

Note sur les proliférations de Thaliacés dans le Golfe de Guinée

Robert LE BORGNE (1)

RÉSUMÉ

Quel est le mécanisme responsable des proliférations de Salpes et de Pyrosomes observées plusieurs fois dans la partie hauturière du Golfe de Guinée? Une réponse à cette question peut être suggérée: plus que l'abondance ou la composition du phytoplancton, la vitesse de son développement serait responsable de ces proliférations. En effet, si à la suite de modifications brutales de l'environnement, le phytoplancton peut se développer très rapidement, les Thaliacés seront les microphages les plus aptes à réagir en raison de l'étendue des tailles de particules qu'ils ingèrent, de leur mode de reproduction asexuée et de l'inefficacité des prédateurs des microphages habituels. Toutefois, l'absence de Thaliacés dans de nombreuses zones de « blooms » phytoplanctoniques, peut suggérer que certaines algues ne peuvent être filtrées efficacement, en raison de la longueur de leurs chaînes, par exemple.

MOTS-CLÉS : Zooplancton -- Thaliacés -- Blooms phytoplanctoniques -- Développement (biologique) -- Zone épipelagique -- Facteurs biotiques -- Golfe Guinée.

ABSTRACT

NOTE ON SWARMS OF THALIACEA IN THE GULF OF GUINEA

Swarms of Salps and Pyrosomids are often observed in the deep-sea parts of the Gulf of Guinea. An hypothesis is suggested to explain the reason of such swarms: more than the amounts or quality of phytoplankton, the level of its growth rate would be important. Thus, after a rapid phytoplankton bloom, following sudden environmental changes, Thaliacea are the most appropriate microphagous animals ready to develop, because of their asexual mean of reproduction, their wide spectrum of prey sizes and the inefficiency of predators of the usual herbivores. However, the absence of Thaliacean swarms in many phytoplankton blooms suggests some algae may not be captured by them (e.g. because of too long chains for Diatoms).

KEY WORDS : Zooplankton -- Thaliacea -- Algal blooms -- Development (biological) -- Epipelagic zone -- Biotic factors -- Guinea gulf.

Les Thaliacés (Salpes, Doliolés et Pyrosomes) occupent une place à part dans les écosystèmes planctoniques marins. Alors qu'ils ne représentent habituellement qu'une très faible fraction de la biomasse zooplanctonique, ils peuvent par moments proliférer et constituer la quasi-totalité des prélèvements de zooplancton, entraînant un bouleverse-

ment de l'écosystème. Par leur broutage intense, ils sont capables en effet d'ingérer rapidement des biomasses particulières énormes, épuisant ainsi le milieu (2). De plus, leurs prédateurs étant différents des prédateurs habituels des microphages (et des phytophages, en particulier), un système potentiellement riche au départ ne débouchera pas sur une

(1) Centre O.R.S.T.O.M., B.P. A5, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

(2) Un seul individu de la Salpe *Pegea confoederata* de 5 cm de long, filtre un volume d'eau supérieur à celui des 450 copépodes contenus dans 5 m³ (HARBISON et GILMER, 1976).

production correspondante de necton (1). En contrepartie, leur production massive de pelotes fécales (ISEKI, 1981; BRULAND et SILVER, 1981) et de pseudo-fèces (particules filtrées mais non ingérées) pourra être réutilisée dans les niveaux subsuperficiels de la colonne d'eau. Le déterminisme des proliférations de Thaliacés étant peu, ou pas, connu on comprend donc l'intérêt de son étude pour l'élaboration de schémas de fonctionnement ou de modèles mathématiques décrivant les interactions au sein des premiers maillons de la chaîne alimentaire (NIVAL, 1980).

La présente note a pour but de décrire un certain nombre de proliférations de Thaliacés qui ont été observées lors des campagnes hauturières du N/O CAPRICORNE dans le Golfe de Guinée de 1975 à 1979 et d'émettre une hypothèse sur les mécanismes qui régissent ces développements spectaculaires.

