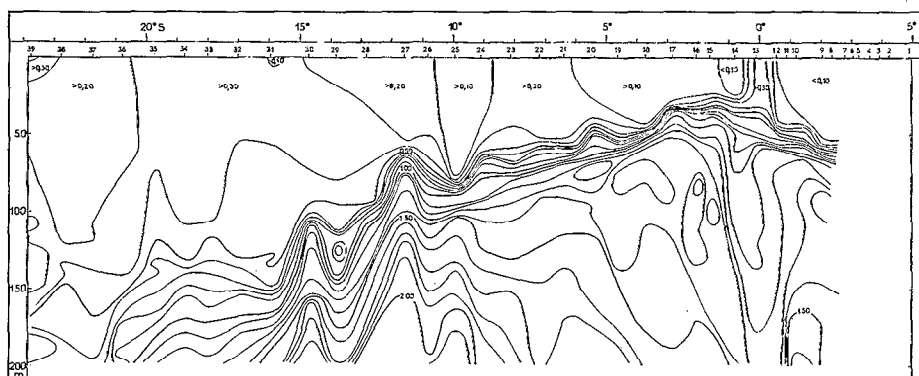


Fig. 3. — Coupe de la répartition verticale du phosphate minéral dissous (en mg/m³).

à 6 (fig. 1). Cependant la station 1 doit être considérée à part. Elle présente tous les signes d'une activité biologique naissante (tableau 1). La concentration en chlorophylle « a » est forte, le taux de phéopigment faible. Il y a probablement là un effet bénéfique des apports fluviaux importants durant la petite saison des pluies (MORLIÈRE, 1970). D'autre part, un autre facteur favorable serait les échanges verticaux ayant pour témoin une thermocline très atténuée (fig. 2).

Les eaux superficielles chaudes et dessalées du courant de Guinée formées à l'ouest du cap des Palmes devant les côtes du Liberia (BERRIT, 1966) sont peu fertiles. Sous cette couche de 20 à 45 m d'épaisseur, se trouve l'eau subtropicale à maximum de salinité.

On relève dans cette masse d'eau le maximum de chlorophylle « a » à 55 m. Le maximum de copépodes du mésozooplancton-bouteille se trouve à 35 m à la station 3 et à 70 m à la station 5 (fig. 4 et 6).

Les teneurs en chlorophylle « a » sont de 12 mg/m². Le taux de phéopigment supérieur à 50 % est l'indice d'un fort broutage (LORENZEN, 1967), ce qui est vérifié par une abondance des copépodes de

bouteille (400/m³), essentiellement herbivores. La relative richesse du zooplancton-filet (227 ml/1000 m³ le jour et 297 ml/1000 m³ la nuit) par rapport au phytoplancton, indique que la communauté planctonique est ici plus proche d'un état d'équilibre qu'à la côte.

3.2. La convergence nord équatoriale

Vers le sud, le courant de Guinée diminue d'intensité. On entre dans une zone de circulation anticyclonique faible au centre de laquelle il y a convergence et plongée des isoplèthes. Cette zone de la convergence nord équatoriale s'étend de 3° N à 1° N et comprend les stations 7 à 11 (fig. 1).

HENTSCHEL et WATTENBERG (1930), STEEMAN NIELSEN et JENSEN (1957) et MAHNKEN (1969) ont observé un appauvrissement de cette zone en zooplancton et phytoplancton.

Nous y avons mesuré une production primaire inférieure à 0,330 g C/m²/jour et des teneurs en chlorophylle « a » inférieures à 12 mg/m². La production primaire présente un type de répartition verticale rarement cité dans la littérature (MINAS

