

Biomasse, excrétion et production du zooplancton-micronecton hauturier du Golfe de Guinée — Relations avec le phytoplancton et les particules

Robert LE BORGNE (1), Alain HERBLAND (2),
Aubert LE BOUTEILLER (2) et Claude ROGER (1)

RÉSUMÉ

L'article considère les valeurs de biomasse des animaux planctoniques et des flux de carbone, azote et phosphore qui les relient au reste de l'écosystème. Il complète ainsi l'étude des principales caractéristiques structurales et fonctionnelles des peuplements planctoniques du Golfe de Guinée de LE BORGNE et ROGER (1983). Il est basé essentiellement sur des mesures répétées pendant plusieurs jours en une vingtaine de points fixes, sur les trois catégories dimensionnelles suivantes : le microzooplancton (50-200 μm), le mésozooplancton (200-5 000 μm) et le macrozooplancton-micronecton (> 2 mm). L'importance de ces trois classes de tailles, la distribution verticale et les relations quantitatives existant entre le zooplancton-micronecton et les particules (< 50 μm) sont considérées tour à tour dans l'étude des biomasses, de l'excrétion et de la production.

En tenant compte de l'effet des migrations verticales, étudiées dans un premier temps, il apparaît que le mésozooplancton représente l'essentiel de la biomasse des organismes de 50 μm à 10 cm environ (87 % dans la couche 0-100 m), de l'excrétion (87 %) et de la production (80 %, la part du micronecton, indéterminée, étant considérée comme négligeable dans les 100 premiers mètres). Exprimée en phosphore organique, la biomasse de l'ensemble de ces organismes représente de 11 à 34 % de celle des particules inférieures à 50 μm . Enfin, la part des petits organismes dans la biomasse zooplanctonique, tend à augmenter des zones riches aux zones pauvres.

L'essentiel de la biomasse (77 %) et de l'excrétion (89 %) des 500 premiers mètres concerne la colonne 0-100 m ; 65 %, la couche euphotique où se déroule la totalité de la production primaire. Ceci suggère l'existence d'une relation étroite entre le zooplancton et le phytoplancton, argument renforcé par la coïncidence fréquente des maxima de production primaire et de zooplancton dans le plan vertical. Une telle relation, linéaire, est mise en évidence entre le poids sec de zooplancton et la chlorophylle « a » par mètre carré pour l'ensemble des situations étudiées. La quantité de chlorophylle « a » étant corrélée à la profondeur de l'oxycline ou de la nitracline, il en est de même pour le poids sec. Les relations établies entre ce dernier et les paramètres hydrologiques (oxycline et nitracline) permettent d'utiliser les données historiques d'oxygène et de nitrate, plus nombreuses et plus homogènes que celles des biomasses, pour en établir une cartographie et permet d'espérer appréhender le problème des variations annuelles.

De telles relations linéaires, où le rapport poids sec de zooplancton/chlorophylle « a » est constant, dénotent l'existence d'un équilibre entre les deux niveaux trophiques, conséquence de la stabilité des écosystèmes tropicaux du large. Dans ces systèmes, le niveau de chlorophylle « a » semble déterminer celui du poids sec de zooplancton et, inversement, ce dernier contrôle le phytoplancton par son ingestion (ou « broulage »). En conséquence : (1) la production primaire étant limitée, on peut observer des concentrations non négligeables d'azote minéral dissous dans la couche euphotique de l'upwelling équatorial pendant de longues périodes, faute d'utilisation par le phytoplancton ;

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

(2) Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, B.P. 2241, Dakar, Sénégal.

(2) les quantités d'azote et de phosphore excrétées par le zooplancton dépendant de son abondance et donc de celle du phytoplancton, la part de la production primaire assurée par l'excrétion n'apparaît pas différente dans les écosystèmes oligotrophes et l'upwelling équatorial.

Le rapport production zooplanctonique/production primaire est élevé et variable. Cette observation amène à se poser des questions sur le réalisme des valeurs de production zoo- et phytoplanctonique d'une part et sur la présence d'une production complémentaire de détritiques et de microzooplancton ($< 50 \mu\text{m}$), entrant dans la ration du zooplancton, d'autre part. La présence de cet échelon complémentaire oblige à calculer, non pas le rapport production du zooplancton/production primaire pour définir la valeur de l'efficacité écologique, mais plutôt le rendement brut en croissance du zooplancton, K_1 , qui s'est avéré supérieur à 10 % dans tous les cas.

MOTS-CLÉS : Zooplancton — Tropical — Distribution — Excrétion — Production.

ABSTRACT

ZOOPLANKTON AND MICRONEKTON BIOMASS, EXCRETION AND PRODUCTION IN THE OPEN-OCEAN OF THE GULF OF GUINEA — RELATIONS WITH PHYTOPLANKTON AND PARTICULATE MATTER

The present paper deals with total amounts of carbon, nitrogen and phosphorus in standing stocks of planktonic animals and in the fluxes linking those animals with their environment. It follows LE BORGNE and ROGER (1983)'s study on structural and functional characteristics of planktonic populations of the Gulf of Guinea. It is based mainly on repeated measurements that were achieved at 20 several-day long stations, on the three following size-classes: microzooplankton (50-200 μm), mesozooplankton (200-5 000 μm) and macrozooplankton-micronekton ($> 2 \text{ mm}$). The proportion of these three sizes in total biomass, excretion and production values is studied, together with the vertical distribution and quantitative relationships between zooplankton-micronekton and the particulate material ($< 50 \mu\text{m}$).

Taking vertical migrations into account, it appears mesozooplankton makes most of the biomass of animals of the 50 μm -10 cm size-range in the 0-100 m water column (87 %), most of their excretion (87 %) and production (80 %, provided micronekton production, which was not assessed, is negligible in the 0-100 m layer). The biomass of those animals, as expressed as organic phosphorus, makes between 11 and 34 % of that of the particles ($< 50 \mu\text{m}$). Finally, the proportion of small animals in total biomass tends to grow from richer areas to oligotrophic ones.

Most of the biomass (77 %) and excretion (89 %) of the 0-500 m water column lies in the 0-100 m one; 65 % are in the photic layer where the whole primary production takes place. This fact suggests a close relationship between zooplankton and phytoplankton in the open-ocean and it is also suggested by the co-occurrence of primary production and zooplankton maxima in the vertical plan. Indeed, such a linear relationship was found between zooplankton dry weight and chlorophyll "a" per square-meter for all the studied stations. Since the amount of chlorophyll "a" is correlated with the depth of the oxycline or nitracline, it is so for the dry weight. Therefore, relationships between the latter and the hydrological parameters make it possible to use historical data on oxygen and nitrate, that are more numerous and homogeneous than data on biomasses, in order to study geographical distribution and even interannual variations of zooplankton standing stocks.

Such linear regressions, with a steady zooplankton/chlorophyll ratio, show that the two trophic levels are in equilibrium, thus implying a reasonable stability of the tropical open-ocean. In those ecosystems, zooplankton dry weight seems to be limited by chlorophyll and, on the opposite, phytoplankton is limited by zooplankton grazing. As a result: (1) primary production being limited, fair amounts of dissolved inorganic nitrogen may be observed in the photic layer of the equatorial upwelling on long periods of time, because they are not taken up; (2) amounts of excreted nitrogen and phosphorus being functions of zooplankton biomass and, therefore, of phytoplankton biomass, the proportion of primary production which is due to excretion does not seem to be different in oligotrophic areas and in the equatorial upwelling.

Ratio between zooplankton production and autotrophic production is both variable and high. Consequently, two questions have to be asked: the realism of zoo- and phytoplankton values on the one hand and the occurrence of a complementary production made of detritus and microzooplankton ($< 50 \mu\text{m}$) that make part of zooplankton ration, on the other hand. Because of this non-autrophic production, it is advisable to calculate the gross growth efficiency, K_1 , instead of the zooplankton/phytoplankton production ratio to assess the ecological efficiency. K_1 was found to be greater than 10 % in any case.

KEY WORDS : Zooplankton — Tropical — Distribution — Excretion — Production.

1. INTRODUCTION

Les études d'océanographie biologique du large se sont surtout penchées jusqu'à présent sur la description des biomasses des organismes, à la fois dans le plan vertical, dans le plan horizontal et dans le temps. Le Golfe de Guinée a ainsi fait l'objet de campagnes océanographiques concertées lors de l'opération Équalant de 1963-1964 (GORCORAN et MAHNKEN, 1969) et de celles du N/O russe *Zvezda* en 1963-1965 (GRUZOV, 1971) au cours desquelles une masse importante de données de biomasses de zooplancton a pu être récoltée. Cependant, ces mesures réalisées il y a près de 20 ans avec les moyens et les connaissances de l'époque, ne donnent qu'une vue instantanée de la situation. Tout d'abord, en raison de l'existence de variations pluriannuelles des paramètres hydroclimatiques, il n'est pas certain que l'on puisse extrapoler des observations de 1963-1965 à d'autres périodes. Ensuite, la biomasse n'est qu'un aspect de la richesse en zooplancton d'une région et de sa place dans le réseau trophique. Il apparaît de plus en plus nécessaire, si l'on souhaite progresser dans la connaissance des écosystèmes pélagiques, de lui adjoindre des valeurs de flux caractérisant à la fois le temps de renouvellement de la biomasse (il s'agit de la production), la quantité de matière organique reminéralisée (ce sont l'excrétion et la respiration) et ingérée (c'est l'ingestion). Cette complémentarité entre les mesures de biomasses et de flux est soulignée par PLATT *et al.* (1981), dans leur introduction à « Mathematical models in biological oceanography » : « While many of these ideas (1) are in early stages of development, there is one theme which emerges from them all. It is : for understanding biological oceanographic systems, it is necessary to have at least as much information on the fluxes as on the biomasse ». Or, pour les zones du large et celles du Golfe de Guinée en particulier, les mesures de flux qui supposent une méthodologie et une stratégie différentes de celles des récoltes traditionnelles de zooplancton, sont récentes. Les toutes premières ne concernaient que quelques espèces de Copépodes. Ce sont celles de PAVLOVA (1967, *in* : GREZE *et al.*, 1969) pour la respiration, MALOVITSKAYA (1971) pour la production, SAMICHEV (1971) pour l'ingestion.

L'existence de variations interannuelles des paramètres hydroclimatiques et l'absence de données sur les flux ont conduit à définir d'autres objectifs aux campagnes océanographiques qui suivirent celles de 1963-1965 et qui furent réalisées, pour ce qui concerne le zooplancton, à bord du N/O *Capricorne*

essentiellement, de 1971 à 1979. Le premier but a été d'étudier la relation qui peut exister entre la structure hydrologique d'une part et la biomasse ou la production du zooplancton d'autre part, en raison de l'observation classique que les zones pauvres (en biomasse) ont une thermocline profonde, les zones riches, une thermocline plus superficielle ou absente. S'il existe une relation étroite entre les deux types de paramètres, on peut en effet prévoir l'impact des variations hydroclimatiques, affectant la structure hydrologique, sur les niveaux de production et de biomasse et en suivre ainsi les variations saisonnières et interannuelles. Il est en effet plus facile de suivre l'évolution des paramètres hydrologiques que ceux du zooplancton, surtout au large. Le second but a été de déterminer la valeur des différents flux, en rapport avec les données concernant les autres éléments du réseau trophique.

Il paraît utile de résumer brièvement la stratégie qui a été employée pour l'étude des flux (se reporter à HERBLAND *et al.*, 1983 *a* pour plus de détails), stratégie reposant sur trois principes. Le premier est la réalisation de points fixes de plusieurs jours, permettant à la fois d'étudier un nombre plus important de paramètres que celui que l'on pourrait avoir avec des stations de durée plus courte et de répéter les mesures, tenant ainsi compte de la variabilité spatiale et temporelle (à court terme) du milieu. Les points ont été choisis à la suite de radiales descriptives et sont censés représenter les principales structures hydrologiques du large du Golfe de Guinée : upwelling équatorial, dômes et crêtes thermiques, convergences, eaux oligotrophes. Le second principe est de considérer que les relations trophiques (relations proies-prédateurs) et l'intensité des flux (ce sont les taux métaboliques) sont essentiellement dépendants de la taille des individus. En conséquence, on a distingué un certain nombre de classes de tailles d'organismes auxquelles sont affectées des valeurs de biomasse et de flux. A cette façon de considérer le réseau trophique est associé le troisième principe de la stratégie, l'approche globale. Cette dernière revient à mesurer les paramètres du zooplancton, non pas sur chacun des différents éléments d'une population (espèces et stades de développement), mais sur sa totalité. L'approche globale se justifie sur un plan théorique car il n'y a aucune raison de ne pas associer à des groupes de proies des groupes de prédateurs, de mêmes classes de tailles (LE BORGNE, 1982 *a*) et sur un plan pratique, en raison de la grande diversité spécifique des peuplements tropicaux du large. De plus, on peut montrer que l'une des catégories

(1) Il s'agit de l'approche « globale » (holistic) des écosystèmes, l'analyse des réseaux, la thermodynamique et la mécanique statistique.

dimensionnelles, le mésozooplancton, présente un comportement homogène vis-à-vis des principaux facteurs du milieu (LE BORGNE et ROGER, 1983). La stratégie ainsi définie est à rapprocher de l'opinion exprimée par VINOGRADOV et MENSHTUKIN (1977) : « ... the communities of open tropical waters present a great advantage : because they are far less subject to seasonal variations, the system may be considered to be in equilibrium at any given moment (...) Therefore a judgment on the energetic balance of the system may be formed from relatively short-term observations of one and the same community. The highly complex species structure of the tropical communities and their great diversity present

no special difficulties in the evaluation of their functioning if based on energetic principles ».

L'étude qui suit est surtout basée sur les résultats obtenus aux points fixes lors des campagnes du *Capricorne* de 1973 à 1979, en raison essentiellement de leur homogénéité, condition essentielle à la comparaison de zones différentes. Elle est la suite de l'étude de LE BORGNE et ROGER (1983) sur les principales caractéristiques de la composition faunistique, chimique et de la physiologie des populations planctoniques, car elle les associe à présent à la structure hydrologique et aux autres éléments du réseau trophique (phytoplancton et particules). On examinera donc successivement les biomasses,

TABLEAU I

Caractéristiques des points fixes réalisés lors des campagnes du N/O *Capricorne* et du N/O *Jean Charcot* (station de répétition de la campagne GUIDOME, GROUPE MEDIPROD, 1977) dans le Golfe de Guinée (STT : situation tropicale typique avec absence de nitrates en surface)

Position, date and hydrographical characteristics of R/V Capricorne and Jean Charcot several day-long stations in the Gulf of Guinea. STT : typical tropical structure, i.e. without any nitrate in the surface layer

N°	Position	Date	Structure hydrologique
A	9°20'S - 9°30'E	13 - 16 - II -1975	dôme d'Angola
B	11°10'S - 5°30'W	24 - 26 - II -1975	eaux oligotrophes
C	0°30'S - 4°30'W	1 - 4 - III -1975	équateur (saison "chaude")
D	15°00'S - 5°40'W	26 - 28 - VII -1975	dérive de Benguela
E	12°00'S - 5°24'W	1 - 3 - VIII-1975	eaux oligotrophes
F	0°20'S - 4°30'W	6 - 8 - VIII-1975	upwelling équatorial
GUIDOME	13°30'N - 22°10'W	6 - 10 - X -1976	dôme de Guinée
7706 - 1	0°11'N - 4°12'W	11 - VII -1977	upwelling équatorial
7706 - 3	0°02'N - 3°05'W	13 - VII -1977	" "
G	6°00'S - 4°00'W	12 - 14 -VIII-1978	" "
H	2°30'S - 4°00'W	15 - 17 -VIII-1978	" "
I	0°30'S - 4°00'W	21 - 23 -VIII-1978	" "
J	5°00'S - 4°00'W	4 - IX -1978	" "
K	3°35'S - 4°00'W	5 - IX -1978	" "
L	1°20'S - 4°00'W	6 - IX -1978	" "
M	0°09'S - 4°00'W	7 - IX -1978	" " (STT)
N	2°00'N - 4°00'W	8 - IX -1978	convergence nord-équator.
O	3°50'N - 4°00'W	9 - IX -1978	courant de Guinée
Q	10°15'S - 5°10'W	14 - 15 - IV -1979	eaux oligotrophes
R	3°00'S - 4°24'W	18 - 20 - IV -1979	z.équator.(sais.chaude)
S	0°00' - 4°00'W	21 - 23 - IV -1979	" " "
T	2°00'N - 4°05'W	25 - 26 - IV -1979	convergence nord-équator.

l'excrétion et la production du zooplancton-micronection, en considérant à chaque fois leur distribution verticale, l'importance des différentes catégories dimensionnelles et le rôle par rapport aux particules de taille inférieure ($< 50 \mu\text{m}$).

2. MÉTHODES

La validité des résultats qui seront présentés par la suite, dépendant des méthodes utilisées et celles-ci n'étant pas encore d'un emploi généralisé dans le cas des flux, il a paru important d'en fournir une description détaillée lorsque ceci n'avait pas encore été fait auparavant.

2.1. Les points fixes

Leurs positions et caractéristiques sont indiquées dans le tableau I.

2.2. Structure du réseau trophique

Basée sur un critère de taille, la structure du réseau trophique comprend un ensemble hétérogène. Les particules, qui servent de proies au microzooplancton, au mésozooplancton et à une partie du macrozooplancton-micronection. Les particules sont tamisées sur une soie de $50 \mu\text{m}$ et retenues sur filtres en fibres de verre Whatman GF/C ou Gelman A (le problème posé par l'utilisation de ces filtres est discuté par HERBLAND et LE BOUTELLER, 1981); le *microzooplancton*, retenu par une soie de $50 \mu\text{m}$ de vide de maille et passant à travers celui de $200 \mu\text{m}$, est constitué principalement de stades larvaires de Copépodes (*nauplii* et stades copépodites), individus microphages qui ingèrent les particules; le *mésozooplancton*, retenu par une soie de $200 \mu\text{m}$ et passant à travers un tamis métallique de 5 mm est constitué essentiellement de microphages (LE BORGNE et ROGER, 1983), lui aussi; le *macrozooplancton-micronection*, prélevé avec un filet OMORI (1965) de 2 mm de vide de maille comprend à la fois des microphages et des zooplanctonophages dont la proportion n'a pas été déterminée. Rappelons, enfin, que le vocable de « microzooplancton » ne recouvre pas les petits hétérotrophes passant à travers une maille de $50 \mu\text{m}$.

2.3. Les mesures aux points fixes

2.3.1. PRINCIPE DU CALCUL DES QUANTITÉS DE CARBONE, AZOTE ET PHOSPHORE EXCRÉTÉES, PRODUITES ET INGÉRÉES PAR LE ZOOPLANCTON

Ce sont les produits des taux d'excrétion, production ou ingestion (rapportés à l'unité de biomasse et de temps) par la biomasse des organismes. Seul

le taux d'excrétion a été mesuré, les deux autres en étant déduits par l'intermédiaire du rendement net en croissance (K_2), déterminé par la méthode des rapports C/N/P (LE BORGNE, 1978 a) dans le cas du taux de production et par l'intermédiaire du rendement d'assimilation (D) dans le cas du taux d'ingestion. Les taux d'excrétion étant fonction de la température et celle-ci variant le long de la colonne d'eau, on a subdivisé la couche 0-100 m en tranches isothermes de 1 à 2 °C. A chaque tranche correspond une valeur de taux, e_{θ_i} , et une fraction de la biomasse des 100 premiers mètres, b_{θ_i} . Le taux moyen de la colonne d'eau, E , est donc :

$$E = e_{\theta_1}b_{\theta_1} + e_{\theta_2}b_{\theta_2} + \dots + e_{\theta_n}b_{\theta_n} \quad (1)$$

La biomasse totale de la couche 0-100 m, B , susceptible de varier au cours d'un cycle nyctéméral du fait des migrations verticales du zooplancton, a été évaluée à partir de prélèvements régulièrement espacés dans le temps pour le mésozooplancton, mais moins fréquents pour les deux autres classes de tailles. Les quantités totales excrétées sont alors le produit de E par B pour chaque cycle de 24 h. Les valeurs présentées par la suite seront les moyennes des différents cycles de chaque point fixe.

2.3.2. MESURE DES BIOMASSES

B est la moyenne pour un cycle de 24 h des prélèvements verticaux au filet WP-2 (UNESCO, 1968) effectués toutes les 4 h pour le mésozooplancton, au filet WP-2 de $50 \mu\text{m}$ (ce filet, de même longueur que le WP-2, avait un diamètre d'ouverture plus petit, de 49 cm) de façon moins régulière pour le microzooplancton et de prélèvements obliques au filet OMORI (1965) à 12 h et entre 20 h et 0 h pour le macrozooplancton-micronection (ROGER, 1982 a). Les couches échantillonnées par les filets sont présentées sur la figure 1 pour le mésozooplancton; ce sont les couches 0-100 et 0-400 m pour le macrozooplancton-micronection et 0-100 m pour le microzooplancton. Les données de la campagne GUIDOME du N/O *Jean-Charcol* sont celles de la station de répétition (GROUPE MEDIPROD, 1977) et ont été obtenues de la même manière que celles des points fixes du N/O *Capricorne*.

Les filets ont été munis de profondimètres et de débitmètres ou DDR (depth-distance-recorder) TSK afin de connaître avec le maximum de précision la profondeur atteinte et le volume filtré. Ces informations conditionnent la validité d'observations réalisées parfois dans des zones de courants importants, telle que la zone équatoriale. D'autre part, il n'y a jamais eu de prélèvements au lever ni au coucher du soleil, au moment où les migrations verticales sont les plus intenses.

La biomasse totale, B , est généralement exprimée

TABLEAU II

Comparaison des biomasses présentes dans une couche superficielle à celle de la couche 0-100 m (ou 0-60 m au point A) obtenues à partir du poids sec d'échantillons prélevés en traits verticaux avec le filet WP-2 et ceux obtenus à partir du phosphore du zooplancton prélevé à plusieurs niveaux avec la bouteille NISKIN de 30 l. s : écart-type; n : nombre de prélèvements; rejet de l'hypothèse nulle, H_0 , du test de Wilcoxon au seuil de risque 5%

A comparative study of the ratios (m) between biomass of an upper layer and that of the 0-100 m one (0-60 m at St. A) as calculated from dry weight values of the WP-2 net and zooplankton phosphorus values of the NISKIN 30 l bottle. s: standard deviation; n: number of catches; H_0 is the null hypothesis of the Wilcoxon test, $p < 0.05$ the probability of rejection

N°	Couche considérée	Filet WP-2			Bouteille			H_0 rejetée ($p < 0,05$)
		m	s	n	m	s	n	
A	0-20/0-60	0,49	0,17	7	0,18	0,05	5	oui
C	0-30/0-100	0,47	0,12	7	0,27	0,07	4	oui
G	0-60/0-100	0,80	0,13	13	0,84	0,03	3	non
H	0-50/0-100	0,74	0,12	16	0,71	0,02	3	non
Q	0-40/0-100	0,44	0,14	9	0,40	0,12	4	non
R	0-50/0-100	0,75	0,11	15	0,65	0,12	5	non

en poids sec. Elle peut être convertie en poids sec sans cendre, C, N, ou P par l'intermédiaire des pourcentages du tableau VI de LE BORGNE et ROGER (1983).

2.3.3. DISTRIBUTION VERTICALE DE LA BIOMASSE DU ZOOPLANCTON

La détermination des rapports b_{θ_1} , entre la biomasse présente dans une couche de température θ_1 et celle de la colonne 0-100 m, s'est faite à partir de prélèvements réalisés avec une bouteille NISKIN de 30 l à 7 h et 15 h pour le micro- et le mésozooplancton. La biomasse du zooplancton prélevé à 6 ou 8 niveaux de la colonne d'eau, et tamisé successivement sur des soies de 200 et 50 μm de vide de maille, est exprimée en quantités de phosphore. Cet élément a été choisi car il pouvait être analysé immédiatement après le prélèvement.

Le problème qui se pose est double : (1) le schéma de distribution verticale établi à 7 h et 15 h est-il respecté aux autres heures de la journée ? (2) quelle valeur peut-on accorder à ce schéma obtenu en capturant le zooplancton avec une bouteille de 30 l ? Le premier point sera discuté lors de l'étude des variations nycthémerales (cf. 3.1.1.). Le second se pose si l'échantillonnage est tronqué du fait de l'évitement de la bouteille par les formes les plus vagiles du zooplancton ou si le volume est trop petit pour fournir un échantillon représentatif de la biomasse en place. Afin de contrôler le bien-fondé de l'échantillonnage à la bouteille, on a comparé les pourcentages de poids sec de mésozooplancton obtenus avec le filet WP-2 lors des

cycles nycthémeraux à ceux de la bouteille pour les mêmes couches. Le tableau II montre que ces pourcentages ne sont pas significativement différents dans 4 cas sur 6, avec le test de Wilcoxon ($p < 0,05$). Dans les deux autres cas, le rejet de l'hypothèse nulle n'est d'ailleurs pas imputable exclusivement à l'utilisation de la bouteille, les incertitudes sur le volume filtré et la profondeur maximum atteinte par les filets étant plus grandes pour les traits verticaux superficiels (0-20 et 0-30 m aux points A et C) que pour les traits plus profonds (cf. 3.1.1.).

Les résultats du tableau II permettent donc de penser que le schéma de distribution verticale obtenu avec la bouteille est comparable à celui que l'on aurait obtenu avec le filet pour le mésozooplancton. Il est bon de souligner le fait que le schéma de distribution est plus fin avec la bouteille qu'avec le filet : tandis que ce dernier a échantillonné l'ensemble de la couche 0-50 m au point R, la bouteille a prélevé à 4 niveaux différents de cette même couche.

