

LA PRODUCTION PRIMAIRE DANS L'UPWELLING MAURITANIEN EN MARS 1973

ALAIN HERBLAND et BRUNO VOITURIEZ

Océanographes de l'O.R.S.T.O.M., Centre de recherches océanographiques B.P.V 18 - Abidjan (Côte d'Ivoire)

RÉSUMÉ

Une masse d'eau nouvellement remontée à la surface a été suivie au moyen d'une drogue pendant 6 jours. La production organique particulaire a été évaluée par 3 moyens différents :

1. L'augmentation de la chlorophylle *a*,
2. L'augmentation du carbone particulaire,
3. La somme des productions journalières mesurées au C^{14} .

La comparaison de ces trois méthodes met en évidence une décroissance du rapport carbone particulaire/chlorophylle *a* de la source de l'upwelling vers l'aval et une excellente concordance entre les méthodes (1) et (3) pendant les matinées.

Il existe une différence sensible sur 24 heures attribuée au « grazing » des herbivores pendant la nuit (entre 20 et 30 % de la production primaire nette).

La production organique dissoute (excrétion du phytoplancton) a été mesurée et représenterait 42 % de la production organique totale. La surestimation de ce résultat est démontrée et l'excrétion ne dépasserait pas 20 % de la production totale. Le rapport excrétion/excrétion + assimilation suit un cycle nyctéméral avec des valeurs plus fortes l'après-midi que le matin. En 5 jours, la biomasse atteint son maximum (377 mg Chla/m² et la production organique totale est de 19,5 gC/m²).

Les rapports de consommation des sels nutritifs vis à vis de la fraction organique synthétisée, $\Delta C/\Delta NO_3/\Delta SiO_3/\Delta PO_4$ sont évalués à 60|12|9|1. La silice est le premier élément limitant la croissance, ce qui se traduit par une rupture dans la pente de la droite exprimant l'évolution dans le temps du rapport $\log SiO_3/Chla$.

L'ammoniaque d'origine excrétoire est consommé dès son apparition, cependant comparé au nitrate, sa consommation est faible. La teneur en nitrite est constante dans la couche euphotique ; ce sel semble en marge du flux azoté principal.

L'évolution de la teneur en oxygène montre que l'enrichissement par l'atmosphère est très important à la source de l'upwelling.

ABSTRACT

New upwelled water was followed with a drogue during six days in the mauritanian upwelling. The particulate organic production was estimated by three methods :

1. The increase of chlorophyll *a* ($\Delta Chla$),
2. The increase of particulate carbon (ΔCp),
3. The sum of daily C^{14} primary production. The comparison between these three methods shows a regular decrease (100 to 25) of the ratio $Cp/Chla$, a good agreement between methods (2) and (3) during the morning but a difference for 24 h periods probably due to nightly grazing (between 20 and 30 % of the net primary production).

The dissolved organic production (phytoplankton excretion) was directly measured and estimated to be 42 % of total organic production: but there is evidence of overestimation and it probably did not exceed 20 %. The ratio excretion/excretion+assimilation had diel variations with higher values during the afternoon.

The nutrients decrease, the chlorophyll a and oxygen increase were very important in the morning, but weak or absent in the afternoon. This is due to advection of deep water or most probably tide effect which hides the biological effects.

Comparison of dissolved organic phosphorus in sea-water with direct excretion of phytoplankton and zooplankton seems to show an immediate re-utilization of excreted dissolved organic compounds by heterotrophic bacteria. The atomic ratio of nutrients uptake versus the carbon uptake $\Delta C/\Delta NO_3/\Delta SiO_3/\Delta PO_4$ were equal to 60/12/9/1. Silicate was the first nutrient deficient; this appeared in the slope of the curve which shows the time evolution of the log ratio $SiO_3/Chla$. Ammonia is uptaken quickly but in small quantity compared to nitrate; nitrite appeared to be marginal in the main nitrogen flux.

The evolution of oxygen distribution cannot be explain by photosynthetic process only; there is evidence of important enrichment by atmospheric exchanges.

Les résultats obtenus lors de la campagne 7209 du N.O. Capricorne en mars-avril 1972 dans l'upwelling mauritanien ont montré qu'il était possible de localiser une masse d'eau nouvellement remontée à la surface et de suivre au moyen d'une drogue son évolution biologique (HERBLAND *et al.*, 1973).

La régularité remarquable de la croissance phytoplantonique et du déclin des sels nutritifs de la source vers l'aval, déjà mise en évidence dans les eaux de l'upwelling du Pérou par RYTHER *et al.* (1971), nous a incité à entreprendre une nouvelle étude dans les mêmes eaux en 1973, afin de confirmer le phénomène, de préciser certains résultats et de mesurer des paramètres complémentaires.