TABLEAU I

Valeurs intégrées à chaque station des paramètres utilisés

STATION	POSITION		DATE	Chlorophylle « a » en mg/m ³	Production primaire en gC/m ³ /jour	$\frac{\text{Pheopigments « a »}}{\text{Pheop. « a »} + \text{Chloro « a »}} \times 100$	Copepodes du mésozooplancton de bouteille en effectif/m ³	Biovolumes zooplancton diurne en ml/1000m ³	Biovolumes zooplancton nocturne en ml/1000 m ³	Copépodes pris au filet en effectif/m ³	Rapport moyen des biovolumes nocturnes / biovolumes diurnes	ZONES
	Latitude	Longitude										
1	5°00 N	4°02 W	3 nov.	29,4		19	376	271		36		STATION À LA CÔTE
3	3°57 N	4°06 W	4 nov.	13,0	0,509*	52	400	227		93	—	COURANT DE GUINÉE
5	3°15 N	3°52 W	4 nov.	10,4		56	346		297	35		
7	2°48 N	3°52 W	5 nov.	12,0	0,330	56	204	135		35		CONVERGENCE NORD-ÉQUATORIALE
8	2°23 N	3°56 W	5 nov.					185		50		
9	2°08 N	4°03 W	5 nov.	9,2		54	132		164**	16		
10	1°13 N	4°05 W	6 nov.	9,7	0,290	60	257	171		10		
11	0°56 N	4°00 W	6 nov.					131		26		
12	0°35 N	3°52 W	6 nov.	12,0		59	590		208**	19		COURANT SUD ÉQUATORIAL
13	0°06 S	4°00 W	7 nov.	11,0	0,360	57	406	106**		43		
14	0°47 S	4°08 W	7 nov.	20,4		46	201		191**	25		
15	1°23 S	3°40 W	8 nov.	13,4	0,385	46	270	202**		28		
16	2°11 S	3°52 W	8 nov.	18,7		46	250		242**	38	1,27	
17	2°50 S	4°00 W	9 nov.	16,1	0,690	50	178	303**		79		
18	3°44 S	4°08 W	9 nov.	17,1		32	171		557**	80		
19	4°37 S	4°00 W	10 nov.	11,0	0,875	38	280	331**		82		
20	5°31 S	3°59 W	10 nov.	10,8		45	468		579**	115		DÉRIVE DES ALIZÉS
21	6°22 S	3°54 W	11 nov.	6,9	0,475	52	465	313**		35		
22	7°20 S	3°57 W	11 nov.	14,8		33	350		386**	58	2,04	
23	8°07 S	3°52 W	12 nov.	8,5	0,710	58	270	160**		49		
24	9°07 S	3°59 W	12 nov.	4,2		60	165		264**	16		CONTRE-COURANT SUD ÉQUATORIAL
25	9°55 S	4°00 W	13 nov.	7,2	0,200	33	99	192**		29		
26	10°44 S	3°55 W	13 nov.	6,8		48	76		198**	23	1,14	
27	11°36 S	4°00 W	14 nov.	7,8	0,292	57	155	212**		38		
28	12°50 S	4°00 W	14 nov.	15,0		29	185		329**	38		DÉRIVE DU COURANT DE BENGUELA
29	13°50 S	4°00 W	15 nov.	11,7	0,520	34	307	257**		56		
30	14°43 S	4°00 W	15 nov.	16,2		32	300		214	20		
31	15°49 S	4°00 W	16 nov.	10,6	0,350	35	152	160		18	1,11	
32	17°00 S	4°00 W	23 nov.	10,5	0,475	37	185	330**		69		
33	18°00 S	4°00 W	23 nov.	3,8		58	99		290**	34		
34	18°43 S	4°00 W	24 nov.	2,7	0,553	79	89	154**		50		CONVERGENCE SUBTROPICALE
35	19°41 S	4°00 W	24 nov.	5,3		54	46		164	—		
36	20°45 S	4°00 W	25 nov.	2,4	0,162	51	16	136**		2		
37	21°47 S	4°00 W	25 nov.	2,3		56	117		172**	14	1,38	
38	22°48 S	4°02 W	26 nov.	5,1	0,132	64	43	93**		9		
39	23°44 S	4°06 W	26 nov.	0,9		85	36		171	27		

* Valeur calculée à partir de la seule mesure de surface — **Moyenne effectuée sur 2 traits de filet.

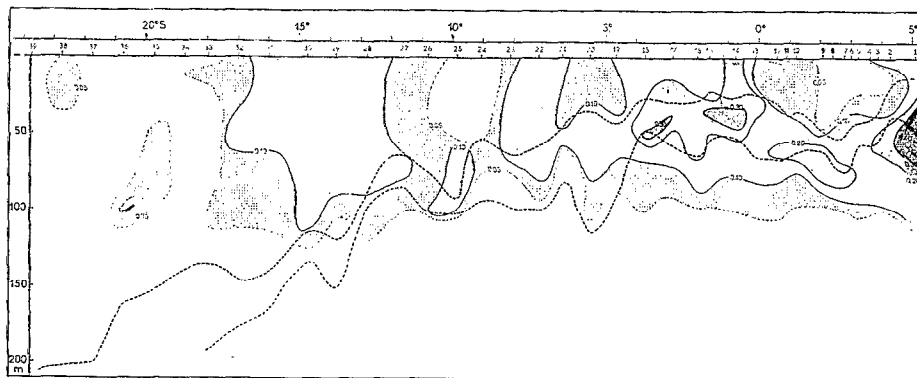


Fig. 4. — Coupe de la distribution verticale de la production primaire (en mg C assimilé par m³ et par heure). Les limites de la thermocline (gradient vertical de température supérieur à 0,1 °C/m) sont figurées en pointillés gras.