2.3.4. MESURES DE L'EXCRÉTION D'AZOTE ET DE PHOSPHORE

Les taux d'excrétion d'azote total et ammoniacal et de phosphore total et minéral ont été mesurés sur des animaux mis en incubation pendant 18 à 20 h à une ou deux températures. Les taux e_{θ} des autres températures, θ , ont été déduits des valeurs mesurées par une loi de Q_{10} , $e_{\theta} = a \cdot b^{\theta}$ déterminée à chaque point fixe dans le cas du micro- et du mésozooplancton (LE BORGNE, 1982 b). Ceux du micronecton sont les valeurs de ROGER (1982 b),

TABLEAU III

Exemple de calcul du taux moyen d'excrétion totale d'azote dans la couche 0-100 m, E, au point G1, pour le mésozooplancton. Les symboles sont décrits dans le texte. En italiques : taux d'excrétion mesuré

An example of the calculation of 0-100 m mean total nitrogen excretion rate, E, for the mesozooplankton of station G1. The water column was shared into five isothermal layers of temperature θ and limiting depths shown on the table. e_{θ} is the rate measured (in italics) at θ or inferred from a Q_{10} -type law; b_{θ} is the ratio between zooplankton biomass in the θ layer and that of the 0-100 m layer

θ (°C)	limites (m)	b_{θ}	e_{θ} ($\mu\text{atgN}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$)	$b_{\theta}e_{\theta}$
22	0-56	0,787	<i>1,689</i>	1,329
21	56-64	0,060	1,591	0,095
19	64-75	0,066	1,412	0,093
17	75-90	0,058	1,253	0,073
15	90-100	0,028	1,112	0,031
			$E = \sum b_{\theta}e_{\theta} \approx$	1,621

mesurés à 17 °C. La durée des expériences, d'une vingtaine d'heures, intègre les variations nycthémerales probables des taux métaboliques. L'ensemble des valeurs est présenté dans LE BORGNE et ROGER (1983) et les méthodes sont discutées par ROGER (1982 b) et LE BORGNE (1982 b).

2.3.5. CALCUL DE LA PRODUCTION

La production est déduite de l'excrétion par l'intermédiaire du rendement net en croissance, K_2 , du méso- et du microzooplancton, calculé à chaque point fixe (se reporter à LE BORGNE, 1978 a, 1982 c et LE BORGNE et ROGER, 1983) pour le carbone, l'azote et le phosphore.

2.3.6. EXEMPLE DE CALCUL APPLIQUÉ AU MÉSO-ZOOPLANCTON DE LA STATION G1 (PREMIER CYCLE DE 24 H DU POINT G)

Le cycle commence à 8 h et consistera en : (1) 2 profils verticaux de température à 6 h et 18 h avec une sonde STDO Bisselt-Berman, qui serviront à choisir les niveaux des couches isothermes. Au point G, il y a 5 couches (tabl. III) et celle de 19 °C, par exemple, est limitée par l'isotherme 20 °C à 64 m et 18 °C à 75 m; (2) 6 traits verticaux WP-2 permettront de calculer une valeur moyenne du poids sec (p.s.) du mésozooplancton des 100 premiers mètres pour le premier cycle nycthémeral : $B = 3\,685 \text{ mg p.s./m}^2$. Sur les mêmes prélèvements auront lieu les mesures de C, N, P de constitution du mésozooplancton; (3) 2 profils verticaux dressés à partir des 6 ou 8 niveaux échantillonnés par la bouteille NISKIN de 30 l. b_{θ} est le rapport entre la quantité de phosphore présente dans la couche

de température θ et celle intégrée pour la colonne 0-100 m. Les valeurs de b_{θ} du tableau III sont les moyennes des deux profils de 7 h et 15 h; (4) une série de mesures d'excrétion de N et P sur des animaux prélevés à 20 h et à deux températures (17 et 22 °C). Les taux d'excrétion d'azote aux autres températures (15, 19 et 21 °C) sont déduits de la relation $e_{\theta} = ab^{\theta} = 0,456 \times 1,0615^{\theta}$ (0,456 et 1,0615 étant déduits de $e_{22} = 1,689$ et $e_{17} = 1,253$). Le Q_{10} est donc de $(1,0615)^{10} = 1,817$. Un calcul analogue est fait pour le phosphore.

Le taux moyen d'excrétion totale d'azote de la couche 0-100 m $E = 1,621 \mu\text{atg N/mg p.s./j}$ (tabl. III) obtenu avec la formule (1) est voisin de celui mesuré à 22 °C (1,689) puisque 78,7 % de la biomasse du mésozooplancton se trouvent dans la couche à 22 °C. Le taux de production, P, est déduit de 1,621 par l'intermédiaire du rendement K_2 de l'azote qui est de 0,600 à la station G1 (LE BORGNE, 1982 c).

$$K_2 = \frac{P}{P+E} \Leftrightarrow P = E \times K_2 \times (1 - K_2)^{-1}$$

$$\Rightarrow P = 1,621 \times 14 \times 0,600 \times (0,400)^{-1}$$

$$P = 34,0 \mu\text{gN/mg p.s./j}$$

Les quantités excrétées et produites lors de G1 sont donc, pour la couche 0-100 m, $B \times E$ et $B \times P$, soient respectivement $5\,973 \mu\text{atg N/m}^2/\text{j}$ et $13\,090 \mu\text{g N/m}^2/\text{j}$. Des calculs analogues ont été faits pour les deux autres cycles de 24 h du point G, G2 et G3 et permettent le calcul de valeurs moyennes, pour ce point fixe, d'excrétion (tabl. IV) et de production (tabl. VII).

Un calcul identique a été fait pour le microzooplancton. Les données d'excrétion du micro-

nection pour les couches 0-100 m et 100-400 m, mesurées à 17 °C, sont celles de ROGER (1982 b). Enfin, l'estimation de l'excrétion du mésozooplancton dans la colonne 100-500 m, où il n'y a pas eu d'étude de la distribution verticale, a été faite en supposant que le taux moyen d'excrétion de cette couche était celui de la température moyenne de 11 °C. Ce mode de calcul revient à supposer que la biomasse est régulièrement répartie de part et d'autre de cet isotherme. Ce calcul simplifié a aussi été utilisé pour la couche 0-100 m est comparé aux valeurs obtenues en tenant compte de la distribution verticale de la biomasse (b_{θ}). Dans tous les cas, le taux moyen obtenu en considérant la température moyenne de la couche 0-100 m est sous-estimé, ce qui traduit une distribution verticale de l'excrétion dissymétrique par rapport à l'isotherme et plus superficielle. S'il en était ainsi pour la colonne 100-500, l'excrétion serait également sous-estimée pour cette couche.

2.4. Les mesures sur les particules

Les méthodes d'échantillonnage et d'analyse de la production primaire au ^{14}C et du phosphore organique particulière sont décrits dans HERBLAND *et al.* (1982) et HERBLAND (1983), respectivement.

2.5. Les tests statistiques

On a eu recours généralement aux tests non-paramétriques et au coefficient de corrélation de rang de Spearman, r_{sp} , décrits dans SIEGEL (1956) et à l'équation de la droite des moindres rectangles décrite dans DAGNELIE (1969-1970).

3. ÉTUDE DES BIOMASSES DU ZOOPLANCTON ET DU MICRONECTON

Le but de la mesure des biomasses des animaux pélagiques est double. Le premier, le plus généralement invoqué, est de dresser une cartographie de l'abondance du zooplancton dans une région, pour les différentes saisons hydrologiques. Le second est de déterminer la part respective des différents organismes dans la biomasse totale afin de dresser un schéma de la structure de l'écosystème pélagique, basé, ainsi qu'on l'a vu, sur les tailles. Ces deux aspects de l'étude des biomasses supposent au préalable la prise en considération de leur variabilité à court terme, en relation avec la distribution hétérogène des organismes, leurs migrations verticales, les oscillations à court terme de la structure hydrologique. Variabilité, importance respective des différentes tailles, distribution verticale et répartition géographique pourront être étudiées successivement à partir des données de biomasses recueillies de façon identique de 1973 à 1979.

3.1. Variabilité à court-terme des biomasses

L'examen des valeurs de poids sec ou de matière organique (poids sec sans cendre) du mésozooplancton de radiales transéquatoriales, fait apparaître des fluctuations d'amplitude variable, certaines étant liées à l'existence de système dont les abondances sont réellement différentes, d'autres à des oscillations à court terme, traduisant parfois l'alternance du jour et de la nuit (LE BORGNE, 1977 a; VOITURIEZ *et al.*, 1982). Des variations d'origines différentes peuvent se produire également et le but de l'étude qui suit est de tenter de les interpréter à la lumière des observations faites toutes les 4 h aux points fixes (fig. 1). Précisons que l'objectif final de ces mesures fréquentes n'était pas d'en étudier la variabilité, mais de fournir une estimation des biomasses aussi satisfaisante que le permettaient les moyens en personnel et en matériel mis en œuvre. Enfin, on considérera séparément le microzoo-, le mésozooplancton et le micronection-macroplancton qui ont été étudiés différemment.

3.1.1. LE MÉSOZOOPLANCTON

Compte tenu de la forme de la distribution des valeurs de poids secs autour de leur moyenne (m), il est permis de définir un intervalle de confiance symétrique de part et d'autre de cette dernière, dont les bornes sont à $m \pm i$. Le demi-intervalle, i , est pris égal à $t_{0,05} \cdot s / \sqrt{n}$ ($t_{0,05} = t$ de Student; $s =$ écart-type; $n =$ nombre de valeurs). Exprimé en pourcentage de la moyenne, i/m varie de 5,6 à 51,9 % (tabl. IV) aux différents points fixes et ne serait pas réduit de façon systématique si l'on utilisait la matière organique au lieu du poids sec. La seule exception est celle du point H où la présence d'organismes gélatineux (Salpes) en quantité variable d'un trait à l'autre a entraîné des variations importantes du poids sec, mais que l'on ne retrouve pas pour la matière organique : le rapport i/m passe en effet de 14,0 % avec le premier à 7,7 % avec le second. L'absence d'amélioration systématique avec les valeurs de matière organique dans les autres cas, traduit probablement une variabilité faible de la constitution des organismes d'un prélèvement à l'autre et la très forte dominance des Crustacés (LE BORGNE et ROGER, 1983), observation qui peut être rapprochée de celle de RAZOULS (1981).

On peut reconnaître plusieurs sources de variations au pourcentage i/m :

1. L'évolution des paramètres de l'environnement, du début à la fin des points fixes. La durée assez courte des points fixes, au cours desquels un maximum de quatre cycles nyctéméraux a pu être suivi, ne permet pas de mettre en évidence une évolution dans le temps des poids secs (fig. 1). Les

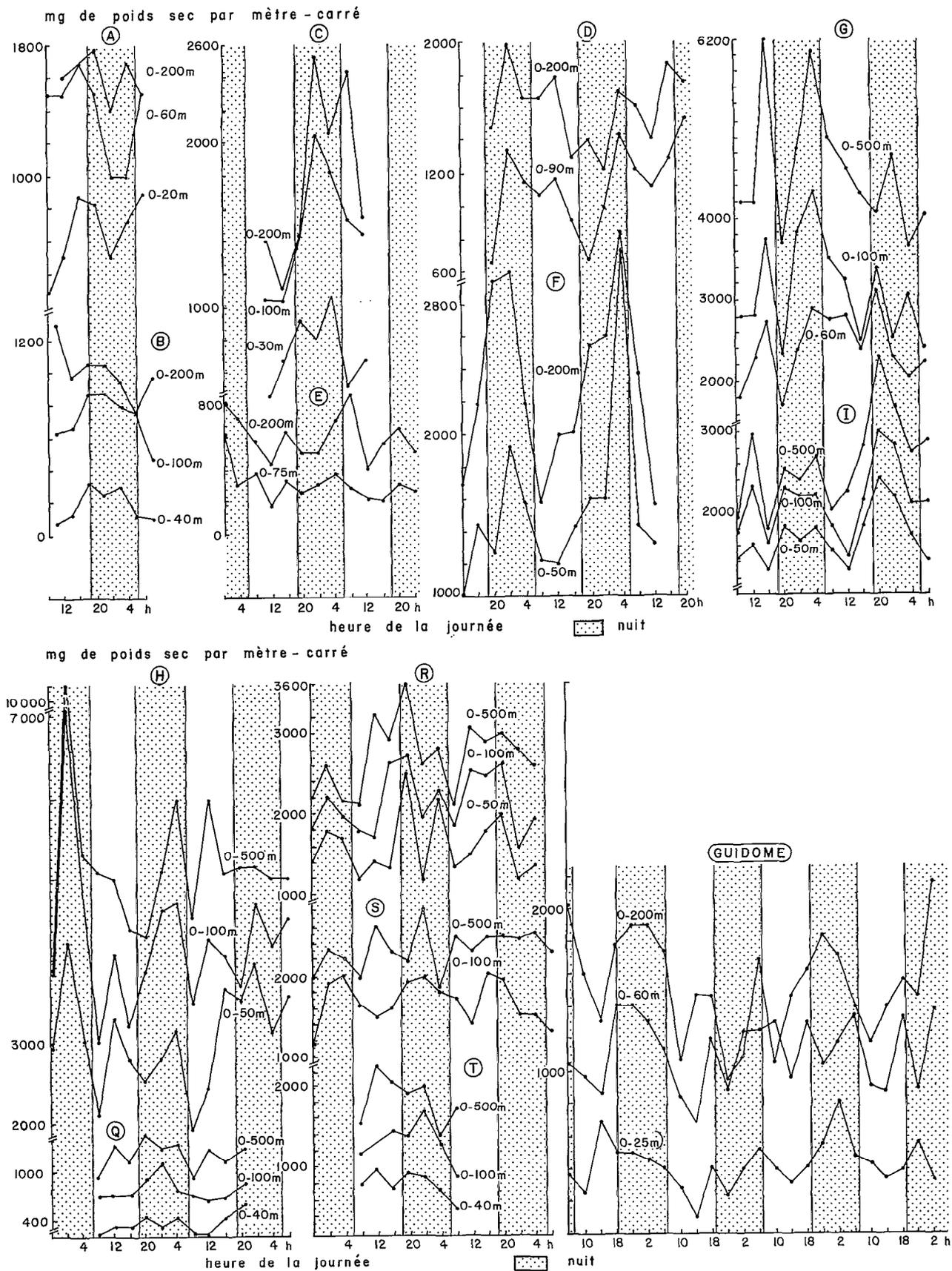


FIG. 1. — Évolution des valeurs de poids sec de mésozooplancton par mètre-carré au cours du temps aux 14 points fixes étudiés et pour les 2 ou 3 couches échantillonnées (les données de GUIDOME sont celles du GROUPE MEDIPROD, 1977)

Time-series of mesozooplankton dry weights at the 14 long-duration stations and for the 2 or 3 sampled layers (data on GUIDOME are those of GROUPE MEDIPROD, 1977)

TABLEAU IV

Moyenne des valeurs de poids secs (mg.m^{-2}) de mésozooplancton (m) aux 14 points fixes et pour les différentes couches ; amplitude du demi-intervalle de confiance de la moyenne, i , rapportée à cette dernière (i/m en pourcents, $P = 95\%$) ; rapport de la biomasse nocturne moyenne, B_N , à celle de jour, B_J ($n =$ nombre de prélèvements). Les données de GUIDOME sont celles du GROUPE MEDIPROD (1977)

Mesozooplankton mean dry weights (mg.m^{-2}) for each sampled layer of the 14 long-duration stations ; 95 % half-confidence interval, i , as percent of m (i/m) ; ratio between the night mean dry weights, B_N and that of the day, B_J ($n =$ number of hauls made every 4 h).

Data on GUIDOME are those of GROUPE MEDIPROD (1977)

Sta.	Couche	n	m	$i/m(\%)$	B_N/B_J	Sta.	Couche	n	m	$i/m(\%)$	B_N/B_J	Sta.	Couche	n	m	$i/m(\%)$	B_N/B_J	
A	0-20 m	7	656	25,8	1,08	B	0-40 m	7	186	51,9	1,87	C	0-30 m	7	727	28,2	1,38	
	0-60	7	1273	23,7	0,74		0-100	7	662	32,6	1,22		0-100	7	1473	23,9	1,67	
	0-200	6	1615	8,2	1,03		0-200	6	946	23,9	1,09		0-200	7	1874	29,3	1,30	
D	0-90	13	1124	14,4	0,99	E	0-75	13	303	23,3	1,35	F	0-50	14	1564	19,1	1,45	
	0-200	13	1608	8,8	0,99		0-200	13	616	15,0	1,04		0-200	14	2325	13,3	1,49	
G	0-60	13	2446	11,1	1,15	H	0-50	16	3060	11,0	1,07	I	0-50	12	1700	13,3	1,44	
	0-100	16	3081	10,0	1,09		0-100	16	4249	11,7	1,18		0-100	15	2133	10,7	1,28	
	0-500	13	4596	10,5	0,97		0-500	16	5341	14,0	1,13		0-500	13	2657	13,5	1,23	
Q	0-40	10	356	27,7	1,74	R	0-50	15	1584	13,6	1,30	T	0-40	7	815	18,5	1,21	
	0-100	9	756	14,1	1,31		0-100	15	2122	10,1	1,08		0-100	6	1314	21,4	1,24	
	0-500	10	1248	11,1	1,25		0-500	15	2714	8,7	0,98		0-500	7	1850	15,1	0,93	
GUIDOME	0-25	24	411	14,2	1,33	S	0-100	18	1694	7,4	1,19							
	0-60	24	1090	8,4	1,17		0-500	18	2371	5,6	0,96							
	0-200	24	1531	8,9	1,14													

paramètres hydro-chimiques se sont, quant à eux révélés stables, à l'exception de leur distribution verticale soumise à des oscillations en relation avec les ondes internes et dont il sera question au paragraphe « 3 ». En conséquence, on peut admettre que les points fixes représentent des systèmes stables pendant la période d'observation et donc seulement soumis à des variations à court terme, de l'ordre de la journée.

2. Le nombre de prélèvements. Le rapport i/m , fonction de $t_{0,05}$ et de n , est naturellement plus faible pour les séries importantes de traits, de même profondeur, que pour les courtes séries (fig. 2). On observe que pour les traits 0-100 m, 0-200 m et 0-500 m, i est inférieur à 15 % de la moyenne pour les séries de 10 traits et plus, cette valeur tombant en dessous de 10 % à partir des séries de 18 traits, ce qui représente trois cycles nycthé-

méraux successifs. Pour les traits de profondeur inférieure à 100 m, le pourcentage de 15 % est atteint à partir de 15 traits (fig. 2). Ces résultats montrent, d'une part, qu'il est indispensable de réaliser des points fixes de 48 heures au moins si l'on désire une estimation correcte de la moyenne en l'absence de loi établie pour la variabilité et d'autre part, que celle-ci est plus importante pour les traits peu profonds.

3. La profondeur des prélèvements. La valeur la plus élevée de la variabilité, pour les traits superficiels, a plusieurs causes. Tout d'abord, les erreurs d'origine méthodologique sont plus importantes sur les traits verticaux peu profonds en raison de la faiblesse du volume filtré et de l'incertitude sur les niveaux traversés par le filet, certaines couches pouvant être mieux échantillonnées que d'autres. Or, ces traits peu profonds ont été réalisés dans la

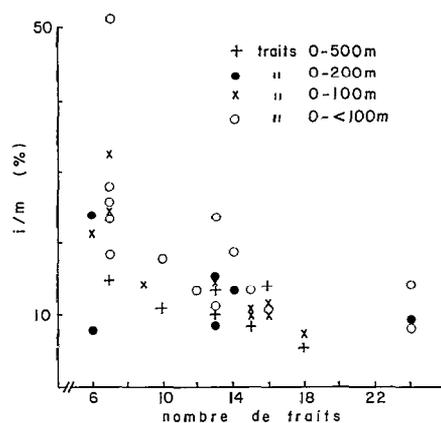


FIG. 2. — Relation entre la valeur du demi-intervalle de confiance de la moyenne du poids sec de zooplancton, i/m (en pourcentage de la moyenne) et le nombre de traits effectués aux différents niveaux des points fixes

Half confidence interval (95 % level) of the mean zooplankton dry weight (in percent of the mean, i/m) versus number of the hauls (« traits ») made at the various stations and levels

couche homogène généralement à la base de laquelle se trouve le maximum de mésozooplancton (cf. 3.2.2.2.); il suffit alors que le filet ait prélevé tantôt un peu plus profondément, tantôt moins, pour que la variabilité soit fortement augmentée. La seconde cause, liée elle aussi à la présence du maximum de mésozooplancton dans la thermocline, provient des oscillations de cette dernière en liaison avec les ondes de marée par exemple. Dans ces conditions, les traits ayant été réalisés à la même profondeur, une remontée de la thermocline pourra provoquer une augmentation du poids sec, alors qu'une descente se traduira au contraire par une diminution. Ceci n'a toutefois pu être mis en évidence sur les données de la campagne GUIDOME, où l'on disposait de quatre cycles nycthémeraux successifs : les remontées de la thermocline de la profondeur 30 m à celle de 15 m ne sont pas accompagnées de valeurs plus fortes de biomasse pour la couche 0-25 m, même quand on sépare les traits de jour des traits de nuit (peut-être faut-il attribuer cet insuccès au caractère rustique de l'échantillonnage). Enfin, l'effet des migrations verticales peut se faire davantage sentir dans les niveaux supérieurs, ce qui a pour conséquence d'augmenter encore la variabilité des traits superficiels.

4. La migration verticale des organismes. Les variations nycthémeraales du poids sec sont en effet plus sensibles pour les traits peu profonds que pour les traits 0-200 m ou 0-500 m. Le test des signes ($p < 0,05$) fait apparaître des rapports poids secs nocturnes/poids secs diurnes significativement supérieurs à l'unité pour les traits 0-200, 0-100 et 0-<100 m. De même, les rapports entre, d'une part, le pourcentage de biomasse présente la nuit dans les niveaux supérieurs par rapport à celle des 200 ou 500 premiers mètres et, d'autre part, le pourcentage de biomasse diurne, sont supérieurs à l'unité de façon significative (1). Les variations nycthémeraales sont plus nettes à l'équateur (points F, I, S), mais ceci ne doit probablement pas être mis sur le compte de la richesse de la zone, les points H et G aux biomasses les plus importantes ne présentant pas de variations marquées alors que le point Q, situé dans les eaux oligotrophes, en montre au contraire (fig. 1).

L'observation de variations nycthémeraales est classique en planctologie et avait déjà été faite dans le dôme d'Angola par HERBLAND et STRETTA (1973) pour le mésozooplancton capturé avec un filet de 505 μm dans les 100 premiers mètres. Il serait cependant intéressant de dépasser le stade de la simple observation et de fournir un modèle prédictif des variations nycthémeraales afin de déduire d'une seule valeur ponctuelle la moyenne journalière. Les seules données qui se prêtent à un modèle périodique de variations sont celles du point F (fig. 1) pour lequel l'ajustement aux lois suivantes s'est révélé satisfaisant :

traits 0-50 m :

$$B_t = B_0 + 341 \cos 15t \quad r = 0,794 \quad n = 13$$

traits 0-200 m :

$$B'_t = B'_0 + 626 \cos 15t \quad r = 0,825 \quad n = 15$$

B_0 et B'_0 étant les valeurs moyennes sur un cycle de 24 h (valeurs que l'on recherche), B_t et B'_t les valeurs observées au temps t (en heures). Une équation voisine a été proposée par KING et HIDA (1954, in: CASSIE, 1968) pour le plancton du Pacifique central nord, $\text{Log } V_t = \text{Log } V_0 + b \cos \alpha$, mais l'ajustement des données du point F à ce modèle n'est pas amélioré par la transformation logarithmique des poids secs.

Pour les autres points fixes, les variations sont moins périodiques, soit en raison de l'incertitude sur les mesures du fait de l'hétérogénéité spatiale et de la méthodologie, soit parce que le schéma

(1) On peut également utiliser le test de Wilcoxon pour comparer les valeurs de jour à celles de nuit, mais la différence est moins nette en raison du nombre réduit (< 10) de traits à certains points fixes. Ce test montre un enrichissement nocturne significatif pour les traits 0-500 m dans un seul cas sur 8 (point Q), 1/7 cas pour les traits 0-200 m, 3/9 cas pour 0-100 m (I, Q, S) et 5/9 pour les traits moins profonds (F, H, I, Q, GUIDOME).

est plus simple (loi du « tout ou rien » pour laquelle un simple rapport nuit/jour suffit), ou plus complexe et dans ce cas on manque de données pour le mettre en évidence. En première approximation, il n'est donc peut-être pas faux d'affecter aux valeurs de jour les facteurs de corrections suivants, moyennes des rapports nuit/jour du tableau IV :

— 0-200 m	: 1,154 ± 0,167
— 0-100 m	: 1,251 ± 0,138
— 0-40 à 60 m	: 1,314 ± 0,235

(les biomasses 0-500 m du zooplancton n'étant pas influencées de façon significative par les migrations nycthémerales, l'utilisation d'un facteur ne se justifie pas).

En conclusion, il est important de considérer séparément le cas des prélèvements superficiels de celui des prélèvements profonds. Les premiers présentent des différences marquées entre le jour et la nuit et sont davantage soumis aux migrations verticales du mésozooplancton que les seconds. Mais l'influence de ces migrations est perturbée par d'autres sources de variations (erreurs méthodologiques, hétérogénéité spatiale, oscillations de la structure verticale) dont il n'a pas été possible de déterminer l'importance parce que le plan d'échantillonnage n'avait pas été conçu dans ce but. L'enrichissement nocturne des couches superficielles a donc toute chance d'entraîner une modification du schéma de distribution verticale établi à 7 h et 15 h avec la bouteille de 30 l et, par voie de conséquence, une sous-estimation des quantités excrétées puisque les taux métaboliques sont plus élevés dans les couches superficielles chaudes, occupées davantage la nuit que le jour.

La variabilité plus faible des biomasses des 500 premiers mètres doit probablement être attribuée à l'absence d'apports nocturnes en quantités suffisantes, à partir des niveaux sous-jacents. L'essentiel des migrations verticales du mésozooplancton s'effectue dans cette couche et la profondeur de 500 m représente ainsi un bon niveau de référence pour cette catégorie d'animaux.

La variabilité aux points fixes est inférieure à celle observée en traversant des systèmes hydrologiques variés, lors de radiales transéquatoriales. A nombre de prélèvements sensiblement égal ($n = 21$ à 26), i/m est en effet de 8,9 % à GUIDOME (traits 0-200 m) contre 14,9 et 15,7 % lors des radiales de juillet 1975 (CAP 7506, LE BORGNE, 1977 a) et d'août 1978 (CAP 7802, VOITURIEZ *et al.*, 1982).

3.1.2. LE MACROZOOPLANCTON-MICRONECTON

Les migrations verticales sont beaucoup plus nettes que dans le cas du mésozooplancton. Le tableau II de ROGER (1982 a) montre en effet que 6 % seulement de la biomasse totale se trouvent

dans la colonne 0-100 m de jour, contre 48 % la nuit; les 400 premiers mètres ne comprennent pendant le jour que 30 % du poids sec nocturne. Ces variations nycthémerales, accompagnées de modifications importantes dans la composition des peuplements (LE BORGNE et ROGER, 1983), contribuent probablement à l'essentiel de la variabilité à court terme, les autres facteurs de variations étant mal connus et probablement mineurs.