1. DESCRIPTION DES PROLIFÉRATIONS DE THALIACÉS DANS LE GOLFE DE GUINÉE

Des observations de la composition faunistique des échantillons prélevés dans les 100 ou 200 premiers mètres avec un filet WP-2 de 200 μm de vide de maille (UNESCO, 1968) puis tamisés sur 5 mm, montrent que les Thaliacés ne présentent que 0,00 à 0,40 % des effectifs de l'ensemble des 21 points fixes et 28 stations de la radiale Abidjan-Sainte Hélène de juillet 1975 (fig. 1). Rapporté au poids sec de l'échantillon, ce pourcentage varie de 0,00 à 1,48 % (LE BORGNE, 1982; ROGER, 1982). Exceptionnellement, ces valeurs atteignent 2,3 et 7,8 % pour les pourcentages numérique et pondéral respectivement, au point H situé à 2°30 S pendant la période d'upwelling (août 1978, fig. 1). Ces valeurs de pourcentages ne donnent cependant qu'une image déformée de la réalité puisqu'ils ne concernent que la fraction des organismes de 200 à 5000 μm , le tamis de 5 mm retenant la plupart des individus de *Salpa fusiformis* qui proliféraient alors. Des prélèvements avec une bouteille Niskin de 30 l non tamisés sur 5 mm, fournissent en effet une estimation de la concentration moyenne d'oozoïdes de *S. fusiformis* (forme solitaire à reproduction asexuée) de 165 individus par mètre-cube en surface et de 5 individus par mètre-cube dans la colonne d'eau 0-40 m pour les blastozoïdes, souvent en chaînes (forme à reproduction sexuée). Le poids sec moyen des oozoïdes étant estimé à 37 mg et celui des blastozoïdes à 3 mg, on peut évaluer leurs biomasses respectives à 6100 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ en surface

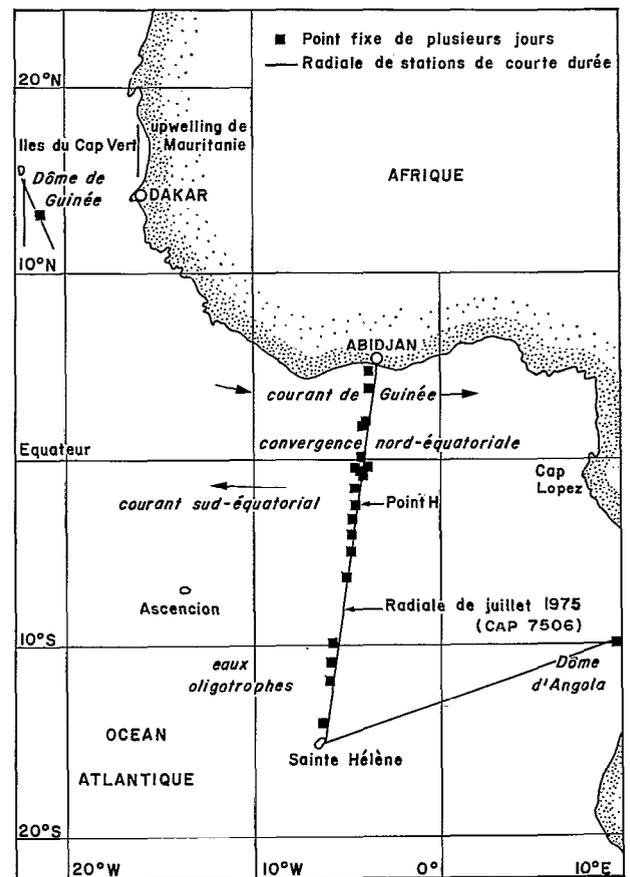


FIG. 1. — Position des prélèvements de zooplancton dans le Golfe de Guinée lors de stations de 3 h ou de points fixes de plusieurs jours.

Position of zooplankton net catches in the Gulf of Guinea, either during 3h-long stations, or several-day-long stations.

et 600 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ de 0 à 40 m. Ces valeurs représentent environ 1,5 fois le poids sec total du zooplancton de taille comprise entre 200 μm et 5 mm dans les 100 premiers mètres (4290 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ au point H) et ne sont données que pour montrer l'importance de la biomasse des Thaliacés. En effet, au même point, ROGER (1982) fournit une valeur estimée de 1000 individus, de poids sec moyen individuel de 25 mg, par mètre-cube en surface, ce qui représente une biomasse 4 fois supérieure à la nôtre. Un tel écart montre la difficulté que l'on a à déterminer rapidement l'abondance d'organismes de tailles très variables et de répartition extrêmement surdispersée.