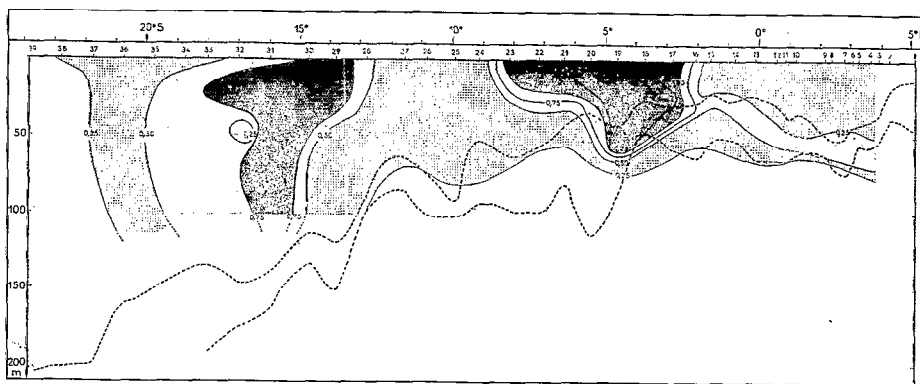


Fig. 5. — Coupe de la distribution verticale de la chlorophylle « a » (en mg/m³). Les limites de la thermocline (gradient vertical de température supérieur à 0,1 °C/m) sont figurées en pointillés gras.

et BLANC, 1970) avec un maximum entre 40 et 80 m représentant l'utilisation à la base de la couche euphotique des riches teneurs en sels minéraux associés à la thermocline (fig. 4). On observe un profil de distribution semblable pour la chlorophylle « a » (fig. 5). Les effectifs des copépodes du méso-zooplankton-bouteille sont faibles par rapport aux zones limitrophes avec en moyenne 198 individus/m³. Il en est de même pour les biovolumes du zooplankton-filet avec comme valeurs moyennes 155 ml/1000 m³ le jour et 164 ml/1000 m³ la nuit. On note à la station 9, située en plein centre de la convergence, une augmentation du nombre de siphonophores qui représentent plus de 3 % des effectifs totaux. On retrouve ce phénomène de concentration des organismes à grande flottabilité dans la convergence nord équatoriale du Pacifique (KING, 1954).

3.3. Le courant sud équatorial

Le courant sud équatorial intéresse une large bande de 1° N à 5° S (Stations 12 à 19). Entre les stations 16 et 17, les mesures directes montrent que ce courant passe d'une direction NW à S au-dessous de 10 mètres de profondeur (fig. 1). Ces directions divergentes provoquent un upwelling dont témoigne la remontée de la thermocline à moins de 30 m (fig. 2). En fait, la divergence semble se déplacer en latitude au cours de temps. Ainsi les faibles teneurs en oxygène et les fortes teneurs en silicates des stations 13 et 14 laissent penser qu'elle occupait une position différente peu avant notre passage. De plus, les eaux dérivent de part et d'autre de la divergence hydrologique. Il en résulte que les effets biologiques de cet upwelling sont ressentis très loin. Les teneurs en chlorophylle « a » de plus de 16 mg/m²

au niveau de la divergence sont encore supérieures à 11 mg/m² aux limites nord et sud du courant sud-équatorial. La production primaire est en moyenne de 0,600 g C/m²/jour. Elle est maximale tout à fait au sud de la zone : 0,875 g C/m²/jour (tableau I). La littérature rapporte quelques mesures de production primaire dans la région équatoriale. STEEMAN NIELSEN et JENSEN (1957) avancent les limites de 0,35 à 0,70 g C/m²/jour (1) entre les latitudes 2° N et 6° S. Les valeurs trouvées lors de la croisière Guinée I du Jean Charcot étaient de 0,12 à 0,40 g C/m² jour (ANONYME, 1969). Celles rapportées par CORCORAN et MAHNKEN (1966) étaient de 0,15 à 1 g de C/m²/jour entre 2° N et 2° S. Ces variations de taux sont probablement imputables aux fluctuations saisonnières mises en évidence par les campagnes « Équalant » dans l'Atlantique et par BLACKBURN *et al.* (1970) dans le Pacifique.