MÉTHODES.

Une drogue a été immergée à 18°48 N et 16°40 W entre 3 et 5 mètres de profondeur. Elle avait les mêmes caractéristiques que celle de l'année précédente; mais la surface dérivante a été doublée afin de réduire l'effet parasite de la partie émergée soumise au vent et à la houle.

Pendant la poursuite de la drogue, deux stations complètes ont été faites chaque jour à 6 et 14 h GMT. Le soleil se levait vers 7 h GMT et se couchait vers 19 h GMT.

A ces stations les mesures suivantes ont été réalisées : température, salinité, oxygène avec une sonde STDO (Bissett Bermann). Les mesures de salinité ont été contrôlées avec un salinomètre (Hytech) et celles de l'oxygène par la méthode de Winkler; nitrate, nitrite, silicate et phosphore total dissous (*in* STRICKLAND et PARSONS, 1968), phosphate (MURPHY et RILEY, 1962, modifié KOROLEFF, 1968) ammoniacque (KOROLEFF, 1969), phosphore parti-

culaire (MENZEL et CORWIN, 1966), carbone et azote particuliers avec l'analyseur CHN (Hewlett Packard Corp.), chlorophylle *a* (LORENZEN, 1966), pénétration lumineuse, production primaire *in situ* (STEEMANN-NIELSEN, 1952), excretion organique du phytoplankton (ANDERSON et ZEUTSCHEL, 1970, modifié HERBLAND, 1974), activité bactérienne (HERBLAND et BOIS, 1974), poids secs du mésozooplancton capturé au filet WP 2 (maille 200 μ), respiration et excretion azotée et phosphorée du mésozooplancton (Le BORGNE, 1973).

Le soir à 19 h GMT, des stations réduites ont été faites pour contrôler la valeur des paramètres suivants en fin de journée : température, salinité, oxygène, chlorophylle *a*, nitrate et nitrite.

Les calculs de production ont été réalisés à partir de valeurs intégrées sur la colonne d'eau. Le choix d'une profondeur limite inférieure n'est pas évident. Si l'on considère l'évolution de l'épaisseur de la couche productive, représentée en première approximation par celle de la profondeur du 1 % de pénétration lumineuse, on constate qu'une intégration sur 20 mètres est insuffisante pour les premières stations (fig. 1).

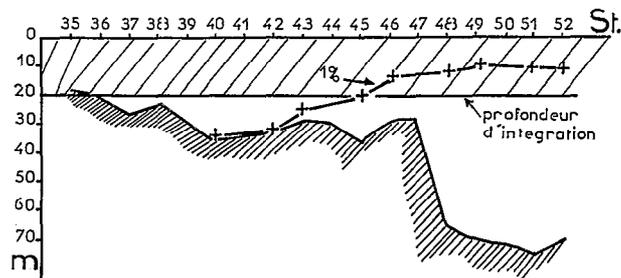


Fig. 1. — Évolution de la profondeur du fond et de l'épaisseur de la couche euphotique, comparaison avec la profondeur d'intégration.

TABLEAU I

Valeurs intégrées (0-20 m) des différents paramètres mesurés. 1 Oxygène; 2 Nitrate; 3 Phosphate; 4 Silicate; 5 Nitrite; 6 Ammoniaque; 7 Phosphore organique dissous; 8 Carbone particulaire; 9 Azote particulaire; 10 Phosphore particulaire; 11 Chorophylle a; 12 Production primaire particulaire; 13 idem; 14 Excrétion organique du phytoplancton; 15 idem; 16 Activité bactérienne hétérotrophe.