Un an auparavant, d'importantes concentrations

(1) Selon SILVER (1975), on a trouvé des Salpes en quantités importantes dans l'estomac des poissons volants, de l'albatros et d'épérans du large. Mais la nature de leurs prédateurs est encore mal connue.

de Pyrosomes (*Pyrosoma allanticum*) avaient été observées du 29 juillet au 3 août 1977 le long de 4° W, entre 2°14 S et 3°18 N. Ces Thaliacés représentaient alors de 34 % à la totalité du volume déplacé, et de 19 % à la totalité du poids sec d'échantillons capturés avec un filet Isaacs-Kidd lors de la campagne Echopreg II du N/O CAPRICORNE. Des observations similaires avaient été faites lors de la campagne Guidome du N/O CHARCOT dans le dôme de Guinée : GOY (1977) note des concentrations de 0,1 à plus de 2 colonies de Pyrosomes par mètre cube dans les 300 premiers mètres, du 20 septembre au 5 octobre 1976 sur un carré d'environ 3 degrés de côté.

Pour la zone néritique, les relevés sont plus fréquents : BINET (1970) remarque que les passages d'un front devant Point-Noire (Congo) sont marqués par des « pics » de Doliolés ; plus au nord, au large du Cap Lopez, VOITURIEZ *et al.* (1973) observent d'importantes concentrations de Salpes au niveau du front en juin 1971 ; enfin, lors de son étude sur le zooplancton du plateau continental ivoirien, BINET (1976) associe les « pics » de Salpes et de Doliolés aux poussées de phytoplancton (1).

2. VITESSE DE DÉVELOPPEMENT DES THALIACÉS

A l'abondance importante que peuvent présenter les Thaliacés, on peut ajouter une seconde caractéristique ; il s'agit de l'apparition brutale de ces organismes aux points d'observation. Ainsi, aucune Salpe n'avait-elle été observée à 2°30 S, huit jours avant le point H (fig. 1) lors de la radiale d'Abidjan à 10° S d'août 1978. Si le transport horizontal par le courant sud-équatorial (direction : E-W) peut être tenu pour responsable de l'apparition des Salpes au point H, il faut souligner qu'elles occupaient une vaste zone puisqu'elles ont été observées pendant les trois jours qu'a duré ce point fixe : en admettant une vitesse de 40 cm.s⁻¹ pour le courant sud-équatorial à 2°30 S (VOITURIEZ, 1980), cela implique en effet que les Salpes occupaient alors une zone de longueur au moins égale à 100 km.

En juillet 1977, la présence de colonies tétra-zoïdes de Pyrosomes dans les filets WP-2 lors de la campagne CAP 7706 du N/O CAPRICORNE avait permis de soupçonner l'apparition de colonies adultes (cormus) 10 jours avant les observations réalisées au cours de la campagne suivante, ECHOPREG II. La zone envahie par les Thaliacés était très vaste puisqu'on les observait à la fois dans le courant sud-équatorial qui s'écoule d'est en ouest

($v = 0,8-1,6$ nœuds) et dans le courant de Guinée qui s'écoule en sens inverse à 1 nœud (VOITURIEZ, 1980) pendant une semaine environ.

Dans ces conditions, le transport horizontal n'est pas suffisant pour expliquer les proliférations observées et il est nécessaire d'admettre également un taux de croissance élevé. Ce dernier a pu être déterminé au point H sur les oozoïdes de *Salpa fusiformis* par la méthode des rapports C/N/P (LE BORGNE, 1982). Le temps de renouvellement de la biomasse qui a été obtenu est de 0,7 jour, ce qui est en accord avec le temps de doublement de HERON (1972) sur *Thalia democratica*, de 0,7 à 1,7 jour, obtenu par une autre méthode. Ainsi que le souligne HERON, il est vraisemblable que des temps aussi courts ne soient observés qu'au début des proliférations de Salpes, lorsque le milieu n'est pas encore épuisé. Un calcul rapide permet de constater que l'on peut passer de biomasses pratiquement nulles en Salpes à celles du point H en l'espace de 8 jours, avec de tels temps de renouvellement. En effet, si b_0 est le poids sec initial, 6000 mg le poids sec par mètre-cube au bout de 8 jours et 0,7 jour le temps de doublement, on aura :