Le taux de phéopigments est minimal au sein de la divergence avec 32 % à la station 18. Ce taux croît vers le nord et vers le sud à cause du broutage. En effet, la biomasse du zooplancton est importante par rapport à celle du phytoplancton de part et d'autre de la divergence. Vers le nord, ce sont les copépodes du mésozooplancton (essentiellement des herbivores) qui dominent. On passe de 590 individus/m³, à la station 12 au nord de la zone, à 280/m³ à la station 19 au sud de la zone. Vers le sud, ce sont les copépodes capturés au filet (herbivores + carnivores) qui dominent. On passe de 19 individus/m³ à la station 12 à 82 individus/m³ à la station 19. Il semble donc que l'on soit à un niveau trophique plus élevé au sud de la divergence. Les biovolumes du zooplancton-filet augmentent également du nord au sud : on passe de 106 ml/1000 m³ à 331 ml/1000 m³ pour le plancton diurne et de 208 ml/1000 m³ à 557 ml/1000 m³ pour le plancton nocturne.

En résumé nous sommes en présence d'un maximum de zooplancton de part et d'autre de la divergence. Tout se passe comme si les eaux étaient biologiquement plus âgées au fur et à mesure que l'on s'en éloigne. Ce vieillissement s'expliquerait d'ailleurs fort bien par le déplacement des eaux : entre 2,5° S et 5° S, en dessous de 10 m, on mesure des courants à composante sud de 15 cm/s en moyenne (fig. 1). Si on admet une durée de génération du zooplancton de trois semaines, sa biomasse aura doublé alors que l'eau qui la supporte aura parcouru 2,5° en latitude. C'est l'ordre de grandeur des variations du zooplancton observées entre 2,5° S (latitude de la divergence observée) et 5° S (latitude du maximum du zooplancton).

TIMONIN (1969) a déjà décrit un phénomène similaire dans l'océan Indien. Dans l'océan Pacifique, KING et DEMOND (1953) et KING et HIDA (1957) s'étonnent de trouver le maximum de zooplancton au niveau de la divergence plutôt que dans les eaux vieilles au nord et au sud de l'équateur. Ils en déduisent que les composantes N et S des courants équatoriaux du Pacifique sont faibles vis à vis de la vitesse de développement du zooplancton.

Un fait intéressant à noter du point de vue qualitatif, est l'augmentation notable du nombre de foraminifères au maximum de la divergence. Ils y représentent 2,6 % des effectifs, soit 4 individus/m³, contre 0,02 % dans la zone de la convergence. Ces valeurs peuvent paraître faibles à côté de celles trouvées par KING et DEMOND (1953) dans le Pacifique, qui notent aussi à ce niveau une plus grande abondance de ces organismes, mais cela provient sans doute de l'emploi de filets aux maillasses différents.

À l'intérieur de la zone du courant sud-équatorial, la répartition verticale de la production phytoplanctonique est caractéristique. L'apport en sels minéraux dans la couche homogène provoqué par la divergence, est ressenti à travers les teneurs en phosphates et nitrates qui apparaissent en surface alors qu'ils étaient indétectables dans la convergence (fig. 3). Il en résulte que le maximum de production primaire précédemment détecté au niveau de la thermocline a tendance à s'atténuer au profit d'une activité accrue de la couche homogène (fig. 4). Le maximum de chlorophylle « a » est toujours au sein de la thermocline, cependant la couche de mélange s'enrichit au fur et à mesure que l'on va vers le sud (fig. 5).

Nous retrouvons dans la distribution spatiale de la chlorophylle « a » le modèle adopté par VINOGRADOV *et al.* (1970) à savoir que les couches de forte concentration en chlorophylle, en position subsurface dans les zones de divergence, tendent à s'enfoncer dans les zones de convergence. Le rapport des biovolumes de zooplancton récolté la nuit sur ceux récolté le jour est faible (tableau I), ce qui montre la pauvreté des horizons inférieurs de cette zone de divergence.

Cette zone à biomasse de zooplancton élevée est le siège des plus importantes pêches d'albacores adultes (*Thunnus albacares*) à la longue ligne par les japonais. La taille et le rapport gonado-somatique de ces thons, indiquent qu'ils sont au stade trophique (« feeding phase ») d'après HONMA et HISADA (1971).

(1) Valeurs corrigées selon STEEMAN NIELSEN (1965).

3.4. Dérive des alizés

Plus au sud, de 5° S à 8° S, stations 20 à 23, le courant sud-équatorial perd de son intensité; c'est la zone de la dérive des alizés selon la terminologie adoptée par le « U.S. Meteorological Office » (fig. 1).