Il n'est d'ailleurs pas étonnant que l'importance de ces variations nycthémerales augmente avec le rayon d'action des animaux, lui-même dépendant de leur taille, généralement : la fraction 50-200 μm ne présente pas de modification de sa biomasse entre le jour et la nuit dans la couche 0-100 m (données non publiées des points Q à T); le mésozooplancton en montre des significatives, mais d'amplitude relativement faible; le macroplancton-micronecton, enfin, est pratiquement absent de cette couche une partie du temps.

3.2. Répartition dimensionnelle des biomasses et distribution verticale

Des prélèvements de 0 à 100 m ou 0 à 500 m permettent de s'affranchir de l'effet des migrations verticales du micro- et du mésozooplancton respectivement, comme on vient de le voir, mais il est également important de déterminer la part respective des différentes catégories de tailles d'animaux car il n'est pas évident *a priori* qu'une zone pauvre en petits individus le soit également en grands individus, la répartition dimensionnelle pouvant être modifiée. Par ailleurs, tant du point de vue des relations zooplancton-particules que de celles du zooplancton et de ses prédateurs, il est nécessaire de déterminer la distribution verticale des concentrations et la position de leur maximum. Ces deux aspects complètent donc le schéma de répartition géographique qui sera établi en 3.3.

3.2.1. RÉPARTITION DIMENSIONNELLE : IMPORTANCES RESPECTIVES DU MICRO-, DU MÉSO- ET DU MACROZOOPLANCTON-MICRONECTON

La figure 3 représente la part, en pourcentage, des trois catégories de tailles considérées, pour la couche 0-500 m et pour l'azote aux points G à T. Le schéma serait très légèrement modifié si l'on considérait le poids sec, le carbone ou le phosphore en raison des rapports C/N et N/P et des pourcentages du poids sec en C, N, P très peu différents pour les trois catégories (LE BORGNE et ROGER, 1983).

Pour les points fixes, où l'on dispose de données de biomasses diurnes et nocturnes, le mésozooplancton représente en moyenne près de 75 % de la biomasse totale dans les 500 premiers mètres et 87 % dans les 100 premiers. Ces pourcentages

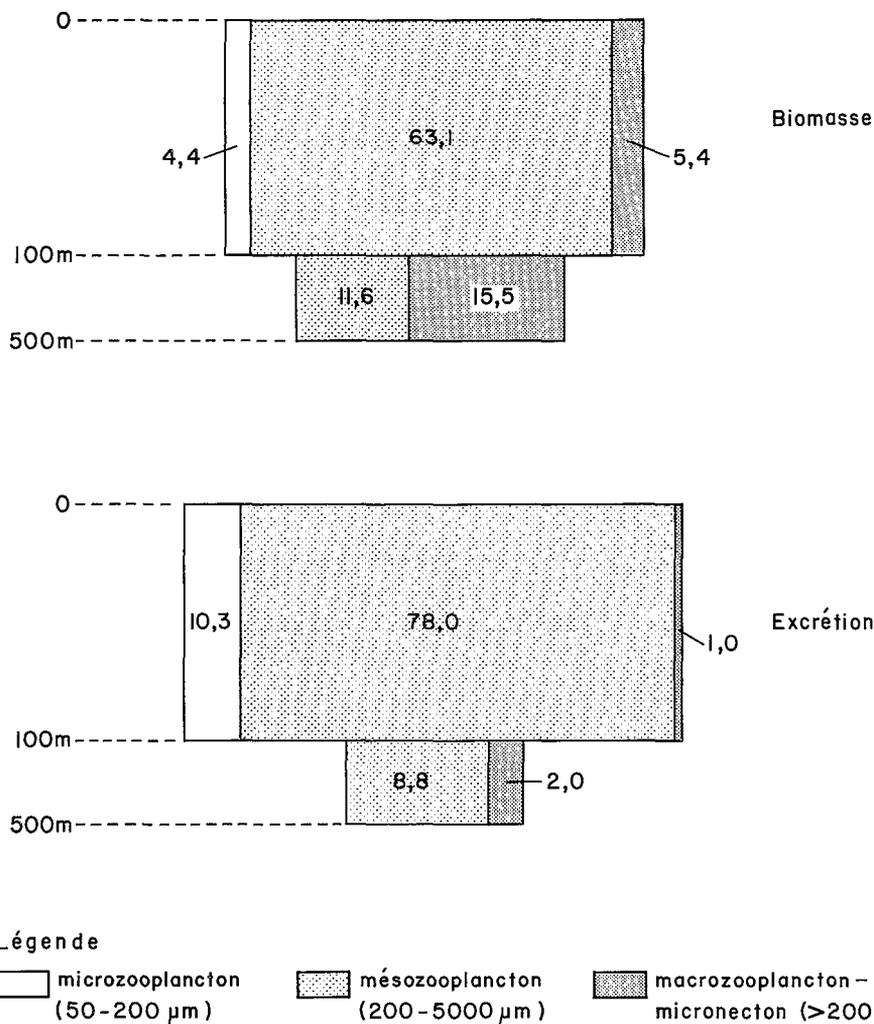


FIG. 3. — Importance, en pourcentage, de la biomasse et de l'excrétion totale d'azote des trois catégories dimensionnelles du zooplancton-micronekton dans les couches 0-100 m et 100-500 m par rapport à l'ensemble de la biomasse et de l'excrétion azotées
Percentage importance in total nitrogen excretion and biomass of the three size-classes of zooplankton-micronekton in 0-100 m and 100-500 m layers

moyens varient légèrement. Ainsi l'importance du microzooplancton par rapport à la biomasse de l'ensemble des individus de la couche 0-100 m, en moyenne de 6,1 %, s'étend-t-elle de 2,2 % au point H à 12,4 % au point Q (tabl. V) : ce rapport est d'autant plus faible que la zone est riche en chlorophylle « a », Chl_{a1} (valeurs intégrées de 0 à 150 m) ou en phosphore organique particulaire, POP :

(Micro/Micro+méso) — POP :
 $r_{sp} = 0,554^*$ (n = 13)

(Micro/Micro+méso) — chl_{a1} :
 $r_{sp} = 0,673^*$ (n = 10)

(* : r_{sp} significatif à 5 %).

Cette observation confirme donc la diminution de taille des individus que l'on observe des zones riches aux zones pauvres, tant pour celle des Copépodes (GRUZOV, 1971; LE BORGNE et ROGER, 1983) que celle du phytoplancton (MALONE, 1980; LE BOUTELLER, 1982).

En moyenne, sur 24 h et dans la couche 0-100 m, le macroplancton-micronekton constitue 7 % de la biomasse, en azote, du micro- et du mésozooplancton, ce pourcentage variant de 4,1 % au point H, à 11,2 % au point I (tabl. V). En revanche, il représente en moyenne plus de la moitié de la biomasse des animaux de la couche 100-500 m (fig. 3) : 35 %

TABLEAU V

Biomasse (en mg d'azote/m²) aux différents points fixes et pour les couches 0-100 et 100-500 m du zooplancton-micronecton. Importance, en pourcentage, des trois fractions de tailles (microzooplancton, mésozooplancton et macroplancton-micronecton) par rapport à l'ensemble de la biomasse azotée. Importance, en pourcentage de la biomasse du micro- et du mésozooplancton présente dans la couche homogène et la couche euphotique par rapport à l'ensemble de la biomasse de la colonne 0-100 m

Nitrogen biomass (mg N/m²) of zooplankton and micronekton in the 0-100 and 100-500 m layers at the several-day long stations. Percentage ratios between microzooplankton (50-200 μm), mesozoplankton (200-5000 μm) and macrozooplankton-micronekton (>2000 μm) biomasses and the total nitrogen biomass. Percentage ratios between micro- and mesozoplankton biomasses in the mixed layer (« couche homogène ») or the photic layer and that of the 0-100 m column

Stations		A*	B*	C*	D*	E*	F*	G	H	I	J	K	L	M	N	O	Q	R	S	T
0	Azote total	136	82	129	122	57	215	352	413	258	312	277	346	181	254	247	89	232	195	144
	% N microzpk.	-	-	-	-	-	-	5,4	2,2	3,5	6,4	5,4	4,9	8,8	6,3	6,1	12,4	3,9	6,7	7,6
	% N mésozpk.	-	-	-	-	-	-	89,2	93,7	85,3	87,5	88,5	86,7	80,7	85,8	85,8	83,2	88,8	87,7	83,3
	% N micronecton	-	-	-	-	-	-	5,4	4,1	11,2	6,1	6,1	8,4	10,5	7,9	8,1	4,5	7,3	5,6	9,0
100-500	N c. homogèn. {micro- %}	—	—	—	—	—	—	UPW												
	N c. 0-100 m {mésos- %}	12	26	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
M	N c. euphot. {micro- %}	-	-	-	-	-	-	70	57	57	69	54	77	82	70	46	100	58	78	89
	N c. 0-100 m {mésos- %}	73	74	55	69	100	67	79	70	79	82	83	78	80	82	56	100	74	71	90
100-500	Azote total	19	18	23	24	-	-	161	171	123	-	120	114	76	78	121	43	81	99	82
	% N mésozpk.	-	-	-	-	-	-	63	50	35	-	28	30	36	45	57	65	53	48	43
	% N micronecton	-	-	-	-	-	-	37	50	65	-	72	70	64	65	43	35	47	52	57

* mésozooplancton seulement UPW : situation d'upwelling (pas de couche homogène en température)

au point Q à 72 % au point K (tabl. V) (1). Pour l'une et l'autre couche, on n'observe pas de corrélation significative entre ces pourcentages et POP ou Chla_a.

Ces résultats montrent donc que pour les zones du large, la mesure de la biomasse du mésozooplancton, catégorie la plus souvent étudiée, reflète assez bien la richesse de l'ensemble des organismes de 50 μm à environ 10 cm. Cette affirmation ne préjuge pas de l'importance du necton, ni du microzooplancton inférieur à 50 μm, qui n'ont pas été échantillonnés. SOROKIN (1981) estime en effet que la totalité du microplancton représenterait de 20 à

60 % de la biomasse du mésozooplancton dans la zone équatoriale du Pacifique.

3.2.2. RÉPARTITION VERTICALE

L'étude ne concerne que le micro- et le mésozooplancton pour lesquels on dispose de données assez précises de répartition verticale dans la couche 0-100 m avec la bouteille de 30 l. Le cas du micronecton, aux migrations verticales importantes et de répartition plus profonde (cf. 3.1.2.) est quelque peu différent dans la mesure où une part importante des animaux n'est pas inféodée directement à la présence du phytoplancton dans la zone euphotique.

(1) Le tableau III de ROGER (1982 b) sur l'importance respective du micro-, du mésozooplancton et du macroplancton-micronecton de la divergence équatoriale à 4° W, fait apparaître un pourcentage de 32 % pour la part de la biomasse des animaux du macroplancton-micronecton. La différence avec les résultats présentés ici provient de la prise en considération par ROGER des données de biomasse pour la couche 0-100 m dans le cas du micro- et du mésozooplancton et 0-400 m dans le cas du macroplancton-micronecton.

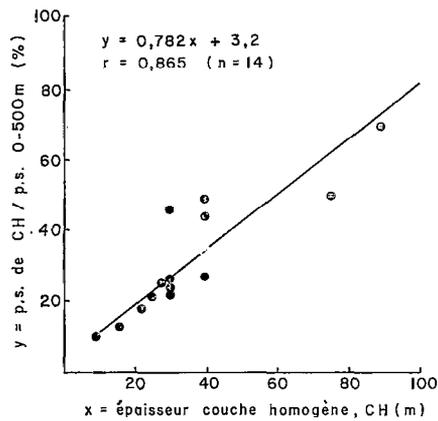


FIG. 4. — Variations de la fraction du poids sec de mésozooplankton de la colonne 0-500 m présent dans la couche homogène (en pourcentage) et l'épaisseur de cette dernière. La droite d'ajustement est celle des moindres rectangles, r , le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson

GM linear regression between percentage importance of mesozooplankton dry weight in the mixed layer with respect to the 0-500 m one and the thickness of this layer (r = Bravais-Pearson correlation coefficient)

3.2.2.1. Répartition dans la couche homogène, la couche euphotique et la couche 0-100 m

Ces trois couches ont été choisies, car elles correspondent à des systèmes différents : la couche homogène chaude, dépourvue de nitrate est généralement pauvre en phytoplancton; la couche euphotique, dont la base reçoit 1 % de la lumière de surface, comprend la quasi-totalité de la production primaire mesurée par la méthode au ^{14}C aux points A à T; la couche 0-100 m, enfin, peut servir de référence pour les différents points fixes car elle englobe la couche euphotique dans tous les cas.

La part du poids sec de mésozooplankton présent dans la couche homogène, rapporté à celui des 500 premiers mètres, est d'autant plus importante que cette couche est épaisse (fig. 4), argument qui tend à montrer que la couche homogène des eaux à thermocline profonde est loin d'être un « désert » biologique. Le test des signes, qui a été utilisé pour comparer les pourcentages de microzooplankton ou de phosphore particulaire présents dans la couche homogène à ceux du mésozooplankton, montre qu'ils ne sont pas différents de façon significative ($p < 0,05$). En revanche, il y a davantage de mésozooplankton dans la couche euphotique qu'il n'y a de particules ou de microzooplankton, toujours par rapport à la couche 0-100 m ($p < 0,05$). Autrement dit, les données des points fixes tendent à mettre en évidence une distribution plus superficielle du mésozooplankton pour la couche 0-100 m.

La couche euphotique comprend en moyenne, sur 24 h, 64,5 % du poids sec du mésozooplankton (gamme : 38 à 86 %) présent dans les 500 premiers mètres, ce pourcentage ne variant pas avec l'épaisseur de cette couche (40 à 90 m). Dans les 100 premiers mètres se trouvent 77 % du mésozooplankton de la couche 0-500 m (gamme 63-89 %) toujours en moyenne sur 24 h. Ces différents pourcentages varient de façon significative et d'autant plus nettement avec l'alternance jour-nuit, qu'ils appartiennent aux niveaux les plus superficiels (cf. 3.1.1.). Notons enfin que des observations identiques peuvent être faites lorsque la biomasse est exprimée en azote du poids sec (tabl. V).

3.2.2.2. Position du maximum de concentration en zooplankton dans le plan vertical.

Comme on vient de le voir, le mésozooplankton est surtout concentré dans la couche euphotique. Il présente un maximum de biomasse qui coïncide en général avec les maxima de chlorophylle et de production primaire mesurée par le ^{14}C . Deux tests permettent de le mettre en évidence. Le premier, le test des signes, ne permet pas de rejeter l'hypothèse d'égalité des profondeurs des trois maxima ($p < 0,05$). Le second, montre qu'il existe une corrélation entre la profondeur du maximum de mésozooplankton

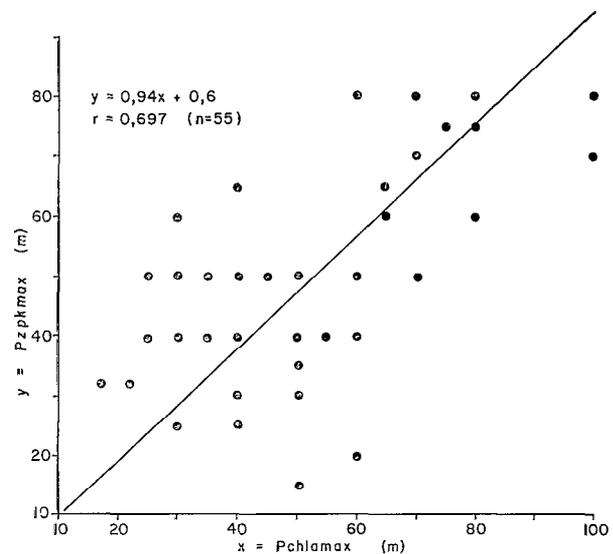


FIG. 5. — La droite des moindres rectangles de la relation liant les profondeurs des maxima de biomasse du mésozooplankton (en phosphore), Pzpkmax, et de chlorophylle « a », Pchlamax (r : coefficient de corrélation de Bravais-Pearson)

GM regression line of the relationship between depths of the maximum of mesozooplankton phosphorus (taken as a unit of its biomass), Pzpkmax, and the deep chlorophyll « a » maximum, Pchlamax (r : Bravais-Pearson correlation coefficient)

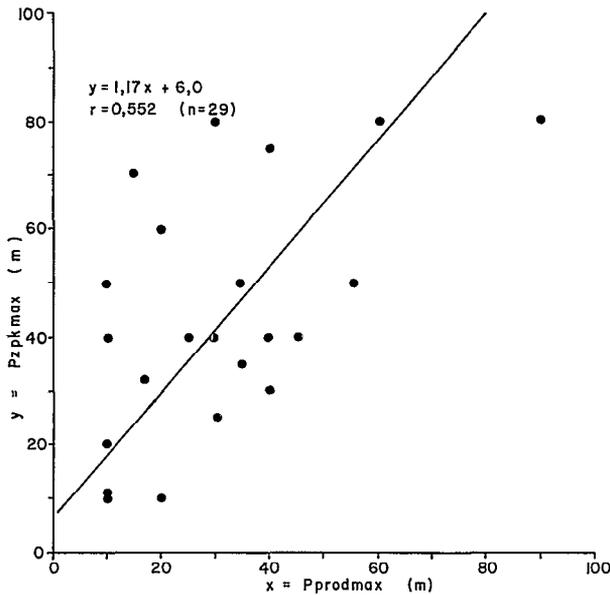


FIG. 6. — Même légende que pour la figure 5, mais le maximum d'assimilation de ^{14}C , P_{prodmax} , remplace P_{chlmax}
 Same legend as that of fig. 5, but for the maximum of ^{14}C assimilation, P_{prodmax}

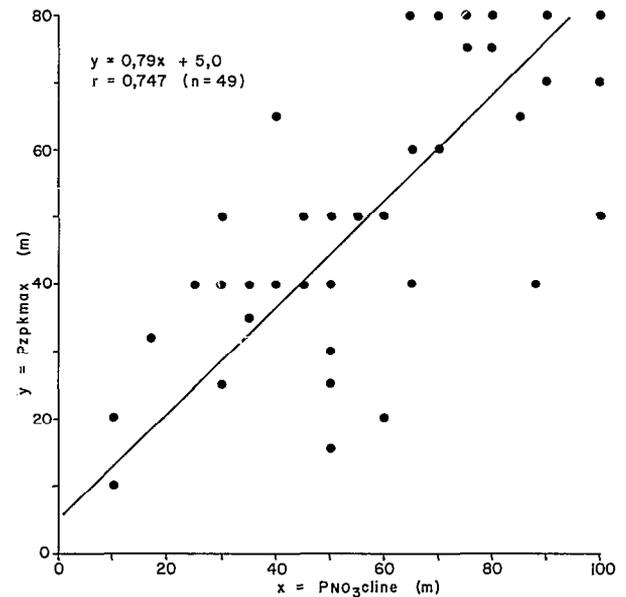


FIG. 7. — Même légende que pour la figure 5, mais la profondeur de la nitracline, $P_{\text{NO}_3\text{cline}}$, remplace P_{chlmax}
 Same legend as that of fig. 5, but for the depth of the nitracline, $P_{\text{NO}_3\text{cline}}$ (upper level with $> 0.5 \mu\text{g}$ at $\text{NO}_x\text{-N}$ concentration)

et ceux de la chlorophylle et de la production primaire (fig. 5 et 6), la pente de la droite de régression (droite des moindres rectangles) n'étant pas significativement différente de 1 (LE BORGNE, 1981). Dans le cas des situations tropicales typiques, il existe également une relation de ce maximum zooplanctonique avec la profondeur du premier niveau d'apparition des nitrates (nitracline, fig. 7), de sous-saturation en oxygène (oxycline, fig. 8) et du gradient maximum de température (thermocline, fig. 9), mais le fait que la pente des droites soit significativement inférieure à l'unité (LE BORGNE, 1981) montre que ces trois niveaux se trouvent plus bas situés que les trois maxima de zoo-, de phytoplancton et de production primaire. Enfin, on montre par les mêmes tests que les niveaux des maxima de méso- et de microzooplancton ne sont pas différents ($p < 0,05$). Cette association dans le plan vertical, qui permet de penser que le zooplancton et le phytoplancton sont étroitement liés, sera discutée au paragraphe 3.3.3. Autant que le permet l'échantillonnage réalisé aux points fixes, on peut supposer que le maximum de chlorophylle est un maximum de production, contrairement à l'observation de LONGHURST (1976) pour les eaux oligotrophes du Pacifique : le zooplancton aurait son maximum au niveau de celui de la production primaire, le maximum de chlorophylle étant plus profond et provenant de la sédimentation du phyto-

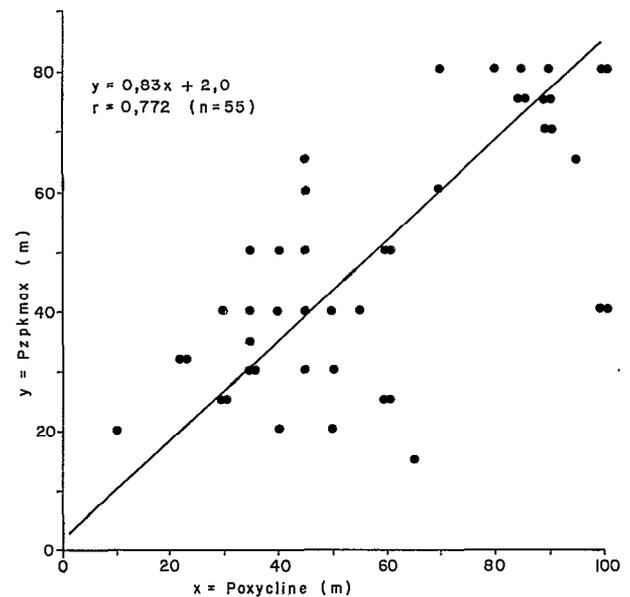


FIG. 8. — Même légende que pour la figure 5, mais la profondeur de l'oxycline, P_{oxycline} , remplace P_{chlmax}
 Same legend as that of fig. 5, but for the depth of the oxycline, P_{oxycline} (upper level with 95 % oxygen saturation)

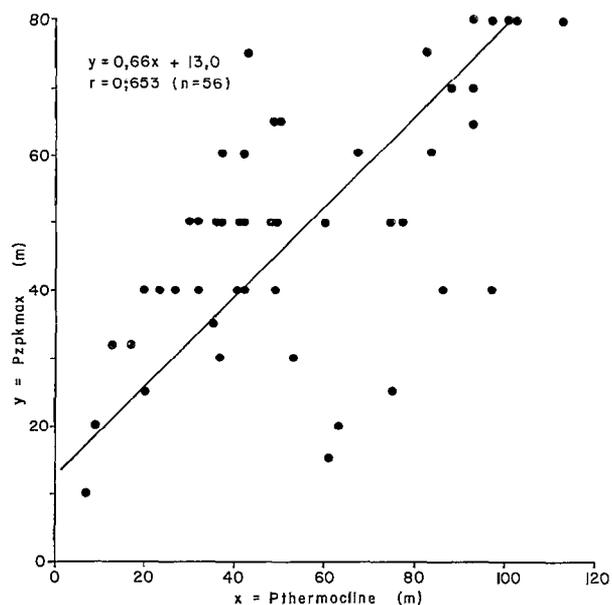


FIG. 9. — Même légende que pour la figure 5, mais la profondeur du gradient maximum de température, $P_{\text{thermocline}}$, remplace P_{Chtamax}

Same legend as that of fig. 5, but for the depth of the greatest thermal gradient, $P_{\text{thermocline}}$

plancton. La présence de ce maximum subsuperficiel de zooplancton représente ainsi, selon LONGHURST (1981), la source principale de la variabilité spatiale, l'hétérogénéité dans le plan horizontal étant secondaire.

3.3. La biomasse zooplanctonique dans les principales structures hydrologiques du Golfe de Guinée

3.3.1. LE PROBLÈME DE L'ÉTABLISSEMENT D'UNE CARTOGRAPHIE DES BIOMASSES

Il n'existe actuellement que deux cartes donnant la distribution géographique des biomasses de zooplancton dans le Golfe de Guinée. Celle de HENTSCHEL et WATTENBERG (1930) utilise les nombres d'individus et celle de CORCORAN et MAHNKEN (1969), les biovolumes de la couche suprathermoclinale en août 1963. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, il paraît irréaliste de présenter un nouvel atlas des biomasses zooplanctoniques qui serait dressé à partir des données existantes, à cause de leur nombre limité et de leur hétérogénéité.

Tout d'abord, la diversité des modes d'échantillonnage et d'estimation de la biomasse représente un obstacle majeur à l'établissement d'une cartographie en empêchant l'utilisation des données

antérieures. Ainsi, pour la seule opération Équatorial II, CORCORAN et MAHNKEN (1969) dressent-ils une carte des biovolumes déplacés de la zone équatoriale obtenus avec un filet ICITA de 360 μm de vide de maille en traits suprathermoclinaux; KINZER (1969) utilise un tube Haï gréé en soie de 400 μm en traits de 80-0 m pour l'estimation du volume « humide » (probablement, le volume déplacé); GREZE *et al.* (1969) mesurent le poids humide du plancton récolté avec un filet Bogorov gréé en soies N 49 et N 23 (probablement 300 et 700 μm) en traits verticaux 0-200 m. Les chercheurs du N/O *Zvezda*, mesurent le poids humide avec un filet Djedj (soie N 49) en traits verticaux 0-200 m (GRUZOV, 1971). Plus tard, DUFOR et STRETTA (1973) publient des valeurs de volumes sédimentés de zooplancton récolté avec un filet Bongo de 505 μm de vide de maille en traits obliques 0-100 m le long d'une radiale Abidjan-Sainte-Hélène; enfin, HERBLAND et STRETTA (1973) utilisent pour l'étude du dôme d'Angola, un filet de 60 cm de diamètre et de 505 μm de vide de maille, fixé au milieu d'un filet à micronecton et expriment leur biomasse en poids humide (formolé) pour la couche 0-100 m. Or l'utilisation de filets de mailles différentes conduit à l'obtention de données de biomasses difficilement comparables. On peut ainsi estimer à 60 % la perte liée à l'emploi d'un filet de 505 μm par rapport à celui de 200 μm dans la zone équatoriale (LE BORGNE, 1977 a). Pour sa part, la distribution verticale de la biomasse dépend, en plus de l'heure du prélèvement, de la structure thermique, de sorte que les traits suprathermoclinaux d'Équatorial peuvent donner des valeurs très différentes selon les saisons, sans pour autant que la biomasse totale de la colonne d'eau ne soit forcément modifiée : la couche homogène renferme en effet de 10 à 69 % du poids sec des 500 premiers mètres selon les zones (fig. 4). Enfin, il est difficile de convertir des valeurs volumiques en valeurs pondérales, le rapport poids sec/volume déplacé variant de 66 à 200, celui du poids sec au volume sédimenté de 12,3 à 34,0 (LE BORGNE, 1975). Même en admettant que les méthodes d'échantillonnage du zooplancton soient identiques, toute conversion d'une unité de biomasse dans une autre aboutit donc à des résultats aléatoires.