nombre de doublements : $8/0,7 = 11,43$

et :

$$b_0 \times 2^{11,43} = 6000 \rightarrow b_0 = 2,18 \text{ mg.m}^{-3}$$

3. FACTEUR DE PROLIFÉRATION DES THALIACÉS

La présence des Thaliacés en grandes quantités dans les prélèvements n'étant pas fréquente, on peut se poser la question du mécanisme de déclenchement de leurs proliférations. La première condition nécessaire au développement de toute population animale ou végétale, est la présence de nourriture en quantités importantes, ce qui est montré dans le cas des Salpes par SILVER (1971). Cette condition n'étant pas suffisante, puisque de nombreuses zones d'enrichissement ne sont pas envahies par les Thaliacés, SILVER (1975) associe alors la prolifération de *S. fusiformis* à des assemblages de Diatomées, caractéristiques de l'environnement de cette Salpe. On peut toutefois se demander si ces assemblages représentent la nourriture de la Salpe, expliquant ainsi directement sa présence, ou bien s'ils sont simplement la conséquence d'un milieu favorable à la fois au développement des algues et à celui des Salpes.

(1) On trouvera d'autres renseignements sur les Thaliacés du Golfe de Guinée dans la revue de THIRIOT (1977).

Sur la base des observations précédentes dans la zone hauturière du Golfe de Guinée, il est possible d'avancer l'hypothèse explicative suivante des proliférations de Thaliacés : plus que la quantité et la nature du phytoplancton dans le milieu, ce serait la vitesse de développement des algues planctoniques qui régirait ces proliférations. Si, en effet, à la suite de conditions hydrologiques favorables (augmentation de la stabilité dans les zones d'upwelling consécutive à un ralentissement de l'advection, présence d'agents chélateurs, etc.), le phytoplancton peut se développer très rapidement, les seuls phytophages capables de réagir immédiatement, seront les Thaliacés qui présentent les atouts suivants. (1) Leur mode d'alimentation leur confère un comportement

« opportuniste » (SILVER, 1971) qui leur permet d'ingérer des particules couvrant un spectre de tailles beaucoup plus large que celui des autres microphages présents habituellement dans le milieu (Copépodes, Euphausiacés, Appendiculaires, Poissons, etc.). MADIN (1974) observe ainsi que 6 espèces de Salpes ingèrent des particules de $1 \mu\text{m}$ à 1mm et HARBISON et GILMER (1976) abaissent le seuil minimum à $0,7 \mu\text{m}$. De la même façon, SILVER et BRULAND (1981) déduisent de la comparaison des fèces que *Salpa fusiformis* ingère des proies plus petites que celles d'un Ptéropode (*Corolla spectabilis*), qui se nourrit lui aussi avec un filet de mucus. (2) Cette tolérance vis-à-vis de la taille de leurs proies permet aux Thaliacés de satisfaire les besoins énormes qui

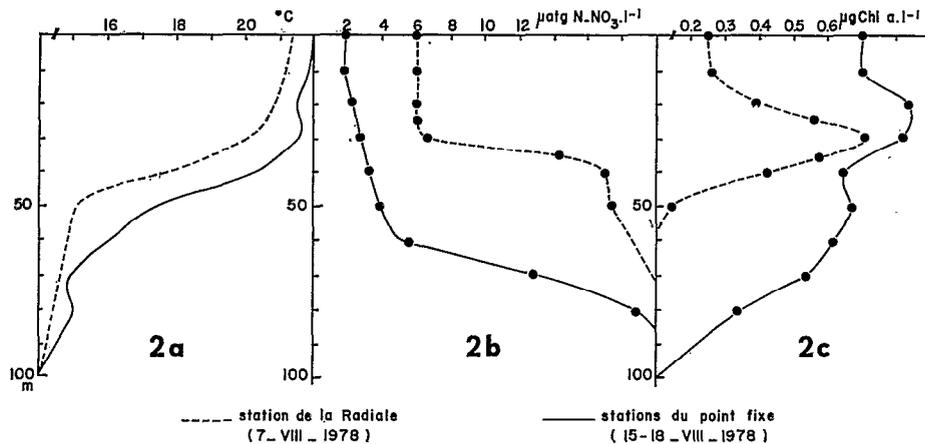


FIG. 2. — Comparaison de l'hydrologie et des concentrations de chlorophylle et nitrate pour la station de la radiale Abidjan — 10° S (pas de Salpes) et le point H (avec Salpes), 8 jours plus tard. 2 a : profil de température ; 2 b : profil de la concentration de nitrate ; 2 c : profil de chlorophylle.