La production primaire est encore importante : près de 0,6 g C/m²/jour. Elle est maximale en surface et pour 80 % localisée dans la couche homogène. Les teneurs en chlorophylle « a » qui varient de 7 à 15 mg/m² sont réparties dans la couche homogène et le début de la thermocline (fig. 5). Il en est de même du mésozooplancton de bouteille dont les effectifs décroissent du nord au sud (fig. 6), et des copépodes récoltés au filet, dont le nombre passe de 115/m³ à la station 20 à 49/m³ à la station 23. On note également une décroissance dans les biovolumes zooplanctoniques : 313 ml/1000 m³ et 579 ml/1000 m³ au nord, respectivement le jour et la nuit, 160 ml/1000 m³ et 386 ml/1000 m³ au sud, le jour et la nuit. Le rapport moyen des récoltes de nuit sur les récoltes de jour de 2,04 dénote pour cette zone une richesse des horizons inférieurs (tableau I).

Malgré cette diminution des quantités de zooplancton du nord au sud, la zone est globalement riche et on se demande quelle peut en être la cause aussi loin de la divergence équatoriale. La couche homogène est ici trop épaisse (50 à 65 m) pour qu'il puisse y avoir une production primaire « nouvelle » à partir des riches teneurs en sels minéraux sous-jacentes. D'ailleurs on a noté que presque toute la production primaire a lieu au-dessus de la thermocline. On doit donc supposer que la couche homogène elle-même est le siège d'un enrichissement en matière minérale. Cet enrichissement y est détecté par des teneurs plus importantes en phosphates que dans les zones adjacentes (fig. 3). Trois hypothèses peuvent être proposées :

(1) Il y aurait continuité avec les eaux de la divergence qui dérivent vers le sud. A l'appui de cette première hypothèse, les mesures directes de courants indiquent qu'ils ont une composante sud entre 10 m et la thermocline (fig. 1).

(2) La dérive des alizés serait le siège d'enrichissements autonomes par des cellules d'upwelling, comme pourraient le laisser envisager les faibles teneurs d'oxygène en surface à la station 20.

(3) Les eaux de la zone étudiée proviendraient d'une dérive vers l'ouest d'eaux riches nées sur les côtes du Congo et de l'Angola. Il existe en effet dans ces régions un dôme pressenti par MAZEIKA (1967) et étudié par GALLARDO *et al.* (en préparation). De plus d'après une note de BERRIT et DONGUY (1966), un upwelling, évident en saison froide, se produit toute l'année sur les côtes du Congo. Une dérive de ces eaux jusqu'au méridien 4° W n'est pas improbable, vu la direction générale des courants. A l'appui de cette hypothèse, les cartes de HENTSCHEL et WATTENBERG (1930) montrent, surtout au niveau 50 m, une langue à forte teneur en phosphates prenant naissance sur les côtes d'Angola et du Congo, puis s'étendant vers l'ouest où elle se confond alors avec les eaux riches issues de la divergence équatoriale.

Une étude plus approfondie de la région devrait permettre de choisir entre ces hypothèses. Malheureusement les mesures réalisées à cette latitude sont peu nombreuses surtout en ce qui concerne la production organique. Le « Meteor » n'a pas réalisé de stations entre 1° S et 9° S. Il n'y a pas eu non plus de mesure de production primaire dans cette zone lors de l'expédition de la Galathée. Par contre lors des croisières Equalant II, deux radiales ont été réalisées de part et d'autre de la nôtre en août-septembre 1963. Vers 2° à 3° W, aux latitudes

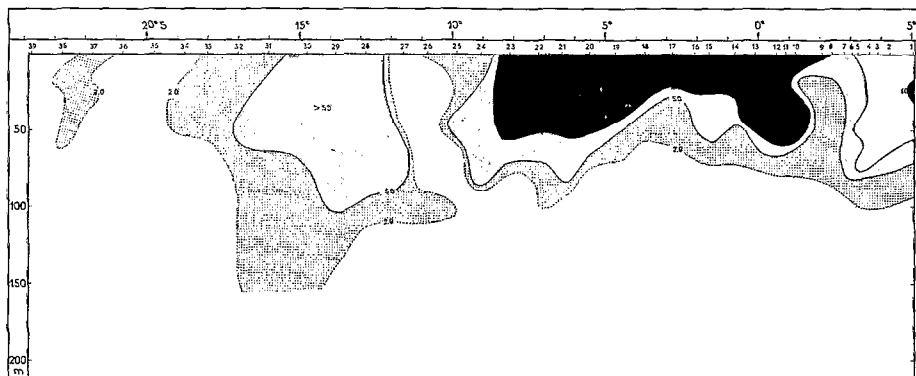


Fig. 6. — Coupe de la distribution verticale des copépodes du mésozooplancton récolté à la bouteille (en nombre d'individus récoltés par bouteille de 30 litres).

de la dérive des alizés, la coupe des teneurs en phosphate minéral dissous publiée par KINZER (1968) montre un enrichissement de la couche homogène semblable à celui que nous avons rencontré. Mais il n'est pas suivi par un accroissement concomitant des biovolumes de zooplancton. Par contre vers 8° W, à la même époque, MAHNKEN (1969) rapporte des mesures de production primaire de plus de 0,5 g C/m²/jour jusque vers 7° S.