Le second obstacle à l'utilisation des données antérieures est représenté par la variabilité saisonnière et pluriannuelle des biomasses dans les différents systèmes d'une région aussi vaste. Il semble en effet irréaliste dans l'état actuel des techniques de multiplier le nombre de prélèvements pour tenir compte de ces variations, auxquelles s'ajoutent celles à court terme (de l'ordre de la semaine) liées à des modifications hydrologiques et des transports horizontaux, particulièrement importants dans la zone d'enrichissement équatorial

en période d'upwelling. C'était le cas à 4° W en août-septembre 1978 : la localisation et l'amplitude des maxima d'abondance pouvaient changer d'une semaine à l'autre (VOITURIEZ *et al.*, 1982). En conséquence, il a été impossible de dresser une cartographie détaillée de la zone équatoriale située entre 6° E et 9° W malgré la quasi-simultanéité des prélèvements opérés à l'époque par les N/O *Norott*, *Capricorne* et *Nizery* et l'utilisation de techniques identiques (VOITURIEZ, 1980). Tout au plus, peut-on délimiter la zone d'enrichissement par rapport au nord et au sud, plus pauvres, mais ceci est bien connu depuis HENTSCHEL et WATTENBERG (1930).

Il est donc difficile d'obtenir une vue synoptique des biomasses du Golfe de Guinée et davantage encore d'en suivre les variations saisonnières et interannuelles. L'une des solutions à ce problème réside dans l'existence de relations entre l'abondance du zooplancton et la structure hydrologique, à l'instar de ce qui a été observé par HERBLAND et VOITURIEZ (1979) pour la chlorophylle « a » et la production primaire dans la colonne d'eau, car il est plus facile de suivre les variations de l'hydrologie que celles des biomasses.

3.3.2. RELATIONS ENTRE LA BIOMASSE ZOOPLANC- TONIQUE ET L'HYDROLOGIE

Dans une structure « tropicale typique », système à deux couches dont celle de surface est dépourvue de nitrate (HERBLAND et VOITURIEZ, 1979), il existe une corrélation négative entre la biomasse du méso-zooplancton (PS) présent dans les 100 premiers mètres (exprimée en mg de poids sec par mètre carré) et la profondeur de l'oxycline, D_{Ox} ou de la nitracline, D_{NO_3} (LE BORGNE, 1981) :

$$PS = -29,7 D_{NO_3} + 2780 \quad (r = -0,913; n = 11) \quad (2)$$

$$PS = -25,6 D_{Ox} + 2750 \quad (r = 0,914; n = 10) \quad (3)$$

D_{NO_3} et D_{Ox} sont définis comme étant le niveau le plus superficiel où la teneur en NO_3 est supérieure à $0,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$ et le pourcentage de saturation en oxygène inférieur à 95 % respectivement. L'équation de la droite est celle des moindres rectangles.

En d'autres termes, dans les situations tropicales typiques, le poids sec de zooplancton est d'autant plus élevé que la couche homogène superficielle est mince. Au contraire, dans les eaux oligotrophes où cette couche est épaisse, la biomasse est faible. Ces équations sont les conséquences de l'existence d'une double relation, entre la chlorophylle « a » intégrée (valeur rapportée au mètre carré), $Chla_1$ et D_{NO_3} ou D_{Ox} d'une part et le poids sec de zoo-

plancton et $Chla_1$ de l'autre, pour les seuls systèmes du large. Cette dernière relation, établie pour les points fixes des situations tropicales typiques et de l'upwelling équatorial, a pour équation (LE BORGNE, 1981) :

$$PS = 84,2 Chla_1 + 52 \quad (r = 0,859; n = 17) \quad (4)$$

($Chla_1$ étant exprimé en mg chla.m^{-2})

En raison de la forte dominance du mésozooplancton dans la biomasse zooplanctonique totale (cf. 3.2.1.) et de sa distribution superficielle (3.2.2.1.) on obtient des coefficients de corrélations voisins en utilisant soit le poids sec du mésozooplancton des 500 premiers mètres (PS_{500}), soit celui de l'ensemble du micro- et du mésozooplancton (PS') dans la couche 0-100 m et $Chla_1$:

$$PS_{500} = 96,7 Chla_1 + 237 \quad (r = 0,846; n = 17)$$

$$PS' = 89,9 Chla_1 - 56 \quad (r = 0,761; n = 12)$$

Des relations analogues peuvent aussi être obtenues avec les données plus nombreuses des stations de courte durée, en dépit d'une variabilité plus grande qu'aux points fixes.

Le nombre encore limité de valeurs et l'absence de relations entre la chlorophylle « a » ou le zooplancton et la structure hydrologique dans certaines conditions, devraient inciter à la prudence quant à leur utilisation et à acquérir des données supplémentaires afin de préciser les limites de validité de ces relations, établies dans la partie orientale de l'Atlantique intertropical, seulement.

3.3.3. INTERPRÉTATION DE LA RELATION POIDS SEC- CHLOROPHYLLE « a » (1)

La relation (4) amène à se poser des questions sur sa forme et sur son origine. La forme généralement adoptée est une relation en log-log, dont la pente permet de définir la valeur de l'efficacité écologique entre zoo- et phytoplancton. Selon TANIGUCHI (1973) et DANDONNEAU (1975), une pente supérieure à l'unité traduirait une hausse de l'efficacité écologique dans les systèmes riches puisque l'abondance du zooplancton y croît plus vite que celle du phytoplancton; une pente inférieure à 1 traduirait au contraire une diminution de l'efficacité écologique (BLACKBURN, 1966, 1973). Or, les données des points fixes et des radiales ne permettent pas de mettre en évidence de pentes des droites $\text{Log PS} = f(\text{Log } Chla_1)$, significativement différentes de 1, et ceci provient probablement des unités utilisées pour exprimer l'abondance du zooplancton : effectifs de Copépodes pour BLACKBURN et DANDONNEAU, biovolumes déplacés pour BLACKBURN, poids humide pour TANIGUCHI. Ces paramètres ne variant pas

(1) Ce paragraphe reprend brièvement la discussion de l'article de LE BORGNE (1981).

linéairement avec le poids sec, ni à plus forte raison avec la matière organique, il est normal de ne pas en observer avec la chlorophylle non plus. De toute manière, une variation dans le rapport des biomasses zoo- et phytoplanctoniques peut avoir d'autres causes qu'une modification de l'efficacité écologique. En effet, si le mésozooplancton ne représente qu'une partie des phytophages, comme cela semble être le cas dans les upwellings côtiers, le calcul de l'efficacité écologique sera faussé si l'on ne tient pas compte des autres (micronecton, necton). Inversement, si le mésozooplancton n'est pas exclusivement phytophage, il lui faudra moins de phytoplancton pour assurer sa croissance et le calcul de l'efficacité écologique sera également faussé, même en admettant un rendement K_2 (rendement net en croissance) et un rapport chlorophylle/matière organique, constants. Ces deux derniers paramètres représentent en effet une source supplémentaire de variation de l'efficacité écologique (cf. 5.2.3.).

L'existence d'une relation linéaire positive entre PS et Chl_{a_1} , pour une grande variété de situations, des eaux oligotrophes aux divers stades d'évolution de l'upwelling équatorial, traduit le couplage entre les biomasses zoo- et phytoplanctonique et ceci n'est possible que si les variations de cette dernière sont de faible amplitude et de basse fréquence. Ces deux caractéristiques opposent en effet les systèmes du large aux upwellings côtiers où l'amplitude et la fréquence des variations sont plus importantes (WALSH, 1976) : le zooplancton, dont la durée du cycle vital est très supérieure à celle du phytoplancton, ne pourra réagir immédiatement à l'apparition d'un « bloom » en zone côtière (CUSHING, 1959) et l'on observera la succession classique phyto-zoo comme dans les poussées printanières en zone tempérée et un rapport PS/ Chl_{a_1} très variable. A l'opposé « la variabilité des systèmes du large est associée à une échelle de temps de plusieurs mois, à savoir 50-100 jours, ce qui est donc supérieur à la durée des interactions du phytoplancton et du zooplancton » (WALSH, 1976). Les variations de biomasses des deux niveaux trophiques sont alors bien synchronisées et le rapport PS/ Chl_{a_1} est relativement constant. Cette relation, linéaire, pose tout de même quelques questions.

1. En premier lieu, il peut paraître étonnant que ces deux paramètres soient aussi bien corrélés alors que la valeur du poids sec est en partie dépendante de la nature des populations zooplanctoniques et que la chlorophylle ne soit qu'un indice (parmi d'autres) de la biomasse phytoplanctonique, le rapport Carbone phytoplanctonique/Chlorophylle augmentant en particulier lorsque le milieu est pauvre en chlorophylle (LE BOUTELLER, 1982). Il faut peut-être y voir l'effet de mécanismes de

compensation et l'on n'en citera que trois plausibles. Le premier pourrait venir d'un rapport Carbone/Chlorophylle décroissant des zones pauvres aux zones riches, de sorte qu'une même valeur de chlorophylle pourrait correspondre à une quantité croissante de carbone végétal et supporter une quantité croissante de biomasse d'animaux phytophages. Le second peut provenir du caractère « omnivore » du zooplancton, plus marqué dans les zones pauvres que dans les upwellings; en conséquence, une même biomasse de mésozooplancton nécessitera moins de phytoplancton dans le premier cas et davantage dans les upwellings; le troisième mécanisme de compensation pourrait provenir de la taille des animaux phytophages : si, comme on l'a vu en 3.2.1., la taille des microphages du microzoo- et du mésozooplancton tend à diminuer des eaux riches aux eaux pauvres, en même temps que la taille des cellules phytoplanctoniques, on peut penser que dans les eaux oligotrophes le « grazing » sera davantage le fait de petits microphages dont la biomasse n'a pas été considérée pour l'établissement des relations (4). Ces exemples de mécanismes de compensation illustrent donc la complexité des phénomènes qui sous-tendent une relation aussi simple que la relation PS- Chl_{a_1} .

2. VOURVURIEZ *et al.* (1982) soulignent le caractère variable de l'upwelling équatorial d'une semaine sur l'autre tel qu'il apparaît aux points fixes et ceci semble être en contradiction avec la notion de variabilité basse fréquence de WALSH (1976). En réalité, une situation observée en un point d'une radiale transéquatoriale est la résultante d'une évolution sur place (dans le sens vertical) et d'un transport horizontal, très supérieur à l'advection verticale, de sorte que la variabilité peut y apparaître élevée. Quand bien même surviendrait une modification soudaine de l'hydrologie, ayant pour conséquence une augmentation brutale de la biomasse phytoplanctonique, il est possible que l'apparition de Thaliacés (Salpes et Pyrosomes) ait pour effet de freiner cette augmentation, les Thaliacés ayant un temps de réponse particulièrement court, comparé à celui des Crustacés qui dominent habituellement les populations de zooplancton et de micronecton (LE BORGNE, 1983). Ces derniers, enfin, ont la possibilité lors d'un accroissement de la biomasse phytoplanctonique, d'augmenter la part des algues dans leur ration au détriment des autres particules : d'un régime omnivore, ils pourraient passer à un régime franchement phytophage (cf. 5.4.).

3. La prise en considération de valeurs intégrées de chlorophylle recouvre elle aussi des situations très diverses le long de la colonne d'eau (LE BOUTELLER, 1982). La relation (4) peut alors s'expliquer par la concordance des niveaux des maxima de

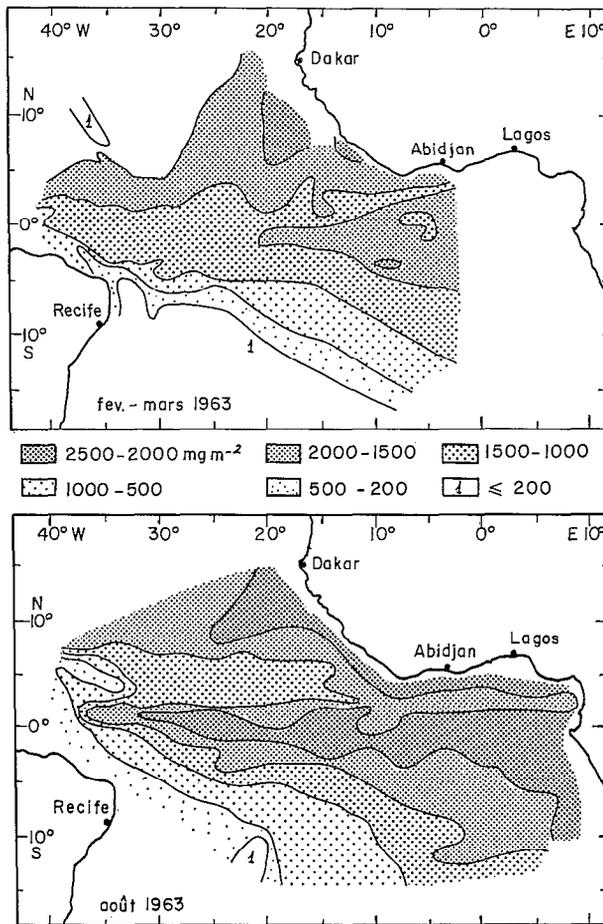


FIG. 10. — Carte des valeurs de poids secs du mésozooplancton des 100 premiers mètres pour l'opération Equalant, en saison «chaude» (fév.-mars 1963) et «froide» (août 1963). Cette carte a été établie à partir de celles donnant la profondeur de l'oxycline de VOITURIEZ et HERBLAND (1981; fig. 6 et 7) pour les seules zones du large (ne figurent donc pas les valeurs de biomasses des upwellings côtiers du Sénégal, du Ghana-Côte d'Ivoire et du Cap Lopez)

0-100 m mesozooplankton dry weights during Equalant, in Feb.-March 1963 («warm» season) and August 1963 («cold» season), as inferred from the map of VOITURIEZ and HERBLAND (1981; fig. 6 and 7) for the depth of the oxycline. Only offshore areas are considered, thus excluding biomasses of coastal upwellings off Senegal, Ghana-Ivory Coast and Cape Lopez (Gabon)

zoo- et phytoplancton d'une part et par la relation liant la valeur des concentrations de ces maxima avec les valeurs intégrées, tant pour le zoo- que pour le phytoplancton, d'autre part (cf. 3.3.5.).

3.3.4. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES BIOMASSES ET VARIATIONS TEMPORELLES

Les relations (2), (3), (4) permettent donc de délimiter les différentes zones d'enrichissement du

Golfe de Guinée et de suivre les variations temporelles à moyen et à long terme, à partir des données hydrologiques dans le cas des situations tropicales typiques et des données de chlorophylle dans le cas des situations d'upwelling. Ceci a été fait par HERBLAND et VOITURIEZ (1977) pour la chlorophylle estimée à partir des données de nitrates de la campagne GUINÉE 1 du N/O *Jean Charcot* puis par VOITURIEZ et HERBLAND (1981) pour la production primaire estimée à partir des données de saturation en oxygène des campagnes Équalant I et II. Des mêmes données de nitrates de ces deux opérations, on peut aussi dresser une cartographie des biomasses mésozooplanctoniques par l'intermédiaire de la relation (3) (fig. 10). Apparaissent alors la zone d'enrichissement équatorial, plus développée à l'est qu'à l'ouest, en août plus qu'en février-mars, et le dôme de Guinée en août (en février-mars, cette zone est aussi enrichie par les eaux du courant des Canaries). Les autres remarques qui peuvent être tirées de cette figure sont celles de VOITURIEZ et HERBLAND (1981) : (1) l'été 1963 (Équalant II) a été marqué par l'absence de l'upwelling équatorial et par voie de conséquence, par l'existence d'une oxycline permettant l'estimation de la biomasse planctonique; (2) l'utilisation de données hydrologiques pour cette période permet de mettre en évidence un enrichissement équatorial en saison «chaude» qui n'avait pas été observé par CORCORAN et MAHNKEN (1969) en raison de la réalisation de traits suprathermoclineaux (cf. 3.3.1.); (3) la mise en évidence de relations liant les biomasses à l'hydrologie permet de valoriser les nombreuses données historiques de température et d'oxygène.

L'enrichissement plus important à l'est qu'à l'ouest apparaissait déjà sur la carte de HENTSCHEL et WATTENBERG (1930) et, de façon moins nette, sur celle de CORCORAN et MAHNKEN (1969) pour le mois d'août 1963. Récemment, ROLKE (1981) a comparé ses données de poids sec sans cendre recueillies sur le N/O *Meteor* de février à juin 1979, le long de 21° W et entre 2° S et 3° N, à celles de LE BORGNE (1977 a) pour les méridiens 4° W et 10° W et il note également une nette différence dans les biomasses, en fonction de la longitude.

La carte de la fig. 10 pour l'année 1963 fait apparaître un résultat différent de celui de VOITURIEZ *et al.* (1982), pour les années 1978-1979 : pour cette période en effet, on n'observe pas d'écart entre les biomasses moyennes de saison «chaude» et celle de l'upwelling dans la zone d'enrichissement équatorial (0-5° S, environ), tandis que la différence est nette lors d'Équalant (GRUZOV, 1971) ou pour l'upwelling équatorial du Pacifique (VINOGRADOV, 1981). La biomasse de février-mars 1963 apparaît également plus faible le long du méridien de 4° W (moins de 2 000 mg p.s./m², fig. 10) que celle du mois d'avril

1979) (biomasse moyenne, pour la même colonne d'eau, de 2 260 mg p.s./m², mais avec des valeurs souvent supérieures) entre 0°30' N et 5° S. En revanche, il n'apparaît pas d'écart significatif entre les biomasses des mois d'août 1963 (2 000-2 500 mg p.s./m²) et 1978 (2 260 mg p.s./m²), la zone d'enrichissement ayant, par ailleurs, à peu près le même étalement en latitude aux deux périodes. Cette dernière observation et celle sur l'absence de diffé-

rence entre les biomasses d'août 1978 et avril 1979 notée par VOITURIEZ *et al.* (1982), tendraient à montrer que l'upwelling équatorial n'engendre pas, en moyenne, d'enrichissement en zooplancton supérieur à celui d'un système tropical typique à oxycline peu profonde, comme c'est le cas en « saison chaude ». Cette affirmation doit cependant être nuancée : (1) l'upwelling est le siège de biomasses très variables, certaines dépassant très largement les valeurs maximales de saison « chaude », mais étant compensées par des valeurs très inférieures, au contraire (VOITURIEZ *et al.*, 1982); (2) l'absence de différence saisonnière s'observe pour le mésozooplancton, mais non pour le micronecton dont les biomasses sont significativement plus élevées en août qu'en avril (ROGER, 1982 a).

Ainsi ne sont qu'ébauchés les problèmes de variations saisonnières et annuelles des biomasses zooplanctoniques de la zone équatoriale, faute de données encore suffisamment nombreuses. Il serait intéressant, en particulier, de savoir si 1963 (année d'Équinoxial) qui semblait déjà anormale du fait de l'absence d'upwelling, l'était également par l'écart marqué entre les biomasses de saison chaude et froide, ou si, à l'opposé, 1978-1979 l'était par l'absence de différence saisonnière. Une étude détaillée des variations annuelles de l'hydrologie de la région devrait permettre d'en savoir plus, grâce à la connaissance des relations biomasse-hydrologie.

3.3.5. LES BIOMASSES DE MÉSOZOOPLANCTON DANS LES DIFFÉRENTES STRUCTURES

Ce chapitre tente d'apporter quelques éléments de réponse au problème de l'écart existant entre les biomasses des zones d'enrichissement du large et celles de la côte, entre les biomasses des eaux oligotrophes et celles des régions où les sels nutritifs remontent dans la couche euphotique (dômes et crêtes thermiques, divergence équatoriale) et enfin entre les niveaux d'abondance de ces différents

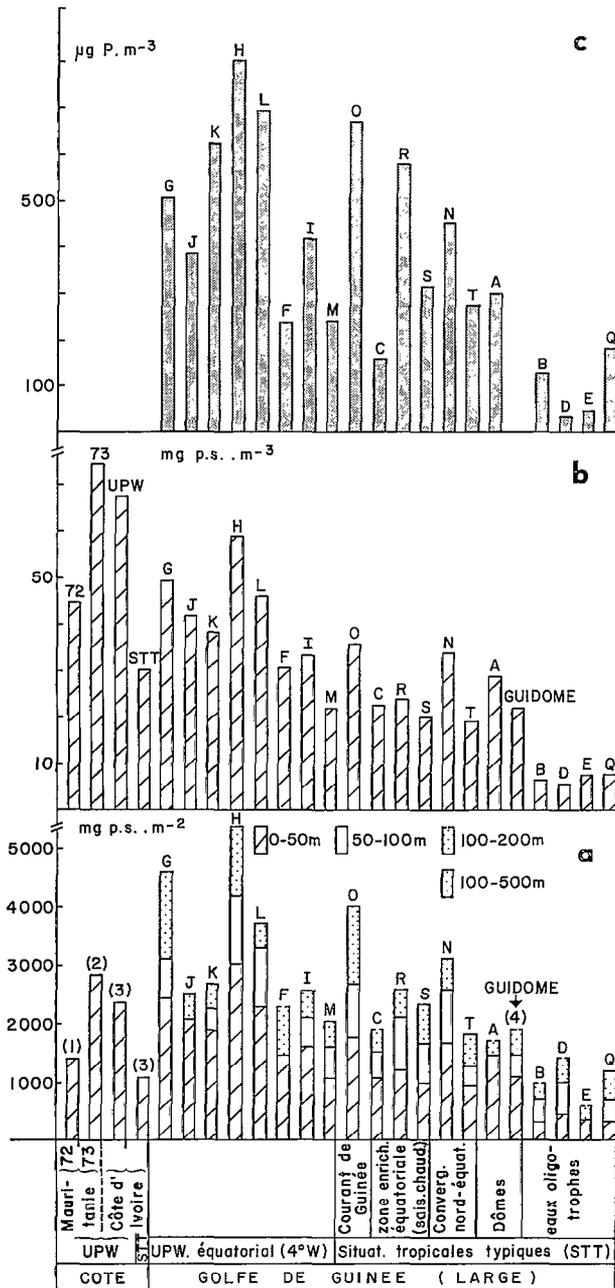


FIG. 11. — Comparaison des biomasses du mésozooplancton des zones côtières et du large. a : Poids sec par mètre-carré pour les différentes couches d'eau. b : Poids sec par mètre-cube pour la couche 0-50 m au large et fond-surface à la côte. c : Concentrations de phosphore du mésozooplancton au niveau du maximum d'abondance. Origine des données : (1) HERBLAND *et al.* (1973) ; (2) LE BORGNE (1978 b) ; (3) LE BORGNE et PRIVE (1980) ; (4) Groupe MEDIPROD (1977)

A comparison of mesozooplankton biomass levels in coastal and open-ocean areas. a : Dry weights per square-meter in several layers. b : Dry weights per cubic-meter for the 0-50 m water column in offshore areas and bottom to surface column in coastal ones. c : Mesozooplankton phosphorus concentrations at the level of maximum biomass

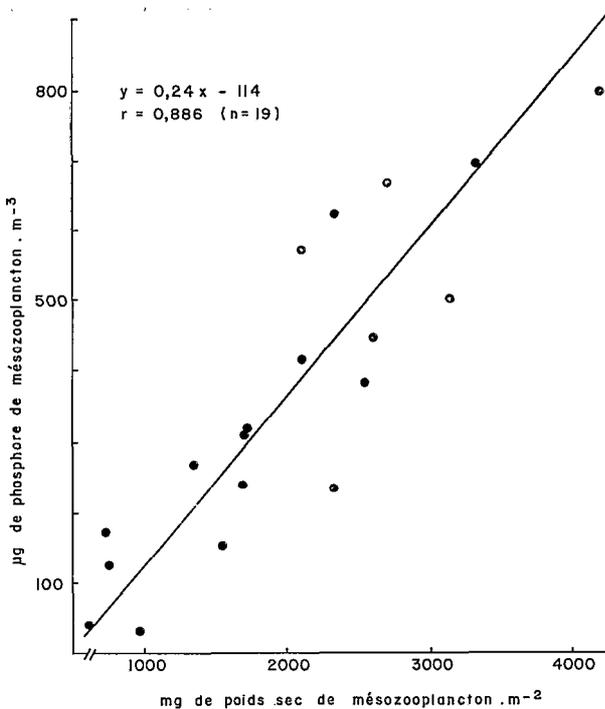


FIG. 12. — La droite des moindres rectangles de la relation liant la concentration de mésozooplancton au niveau du maximum (exprimée en quantités de phosphore) et le poids sec total de la colonne d'eau 0-100 m

GM regression line of the relationship between mesozooplankton maximum concentration along the 0-100 m water column (as $\mu\text{g phosphorus.m}^{-3}$) and 0-100 m dry weight

systèmes d'enrichissement. Seul le mésozooplancton sera considéré, sa biomasse reflétant bien la richesse de l'ensemble des organismes de 50 μm à 10 cm (cf. 3.2.1.). Les données utilisées permettent une telle comparaison car elles proviennent de prélèvements effectués avec le même filet (WP-2) et sont exprimées dans la même unité (poids sec). La figure 11 présente, soit des moyennes observées sur une période plus ou moins longue (d'une dizaine de jours pour l'upwelling du Cap Timiris, Mauritanie, 10 ans pour la station côtière d'Abidjan, Côte d'Ivoire), soit lors des points fixes du Golfe de Guinée, de quelques jours seulement. Certains d'entre eux reflètent une situation relativement stable pour une vaste zone (points de situation tropicale typique), d'autres, un état passager (points F à L de l'upwelling équatorial). La fig. 11 fait apparaître ces différences : l'upwelling équatorial saisonnier engendre des biomasses plus élevées que pendant le reste de l'année (points C, R et S), mais qui alternent avec des minima, de sorte que l'ensemble de la zone présente, semble-t-il, une

biomasse identique aux deux saisons (VOITURIEZ *et al.*, 1982).