Temperature, nitrate and chlorophyll « a » profiles at $2^{\circ} 30$ S during a short station of the transect from Abidjan to 10° S (no Salp) and point H (with Salps), 8 days later. 2a: temperature; 2b: nitrate concentration; 2c: chlorophyll a concentration.

sont nécessaires à leur croissance rapide, facilitée à son tour par leur mode de reproduction asexuée lors des périodes d'abondance (BRACONNOT, 1971). (3) Leur développement est peu ralenti par l'action des prédateurs : ceux des microphages habituels sont sans effet sur les Thaliacés, de taille et de constitution différentes, tandis que les prédateurs des Thaliacés sont absents ou en nombre insuffisant au moment du « bloom ».

L'hypothèse de la subordination des proliférations de Thaliacés à la vitesse de développement du phytoplancton est basée ce qui a été observé au point H, au moment de la radiale (sans Salpes) et 8 jours plus tard, au point fixe (avec Salpes). La fig. 2c montre le développement spectaculaire de la chlorophylle « a » qui passe de 22 à 50mg.m^{-2} en 8 jours, au détriment du nitrate (fig. 2b), cette

consommation pouvant être attribuée au ralentissement de l'upwelling équatorial, qui se traduit par un réchauffement superficiel (fig. 2a).

Cependant, de tels « blooms » de phytoplancton sont rencontrés régulièrement à la côte, lors des périodes d'upwelling et ne sont pas pour autant accompagnés de développements de Thaliacés. Dans le cas de l'upwelling côtier du Cap Timiris, étudié deux années de suite (LE BORGNE, 1978), les biomasses élevées de phytoplancton sont restées inutilisées par les herbivores et leur dégradation a fourni d'importantes concentrations d'azote organique et ammoniacal. Il est possible que dans ces cas, les Thaliacés s'ils étaient présents (les observations de BINET sur les prélèvements de ces campagnes ne les ont pas mis en évidence), n'aient pu ingérer des chaînes de Diatomées trop longues ou dans une

enveloppe gélatineuse (cas de *Chaetoceros socialis*). On manque d'informations sur la taille maximum des chaînes de Diatomées que peuvent ingérer les Thaliacés et sur la nature de ces algues dans l'upwelling de Mauritanie et la partie hauturière du Golfe de Guinée. On peut toutefois noter que WALSH (1976) admet, en se basant sur les données de la littérature, que les cellules végétales sont plus petites au large que dans les upwellings des bordures orientales des océans, de sorte qu'elles pourraient être ingérées par les Thaliacés dans le premier cas, mais pas dans l'autre, surtout si elles sont en chaînes. Il est probable alors qu'un « herbivore » muni d'un système de mastication soit mieux armé pour isoler les différentes cellules d'une longue chaîne de Diatomées qu'un Thaliacé exclusivement filtreur.

4. CONCLUSION

Les proliférations de Thaliacés, si l'on en croit l'explication avancée ici, pourraient résulter d'une

modification brutale du milieu provoquant un « bloom » phytoplanctonique. Or, il est bon de souligner que les conséquences de telles modifications (dues à un arrêt du vent, par exemple) ne se traduisent pas toujours par des proliférations de Thaliacés, surtout à la côte où l'on observe plus généralement des phénomènes d'eaux rouges. Il est possible alors que la taille, la consistance des algues ou la libération de substances toxiques soit un obstacle aux proliférations de Thaliacés et d'autres microphages. Le cas des Thaliacés ou des eaux rouges n'est d'ailleurs pas le seul exemple d'avortement d'un système potentiellement riche à l'origine : les Cténophores, carnivores planctoniques, représentent un autre cas de « cul de sac », dans la mesure où la chaîne trophique n'aboutit pas non plus à une biomasse de necton consommable par l'homme.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 7 décembre 1982