Malgré ces indices, les données manquent pour envisager la pérennité de la richesse de la dérive des alizés et en donner une interprétation précise.

3.5. Le contre-courant sud équatorial

De 9° S à 12° S (stations 24 à 27), la couche homogène dépasse 70 m (fig. 2). Il s'agit d'une région peu productive, le courant est faible et de direction variable en surface. On passe à des directions de courant sud-est dans la couche subsurface. Il s'agirait de la zone d'un contre-courant sud-équatorial déjà présenté par REID (1964) lors des campagnes Equalant et précisé par LEMASSON et REBERT (1973).

Tous les paramètres quantitatifs sont faibles. La production primaire est inférieure à 0,3 g C/m²/jour. Les teneurs en chlorophylle « a » ne sont plus que de 6 mg/m². Les copépodes du mésozooplancton de bouteille ne sont plus que de 123/m³ en moyenne et les biovolumes moyens de zooplancton-filet de 202 ml/1000 m³ le jour et de 231 ml/1000 m³ la nuit (tableau I). La production primaire est entièrement réalisée dans la couche homogène (fig. 4). C'est une production de « régénération ». La chlorophylle « a » et les copépodes du mésozooplancton de bouteille sont régulièrement répartis au sein de cette couche (fig. 5 et 6). Le rapport moyen nuit/jour des biomasses zooplanctoniques de 1,14 indique une pauvreté des couches inférieures à 100 mètres (tableau I).

3.6. La dérive du courant de Benguela

Entre 13° S et 16° S, une veine de courant superficiel de direction NW et d'intensité supérieure à 50 cm/s transporte des eaux froides et salées (fig. 1). Il s'agirait d'une extension du courant de Benguela, mélangé avec les eaux de la convergence. Ces eaux sont riches, car selon toute vraisemblance elles sont issues de l'upwelling du sud-ouest africain. Par le jeu de la sédimentation, des turbulences et des migrations verticales, il y a fertilisation de

toute la couche homogène. Cette fertilisation est étendue jusqu'à la station 33 (18° S) probablement par les courants à composante sud qui sont détectés entre 10 et 100 m (à partir de 16° S).

L'enrichissement ainsi provoqué permet une production primaire moyenne de 0,615 g C/m²/j, ce qui doit être considéré comme important pour l'Atlantique tropical. Cette production est essentiellement réalisée dans le tiers supérieur de la couche homogène (fig. 4). La chlorophylle « a » est plus régulièrement répartie jusqu'à la thermocline (fig. 5). Elle varie de 10 à 16 mg/m², teneurs comparables à celles rencontrées au sein du courant sud-équatorial. Les taux de phéopigments sont les plus faibles de la radiale : 30 à 40 %. Nous sommes donc en présence de populations de phytoplancton relativement peu dégradées. On vérifie d'ailleurs qu'elles sont associées à des biomasses de zooplancton relativement faibles aux stations 30 et 31 au centre de la zone. Par contre les biovolumes de zooplancton sont plus importants au nord et au sud suggérant que les eaux y sont plus âgées. Pour la zone entière, on récolte en moyenne 266 ml/1000 m³ le jour et 297 ml/1000 m³ la nuit. Le rapport des biovolumes nuit/jour est proche de 1 (tableau I). Comme pour le phytoplancton donc, seule la couche homogène est riche en zooplancton.

Un tel enrichissement biologique issu d'une dérive des eaux d'upwelling du sud-ouest africain est signalé sur les cartes publiées par HENTSCHEL et WATTENBERG (1930) : une bande riche en zooplancton centrée sur le parallèle 20° S s'étend de la côte d'Afrique jusqu'au méridien 2° W. Les cartes de production primaire de STEEMAN NIELSEN et JENSEN (1957) extrapolées à partir des résultats des auteurs précédents signalent dans la même bande une production brute de 0,35 à 0,7 g C/m²/j. (1) Ces valeurs correspondent à celles que nous avons rencontrées 5° plus au nord et à 4° W. Cela indique que la veine riche de la dérive de Benguela n'a pas une position fixe en latitude et qu'elle peut s'étendre beaucoup plus au large qu'il n'était supposé jusqu'alors. La richesse planctonique de cette zone souligne l'intérêt qu'il y aurait à étudier sa variabilité, son extension, et ses conséquences sur les stades ultérieurs de la chaîne alimentaire en particulier sur les probabilités d'abondance des thonidés.