Il existe plusieurs modes de comparaison de la richesse de régions différentes. Le plus simple consiste à considérer la biomasse de l'ensemble de la colonne d'eau (fig. 11 a), mais il favorise les zones profondes. Ainsi la profondeur de l'échantillonnage est-elle de 200 ou 500 m au large, mais de 20 à 50 m sur le plateau continental de Mauritanie et de 35 m sur celui de Côte d'Ivoire. Ceci explique que l'upwelling équatorial puisse apparaître plus riche que les upwellings côtiers (fig. 11 a). Mais il peut être plus intéressant de comparer, non pas les biomasses totales, mais les concentrations en zooplancton des traits fond-surface à la côte et 50-0 m au large (fig. 11 b). Les upwellings côtiers apparaissent alors nettement plus riches que l'upwelling équatorial (rapport de 1,9 en faveur de l'upwelling du Cap Timiris et de 1,7 en faveur de celui de Côte d'Ivoire). L'upwelling équatorial est à son tour plus riche que la zone équatoriale en saison « chaude » (rapport de 1,8) et que les dômes thermiques (rapport : 1,5) et les eaux oligotrophes (rapport : 6). A son tour, cette représentation n'est pas totalement satisfaisante car elle risque de sous-estimer l'importance des zones où le maximum de biomasse zooplanctonique se trouve situé plus profondément que dans les zones d'upwelling ou de dôme. C'est le cas de la zone équatoriale en saison « chaude » et des eaux oligotrophes. Pour pallier cette difficulté, on a donc considéré la valeur du maximum de biomasse zooplanctonique (exprimée en quantités de phosphore par mètre cube) observé le long de la colonne d'eau (fig. 11 c), valeur plus intéressante aussi pour un prédateur, sensible à la concentration de ces organismes dans le milieu. Les résultats se révèlent voisins des précédents, pour la couche 0-50 m, à l'exception de l'écart entre saison d'upwelling et saison chaude dans la zone d'enrichissement équatorial, qui passe de 1,8 à 1,4. La figure 11 c montre que ceci provient du point R dont la biomasse des 50 premiers mètres reflétait mal la richesse. Pour les autres régions, les conclusions sont les mêmes en raison de l'existence de la relation liant la valeur du maximum et la valeur intégrée de 0 à 50 m ($r_{sp} = 0,807$; $n = 19$) ou à 100 m ($r_{sp} = 0,888$; fig. 12) comme l'ont observé HERBLAND et VOITURIEZ (1979) pour la chlorophylle ou la production primaire.

La comparaison des différentes expressions de l'abondance du zooplancton qui vient d'être faite est un exemple de la difficulté que l'on rencontre lorsqu'on désire comparer la richesse de régions différentes, ainsi que le souligne STEEMANN-NIELSEN (1955) à propos de la production primaire de l'océan mondial. Il apparaît important de déterminer, en plus de la biomasse totale, la distribution verticale des concentrations et la valeur de ces

dernières, car il est probable qu'un prédateur du zooplancton soit plus sensible à ces critères d'abondance plutôt qu'à celle de l'ensemble de la colonne d'eau. Un certain nombre de points ressortent, toutefois, de cette étude :

1. Les upwellings côtiers de Mauritanie et de Côte d'Ivoire engendrent des concentrations de zooplancton supérieures à celles de l'upwelling équatorial à 4° W (fig. 11 b), mais il n'est pas certain que le bilan annuel soit toujours en faveur des premiers, compte tenu de la permanence de l'enrichissement équatorial et du caractère saisonnier des upwellings côtiers.

2. Les dômes de Guinée et d'Angola, aux périodes où ils ont été étudiés, sont moins riches que la divergence équatoriale lorsqu'on considère la totalité de la colonne d'eau; la distribution superficielle de leurs biomasses les fait toutefois apparaître à peu près aussi riches dans la couche 0-50 m (fig. 11 b et 11 c).

3. La convergence nord-équatoriale est une zone de niveau élevé de biomasse toute l'année (points N et T).

4. L'écart entre les poids secs des zones d'enrichissement et celles des eaux oligotrophes est relativement faible : le rapport est de 1 à 3 avec l'upwelling équatorial (points F à L) pour la couche 0-500 m, de 1 à 6 pour celle de 0-50 m. Cet écart relativement faible confirme l'opinion de RAZOULS et RAZOULS (1978-1979), à savoir que la gamme de variation ne dépasserait pas 1 à 10. Mais il est possible que les eaux oligotrophes du maximum de salinité subtropical qui ont été considérées, ne soient pas les plus pauvres que l'on puisse trouver dans l'Atlantique Sud.

5. Il n'a pas été tenu compte des variations spatio-temporelles des biomasses, chaque point fixe étant censé représenter une situation caractéristique de la structure hydrologique où il se trouve. La délimitation géographique de ces structures est décrite par HERBLAND *et al.* (1983 b).

4. LES QUANTITÉS D'AZOTE ET DE PHOSPHORE EXCRÉTÉS PAR LE ZOOPLANCTON ET LE MICRONECTON. RELATIONS AVEC LA PRODUCTION PRIMAIRE.

Les sels nutritifs nécessaires à la production primaire sont fournis à la fois par les processus physiques qui les amènent des couches profondes dans la couche euphotique et par la régénération d'origine biologique. Pour les systèmes du large où les apports d'origine terrigène sont inexistantes et le benthos trop profond, EPPLEY et PETERSON

(1979) estiment que la régénération assurerait à elle seule plus de la moitié de la production primaire, l'importance variant avec les régions concernées. Une partie de cette régénération est assurée par l'activité bactérienne, l'autre par l'excrétion des animaux pélagiques (dans le cas des zones hauturières), dont on ne considérera que la fraction de taille supérieure à 50 μ m et inférieure à 10 cm. Ce chapitre, essentiellement consacré à la part que peut jouer l'excrétion dans l'élaboration de la production primaire, tentera aussi de distinguer la part des différentes classes de taille d'animaux dans l'excrétion et de dégager les grands traits de sa distribution verticale.

4.1. Importance respective des différentes catégories de tailles d'animaux dans l'excrétion

D'un point fixe à l'autre, l'importance de l'excrétion assurée par le micro-, le méso- et le macrozooplancton-micronecton dans l'excrétion totale d'azote est peu variable (tabl. VI) et le schéma de la figure 3 utilisant les valeurs moyennes est donc justifié. L'excrétion d'azote est assurée essentiellement par le mésozooplancton (86,6 %), le micronecton ne contribuant que pour 3 % du total, ce qui est très inférieur à son importance dans la biomasse (20,9 %). L'origine de cet écart doit être recherchée dans les valeurs des taux d'excrétion, très inférieures à celles du mésozooplancton, dans le cas des organismes micronectoniques. L'inverse se passe pour le microzooplancton, de biomasse modeste mais de taux métaboliques élevés, dont l'excrétion représente en moyenne 10,3 % du total de la colonne 0-500 m, importance peut-être sous-estimée en raison de l'absence de données concernant ces animaux pour la couche 100-500 m.

Le schéma de la figure 3 n'est pas très différent pour l'excrétion de phosphore ou l'excrétion minérale, en dépit de rapports NH_4/N_T , PO_4/P_T et N_T/P_T distincts pour les trois catégories de tailles (LE BORGNE et ROGER, 1983), étant donné la forte dominance du mésozooplancton.

L'importance des différents éléments du réseau trophique pour la régénération des sels nutritifs a été, semble-t-il, très peu étudiée et les données à ce sujet concernent surtout les upwellings côtiers de situations difficilement comparable à celles du large. Le benthos y assure en effet de 13 à 33 % de la régénération totale de l'azote (WHITLEDGE, 1981 pour les upwellings du Pérou, de Mauritanie et de Californie) et le necton y excréterait une quantité d'azote égale à celle du zooplancton (SMITH et WHITLEDGE, 1982, pour l'upwelling de Mauritanie; WHITLEDGE, 1981, pour celui du Pérou (1)).

(1) Ce résultat de WHITLEDGE concerne une période de faible abondance d'anchois. Dans le cas inverse, lorsque ces poissons sont nombreux, leur excrétion serait d'un ordre de grandeur supérieur à celle du zooplancton (WHITLEDGE et PACKARD, 1971).

TABLEAU VI

Quantités totales d'azote (N_T) et de phosphore (P_T) excrétées dans les couches 0-100 et 100-500 m (en $\mu\text{atg N}$ ou $P \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$). Importances respectives (en pourcentages de l'excrétion totale d'azote) de l'excrétion du micro-, du mésozooplancton et du micronecton. Importance de l'excrétion dans les couches homogène et euphotique (en pourcentage de l'excrétion dans les 100 premiers mètres). NH_4 et PO_4 sont les excrétions minérales d'azote et de phosphore, respectivement

Total nitrogen (N_T) and phosphorus (P_T) excretion in 0-100 m and 100-500 m layers (as $\mu\text{atg N}$ or $P \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$). Percentages of micro- (50-200 μm), mesozooplankton (200-5000 μm) and micronecton excretions. Percentages of excretion in the mixed and photic layers, with respect to 0-100 m excretion. NH_4 and PO_4 are nitrogen and phosphorus inorganic excretions, respectively

Stations	A*	B*	C*	D*	E*	F	7706 1*	7706 3*	G	H	I	J	K	L	M	N	O	Q	R	S	T	
0	Excrétion totale N_T	3180	1208	3108	2032	1732	4031	3143	5845	6015	9725	6373	7738	7920	9503	5859	7375	8900	3311	6333	6195	6155
	Excrétion totale NH_4	1619	837	1809	1146	784	2346	2244	4530	3005	5247	3647	3862	4507	5517	4109	4671	5074	1291	3595	4134	3768
	Excrétion totale P_T	203,1	69,9	184,9	137,5	125,1	307,0	311,5	536,2	429,9	690,1	352,9	486,7	515,2	535,3	352,8	459,0	597,3	180,5	347,8	320,1	270,7
	Excrétion totale PO_4	113,5	43,3	104,5	79,5	65,0	166,4	158,9	303,5	219,7	370,6	215,3	313,9	325,1	371,5	174,6	255,2	348,8	92,3	206,3	171,6	149,4
1	% excrétion microspk.	-	-	-	-	-	14,7	-	-	11,5	3,8	11,0	14,1	8,5	10,7	22,0	15,1	13,3	13,2	10,7	15,6	15,1
0	% excrétion mésozpk.	-	-	-	-	-	85,3	-	-	87,5	95,4	87,6	85,0	90,5	88,3	77,0	84,2	86,1	86,4	88,6	83,6	84,1
0	% excrétion micron.	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	0,9	1,4	0,8	1,0	0,9	0,9	0,7	0,7	0,4	0,7	0,7	0,7
M	% excrétion couche homogène	20,5	28,2	23,9	84,7	84,8	UPW	UPW	UPW	UPW	UPW	UPW	UPW	UPW	61,0	67,6	38,3	16,7	57,3	47,6	50,2	75,3
	% excrétion couche euphotique	87,0	87,8	84,0	84,7	100	82,2	-	-	80,3	76,0	85,1	89,3	84,6	81,2	93,4	82,9	56,2	100	85,0	86,1	95,0
	% excrétion 0-100/ 0-500 m	-	-	-	-	-	-	-	-	83,8	85,6	88,8	-	91,4	91,9	93,7	92,1	-	88,4	84,9	88,7	90,4
1	Excrétion totale N_T	-	-	-	-	-	-	-	-	1159	1632	807	-	744	840	395	630	-	434	1125	792	653
0	Excrétion totale NH_4	-	-	-	-	-	-	-	-	616	900	486	-	439	503	278	408	-	183	660	526	410
0	Excrétion totale P_T	-	-	-	-	-	-	-	-	97	126	67	-	56	45	26	35	-	52	75	56	40
5	Excrétion totale PO_4	-	-	-	-	-	-	-	-	54	73	45	-	39	34	17	23	-	28	47	33	25
0	% excrétion mésozpk.	-	-	-	-	-	-	-	-	81,1	82,4	62,3	-	61,4	63,8	52,7	71,9	-	87,1	85,2	76,4	72,1
M	% excrétion micronec.	-	-	-	-	-	-	-	-	18,9	17,6	37,7	-	38,6	36,2	47,3	28,1	-	12,9	14,8	23,6	27,9

* Mésozooplancton seulement UPW : situation d'upwelling.

Les données de GERLOTTO (1975), obtenues par écho-intégration dans la zone équatoriale situent la biomasse du necton à 15-20 % de celle du micro-necton ce qui permet de penser que son excrétion est négligeable puisque les taux métaboliques sont d'autant plus faibles que la taille des organismes est importante d'une part et que l'excrétion du micro-necton est elle-même très inférieure à celle du zooplancton, d'autre part. Il existe d'ailleurs très peu de données sur la part de l'excrétion du micro-necton dans la régénération, les seules à notre connaissance représentant un cas particulier puisqu'il s'agit du crabe rouge, *Pleuroncodes planipes*, dans l'upwelling de Californie; pour WHITLEDGE (1981), son excrétion représenterait de 44 à 68 % de la régénération de l'azote, aux périodes d'abondance de cet animal. Au sein même du mésozooplancton, la classe 200-500 μm assurerait la part la plus importante de l'excrétion dans l'upwelling mauritanien, pour SMITH (1978), SMITH et WHITLEDGE (1982) et WHITLEDGE (1981) et il est probable que ce soit aussi le cas dans le Golfe de Guinée où 60 %

de la biomasse du mésozooplancton est constitué d'animaux de 200 à 500 μm (LE BORGNE, 1977 a). Enfin, le faible pourcentage calculé pour l'excrétion du microzooplancton (fig. 3) doit être pris avec précaution car il ne s'agit que de la fraction 50-200 μm de cette catégorie de petits hétérotrophes. La classe de taille inférieure, représentée par les Protistes, pourrait en effet avoir un rôle important dans la régénération, selon SIEBURTH (1977) en raison de ses taux d'excrétion élevés. Les résultats de CAPERON *et al.* (1979) dans une baie des îles Hawaii, en sont une confirmation : l'essentiel de l'excrétion de la fraction 0-330 μm serait assurée par la fraction inférieure à 35 μm . Le rôle de l'excrétion du microzooplancton dans la régénération est probablement variable d'un système à l'autre : il pourrait être important dans un système où la production primaire est réalisée par de petites cellules, ce qui implique la présence de phytophages de petite taille, tandis qu'il pourrait l'être moins dans un système où le phytoplancton est constitué de cellules plus grandes. Mais la difficulté des études

de flux sur le microzooplancton ($< 50 \mu\text{m}$) explique que l'on en soit réduit à n'émettre que des hypothèses sur son importance, à l'heure actuelle.

4.2. Distribution verticale de l'excrétion

L'essentiel de l'excrétion d'azote se fait dans les 100 premiers mètres et est assurée, pour les 4/5, par le mésozooplancton (fig. 3). En moyenne, c'est-à-dire en tenant compte des migrations verticales, 89,1 % de l'excrétion des 500 premiers mètres se déroulent dans la couche 0-100 m (tabl. VI). A son tour, l'excrétion dans la couche euphotique représente plus des 3/4 de cette dernière, à l'exception du point 0 pour lequel la profondeur du 1 % de lumière n'est que de 40 m (tabl. VI). Ces résultats montrent donc que la majeure partie de l'excrétion a lieu dans la couche de production primaire.

Comme dans le cas de la biomasse, la fraction de l'excrétion ayant lieu dans la couche homogène (en température) dépend de son épaisseur : le coefficient de corrélation entre ces deux paramètres est $r_{sp} = 0,860$ ($n = 13$). Cependant, en raison de l'influence de la température sur les taux, le pourcentage de l'excrétion qui se produit dans la couche homogène, plus chaude, est supérieur à celui de la biomasse présente dans cette même couche.

4.3. Relations entre l'excrétion du zooplancton-micronecton et la production autotrophe

L'essentiel de l'excrétion du zooplancton se déroulant dans la couche euphotique, l'azote et le phosphore ainsi régénérés sont susceptibles d'être réutilisés rapidement par le phytoplancton. La question est de savoir à présent quelle contribution l'excrétion animale peut apporter à l'élaboration de la production végétale. En théorie, il suffit donc de comparer les quantités d'azote et de phosphore excrétées dans la couche euphotique (tabl. VI) aux quantités incorporées par le phytoplancton (« uptake »).

4.3.1. CAS DU PHOSPHORE

Aux points H et I de l'upwelling équatorial et S de la zone d'enrichissement en « saison chaude », HERBLAND (1984) estime que l'excrétion minérale de phosphore du micro- et du mésozooplancton représente de 16 à 27 % de l'incorporation de ^{32}P aux deux premiers points et 13 % au point S. En considérant l'excrétion totale de phosphore, ces valeurs atteignent respectivement 27 à 50 % et 23 %. En se basant sur les données d'assimilation au ^{14}C , qu'il convertit en phosphore par l'intermédiaire du rapport C/P de constitution des particules, LE BORGNE (1977 b) déduit que la seule excrétion de phosphate du mésozooplancton contri-

bue à l'élaboration de 52 % de la production primaire au point C (« saison chaude ») et 27 % au point F (upwelling). Ces dernières valeurs sont donc deux fois plus fortes environ que celles fournies par HERBLAND dont les résultats font apparaître des valeurs de C/P d'incorporation supérieures à celles utilisées par LE BORGNE (118 au point C, 104 à F) et variables selon le niveau de la colonne d'eau et la saison. La différence provient de la nature des organismes responsables de l'incorporation de phosphore et de l'assimilation des rapports C/P de constitution à ceux d'incorporation : les mesures d'incorporation de ^{32}P de HERBLAND concernent à la fois le phytoplancton et les bactéries, l'importance de ces dernières étant plus grande dans la couche homogène (présente aux points C et S) qu'au niveau du maximum profond de chlorophylle, tandis que l'estimation de LE BORGNE porte sur le seul phytoplancton. On comprend donc que pour une même quantité de phosphore excrété, la part de l'excrétion dans l'incorporation sera plus importante si celle du phytoplancton est seule considérée, ce qui est le cas de l'estimation de LE BORGNE.

La question de l'importance de l'excrétion dans l'élaboration de la production primaire se heurte donc au problème de l'évaluation des besoins de celle-ci en phosphore, de façon analogue à ce qui se passe pour l'azote. Une seconde inconnue réside dans le rôle du microzooplancton de taille inférieure à $50 \mu\text{m}$, qui n'a pas fait l'objet de mesures et qui pourrait contribuer à la régénération pour une part non négligeable.

4.3.2. CAS DE L'AZOTE

Par rapport au phosphore, l'azote serait l'élément limitant de la production autotrophe car, si l'on observe toujours des concentrations décelables de phosphore dans la zone hauturière du Golfe de Guinée, l'azote peut être totalement absent de la couche homogène superficielle (OUDOT, 1983). Celle-ci étant pourtant le siège d'une production primaire, il faut admettre que tout apport azoté par un processus physique (advection) ou biologique (régénération) est immédiatement utilisé par le phytoplancton, à condition qu'il soit sous une forme assimilable. Ceci est le cas de l'ammonium dont l'excrétion par le zooplancton-micronecton représente en moyenne 58,4 % de l'azote total excrété dans la couche euphotique (tabl. VI). Le reste, représentant près de 40 %, est excrété sous forme organique assimilable soit directement par les végétaux (cas de l'urée), soit après minéralisation bactérienne. L'incorporation de l'azote par le phytoplancton pourrait être mesurée par la méthode de l'azote 15 (^{15}N), mais celle-ci s'est révélée d'une utilisation délicate dans les eaux pauvres en azote, ce qui est le cas de celles du Golfe de Guinée

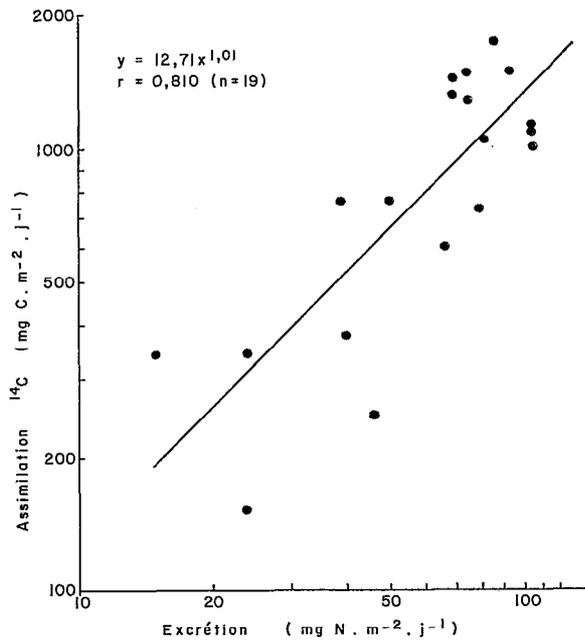


FIG. 13. — Relation entre la quantité de ^{14}C assimilée par le phytoplancton et celle d'azote total excrétée par le zooplancton-micronecton de la couche euphotique (E_{NT}) aux différents points fixes (l'équation de la courbe est déduite de la droite de régression de y en x calculée sur le logarithme des valeurs d'assimilation et d'excrétion)

Relationship between phytoplankton ^{14}C assimilation and zooplankton-micronecton total nitrogen excretion (E_{NT}) in the euphotic zone and for the 19 long-duration stations (the equation is that of the y on x regression, computed on logarithms of the original data)

(GOLDMAN, 1980; LE BOUTEILLER, rés. non publiés). L'alternative consisterait à déduire l'incorporation d'azote de l'assimilation de ^{14}C par l'intermédiaire du rapport C/N d'assimilation du phytoplancton et du rapport incorporation/assimilation. Ni l'un ni l'autre n'étant connu dans le Golfe de Guinée, il a semblé préférable d'utiliser les seules données d'assimilation de ^{14}C , en supposant qu'elles représentent un indice acceptable de l'incorporation d'azote par le phytoplancton (admettant donc implicitement que les rapports C/N sont relativement constants d'un point fixe à l'autre), et de leur faire correspondre les valeurs de l'excrétion azotée du zooplancton-micronecton du tableau VI.

La figure 13 montre que ces deux séries de valeurs sont corrélées positivement, l'exposant de la courbe étant égal à 1 et l'ordonnée à l'origine étant voisine de 0. En première approximation, on peut donc admettre un rapport constant entre l'assimilation de ^{14}C (en abrégé : ^{14}C) et l'excrétion totale d'azote

par le zooplancton-micronecton (E_{NT}). Ce résultat n'est pas surprenant quand on sait que l'excrétion est fonction de la biomasse zooplanctonique, elle-même corrélée positivement à la quantité de chlorophylle « a » dans le milieu (cf. 3.3.2.), ce qui est également le cas de ^{14}C , le rapport $^{14}\text{C}/\text{Chla}$ semblant indépendant de la teneur en nitrate du milieu (HERBLAND et LE BOUTEILLER, 1982).

La dispersion des points de la figure 13 ne permet pas cependant de mettre en évidence une éventuelle différence entre les situations d'upwelling et les situations tropicales typiques (STT) pour le rapport $^{14}\text{C}/E_{\text{NT}}$, les valeurs élevées de la figure correspondant aux deux types de situations. En effet, la question est de savoir si la présence de nitrates dans la couche superficielle lors de l'upwelling équatorial entraînera une production primaire nouvelle proportionnellement plus importante qu'en STT, et par voie de conséquence, un rapport $^{14}\text{C}/E_{\text{NT}}$ plus élevé. Le problème est d'ailleurs analogue lorsqu'on compare ce rapport pour la couche homogène des STT, couche sans nitrate, et celui de l'ensemble de la couche euphotique. La figure 14 fait apparaître les valeurs du rapport $^{14}\text{C}/E_{\text{NT}}$ pour les deux types de situation, les points fixes étant classés en fonction de l'épaisseur de la couche homogène en nitrate (cas de l'upwelling équatorial) et en température (cas des STT) et pour les couches euphotique et homogène. Trois remarques peuvent être faites sur la valeur de ce rapport, dont la gamme de variations est de 1 à 3,5 ($^{14}\text{C}/E_{\text{NT}} = 6$ à 22) : (1) il n'existe pas de différence significative entre STT et upwelling; (2) le rapport diminue lorsque l'épaisseur de la couche homogène en nitrate augmente, cette dernière caractéristique pouvant traduire une évolution de l'upwelling dans le sens d'une maturation de ce système; (3) $^{14}\text{C}/E_{\text{NT}}$ est plus élevé dans la couche homogène dans 7 cas sur 10, la différence n'étant pas significative avec le test des signes (il y a en fait 12 stations de STT, mais les deux couches sont confondues aux points E et D). Si le rapport entre l'incorporation de l'azote et l'assimilation de ^{14}C était le même aux 19 points fixes, on pourrait en conclure que : (1) l'excrétion du zooplancton contribue à l'élaboration d'une fraction de la production végétale qui semble indépendante de la classification en STT et upwellings; (2) que cette fraction, qui peut être exprimée en pourcentage de la production primaire, est peut-être plus faible dans la couche homogène et (3) qu'elle augmente des stations d'upwelling « jeune » vers celles d'upwelling plus évoluées.