Jour Mois 73	Heure	Sta- tion	O ₂ l/m ²	mg/m ²													Act. Bacl. mgC/m ² /h	
				NO ₃	PO ₄	SiO ₃	NO ₂	NH ₄	PO	Cp	Np	Pp	Chla	Prod. I mgC/m ² /h	Prod. I gC/1/2 J	Exc. I mgC/m ² /h		Exc. I gC/1/2 J
	6 h	36	59,7	330,2	29,9	165,4	18,1	1,9	—	296,0	38,4	2,8	30,0	163,0	1,14	84,5	0,59	1,90
14/3	14 h	37	75,3	298,2	26,6	133,6	19,2	—	5,4	381,0	41,0	5,7	69,4	—	—	—	—	—
	19 h	38	61,3	367,0	—	—	—	—	—	—	—	—	31,3	—	—	—	—	—
	6 h	39	64,0	373,8	29,4	161,1	16,9	4,3	6,6	240,0	31,8	3,1	29,7	122,0	0,86	88,2	0,62	1,00
15/3	14 h	40	71,7	363,1	30,9	194,9	15,0	3,0	3,6	—	—	3,5	48,2	160,0	0,80	52,0	0,26	1,06
	19 h	41	69,1	360,7	—	—	—	—	—	—	—	—	70,2	—	—	—	—	—
	6 h	42	72,0	346,6	27,5	178,0	15,1	4,7	5,4	362,5	49,1	3,6	64,8	134,0	0,94	60,3	0,42	0,90
16/3	14 h	43	79,9	331,4	25,5	156,3	15,0	5,6	2,1	—	—	4,5	98,5	132,7	0,67	121,0	0,60	1,06
	19 h	44	78,1	347,2	—	—	—	—	—	—	—	—	85,3	—	—	—	—	—
	6 h	45	81,1	336,7	25,0	201,0	13,9	7,0	4,2	352,5	48,0	4,5	82,3	163,0	1,14	73,2	0,51	0,95
17/3	14 h	46	90,7	292,4	22,2	115,5	15,6	7,1	—	555,0	73,3	9,1	183,5	161,2	0,81	125,0	0,63	1,78
	19 h	47	85,7	295,7	—	—	—	—	—	—	—	—	234,0	—	—	—	—	—
	6 h	48	92,6	249,1	16,4	72,4	15,5	7,2	9,7	562,0	83,6	7,3	251,2	312,7	2,19	210,8	1,47	2,90
18/3	14 h	49	104,3	300,8	14,4	42,8	15,8	24,1	8,7	733,0	95,1	11,5	316,3	200,3	1,00	179,7	0,90	3,00
	19 h	50	105,0	189,5	—	—	—	—	—	—	—	—	280,5	—	—	—	—	—
	6 h	51	89,8	217,0	17,4	72,0	19,6	45,0	9,7	—	—	7,8	214,7	245,7	1,72	142,8	1,00	6,90
19/3	14 h	52	115,3	114,7	10,0	11,0	19,2	20,6	11,7	—	—	9,9	376,6	261,4	1,31	377,2	1,89	5,44

Mais les fonds étant de 20-25 mètres en début de parcours, il est impossible de choisir une profondeur supérieure; de plus, il est probable qu'en fin de parcours, la sédimentation fait sortir du système une partie des particules produites dans la zone euphotique : à 20 mètres la concentration en chlorophylle *a* égale 2,32 mg/m³ à la station 52, alors que le 1 % de lumière incidente est à 12 mètres. Cette chlorophylle qui n'est sans doute plus productive sédimente et quitte le système.

Remarquons que la profondeur du 1 % de pénétration lumineuse s'approche de la surface, ce qui est la règle générale quand la phase minérale se transforme en phase organique dans un écosystème aquatique (RYTHER, 1963; LORENZEN, 1972).

ÉVOLUTION DES PARAMÈTRES BIOLOGIQUES.

La drogue a suivi un parcours régulier en direction et en vitesse (fig. 2). Il semble aussi qu'elle ait suivi une même masse d'eau puisque la salinité est constante de la station 35 à la station 52 (voir *infra*). Les résultats pour l'ensemble des paramètres biologiques sont exprimés dans le tableau 1.

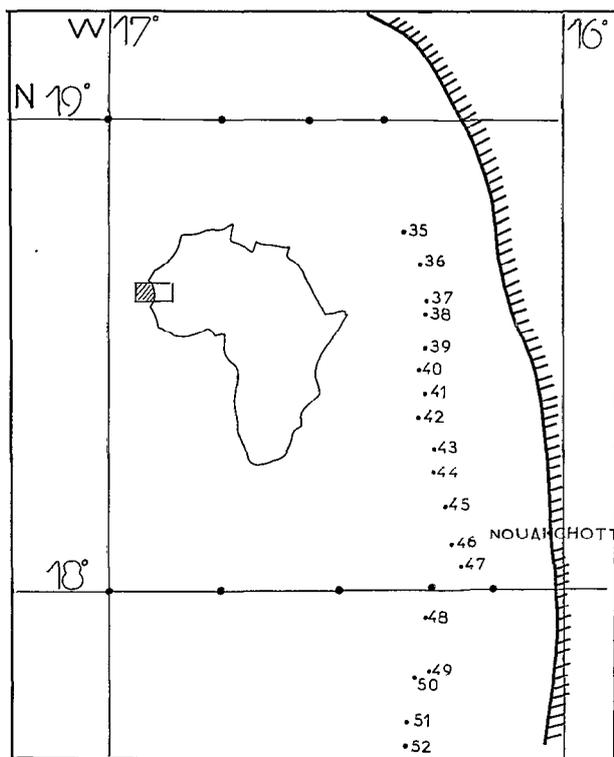


Fig. 2. — Parcours de la drogue pendant la campagne 7307 du N.O. Capricorne dans l'upwelling du Cap Timiris. Position des stations.