3.7. La convergence subtropicale

Plus au sud, les couches fertiles au sein de la thermocline sont isolées de la lumière par une couche homogène de plus de 100 m et il n'y a plus d'apport

(1) Valeurs corrigées selon STEEMAN NIELSEN (1965).

d'eaux riches en surface. On est dans la zone très peu productive de la convergence subtropicale des stations 34 à 39 (fig. 1).

Mise à part la station 34 anormalement productive et qui pourrait appartenir à un méandre de la dérive de Benguela, la production nette ne dépasse pas 0,16 g C/m²/j. Les teneurs en chlorophylle « a » varient entre 1 et 5 mg/m²; le taux de phéopigments est toujours supérieur à 50 % et atteint 85 % à la station 39. C'est l'indice d'un stade avancé de la communauté planctonique bien que les volumes de zooplancton récoltés soient les plus faibles de la radiale avec une moyenne de 127 ml/1000 m³ le jour et 169 ml/1000 m³ la nuit. Le nombre de copépodes du mésozooplancton-bouteille avec 57 m³ en moyenne est aussi le plus faible de la radiale (tableau I).

4. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

(1) Les teneurs en chlorophylle « a » et en phéopigments « a », la production primaire, les biomasses du zooplancton de jour et de nuit récoltées au filet et celles du mésozooplancton récoltées à la bouteille ont été évaluées simultanément. Les mesures ont porté sur les 100 à 150 premiers mètres de 39 stations entre 5° N et 24° S, le long du méridien 4° W.

L'utilisation des teneurs en phéopigments et des effectifs des copépodes du mésozooplancton de bouteille, deux paramètres généralement peu utilisés, se révèle utile dans la description des relations trophiques. Le rapport des biovolumes du zooplanc-

ton nocturnes aux biovolumes diurnes est utilisé comme indicateur de richesse des horizons inférieurs.

(2) Trois régions à biomasse et à production maximales sont associées à des circonstances hydrologiques qui tendent à accroître le contenu en sels nutritifs de la couche euphotique :

— A la côte, il y a les apports continentaux et l'influence possible d'un upwelling côtier.

— Entre 1° N et 5° S, le courant sud équatorial est fertilisé par la divergence équatoriale qui provoque une remontée générale des isoplèthes. Cette zone riche est prolongée jusqu'à 8° S par la dérive des alizés. Plusieurs hypothèses sont proposées pour expliquer cette extension. Les positions du maximum de phytoplancton au sein de la divergence et celle du zooplancton de part et d'autre sont expliquées par les courants et la succession des niveaux trophiques.

— Entre 13° S et 16° S, la dérive de Benguela transporte des eaux ayant pour origine l'upwelling du sud-ouest africain. Ces eaux provoquent une production planctonique comparable à celle du courant sud équatorial.

(3) Entre ces régions à production maximale, on mesure des biomasses et une production primaire plus faible dans le courant de Guinée entre 5° N et 3° N et dans la convergence nord-équatoriale entre 3° N et 1° N, dans le contre-courant sud-équatorial, de 8° S à 12° S et dans la convergence subtropicale de 18° S à 24° S.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 24 mai 1973.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1966. — Determination of photosynthetic pigments (Report of SCOR-UNESCO Working group 17) 4 to 6 June, UNESCO, Paris. *Monogr. Oceanogr. Methodology*, Unesco 1 : 9-18.
- ANONYME, 1969. — Guinée I Croisière du navire océanographique « Jean Charcot ». *Travaux et Documents de l'O.R.S.T.O.M.*, n° 3, 87 p.
- BERRIT (G. R.), 1966. — Les eaux dessalées du Golfe de Guinée. C.R.O., Abidjan, *Doc. Sc. Prov.*, n° 009, 15 p.
- BERRIT (G. R.) et DONGUY (J. R.), 1966. — Observations océanographiques dans la région de Pointe Noire. Considérations sur l'upwelling, second rapport. *Doc. n° 215*. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe Noire, dactyl., 9 p., 5 tabl.
- BLACKBURN (M.), LAURS (R. M.), OWEN (R. W.) and ZEITZSCHEL (B.), 1970. — Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Marine Biology*, 7 (1) : 14-31.
- CORCORAN (E. F.) and MAHNKEN (C. V. W.), 1966. — Productivity of the tropical Atlantic ocean. *Symposium on the Oceanography and Fisheries Resources of the Tropical Atlantic*, First, Abidjan : 57-67.
- DEFANT (A.), 1936. — Das Kaltwasserauftriebsgebiet vor der Küste Südwest-afrikas. *Landerkd. Forsch., Festschr. N. Krebs.* : 52-66.