L'absence de différence observée entre stations d'upwelling et STT ne signifie pas pour autant que la part de l'excrétion animale dans la production primaire de régénération soit la même dans les deux types de structures, car il n'a pas été tenu compte

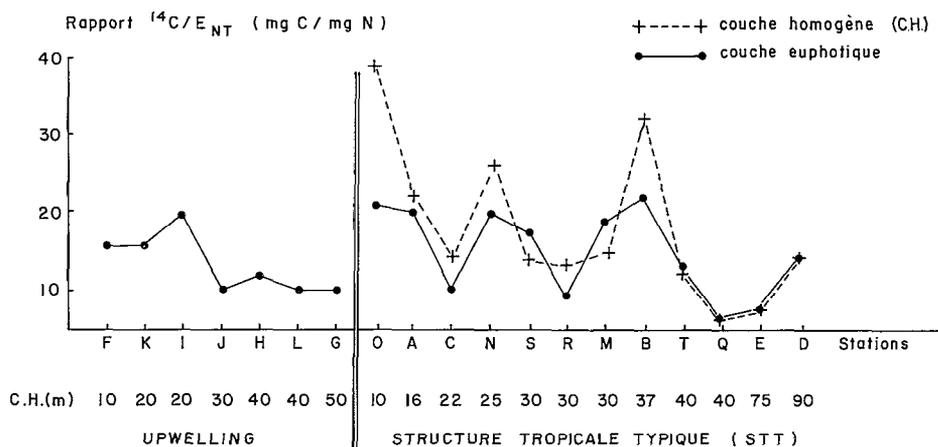


FIG. 14. — Valeur du rapport $^{14}\text{C}/\text{E}_{\text{NT}}$ aux différents points fixes classés en situations d'upwelling et tropicales typiques et en fonction de l'épaisseur de la couche homogène en nitrate (upwellings) ou température (STT)

^{14}C assimilation/total nitrogen excretion ratio at the several-day long stations. These are ranked according to the two hydrological structures (upwellings and typical tropical situation, STT) and the depth of the mixed layer (steady nitrate concentrations in upwellings, steady temperature in STT)

de l'excrétion des organismes de taille inférieure à 50 μm , dont l'importance est peut-être plus grande dans la couche homogène des STT. Le point (2), en revanche, est paradoxal car on aurait pu s'attendre à ce que la couche chaude et dépourvue de nitrates soit l'objet d'une excrétion relativement plus importante que dans l'ensemble de la couche euphotique et d'une assimilation de ^{14}C relativement faible, au contraire. Trois explications peuvent être apportées à cette observation. Tout d'abord, l'assimilation de ^{14}C a pu être surestimée, ce qui irait à l'encontre de ce que pense GOLDMAN *et al.* (1979), Mc GARTHY et GOLDMAN (1979) et LI et GOLDMAN (1981) : la méthode au ^{14}C , telle qu'elle est utilisée généralement, tendrait à sous-estimer l'assimilation dans les eaux oligotrophes, au sein desquelles on peut classer la couche homogène. La seconde explication a trait de nouveau à l'excrétion de la fraction du zooplancton inférieure à 50 μm , qui, si elle était plus importante dans la couche homogène, pourrait rendre le rapport $^{14}\text{C}/\text{E}_{\text{NT}}$ plus faible et donc plus proche de celui de l'ensemble de la couche euphotique. Si donc la fraction < 50 μm suppléait à l'excrétion des organismes de taille supérieure, dans la couche homogène, on pourrait s'attendre à ce que $^{14}\text{C}/\text{E}_{\text{NT}}$ soit plus élevé dans les STT où la couche homogène est épaisse, ce qui n'apparaît pas sur la figure 13 pour les points B, T, Q, E et D. Cette constatation tendrait à montrer que la part du zooplancton de taille supérieure à 50 μm serait sensiblement la même dans l'élaboration de la production primaire de régénération, en supposant que le rapport incorporation d'azote/assimilation de ^{14}C soit à peu près le même à toutes les stations. Ceci nous amène à la troisième explica-

tion. Il est probable, en effet, que ce rapport soit différent pour la couche homogène et pour l'ensemble de la couche euphotique, à l'instar de ce qui se passe pour le rapport incorporation de phosphore/assimilation de carbone de HERBLAND (1984). En conséquence ^{14}C peut être variable sans pour autant que ce soit le cas de l'importance de l'excrétion dans la production végétale.

4.3.3. CONCLUSIONS

L'étude qui vient d'être faite montre qu'il est encore prématuré de déterminer le rôle joué par l'excrétion des animaux de taille supérieure à 50 μm dans l'élaboration de la production primaire, faute de données fiables sur les besoins réels du zooplancton en azote et phosphore. Pour leur part, les valeurs d'excrétion du zooplancton qui ont été utilisées (tabl. VI), représentent une estimation minimale de l'excrétion animale, d'une part en raison de l'inconnue que représentent les animaux de taille inférieure à 50 μm et d'autre part de la méthodologie employée. Les expériences d'une vingtaine d'heures dont on a pris les résultats, fournissent en effet des taux d'excrétion plus faibles que ceux obtenus lors d'incubation de durée plus courte (ROGER, 1978; LE BORGNE, 1979) et l'utilisation du schéma de distribution verticale diurne a sans doute entraîné également une sous-estimation de l'excrétion puisque, les animaux se trouvant situés à des niveaux plus profonds et plus froids le jour que la nuit (cf. 3.1.1.), ont des taux d'excrétion plus faibles à cause de l'effet de la température. Il est probable que la totalité de l'excrétion d'azote puisse être réutilisée rapidement par les végétaux :

l'ammonium et l'urée, incorporables immédiatement, représentent 66 % de l'excrétion totale en moyenne (1); les autres molécules, dont la nature n'a pas été déterminée, sont probablement des molécules organiques simples, telles que les acides aminés (JOHANNES et WEBB, 1965; JAWED, 1969) qui peuvent être également réutilisées rapidement par le phytoplancton.

L'absence de différence significative, que l'on constate sur les valeurs de la figure 14, entre upwellings et STI pour l'excrétion totale d'azote se retrouve aussi pour celle d'ammonium et pourrait bien être réelle. En effet, dans un système en équilibre où les biomasses du zoo- et du phytoplancton sont couplées (cf. 3.3.2.), tout accroissement de l'abondance des végétaux consécutifs à un enrichissement de la couche euphotique en nitrate, s'accompagne rapidement d'une augmentation de l'abondance du zooplancton. Et ceci a pour effet de limiter le taux de croissance du phytoplancton d'une part et d'augmenter l'excrétion d'autre part, de sorte qu'il n'est pas obligatoire que le pourcentage de la production primaire nouvelle, varie. L'un des indices de ce contrôle par les herbivores est la présence des teneurs non négligeables de nitrate que l'on observe dans la couche euphotique pendant l'upwelling équatorial, ce sel nutritif n'étant pas totalement utilisé par le phytoplancton dont la biomasse est limitée par le « broutage ». C'est également à la même période que l'on observe les teneurs les plus élevées en ammonium (OUDOT, 1983), preuve que cet élément n'est pas utilisé entièrement non plus dans la couche euphotique. L'apport d'azote dépasse donc alors la demande de la production primaire, dont la fraction assurée par l'excrétion n'est peut-être pas plus faible qu'aux périodes où le nitrate se trouve davantage en profondeur. Cette constatation est à rapprocher de celle de WHITLEDGE (1981) qui note, lui aussi, que la part de la production de régénération dans la production primaire totale n'est pas sensiblement différente dans les zones côtières avec upwelling que dans les autres zones néritiques.

5. LES QUANTITÉS DE MATIÈRE ORGANIQUE PRODUITES PAR LE ZOOPLANCTON. RELATIONS AVEC LES PARTICULES (< 50 μm)

L'accroissement de biomasse d'une population zooplanctonique, déterminé avant toute prédation, définit la richesse d'une zone dans la mesure où il représente la quantité de matière organique qui peut être prélevée par l'échelon trophique

supérieur sans pour autant que les stocks ne soient entamés. La production, ainsi définie, constitue également une meilleure base d'estimation de la production des zooplanctonophages que celle du phytoplancton car la nutrition du zooplancton ne se fait pas aux seuls dépens de la production primaire, les autres particules (hétérotrophes, détritus) entrant également dans sa ration. Le problème du rôle des particules qui ne sont pas autotrophes, sera plus particulièrement discuté dans la suite de ce chapitre.

Les valeurs de la production du zooplancton qui sont présentées ici sont les premières sur la partie hauturière du Golfe de Guinée, les données actuellement publiées sur les eaux du large ayant trait surtout à l'océan Pacifique (PETIPA, 1978; VIROGRADOV et SHUSHKINA, 1978). Elles ne concernent que le micro- et le mésozooplancton des 100 premiers mètres, faute de valeurs sur le macroplankton-micronecton pour les raisons développées dans ROGER (1982 b). Mais la production de cette dernière catégorie dans la couche 0-100 m est très vraisemblablement négligeable comparée à celle du mésozooplancton, à cause de biomasses faibles à ce niveau (cf. 3.2.1.) et en raison de taux de production faibles, eux aussi. D'après MAUCLINE (1977), le rapport P/B, entre la production journalière et la biomasse, serait de 2,4 % pour *Euphausia pacifica* au large de l'Orégon et de 1,3 % pour un autre Euphausiacé, *Meganyctiphanes norvegica* (ses valeurs de P/B annuel ont été divisées par le nombre de jours qu'a duré la production), valeurs très inférieures à celles du tableau IX de LE BORGNE et ROGER (1983) pour le mésozooplancton et le microzooplancton. Les poissons épi-, méso- et bathypélagiques qui constituent une autre fraction importante du micronecton, ont en général une durée de vie de plus de 6 ans et des rapports P/B encore plus faibles que ceux des Euphausiacés, si l'on se réfère à CHILDRESS *et al.* (1980). Enfin, la production du macrozooplancton-micronecton est en partie le fait d'organismes zooplanctonophages, qui ne peuvent donc être associés au zooplancton, essentiellement microphage (LE BORGNE et ROGER, 1983).

5.1. Les valeurs de production de carbone, azote, phosphore et poids sec aux points fixes. Importances respectives du micro- et du mésozooplancton

Telle qu'elle a été calculée, la production journalière concerne essentiellement l'accroissement de

(1) La valeur de 66 % est la somme de 58 % pour l'excrétion d'ammonium et de 8 % pour celle de l'urée (valeur obtenue à partir des tableaux des annexes IV et V de LE BORGNE et ROGER, 1983).

TABLEAU VII

Production (en mg C, N, P.m⁻².j⁻¹) du micro- et du mésozooplancton dans la couche 0-100 m. Importance de la production du microzooplancton. Coefficient de transfert (rapport entre production du zooplancton et production autotrophe), efficacité écologique (DK₂), estimation de l'importance de la production autotrophe par rapport à la production totale des particules <50 µm pour un rendement d'assimilation, D = 0,6 et D = 0,9. Estimations de l'ingestion de phosphore par le zooplancton, I_z (mg P.m⁻².j⁻¹) et temps nécessaire pour la consommation de la totalité de la biomasse de phosphore organique particulaire (POP). (Voir détails dans le texte)

PS = poids sec ; * pas de données pour le microzooplancton

Micro- and mesozooplankton production (mg C, N, P.m⁻².d⁻¹) in the 0-100 m layer — Microzooplankton importance in total zooplankton production — Transfer coefficient between zooplankton and autotrophs, ecological efficiency (DK₂), assessment of the importance of phytoplankton production in total production of < 50 µm particles for an assimilation efficiency D = 0.6 and D = 0.9. Assessment of phosphorus ingestion by zooplankton, I_z (mg P.m⁻².d⁻¹) and time required for the ingestion of the whole particulate organic phosphorus (POP).

PS = dry weight; * = no data on microzooplankton

	Points fixes	A	B	C	D	E	F	7706 3	G	H	I	J	K	N	O	Q	R	S	T		
C	Production microzoo-	-	-	-	-	-	47,3	-	63,9	73,6	65,8	90,5	35,1	92,0	101,4	17,3	97,3	80,0	36,2		
	" mésozoo-	167,5	51,3	132,4	190,7	129,1	234,9	311,9	457,8	749,9	183,8	299,6	211,2	252,8	137,1	116,7	174,1	417,0	162,8		
A	Prod. micro / Prod. (micro+méso) (%)	-	-	-	-	-	16,8	-	12,3	8,9	26,4	23,2	14,3	26,7	42,5	12,9	26,2	16,1	18,2		
R	Coefficient de transfert (%)	23,9*	7,9*	32,2*	47,5*	63,2*	33,3	-	86,7	72,3	18,0	41,8	17,7	21,8	15,9	58,8	58,7	34,3	22,9		
O	Efficacité écologique (%)	{	D = 0,6	17,5	16,1	19,6	23,5	20,6	25,8	-	20,2	27,6	23,9	18,7	20,9	24,5	13,3	15,9	22,4	28,6	13,3
			D = 0,9	26,2	24,2	29,3	35,3	30,9	38,7	-	39,3	31,4	35,8	28,1	31,3	36,8	20,1	23,9	33,6	42,9	20,0
N	Prod. autot. / Prod. part. (%)	{	D = 0,6	73	204	61	49	33	77	-	23	38	133	45	118	112	84	27	38	83	58
			D = 0,9	110	306	91	74	49	116	-	45	43	199	67	177	169	126	41	57	125	87
P	Production microzoo-	-	-	-	-	-	1,02	-	1,13	1,43	1,43	2,77	0,84	2,15	2,04	0,37	1,98	1,80	0,79		
	" mésozoo-	4,06	1,14	3,20	4,04	2,76	4,98	6,82	10,39	17,34	4,29	6,85	4,92	5,78	2,93	2,83	6,19	9,30	3,76		
S	Prod. micro / Prod. (micro + méso) (%)	-	-	-	-	-	17,0	-	9,8	7,6	25,0	28,8	14,6	27,1	40,6	11,6	24,2	16,2	17,4		
	Ingestion, I _z	{	D = 0,6	-	-	-	-	-	44,0	68,3	30,0	47,0	38,7	41,3	43,3	16,0	34,0	38,7	24,3		
D = 0,9	-		-	-	-	-	-	29,3	45,6	20,0	31,3	25,8	27,6	28,9	10,7	22,7	25,8	16,2			
R	POP / I _z (jours)	{	D = 0,6	-	-	-	-	-	2,1	1,5	3,0	2,1	4,5	1,8	3,9	4,7	4,3	1,5	2,1		
	D = 0,9		-	-	-	-	-	-	3,1	2,3	4,6	3,1	6,7	2,6	5,8	7,0	6,4	2,3	3,1		
E	Production microzoo-	-	-	-	-	-	9,51	-	12,63	14,55	13,24	17,63	7,44	17,90	19,05	3,90	19,57	15,58	7,27		
	" mésozoo-	38,57	12,52	32,86	46,73	32,47	57,52	77,36	118,71	194,37	48,20	75,98	53,54	60,18	30,79	30,27	68,84	106,90	42,22		
A	Prod. micro / Prod. (micro+méso) (%)	-	-	-	-	-	14,2	-	9,6	7,0	21,6	18,8	12,2	22,9	38,2	11,4	22,1	12,7	14,7		
	Prod. (micro+méso)	525*	139*	394*	542*	360*	743	788*	1321	2360	629	935	592	994	683	346	922	1318	570		

biomasse (exuvies comprises) et, dans une faible mesure, une partie de la reproduction (LE BORGNE, 1982 c). Il s'agit donc surtout de la quantité de zooplancton qui peut être prélevée chaque jour par les zooplanctonophages, dont l'abondance est souvent exprimée en poids humide plutôt qu'en carbone, azote et phosphore. En conséquence, la production du zooplancton a été exprimée dans ces différentes unités (tabl. VII, fig. 15), le poids humide pouvant être déduit approximativement du poids sec en multipliant ce dernier par 10.

Le schéma de la figure 15 pour la production ne remet pas fondamentalement en question celui des biomasses et ceci était prévisible car le rapport P/B

apparaît indépendant de la richesse de la zone (LE BORGNE et ROGER, 1983) : les points de biomasse élevée ont aussi des productions élevées et l'inverse se passe pour les points fixes de biomasse faible. Mais, dans le détail, les variations non négligeables de P/B, entraînent des modifications plus ou moins sensibles de l'ordre observé pour les biomasses. Ces variations semblent en relation avec la nature des particules (LE BORGNE et ROGER, 1983) dans le cas de P/B du mésozooplancton, à l'exception du point S dont la valeur est anormalement élevée. L'existence de telles variations rendrait donc délicate l'utilisation d'un rapport Production/Biomasse commun à l'ensemble des stations.

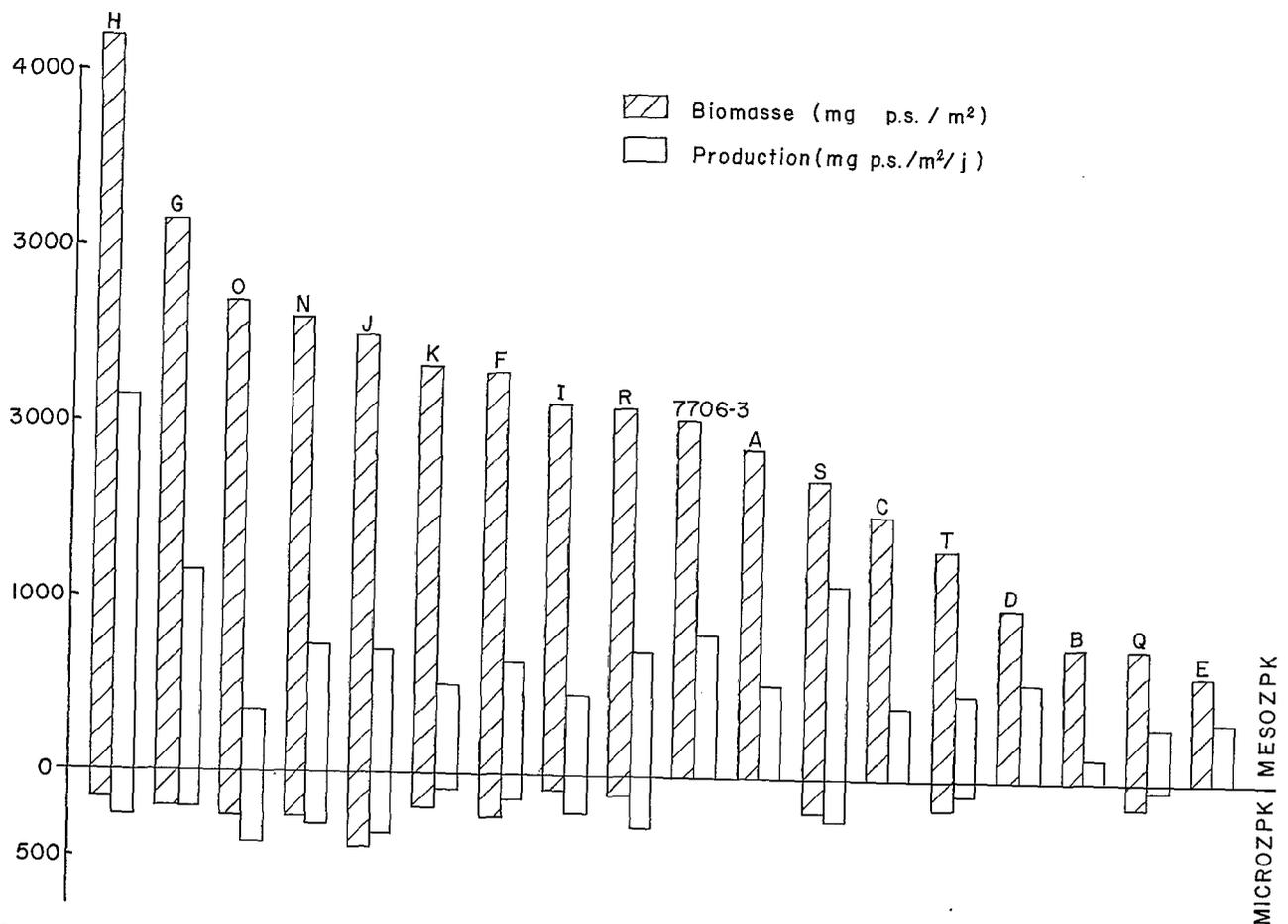


Fig. 15. — Biomasse et production du micro- et du mésozooplancton (en poids sec ; p.s.) dans les 100 premiers mètres. On peut estimer le poids frais à 10 fois la valeur du poids sec, environ

Standing stock and production (in dry weight, p.s.) of micro- and mesozooplankton in the 0-100 m layer. Wet weight may be taken as 10 times the dry weight

La production du microzooplancton, dont les rapports P/B sont le plus souvent supérieurs à ceux du mésozooplancton, représente une part plus importante de celle de l'ensemble du zooplancton (fraction 50-5 000 μm) que si on considère sa biomasse, comme on l'a vu précédemment aussi pour l'excrétion : 8,9 % au point H et 42,5 % au point O, pour le carbone (tabl. VII). Ces valeurs de pourcentages sont différentes pour l'azote et le phosphore, toujours à cause de l'existence de rapports C/N et N/P de constitution, distincts pour le micro- et le mésozooplancton (LE BORGNE et ROGER, 1983). Mais dans la mesure où l'une et l'autre de ces catégories dimensionnelles sont essentiellement constituées de microphages, animaux ingérant des particules inférieures à 50 μm , il est logique de les associer à l'avenir.

5.2. Rapports entre la production zooplanctonique et les particules < 50 μm dans la couche 0-100 m

5.2.1. GÉNÉRALITÉS

Les valeurs de production du zooplancton sont le résultat d'un calcul assez complexe faisant intervenir la mesure d'un grand nombre de paramètres : taux d'excrétion à plusieurs températures, distribution verticale de la biomasse, moyenne du poids sec au cours de cycles de 24 h, rapports C/N/P des particules, du zooplancton, de son excrétion et de ses coefficients d'assimilation pour le calcul du rendement net en croissance, K_z . L'un des moyens de valider ces résultats est de les comparer à ceux de la production des proies du zooplancton, les particules inférieures à 50 μm , cette comparaison

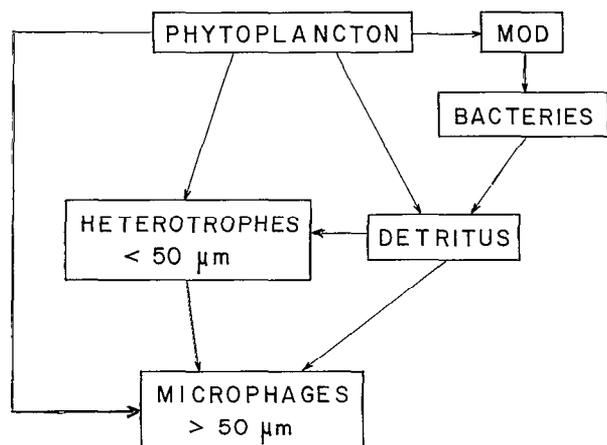


FIG. 16. — Schéma simplifié des biomasses et des flux au sein des particules de taille inférieure à 50 µm (MOD = matière organique dissoute)

A simplified diagram of standing stocks and fluxes in < 50 µm particulate level (MOD = dissolved organic matter)

permettant en outre de connaître le rendement du transfert des particules au zooplancton.

Le rendement habituellement utilisé est l'efficacité écologique, défini par SLOBODKIN (1968) comme étant le rapport entre, d'une part, la quantité de nourriture ingérée aux dépens du niveau n de la chaîne trophique et d'autre part, la quantité de nourriture ingérée aux dépens du niveau $n-1$. Dans un système en équilibre, où la biomasse est constante, les pertes compensent les gains en production et l'efficacité écologique devient alors le rapport :

$$\text{Efficacité écologique} = \frac{\text{Production échelon } n}{\text{Production échelon } n-1}$$

L'hypothèse de l'état d'équilibre sur une période de quelques jours peut être faite pour les points fixes et la couche 0-100 m, où aucune tendance à l'augmentation ou à la diminution de la biomasse n'est apparue nettement (fig. 1). Elle est également justifiée indirectement par l'existence de la relation poids sec-chlorophylle (cf. 3.3.3.), mais n'est valable que pour des périodes courtes, de l'ordre de quelques jours. A plus long terme, en effet, on doit envisager des systèmes évolutifs comme ceux de VINOGRADOV et SHUSHKINA (1978).

Dans le cas du zooplancton, constitué essentiellement de microphages (LE BORGNE et ROGER, 1983), l'échelon $n-1$ est représenté par les particules. Inversement, comme on l'a vu précédemment, les autres microphages du micronecton et du necton ont toute chance d'avoir une production négligeable devant celle du micro- et du mésozooplancton, de sorte que l'échelon ne comprend presque exclusi-

vement ces derniers. La seule exception est celle du point II où de fortes concentrations de Salpes ont été observées (LE BORGNE, 1982 d). Ces animaux microphages, de répartition extrêmement surdispersée et de grande taille, ont mal été échantillonnés par les filets utilisés pour prélever le mésozooplancton.

La production de l'échelon $n-1$ comprend la production autotrophe nette (accroissement de biomasse, seulement) et une production « non autotrophe » constituée de débris et de petits hétérotrophes se nourrissant de phytoplancton ou de particules auxquelles sont associées des bactéries (fig. 16). La production de l'ensemble de ces particules, P_P , et celle du zooplancton, P_Z , permettent le calcul de l'efficacité écologique, P_Z/P_P . Dans le cas d'un système en équilibre, la production nette des particules (valeur obtenue après soustraction des pertes en sédimentation hors de la couche 0-100 m) est égale à l'ingestion du zooplancton, I_Z , de sorte que l'efficacité, P_Z/P_P devient le rapport P_Z/I_Z , qui n'est autre que K_1 , le rendement brut en croissance du zooplancton. K_1 peut être exprimé en fonction de K_2 , rendement net en croissance calculé à tous les points fixes pour C, N et P d'une part et D, rendement de l'assimilation, rapport entre la quantité de nourriture assimilée et celle ingérée, d'autre part : $K_1 = DK_2$ (LE BORGNE, 1978 a). Ainsi :

$$\text{efficacité écologique} = \frac{P_Z}{P_P} = \frac{P_Z}{I_Z} = DK_2 \quad (5)$$

Un cas particulier de l'efficacité écologique est celui où le zooplancton est phytophage. P_P devient alors égal à la production autotrophe, P_I et l'efficacité écologique est alors dénommée « coefficient de transfert » (« transfer efficiency ») ou « efficacité du zooplancton » (NIVAL *et al.*, 1975) :

$$\text{coefficient de transfert} = \frac{P_Z}{P_I} \quad (6)$$

La comparaison du coefficient de transfert et de l'efficacité écologique permet théoriquement de déduire la part de la production autotrophe, P_I , dans la production nette des particules, P_P , de la façon suivante :

$$\frac{P_Z}{P_I} = a \frac{P_Z}{P_P} \Leftrightarrow \frac{P_I}{P_P} = \frac{1}{a} \quad (7)$$

a est le rapport : coefficient de transfert/efficacité écologique.