BIBLIOGRAPHIE

- BINET (D.), 1970. — Aperçu sur les variations saisonnières du zooplancton et plus particulièrement des Copépodes du plateau continental de Pointe Noire (Congo). *Doc. Sc. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe Noire*, N.S. 8, 109 p.
- BINET (D.), 1976. — Contribution à l'écologie de quelques taxons du zooplancton de Côte d'Ivoire. II -- Doliolés — Salpes — Appendiculaires. *Doc. Sc. C.R.O. Abidjan*, 7 (1) : 45-61.
- BRACONNOT (J. C.), 1971. — Contribution à l'étude biologique et écologique des Tuniciers pélagiques Salpides et Doliolés. I -- Hydrologie et écologie des Salpides. *Vie et Milieu*, 22 (2-B) : 257-286.
- BRULAND (K. W.) and SILVER (M. W.), 1981. — Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (Salps, Pteropods, Doliolids). *Mar. Biol.*, 63 : 295-300.
- GOY (J.), 1977. — Migrations verticales du zooplancton. In : B. Coste (Ed.), *Campagne Guidome*, *Publ. CNEXO, sér. Résult. Mer*, 13 (2) : 71-73.
- HARBISON (G. R.) and GILMER (R. W.), 1976. — The feeding rates of the pelagic tunicate *Pegae confederata* and two other salps. *Limnol. Oceanogr.* 21 (4) : 517-528.
- HERON (A. C.), 1972. — Population ecology of a colonizing species : the pelagic Tunicate *Thalia democratica*. II. Population growth rate. *Oecologia*, 10 : 294-312.
- ISEKI (K.), 1981. — Particulate organic matter transport to the deep sea by Salp fecal pellets. *Mar. Ecol. Prog. sér.*, 5 : 55-60.
- LE BORGNE (R. P.), 1978. — Ammonium formation in Cape Timiris (Mauritania) upwelling. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 31 : 253-265.
- LE BORGNE (R.), 1982. — Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic ocean : net growth efficiency and P:B in terms of carbon, nitrogen and phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, 27 (4) : 681-698.
- MADIN (L. P.), 1974. — Field observations on the feeding behavior of Salps (Tunicata : Thaliacea). *Mar. Biol.*, 25 : 143-147.
- NIVAL (P.), 1980. — Les relations phytoplancton-zooplancton. In : J. M. Peres et C. Emig (Eds.), *Production primaire et secondaire*, Colloq. Franco-soviétique, Stn. Mar. Endoume, 9-12 janv. 1979, *Publ. CNEXO, sér. Résult. Mer*, 10 : 125-150.
- ROGER (C.), 1982. — Macroplankton et micronecton de l'Atlantique tropical. I. Biomasses et composition taxonomique. *Océanogr. trop.*, 17 (1) : 85-96.
- SILVER (M. W.), 1971. — The habitat of *Salpa fusiformis* (Chordata : Tunicata) in the California current as defined by stomach content studies and the effect of Salp swarms on the food supply of the plankton community. Ph. D. Thesis, Univ. Calif., San Diego, 135 p.

- SILVER (M. W.), 1975. — The habitat of *Salpa fusiformis* in the California current as defined by indicator assemblages. *Limnol. Oceanogr.*, 20 (2) : 230-237.
- SILVER (M. W.) and BRULAND (K. W.), 1981. — Differential feeding and fecal pellet composition of Salps and Pteropods and the possible origin of the deepwater flora and olive-green « cells ». *Mar. Biol.*, 62 : 263-273.
- THIRIOT (A.), 1977. — Peuplements zooplanctoniques dans les régions de remontées d'eau du littoral atlantique africain. *Doc. Scient. C.R.O. Abidjan*, 8 : 1-73.
- UNESCO, 1968. — Zooplankton sampling. *Monogr. Oceanogr.*, 2, 174 p.
- VOITURIEZ (B.), VERSTRAETE (J. M.) et LE BORGNE (R.), 1973. — Conditions hydrologiques de la zone frontale du Cap Lopez pendant la campagne thonière de juin-juillet 1971. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 2 : 229-249.
- VOITURIEZ (B.), 1980. — Campagnes CIPREA : l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée (Juin-Septembre 1978). *Publ. CNEXO, sér. Résult. Mer*, 19, 249 p.
- WALSH (J. J.), 1976. — Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (1) : 1-13.