- DUGDALE (R. C.) and GOERING (J. J.), 1967. — Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (2) : 196-206.
- GALLARDO (Y.), DANDONNEAU (Y.) et VOITURIEZ (B.), — Circulation, sels nutritifs et chlorophylle dans la région du dôme d'Angola (*en préparation*).
- HENTSCHHEL (E.) and WATTENBERG (H.), 1930. — Plankton und Phosphat in der Oberflächenschicht des Südatlantischen. *Ozeans. Ann. Hydrogr. Berl.*, 58 (8) : 273-277.
- HONMA (M.) and HISADA (K.), 1971. — Structure of yellowfin tuna population in the Atlantic Ocean. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.*, n° 4 : 93-124 (en japonais avec résumé en anglais).
- KING (J. E.), 1954. — Variation in abundance of zooplankton and forage organisms in the central Pacific in respect to the equatorial upwelling. *Proceedings of the ninth Pacific Science Congress* : 98-107.
- KING (J. E.) and DEMOND (J.), 1953. — Zooplankton abundance in the Central Pacific. *U.S. Fish and Wildlife Serv. Fish. Bull.*, 54 (82) : 111-144.
- KING (J. E.) and HIDA (T. S.), 1957. — Zooplankton abundance in the Central Pacific, Part II. *U.S. Fish and Wildlife Serv. Fish. Bull.*, 57 (118) : 365-395.
- KINZER (J.), 1968. — Quantitative distribution of zooplankton in surface waters of the Gulf of Guinea during August and September 1963. *Symposium on Oceanography and Fisheries Resources of the Tropical Atlantic First*, Abidjan : 231-240.
- LEMASSON (L.) et REBERT (J. P.), 1973. — Circulation dans la partie orientale de l'Atlantique Sud. *Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr.*, Abidjan, vol. IV, n° 1 : 91-124.
- LORENZEN (C. J.), 1967. — Determination of chlorophyll and pheopigments. Spectrophotometric equation. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (2) : 343-346.
- MAHNKEN (C. V. W.), 1969. — Primary organic production and standing stock of zooplankton in the Tropical Atlantic Ocean. Equalant I and II. *Bull. Mar. Sc.*, 19 (3) : 550-567.
- MATSUMOTO (W.), 1966. — Report on the second session of the FAO expert panel for the facilitation of tuna research. Appendix 5 : Working party report on methods of collecting larvae. *FAO Fisheries Reports*, n° 37 : 20-34.
- MAZEIKA (P. A.), 1967. — Thermal domes in the eastern Tropical Atlantic Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (3) : 537-539.
- MINAS (H. J.) et BLANC (F.), 1970. — Production organique primaire au large et près des côtes méditerranéennes françaises (juin-juillet 1965), influence de la zone de divergence. *Telhus*, 2 (2) : 299-316.
- MORLIERE (A.), 1970. — Les saisons marines devant Abidjan. *Doc. Sc. C.R.O.*, Abidjan, 1 (2) : 1-15.
- REID (J. L.), 1964. — A transequatorial Atlantic oceanographic section in July 1963 compared with other atlantic and pacific sections. *J. Geophys. Res.*, 69 (24) : 5205-5215.
- SOROKIN (Y. I.), 1963. — Primary organic products in the Atlantic Ocean. *Hydrobiologia*, 22 (3-4) : 306-316.
- STEEMAN NIELSEN (E.), 1952. — The use of radio-active carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 18 (2) : 117-140.
- STEEMAN NIELSEN (E.), 1965. — On the determination of the activity C^{14} ampoules for measuring primary production. *Limnol. Oceanogr. Suppl.* 10 : 247-252.
- STEEMAN NIELSEN (E.) and JENSEN (E. A.), 1957. — Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea rep.*, 1 : 47-135.
- TIMONIN (A. G.), 1969. — The structure of pelagic associations. The quantitative relationship between different trophic groups of plankton in the frontal zones of the tropical ocean. *Oceanology*, 9 (5) : 686-695.
- VINOGRADOV (M. E.), GITELSON (I. I.) and SOROKIN (Y. I.), 1970. — The vertical structure of a pelagic community in the tropical ocean. *Marine Biology*, 6 : 187-194.