5.2.2. L'EFFICACITÉ ÉCOLOGIQUE

La relation (5) suppose connu le rendement de l'assimilation, D, qui n'a pas été déterminé aux points fixes à quelques exceptions près (LE BORGNE, 1982 c). On le prendra égal à 0,6 et 0,9, valeurs extrêmes que l'on observe dans la littérature

TABLEAU VIII

Revue (incomplète) des valeurs du rendement d'assimilation, D, pour le carbone.
 A review of some of the values of the assimilation efficiency, D, found in the literature for carbon

Auteur (s)	Animal	D(%)
MARSHALL et ORR (1955)	<i>Calanus</i>	53 - 78
LASKER (1966)	<i>Euphausia</i>	46 - 95
LASKER (1970)*	<i>Euphausia</i>	93
TAGUCHI et ISHII (1972)*	<i>Calanus</i>	75 - 85
CONDREY et al. (1972)*	<i>Penaeus</i>	68
CONOVER et LALLI (1974)	<i>Clione</i>	94
PETIPA et al. (1975)	Copépodes	43 - 52
REEVE et al. (1978)	<i>Mnemiopsis</i>	74
BAMSTEDT et HOLT (1978)	<i>Euchaeta</i>	92 - 94
RASSOULZADEGAN (1978)	<i>Tintinnide</i>	67
GERBER et GERBER (1979)	<i>Undinula</i>	86
	petits copép.	87
COPPING et LORENZEN (1980)	<i>Calanus</i>	96
MORGAN (1980)	<i>Palaemonetes</i>	83
SCHNACK (1982)	<i>Calanoides</i>	46 - 93
ROSS (1982)	<i>Euphausia</i>	81
LE BORGNE (1982c)	<i>Salpa</i>	56 - 70
	<i>Glaucus</i>	85

* in CONOVER (1978)

(tabl. VIII). Les valeurs de l'efficacité écologique du tableau VII varient de 13,3 % à 28,6 % pour $D = 0,6$ et 20,0 à 42,9 % pour $D = 0,9$. Dans tous les cas, cette valeur est supérieure à 10 %, chiffre que l'on a longtemps pris pour les transferts d'un maillon à l'autre du réseau trophique et qui est mis en doute actuellement. POMEROY (1979) estime en effet que cette valeur de 10 % ne permet pas d'arriver aux productions terminales observées et préconise, lui aussi, l'utilisation du terme K_1 de préférence au coefficient de transfert, puisque la « chaîne » alimentaire n'est pas « linéaire ». Autrement dit, le zooplancton se trouve à la fois au niveau secondaire lorsqu'il ingère du phytoplancton ou des détritiques et au niveau tertiaire lorsqu'il ingère de petits hétérotrophes qui se nourrissent aux dépens du phytoplancton ou des particules détritiques.

5.2.3. LE COEFFICIENT DE TRANSFERT

Les valeurs du coefficient de transfert, P_z/P_1 ont été calculées pour le carbone (tabl. VII), seul

élément pour lequel on dispose de données sur la production primaire. Ce coefficient apparaît bien plus variable que l'efficacité écologique puisqu'il est de 8 % au point B et de 87 % au point G. Dans ce dernier cas, la seule production autotrophe serait très insuffisante pour couvrir les besoins du zooplancton en production (croissance et reproduction) et en respiration-excrétion (dépenses métaboliques).

Ainsi sont posés le problème des variations du coefficient de transfert d'un point fixe à l'autre et celui des valeurs anormalement élevées, incompatibles avec le maintien à terme d'une production zooplanctonique. Plusieurs éléments de réponse peuvent être apportés, certains ayant trait aux méthodes d'évaluation des productions autotrophe et zooplanctonique, les autres à la structure du réseau trophique.

5.2.3.1. Les incertitudes sur les valeurs de production

En ce qui concerne la production autotrophe, le problème réside dans la signification des valeurs fournies par la méthode au ^{14}C , différente selon

qu'elle représente une valeur de production primaire obtenue après utilisation par les phytophages de taille inférieure à 50 μm ou une valeur brute, avant « grazing ». Dans le premier cas, les valeurs d'assimilation de ^{14}C représenteront une estimation correcte de la production utilisable par le zooplancton (> 50 μm); dans le second, une surestimation, car une partie est destinée aux phytophages les plus petits. En pratique, il est probable que les valeurs d'assimilation de ^{14}C obtenues avec des incubations de 11 h (cas présent) représentent une sous-estimation variable de la production primaire nette (augmentation de biomasse du phytoplancton). Il s'agit d'une sous-estimation car des phytophages de taille inférieure à 50 μm , introduits avec le phytoplancton dans le milieu expérimental, ont pu ingérer une partie des algues, le transfert s'accompagnant d'une perte de radioactivité par respiration-excrétion. La sous-estimation est variable, ensuite, en raison d'une part de l'influence de la durée du temps de renouvellement sur le marquage et, d'autre part, de l'importance, elle aussi variable, de la biomasse des petits phytophages dans les flacons d'incubation de la production primaire. S'il existe un lien entre la taille des organismes et la richesse observée aux différents points fixes, ainsi que le suggère le chapitre 3.2.1., on pourrait donc imaginer que la sous-estimation de la production primaire soit plus importante dans les eaux oligotrophes (points B, D, E, Q) que dans les eaux riches puisque le temps de renouvellement et l'importance des petits phytophages (< 50 μm) y sont plus grands. En conséquence, le coefficient de transfert devrait y être plus élevé. Il n'en va pas ainsi, ce qui tendrait à montrer soit que la sous-estimation de la production primaire n'est pas liée fortement à la richesse du milieu, soit que d'autres sources de variation plus importantes en masquent les effets.

Le deuxième élément du calcul du coefficient de transfert est la production zooplanctonique de carbone, P_z , dont la valeur dépend de la biomasse des 100 premiers mètres et du taux de production moyen, déduit de celui de l'azote par l'intermédiaire du rapport C/N de constitution (LE BORGNE, 1982 c). A son tour, le taux de production d'azote dépend du rendement net en croissance, K_2 et du taux d'excrétion totale d'azote, lui-même fonction de la température et de la distribution verticale de la biomasse (cf. 2.3.1.). Les incertitudes sont faibles pour le rapport C/N et la biomasse est une valeur moyenne qui tient compte de la migration verticale du zooplancton. La prise en considération de la distribution verticale diurne pourrait entraîner une sous-estimation du taux d'excrétion (cf. 3.1.1.), tandis que celle de l'excrétion totale (organique et minérale) pourrait entraîner une surestimation, dans la mesure où l'excrétion organique ne serait

pas constituée exclusivement de produits terminaux du catabolisme (comme l'urée). Enfin subsiste l'incertitude sur le terme a_4 du calcul de K_2 , pris égal à 1 (LE BORGNE, 1982 c). L'étude du pourcentage de production autotrophe dans la production particulière (terme a de l'équation (7)) permettra de discuter davantage du réalisme des valeurs du taux de production zooplanctonique.

5.2.3.2. Les variations du coefficient de transfert liées à la structure du réseau trophique

Les variations du coefficient de transfert peuvent correspondre à des états différents de la relation zoo-phytoplancton, la production de ce dernier pouvant être élevée, faible ou équilibrée par rapport à celle du zooplancton ainsi qu'on l'observe dans les zones néritiques ou lagunaires (LE BORGNE et DUFOUR, 1979, LONGHURST, sous presse). Mais cette notion de variabilité de la relation zoo-phytoplancton semble difficilement compatible avec l'observation faite en 3.3.2. sur l'équilibre des deux biomasses.

Enfin, la variabilité du coefficient de transfert peut traduire des changements dans l'importance que joue la production autotrophe dans la production totale des particules et donc, dans la ration du zooplancton. En effet, des valeurs élevées du coefficient de transfert peuvent indiquer que la production autotrophe est insuffisante pour entretenir celle des microphages sauf si les stocks de phytoplancton sont utilisés et, dans ce dernier cas, le système ne peut être maintenu en équilibre que si, à terme, intervient une production « non autotrophe ». Il faut alors supposer que les microphages sont aptes à modifier leur régime alimentaire en fonction de la nature des particules, hypothèse basée sur le caractère « opportuniste » du régime alimentaire de ces animaux (POULET, 1973, 1978; GAMBLE, 1978; CHERVIN, 1978; HAYWARD, 1980), qui ingéreraient les proies les plus abondantes dans le milieu pourvu qu'elles puissent être capturées. Le régime omnivore du zooplancton permet donc d'atténuer l'effet des variations qui règnent au sein des particules, dont l'un des aspects est la part que représente la production autotrophe dans la production totale.

5.2.4. IMPORTANCE DE LA PRODUCTION AUTOTROPHE DANS LA PRODUCTION TOTALE DES PARTICULES

Si l'on admet que les valeurs d'assimilation de ^{14}C par les autotrophes sont obtenues avant toute ingestion par les phytophages, il est possible d'estimer l'importance de la production primaire par rapport à la production de l'ensemble des particules (P_I/P_T) par l'équation (7). Les résultats de cette estimation figurent sur le tableau VII et varient de 23 à 204 % pour $D = 0,6$ et 41 à 306 %

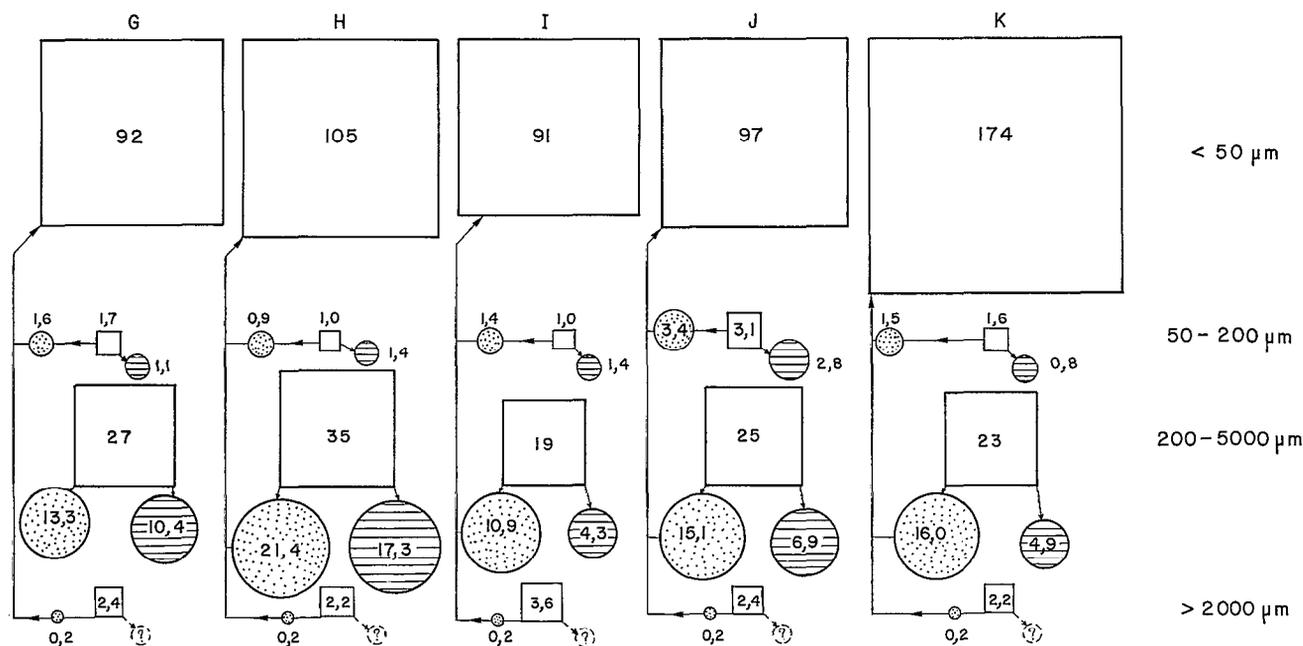


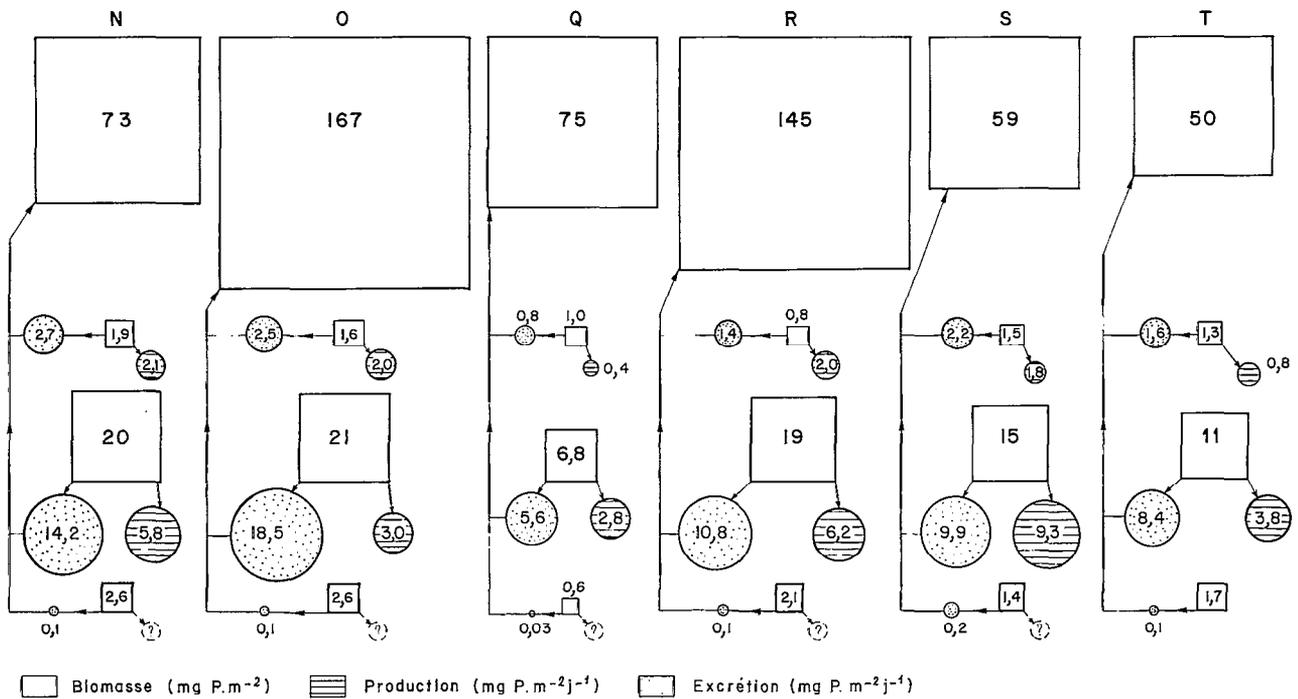
FIG. 17. — Biomasses, production et excretion de phosphore pour les quatre catégories de tailles d'organismes aux différents points fixes, pour la couche 0-100 m (biomasse en $\text{mg P}\cdot\text{m}^{-2}$, flux en $\text{mg P}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$)

Phosphorus standing stock, production and excretion for the four size-classes of planktonic particles and the various stations, in the 0-100 m layer (biomass in $\text{mg P}\cdot\text{m}^{-2}$ and fluxes in $\text{mg P}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)

pour $D = 0,9$. On peut fixer la limite supérieure de ce pourcentage à 100, puisque par définition, $P_I \leq P_F$. Or, cette valeur est dépassée dans quatre cas (points B, I, K, N) pour l'estimation de D la plus basse, lorsque le coefficient de transfert est inférieur à l'efficacité écologique ($a > 1$). Ceci reflète l'existence d'une erreur sur la valeur de l'un des trois éléments entrant dans le calcul de a : la production au ^{14}C , P_I , le rendement net en croissance du zooplancton, K_2 et la production zooplanctonique, P_z . L'examen du tableau IX de LE BORGNE et ROGER (1983) fait apparaître que les points fixes B, I, K, N ont les valeurs les plus faibles de productivité zooplanctonique (rapport P/B), les rangs par ordre croissant étant respectivement le deuxième (point B), troisième, quatrième et septième (point N). Cette observation tendrait à montrer que si la production autotrophe n'a pas été systématiquement surestimée (hypothèse probable, comme on l'a vu au paragraphe 5.2.3.1.), ni les valeurs de production zooplanctonique présentées dans cet article, ni les temps de renouvellement de la biomasse de LE BORGNE et ROGER (1983) ne sont exagérés.

A l'inverse de ces valeurs fortes de P_I/P_F , on en observe trois inférieures à 50 % aux points G, H, Q (tabl. VII). La question est de savoir si ces résultats sont réalistes. Si on admet que toute production de matière vivante est issue de la production auto-

trophe, le seuil sera supérieur à 50 % car le phytoplancton servira de base, non seulement à la production « non autotrophe » des particules, mais également à une partie des microphages du zooplancton. En effet, les autres éléments proviennent de la production végétale : les hétérotrophes ($< 50 \mu\text{m}$), des éléments figurés du phytoplancton ou des débris ; ces derniers, des cellules végétales ou des organismes situés en amont dans le réseau trophique. Les valeurs de P_I/P_F inférieures à 50 % ne peuvent avoir que deux origines. La première est représentée par l'incertitude qui règne sur les valeurs des productions zoo- et phytoplanctonique. La seconde a trait à l'importance des transports horizontaux de matière organique. Si en effet, l'on admet un système en équilibre, les pertes par prédation et sédimentation devront être compensées par des apports et la production *in situ*. Les valeurs faibles de P_I/P_F pourraient alors indiquer qu'une partie de la production particulaire, P_F , est assurée par des apports horizontaux de matière organique dissoute ou particulaire à partir de zones plus riches. Un tel phénomène a été mis en évidence par VINOGRADOV et SHUSHKINA (1978) et VINOGRADOV (1981) dans le Pacifique oriental : une période de « destruction » succéderait à une période de « production » dont le siège est l'upwelling péruvien. Il est difficile de chiffrer la valeur des apports par trans-



ports aux points G, H, Q en raison de l'inconnue que représente le seuil minimum du rapport P_i/P_p , d'autant plus que subsiste l'incertitude sur les valeurs de production. Il peut en effet paraître étrange que la part des transports dans la fourniture de matière organique soit la plus élevée dans deux types d'écosystèmes opposés : l'upwelling équatorial (points G et H) et les eaux oligotrophes (point Q).

5.2.5. STRUCTURE DU RÉSEAU TROPHIQUE. ESSAI D'ESTIMATION DE LA PRODUCTION DES PARTICULES

L'ensemble des données de cet article permet de dresser un schéma des biomasses et des flux basé sur les tailles des organismes (fig. 17), ce qui suppose une approche « globale » des processus, plus particulièrement pour les particules qui comprennent des organismes de tailles et de physiologie différentes (autotrophes, hétérotrophes, détritus). L'échelon du zooplancton représente une meilleure homogénéité puisqu'il est dominé par les microphages. Le schéma de la fig. 17 a été établi pour le phosphore et pour les points G à T où les données ont été obtenues de façon identique pour l'ensemble des paramètres, ce qui n'a pas été le cas du carbone et de l'azote. On peut aussi considérer que le phosphore particulaire est plus proche de la biomasse vivante que ces deux éléments, suivant en cela l'observation de PERRY et EPPLEY (1981) pour les eaux oligotrophes du

vortex du Pacifique nord : « ... POP can be used as a valuable detritus-free biomass measurement ». De façon un peu différente, HERBLAND et LE BOUTELLER (1983) arrivent à la même conclusion. Il faut probablement expliquer la très faible part de détritus dans la biomasse de phosphore organique particulaire par la libération rapide de cet élément dans le milieu à la suite de la mort des organismes vivants.

La biomasse du micro- et du mésozooplancton des points G à T représente de 11 à 34 % de celle des particules qui sont supposées être ses proies. Ce résultat semble contredire la conclusion de SHELDON *et al.* (1977), à savoir que « si l'on ordonne des organismes pélagiques selon leur taille sur une échelle logarithmique, on trouve que la quantité de matière vivante est égale pour chaque taille ». Or la gamme de tailles des particules considérées ici, s'étend de 0,5 μm environ à 50 μm , et celle du zooplancton de 50 à 5 000 μm , soit dans chaque cas, deux ordres de grandeur. La différence peut indiquer que les écosystèmes étudiés par SHELDON *et al.* (Golfe du Maine, Mer du Nord, upwelling du Pérou) n'ont pas la même structure dimensionnelle que ceux du large du Golfe de Guinée, mais peut aussi provenir de la définition des gammes de taille d'organismes : il est certain que les séparations par tamisage ou filtration donnent des résultats différents de ceux que l'on obtient avec un compteur de particules.

L'une des grandes inconnues de la figure 17 est

la production de l'ensemble des particules $< 50 \mu\text{m}$, dont on peut tenter d'estimer le temps de renouvellement de la façon suivante. Le rapport entre la biomasse de phosphore organique particulaire (POP) et l'ingestion par le zooplancton (I_z) est le temps théorique nécessaire pour que la biomasse POP disparaisse du seul fait de la prédation. Si l'on suppose que les pertes en sédimentation sont faibles devant celles de la prédation et que le système est en équilibre, le rapport POP/ I_z sera aussi égal au temps de renouvellement de POP. Les valeurs calculées (tabl. VII) s'échelonnent de 1,5 à 4,7 jours pour $D = 0,6$ et 2,3 à 7,0 jours pour $D = 0,9$ (rappelons que D entre dans le calcul de l'ingestion, I_z ; cf. équation (5)). Ces temps sont plus longs que ceux trouvés par HERBLAND (1984) pour l'incorporation de ^{32}P par les bactéries et le phytoplancton, ce qui n'a rien d'étonnant car la production des particules « non autotrophes » de la fraction $< 50 \mu\text{m}$ est très vraisemblablement plus lente. Une partie peut provenir d'apports par transports horizontaux, l'autre de la formation *in situ* de détritux et de petits animaux qui s'en nourrissent ainsi que du phytoplancton. L'existence de ce microzooplancton de taille inférieure à $50 \mu\text{m}$, a pour effet lui aussi, d'allonger le temps de production. En admettant que le rapport POP/ I_z soit exact, les temps de renouvellement du tableau VII impliquent des rapports P/B journaliers de la fraction $< 50 \mu\text{m}$ de 14 à 43 % pour $D = 0,9$ et 21 à 67 % pour $D = 0,6$, valeurs à rapprocher de celles de LE BORGNE et ROGER (1983) pour le mésozooplancton.

5.2.6. CONCLUSIONS

Les différents calculs qui ont été faits dans ce chapitre ont eu pour but de tester le réalisme des résultats de production de zooplancton et phytoplancton, sujets à de nombreuses incertitudes. À l'exception de quatre points fixes où la production zooplanctonique a peut-être été sous-estimée, les valeurs sont plausibles dans l'ensemble et ont permis de mettre en relief un certain nombre de points concernant la structure et le fonctionnement des écosystèmes étudiés.

Les variations du rapport P_i/P_p (tabl. VII) correspondent probablement à une certaine réalité, la part de la production primaire dans la production de l'ensemble des particules dépendant des apports en sels nutritifs dans la couche euphotique et donc du système qui est considéré. Mais, à l'heure actuelle, faute de connaître la signification exacte des valeurs de production obtenues avec la méthode au ^{14}C et de méthodes suffisamment éprouvées pour mesurer la production zooplanctonique, il est difficile de déterminer la part exacte de la production primaire dans la production totale des particules.

Les valeurs souvent élevées de cette dernière suggèrent soit une sous-estimation de la production nette, soit une surestimation de la production zooplanctonique, soit l'apport de matière organique par transport horizontal.

Le rapport POP/ I_z (tabl. VII), qui fait appel à d'autres données sur les particules, laisse supposer un temps de renouvellement de la biomasse $< 50 \mu\text{m}$, de l'ordre de grandeur de celui du zooplancton, mais une production de 3 à 10 fois supérieure en raison d'une biomasse beaucoup plus élevée. Ces temps de renouvellement sont beaucoup plus longs que ceux des bactéries et du phytoplancton (HERBLAND, 1983), ceci pouvant être attribué à la présence à côté de la production primaire et para-primaire de petits hétérotrophes qui s'en nourrissent. L'existence de ce maillon intermédiaire entre les microphages du zooplancton et la production autotrophe rend caduque l'étude du coefficient de transfert, dont l'utilité ne se justifie que lorsque la production primaire domine largement celle des particules. Ceci se passe dans les upwellings côtiers (HOBSON *et al.*, 1973) et lors du « bloom » printanier en zone tempérée ou boréale. Dans les autres cas, le calcul de l'efficacité écologique est plus approprié pour définir le rendement d'un élément à l'autre du réseau trophique. Ce rendement apparaît plus élevé que ce que l'on pensait jusqu'ici, ce qui ne signifie pas pour autant que le rendement de l'ensemble du système soit meilleur, la présence de petits hétérotrophes au sein des particules ajoutant, en effet, un élément intermédiaire entre le zooplancton et le phytoplancton. L'importance de ces petits hétérotrophes (bactéries et microzooplancton) est controversée. Pour VINOGRADOV (1981), de 50 à 80 % de l'énergie issue de la production primaire transiterait par les bactéries, les Flagellés et les Infusoires dans le Pacifique équatorial. À l'inverse, BANSE (1982) estime que « l'essentiel des microphages se nourrissant de particules de 2 à $5 \mu\text{m}$, serait constitué de Copépodes, dans le pélagos marin, auxquels seraient associés, par moments, des Appendiculaires, Salpes et Euphausiacés ». Mais on peut penser que dans les zones où la production primaire est assurée par de petites cellules — de taille inférieure à $3 \mu\text{m}$, comme l'ont montré HERBLAND et LE BOUTEILLER (1981) dans le Golfe de Guinée — l'existence du microzooplancton devient obligatoire.

La présence de cet échelon intermédiaire peut paraître incompatible avec l'existence d'une relation étroite entre les biomasses du zoo- et du phytoplancton dans les zones du large. Il est probable que la diversité des modes de captures (liée à la diversité spécifique) que l'on observe pour les populations tropicales du large (PETIPA, 1978), associée au comportement « opportuniste » du zoo-

plancton, lui permettent de réagir rapidement à toute poussée végétale de faible intensité en adoptant momentanément un régime alimentaire essentiellement phytophage, puis en reprenant un régime plus diversifié (« omnivore ») par la suite. Selon LANDRY (1981), le régime omnivore des animaux pélagiques suggère « une organisation trophique réceptive et flexible qui contribue au maintien des communautés planctoniques dans un milieu physique fluctuant » (« ... suggests a responsive and flexible trophic organization which contributes to the resiliency of planktonic communities in a dynamic physical environment »).

6. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude de la biomasse, de l'excrétion et de la production du zooplancton, des paramètres hydrologiques, de la biomasse et de la production des particules des zones du large du Golfe de Guinée, fait ressortir un point fondamental. Il s'agit de *l'étroite association du micro- et du mésozooplancton avec le phytoplancton dans l'ensemble des 100 premiers mètres, à la fois le long de la colonne d'eau et dans le temps.*

Cette association aussi étroite, soulignée encore récemment par BLACKBURN (1981), est propre aux systèmes du large où la stabilité à moyen terme (de l'ordre du mois), l'amplitude et la fréquence des variations des paramètres hydrologiques sont beaucoup plus faibles qu'à la côte (WALSH, 1976). Cette stabilité permet au zooplancton, dont le cycle vital est plus long que celui du phytoplancton, d'adapter son niveau de biomasse à celui des algues par plusieurs mécanismes : les microphages du zooplancton ont un comportement « opportuniste » qui leur permet de passer d'un type de nutrition « omnivore » à un type phytophage plus marqué lors d'une poussée végétale consécutive à un enrichissement en sels nutritifs ; au comportement alimentaire s'ajoute la diversité des modes de captures, liée à la diversité spécifique, qui tend à augmenter des zones tempérées aux zones tropicales, des zones d'upwelling aux eaux oligotrophes (PETIPA, 1978) ; enfin, les Thaliacés, que l'on rencontre souvent dans les zones d'enrichissement du large (LE BORGNE, 1982 d), sont un facteur de contrôle très efficace de la production primaire, par leurs taux de croissance et la largeur du spectre des tailles de particules ingérées, très supérieurs à ceux des autres microphages. L'une des manifestations de ce contrôle du phytoplancton par le zooplancton est la présence de concentrations non négligeables de nitrate et d'ammonium dans la couche euphotique de l'upwelling équatorial pendant de longues périodes, faute d'utilisation rapide. Inversement, le niveau

de biomasse du phytoplancton contrôle celui du zooplancton et les zones d'enrichissement en l'un peuvent se calquer sur celles de l'autre.

L'une des applications du couplage zoo-phyto, est l'existence de relations entre la structure hydrologique et la biomasse zooplanctonique dans le cas des situations tropicales typiques, relations fort utiles pour suivre l'impact des variations hydroclimatiques et pour délimiter les différentes zones d'enrichissement en zooplancton. Par des processus différents, il est probable que ces zones soient riches toute l'année (HERBLAND *et al.*, 1983 b) contrairement aux upwellings côtiers du Golfe de Guinée, qui sont saisonniers, de sorte qu'il ne semble pas que la biomasse moyenne annuelle y soit inférieure à celle observée à la côte. Il peut donc paraître paradoxal que les zones du large ne soient pas réputées aussi poissonneuses que les zones côtières à biomasse zooplanctonique égale. L'explication doit être recherchée dans la distribution verticale du zooplancton (et du phytoplancton) et dans la structure du réseau trophique. On observe généralement que les « pics » de biomasse sont beaucoup plus marqués dans les upwellings côtiers que dans l'upwelling équatorial et les dômes thermiques, où la biomasse est répartie de façon plus uniforme dans le plan vertical. En d'autres termes, un prédateur aura moins d'efforts à fournir dans un upwelling côtier où ses proies sont concentrées, que dans une zone d'enrichissement du large où, au contraire, les mêmes quantités se trouvent diluées davantage tout au long de la colonne d'eau. La seconde explication, liée à la structure du réseau trophique, est celle de WALSH (1976) : alors qu'il n'existe qu'un ou deux niveaux trophiques en aval du phytoplancton dans les upwellings côtiers, il y en aurait 3 ou 4 dans la divergence équatoriale et 5 à 6 dans les eaux oligotrophes. Selon WALSH, ceci proviendrait de la taille des cellules phytoplanctoniques, grande dans les upwellings côtiers et plus petite ailleurs, ce qui s'accompagne d'une diminution de taille des animaux phytophages. Ce phénomène s'observe effectivement dans le Golfe de Guinée, tant pour le phytoplancton (LE BOUTEILLER, 1982) que pour le micro- et le mésozooplancton (cf. 3.2.1.). L'augmentation de la complexité du réseau trophique s'accompagne bien évidemment d'une diminution du rendement global de l'écosystème dans le cas des zones du large. Un autre argument en faveur de la structure plus complexe de ces écosystèmes est la part dominante que joue le mésozooplancton, par opposition au micronecton (et au necton probablement) et au benthos dont l'importance est plus grande à la côte.

Enfin, l'étude des rapports entre la production zooplanctonique et la production autotrophe (ou coefficient de transfert), de l'efficacité écologique et

de la structure du réseau trophique, souligne le rôle de la production « non autotrophe » au sein de celle des particules. La part de cette production « complémentaire » est probablement variable d'un point fixe à l'autre, comme le laissent à penser les résultats du tableau VII, mais il est difficile de la définir exactement en raison des doutes qui règnent sur les valeurs des productions phyto- et zooplanctoniques. En supposant, comme on l'a vu précédemment, un régime « opportuniste » du zooplancton l'existence de cette production « complémentaire », le place à la fois à l'échelon secondaire quand il est phytophage ou détritivore et à l'échelon tertiaire lorsqu'il se nourrit des petits hétérotrophes du microzooplancton de taille inférieure à 50 μm . Ce régime alimentaire mixte fait que la relation

liant le poids sec du zooplancton à la quantité de chlorophylle « a » n'est pas la conséquence d'une relation trophique simple entre le zoo- et le phytoplancton, mais d'une relation assez complexe où interviennent le rapport entre la chlorophylle et la biomasse phytoplanctonique, les temps de renouvellement de la biomasse algale et des autres particules et la part des phytophages du zooplancton par rapport à l'ensemble des herbivores. Ceci illustre une fois encore la difficulté qu'il y a à interpréter des résultats obtenus avec des paramètres « globaux », tels la chlorophylle ou le poids sec de zooplancton.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 1^{er} juillet 1983*

BIBLIOGRAPHIE

- * L'astérisque indique qu'il s'agit d'un article traitant du Golfe de Guinée.
- BAMSTEDT (U.) and HOLT (M. R.), 1978. — Experimental studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, Western Norway. Prey-size preference and feeding of *Euchaeta norvegica* (Copepoda). *Sarsia*, 63 : 225-236.
- BANSE (K.), 1982. — Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and Ciliates and the role of Ciliates in the marine pelagial. *Limnol. Oceanogr.*, 27 (6) : 1059-1071.
- BLACKBURN (M.), 1966. — Relationship between standing crops at three successive trophic levels in the eastern tropical Pacific. *Pac. Sci.*, 20 : 36-59.
- BLACKBURN (M.), 1973. — Regressions between biological oceanographic measurements in the eastern tropical Pacific and their significance to ecological efficiency. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 552-563.
- BLACKBURN (M.), 1981. — Low latitude gyral regions. In: Analysis of marine ecosystems, A. R. LONGHURST (Ed.), Academic Press, London : 3-29.
- CAPERON (J.), SCHELL (D.), HIROTA (J.) and LAWS (E.), 1979. — Ammonium excretion rates in Kaneohe Bay, Hawaii, measured by a ^{15}N isotope dilution technique. *Mar. Biol.*, 54 : 33-40.
- CASSIE (R. M.), 1968. — Sample design. In: Zooplankton sampling, UNESCO Ed., *Monogr. Oceanogr.*, 2 : 105-121.
- CHERVIN (M. B.), 1978. — Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods. *Mar. Biol.*, 49 : 265-275.
- CHILDRESS (J. J.), TAYLOR (S. M.), CAILLIET (G. M.) and PRICE (M. H.), 1980. — Pattern of growth, energy utilization and reproduction in some meso- and bathypelagic fishes off Southern California. *Mar. Biol.*, 61 (1) : 27-40.
- CONOVER (R. J.) and LALLI (C. M.), 1974. — Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps) a Pteropod mollusc. II. Assimilation, metabolism and growth efficiency. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 16 : 131-154.
- CONOVER (R. J.), 1978. — Transformation of organic matter. In: Marine Ecology IV, O. KINNE (Ed.), Wiley-Interscience, London : 221-499.
- COPPING (A. E.) and LORENZEN (C. J.), 1980. — Carbon budget of a marine phytoplankton-herbivore system with carbon-14 as a tracer. *Limnol. Oceanogr.*, 25 (5) : 873-882.
- CORCORAN* (E. F.) and MAHNKEN (C. V. W.), 1969. — Productivity of the tropical Atlantic ocean. In: *Actes Sympos. Océanogr. et Ressources halieut. Atlant. tropic., Abidjan, oct. 1968*, UNESCO Paris : 57-67.
- CUSHING (D. H.), 1959. — The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 24 : 455-464.
- DAGNELIE (P.), 1969-1970. — Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. J. DUCULOT S.A., Gembloux (Belgique), vol. 1, 451 p. ; vol. 2, 378 p.
- DANDONNEAU* (Y.), 1975. — Relations phytoplancton-zooplancton dans l'Atlantique tropical oriental. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 3 : 239-250.
- DUFOUR* (Ph.) et STRETTA (J. M.), 1973. — Production primaire, biomasses du phytoplancton et du zooplancton dans l'Atlantique tropical Sud, le long du méridien 4° W. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 4 : 419-429.
- EPPLEY (R. W.) and PETERSON (B. J.), 1979. — Particulate organic matter flux and planktonic production in the deep ocean. *Nature*, 282 : 677-680.

- EPPLEY (R. W.), 1980. — Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans. In: Primary productivity in the sea, FALKOWSKI P. G. (Ed.), Plenum Press : 231-242.
- GAMBLE (J. C.), 1978. — Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the northern North Sea. *Mar. Biol.*, 49 (4) : 303-316.
- GERBER (R. P.) and GERBER (M. B.), 1979. — Ingestion of natural particulate organic matter and subsequent assimilation, respiration and growth by tropical lagoon zooplankton. *Mar. Biol.*, 52 : 33-43.
- GERLOTTO* (F.), 1975. — Note sur les biomasses pélagiques évaluées par écho-intégration dans la zone équatoriale du Golfe de Guinée : Premiers résultats. *Doc. Scient. Centre Recherch. Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 119-138.
- GOLDMAN (J. C.), MC CARTHY (J. J.) and DEAVY (D. G.), 1979. — Growth rate influence on the chemical composition of Phytoplankton in Oceanic waters. *Nature*, 279 : 210-215.
- GOLDMAN (J. C.), 1980. — Physiological processes, nutrient availability, and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology. In: Primary productivity in the sea, FALKOWSKI P. G. (Ed.), Plenum Press : 179-194.
- GREZE* (V. N.), GORDEJAVA (K. T.) and SHMELEVA (A. A.), 1969. — Distribution of zooplankton and biological structure in the tropical Atlantic. In: *Actes Sympos. Océanogr. et Ressources halieut. Atlant. tropic., Abidjan, oct. 1968*, UNESCO, Paris : 85-90.
- GROUPE MEDIPROD*, 1977. — Résultats de la campagne Guidome (18 septembre-13 octobre 1976). *Publ. CNEXO, Rés. campagnes à la mer*, 10 (1), 104 p.
- GRUZOV* (L. N.), 1971. — La formation des accumulations de zooplankton dans la zone pélagique du Golfe de Guinée. *Tryd. Allant. NIRO*, 37 : 406-428 (en russe, trad. P. HISARD).
- HAYWARD (T. L.), 1980. — Spatial and temporal feeding patterns of Copepods from the North Pacific Central Gyre. *Mar. Biol.*, 58 (4) : 295-310.
- HENTSHEL* (E.) und WATTENBERG (H.), 1930. — Plankton und Phosphat in der Oberflächenschicht des Südatlantischen Ozeans. Aus den Ergebnissen der Deutschen Atlantischen Expedition, mitgeteilt von der Deutschen Forschungsgemeinschaft. *Ann. d. Hydr. usw.*, 58 : 273-277.
- HERBLAND* (A.) et STRETTA (J. M.), 1973. — Zooplankton et micronecton dans la région du dôme d'Angola en février-mars 1971 et relation avec les thons. *Doc. Scient. Centre Recherches Océanogr. Abidjan*, 4 (2) : 45-70.
- HERBLAND (A.), LE BORGNE (R.) et VOITURIEZ (B.), 1973. — Production primaire et secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. Scient. Centre Recherches Océanogr. Abidjan*, 4 (1) : 1-75.
- HERBLAND* (A.) et VOITURIEZ (B.), 1977. — Évaluation de la production primaire et de la chlorophylle à partir des données hydrologiques. Application au Golfe de Guinée. *Doc. Scient. Centre Recherches Océanogr. Abidjan*, 8 (1) : 73-84.
- HERBLAND* (A.) and VOITURIEZ (B.), 1979. — Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic ocean. *J. mar. res.*, 37 : 87-101.
- HERBLAND* (A.) and LE BOUTELLER (A.), 1981. — The size-distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the equatorial Atlantic ocean : importance of ultraseston and consequence. *J. plankton Res.*, 3 : 659-673.
- HERBLAND* (A.) et LE BOUTELLER (A.), 1983. — Dynamique du phytoplankton et matière organique particulaire dans la zone euphotique de l'Atlantique équatorial. *Mar. Biol.*, 72 : 265-278.
- HERBLAND* (A.), 1983. — Le maximum de chlorophylle dans l'Atlantique tropical Oriental : description, écologie, interprétation. *Océanogr. trop.*, 18 (2) : 295-318.
- HERBLAND* (A.), 1984. — Phosphate uptake in the euphotic layer of the equatorial Atlantic ocean. Methodological observations and ecological significance. *Océanogr. trop.*, 19 (1) (sous presse).
- HERBLAND* (A.), LE BORGNE (R.) et VOITURIEZ (B.), 1983 a. — Structure hydrologique et production planctonique dans l'Atlantique tropical oriental : essai de synthèse. Thèse doctorat d'État, Univ. d'Aix-Marseille II, t. 1 : 98 p.
- HERBLAND* (A.), LE BORGNE (R.), LE BOUTELLER (A.) et VOITURIEZ (B.), 1983 b. — Structure hydrologique et production primaire dans l'Atlantique tropical Oriental. *Océanogr. trop.* 18 (2) : 249-293.
- HOBSON (I. A.), MENZEL (D. W.) and BARBER (R. T.), 1973. — Primary productivity and sizes of pool of organic carbon in the mixed layer of the ocean. *Mar. Biol.*, 19 : 298-306.
- JAWED (M.), 1969. — Body nitrogen and nitrogenous excretion in *Neomysis rayii* Murdoch and *Euphausia pacifica* Hansen. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 748-754.
- JOHANNES (R. E.) & WEBB (K. L.), 1965. — Release of dissolved amino acids by marine zooplankton. *Science*, 150 : 7677.
- KINZER* (J.), 1969. — Quantitative distribution of zooplankton in surface waters of the Gulf of Guinea during August and September 1963. In : *Act. Sympos. Océanogr. et Ressources halieut. Atlant. tropic. Abidjan, oct. 1968*, UNESCO/FAO, Paris : 231-240.
- LANDRY (M. R.), 1981. — Switching between herbivory and carnivory by the planktonic marine copepod *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 65 : 77-82.
- LASKER (R.), 1966. — Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a Euphausiid crustacean. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23 : 1291-1317.

- LE BORGNE (R.), 1975. — Équivalences entre les mesures de biovolumes, poids secs, poids secs sans cendre, carbone, azote et phosphore du mésozooplancton de l'Atlantique tropical. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 3 : 179-196.
- LE BORGNE* (R.), 1977 a. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4°W. II. Biomasses et peuplements du zooplancton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 333-348.
- LE BORGNE* (R.), 1977 b. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4°W. III. Respiration et excretion d'azote et de phosphore du zooplancton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 349-362.
- LE BORGNE* (R.), 1978 a. — Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanol. Acta*, 1 (1) : 107-118.
- LE BORGNE (R.), 1978 b. — Ammonium formation in Cape Timiris (Mauritania) upwelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 31 : 253-265.
- LE BORGNE (R.), 1979. — Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37 : 127-137.
- LE BORGNE* (R.) et DUFOUR (P.), 1979. — Premiers résultats sur l'excrétion et la production du zooplancton de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Scient. Centre Recherches Océanogr. Abidjan*, 10(1) : 1-39.
- LE BORGNE* (R.) et PRIVE (M.), 1980. — Données de biovolumes et biomasses du zooplancton à la station côtière d'Abidjan (Côte d'Ivoire). *Doc. Tech. O.R.S.T.O.M. BC Brest*, 14.
- LE BORGNE* (R.), 1981. — Relationships between the hydrological structure, chlorophyll and zooplankton biomasses in the Gulf of Guinea. *J. plankton Res.*, 3(4) : 577-592.
- LE BORGNE (R.), 1982 a. — Les indices biochimiques en planctologie— Introduction. In : Indices biochimiques et milieu marin, J. GABIM, Brest 18-20 nov. 1981. *Publ. Sci. Tech. CNEXO, Actes Colloq.*, 14 : 157-161.
- LE BORGNE* (R.), 1982 b. — Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton de l'Atlantique intertropical oriental. I. Les conditions expérimentales et la température. *Océanogr. trop.*, 17(1) : 27-44.
- LE BORGNE* (R.) 1982 c. — 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.
- LE BORGNE* (R.), 1983. — Note sur les proliférations de Thaliacés dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18(1) : 49-54.
- LE BORGNE* (R.) et ROGER (C.), 1983. — Caractéristiques de la composition et de la physiologie des peuplements hauturiers de zooplancton et micronecton du Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18(2) : 381-418.
- LE BOUTEILLER* (A.), 1982. — La production primaire à l'équateur dans l'Atlantique oriental : relations avec la biomasse phytoplanctonique et la lumière. Thèse doctorat, Paris VI : 54 p.
- LI (W. L.) and GOLDMAN (J. C.), 1981. — Problems in estimating growth rates of marine phytoplankton from short-term ¹⁴C assays. *Microbiol. Ecol.*, 7 : 113-121.
- LONGHURST (A. R.), 1976. — Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean. *Deep. Sea Res.*, 23 : 729-754.
- LONGHURST (A. R.), 1981. — Significance of spatial variability. In : Analysis of marine ecosystems, LONGHURST A. R. (Ed.), Academic Press : 415-441.
- LONGHURST* (A. R.), sous presse. — Benthic-pelagic coupling and export of organic carbon from a tropical Atlantic continental shelf of Sierra Leone. *Est. Coast. Shelf Sc.*
- MC CARTHY (J. J.) and GOLDMAN (J. C.), 1979. — Nitrogenous nutrition of marine phytoplankton in nutrient-depleted waters. *Science*, 203 : 670-672.
- MALONE (T. C.), 1980. — Size-fractionated primary productivity of marine phytoplankton. In : Primary productivity in the sea, FALKOWSKI P. G. (Ed.), Plenum Press : 301-320.
- MALOVITSKAYA* (L. M.), 1971. — La production des espèces les plus grosses de Copépodes du Golfe de Guinée. *Tryd. Atlanti. NIRO*, 37 : 401-405 (en russe, trad. P. HISARD).
- MARSHALL (S. M.) and ORR (A. P.), 1955. — On the biology of *Calanus finmarchicus* VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 34 : 495-529.
- MAUCLINE (J.), 1977. — Estimating production of midwater organisms. In : Oceanic Sound scattering prediction, N. R. ANDERSEN and B. J. ZAHURANEC (Eds), Plenum Press : 177-215.
- MORGAN (M. D.), 1980. — Grazing and predation of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Limnol. Oceanogr.*, 25(5) : 896-902.
- OMORI (M.), 1965. — A 160 cm opening-closing plankton net. I. Description of the gear. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 21(5) : 212-218.
- OUDOT* (C.), 1983. — La distribution des sels nutritifs (NO₃, NO₂, NH₄, PO₄, SiO₃) dans l'Océan Atlantique Intertropical oriental (Région du Golfe de Guinée). *Océanogr. trop.* 18(2) : 223-248.
- PERRY (M. J.) and EPPLEY (R. W.), 1981. — Phosphate uptake by phytoplankton in the Central North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.*, 28 a : 39-49.
- PETIPA (T. S.), MONAKOV (A. V.), SOROKIN (Iu.), VOLOSHINA (G. V.) and KUKINA (I. V.), 1975. — Balance of the matter and energy in copepods in tropical upwellings. In : Ecosystems of the pelagic zone of the Pacific ocean, M. E. VINOGRADOV (Ed.), *Tryd. Inst. Okeanol.*, 102, Acad. Sciences USSR : 335-350. (Traduction anglaise de CUEA Office, Duke marine lab. Beaufort, USA).

- PETIPA (T. S.), 1978. — Matter accumulation and energy expenditure in planktonic ecosystems at different trophic levels. *Mar. Biol.*, 49(4) : 285-294.
- PLATT (T.), MANN (K. H.) and ULANOWICZ (R. E.), 1981. — Mathematical models in biological oceanography. *Monogr. Oceanogr. Methodol.*, 7 : 157 p.
- POMEROY (L. R.), 1979. — Secondary production mechanisms of continental shelf communities. In : Ecological processes in coastal and marine systems, R. J. LIVINGSTONE (Ed.), Plenum Press : 163-186.
- POULET (S. A.), 1973. — Grazing of *Pseudocalanus minutus* on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 564-573.
- POULET (S. A.), 1978. — Comparison between five coexisting species of marine Copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 1126-1143.
- RASSOULZADEGAN (F.), 1978. — Dimensions et taux d'ingestion des particules consommées par un Tintinnide : *Farella ehrenbergii* (Clap. et Lachm.) Jörg, Cilié pélagique marin. *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, 54(1) : 17-24.
- RAZOULS* (C.) et RAZOULS (S.), 1978-1979. — Valeur énergétique de l'échelon secondaire pélagique dans différentes aires marines. *Vie Milieu*, 18-19 (1, AB) : 39-50.
- RAZOULS* (S.), 1981. — Étude écophysiological de deux copépodes pélagiques. Essai d'application au méso-zooplankton des principes relatifs aux systèmes. Thèse Doct. d'État, Paris VI : 286 p.
- REEVE (M. R.), WALTER (M. A.) and IKEDA (T.), 1978. — Laboratory studies of ingestion and utilization in lobate and tentaculate Ctenophores. *Limnol. Oceanogr.*, 23(4) : 740-751.
- ROGER (C.), 1978. — Azote et phosphore chez un crustacé macroplanktonique, *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) (Euphausiacea) : excrétion minérale et constitution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 33(1) : 57-84.
- ROGER* (C.), 1982 a. — Macroplankton et micronecton de l'Atlantique tropical. I. Biomasses et composition taxonomique. *Océanogr. trop.*, 17(1) : 85-96.
- ROGER* (C.), 1982 b. — Macroplankton et micronecton de l'Atlantique tropical. II. Cycles de l'azote et du phosphore, remarques sur la mesure de la production. *Océanogr. trop.*, 17(2) : 177-185.
- ROLKE* (M.), 1981. — Die Biomasse des kleineren zooplanktons in den oberen 300 m des Äquatorialen Atlantiks (Ergebnisse der « Meteor-Äquatorexpedition 1979 »). Diplomarbeit Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts Universität Kiel (RFA) : 57 p.
- ROSS (R. M.), 1982. — Energetics of *Euphausia pacifica*. I. Effects of body carbon and nitrogen and temperature on measured and predicted production. *Mar. Biol.*, 68 : 1-13.
- SAMICHEV* (S. B.), 1971. — Composition biochimique et énergétique du plancton du Golfe de Guinée. *Tryd. Allant NIRO*, XXXVII : 272-351 (en Russe).
- SCHNACK (S. B.), 1982. — Feeding habits of *Calanoides carinalus* (Kroyer) in the N-W African upwelling region. *Rapp. P-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180 : 303-306.
- SHELDON (R. W.), SUTCLIFFE (W. H.) and PARANJAPE (M. A.), 1977. — Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34(12) : 2344-2353.
- SIEBURTH (J. McN.), 1977. — International Helgoland Symposium : convenor's report on the informal session on biomass and productivity of microorganisms in planktonic ecosystems. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30 : 697-704.
- SIEGEL (S.), 1956. — Non-parametric statistics. Mc Graw Hill, New York : 312 p.
- SLOBODKIN (L. B.), 1968. — How to be a predator ? *Am. Zool.*, 8 : 43-51.
- SMITH (S. L.), 1978. — Nutrient regeneration by zooplankton during a red tide off Peru, with notes on biomass and species composition of zooplankton. *Mar. Biol.*, 49(2) : 125-132.
- SMITH (S. L.) and WHITLEDGE (T. E.), 1982. — Regeneration of nutrients by zooplankton and fish off northwest Africa. *Rapp. P-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180 : 206-208.
- SOROKIN (Yu. I.), 1981. — Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. In : Analysis of marine ecosystems, A. R. LONGHURST (Ed.), Academic Press, London : 293-342.
- STEEMAN NIELSEN (F.), 1955. — Production of organic matter in the oceans. *J. mar. Res.*, 14(4) : 375-386.
- TANIGUCHI (A.), 1973. — Phytoplankton-zooplankton relationships in the western Pacific ocean and adjacent seas. *Mar. Biol.*, 21 : 115-121.
- UNESCO, 1968. — Zooplankton sampling. *Monogr. Oceanogr.*, 2 : 174 p.
- VINOGRADOV (M. E.) and MENSUTKIN (V. V.), 1977. — The modeling of open-sea ecosystems. In : The seas : ideas and observations on progress in the study of the seas, E. D. GOLDBERG (Ed.), WILEY and sons : 891-921.
- VINOGRADOV (M. E.) and SHUSHKINA (E. A.), 1978. — Some development patterns of plankton communities in the upwelling areas of the Pacific ocean. *Mar. Biol.*, 48 : 357-366.
- VINOGRADOV (M. E.), 1981. — Ecosystems of equatorial upwellings. In : Analysis of marine ecosystems, A. R. LONGHURST Ed., Academic Press, London : 69-93.
- VOITURIEZ* (B.), 1980. — Campagne Ciprea : l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée (juin-septembre 1978). *Publ. CNEXO, Rés. campagnes à la mer*, 19 : 249 p.

- VOITURIEZ* (B.) and HERBLAND (A.), 1981. — Primary production in the tropical Atlantic ocean mapped from oxygen values of Equalant 1 and 2 (1963). *Bull. Mar. Science*, 31(4) : 853-863.
- VOITURIEZ* (B.), HERBLAND (A.) et LE BORGNE (R.), 1982. — L'upwelling équatorial de l'Atlantique Est pendant l'Expérience Météorologique Mondiale (PEMG). *Oceanol. Acta*, 5(3) : 301-314.
- WALSH (J. J.), 1976. — Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 1-13.
- WHITLEDGE (T. E.) and PACKARD (T. T.), 1971. — Nutrient excretion by anchovies and zooplankton in pacific upwelling regions. *Invest. pesq.*, 35 : 243-250.
- WHITLEDGE (T. E.), 1981. — Nitrogen recycling and biological populations in upwelling ecosystems. *In* : Coastal upwelling, F. A. RICHARDS (Ed.), Am. Geophys. Union, Washington : 257-273.