L'augmentation de la chlorophylle est très sensible, puisqu'elle passe de 30 mg/m² (0-20 m) (station 36) à 376 mg/m² (station 52); de même, l'oxygène, conséquence d'une production biologique importante passe de 60 l/m² (station 36) à 115 l/m² (station 52). Il faut remarquer qu'au début l'eau de surface est sous-saturée (63 %) et qu'elle n'atteint la saturation qu'à la station 48; l'enrichissement par l'atmosphère doit donc intervenir. Le carbone et l'azote particuliers augmentent mais les mesures s'arrêtent à la station 49 et ne permettent pas d'atteindre les valeurs extrêmes enregistrées à la station 52 pour les autres paramètres. Le phosphore particulaire suit la progression générale mais paradoxalement passe par un maximum à la station 49 : 11,5 matg/m² et décroît ensuite.

La décroissance des sels nutritifs n'est pas moins remarquable : les nitrates après avoir culminé à 374 matg/m² (station 39) tombent à 115 matg/m² (station 52), les phosphates passent pendant le même temps de 30 à 10 matg/m² et les silicates dont la diminution est la plus rapide de 195 matg/m² (station 40) à 11 matg/m² (station 52).

La production primaire nette (assimilation du carbone 14) suit une progression un peu moins régulière : elle est maximum à la station 48 avec une valeur de 313 mgC/m²/h et minimum à la station 39. Quelques remarques s'imposent sur l'évolution générale de ces paramètres pendant le parcours de la drogue :

1) Il existe un temps de latence entre le moment où la drogue est immergée et celui où les phénomènes biologiques démarrent. On peut considérer que la station 39 marque la fin de cette période de latence (fig. 3).

2) La plupart des paramètres suivent des variations nycthémerales : la chlorophylle à l'exception des stations 41 et 47 est maximum chaque jour à 14 h et minimum à 6 h le matin; même remarque pour le phosphore particulaire pour lequel, à toutes les stations, le maximum est à 14 h et le minimum à 6 h. L'oxygène suit la même règle, avec des valeurs intermédiaires le soir à 19 h (fig. 9). Les sels nutritifs, au contraire, suivent le chemin inverse; ils ont généralement leur minimum à 14 h et leur maximum à 6 h.

Ainsi, pour chaque paramètre, peut-on esquisser deux courbes presque parallèles, une pour 6 h et l'autre pour 14 h (fig. 3).

Ces variations nycthémerales apparemment simples cachent plusieurs phénomènes qui se superposent :

— Il y a pendant les matinées une consommation importante de sels nutritifs avec accroissement conséquent de la biomasse phytoplanctonique et de la teneur en oxygène.

— Il y aurait pendant les après-midi une consom-

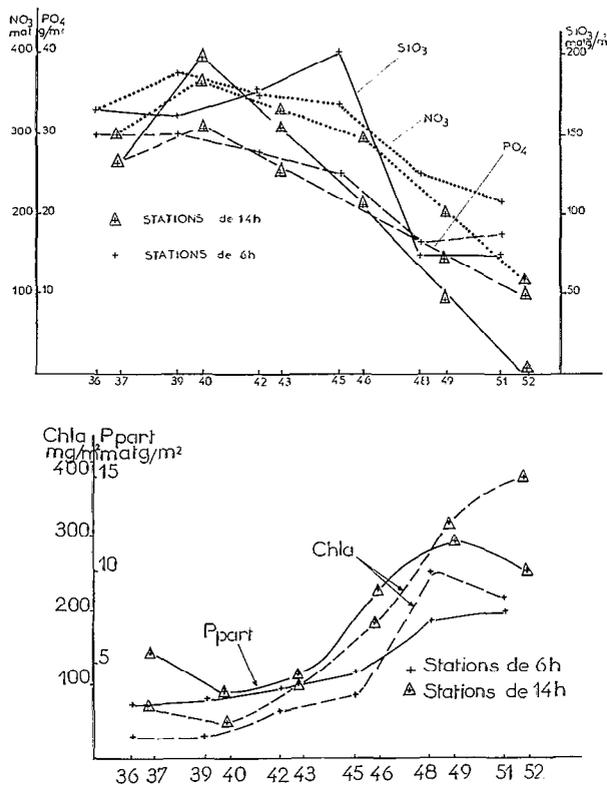


Fig. 3. — Évolution des paramètres biologiques sur 0-20 m pendant le parcours de la drogue. Mise en évidence des variations nyctémérales.

mation faible ou nulle des sels nutritifs reflétée par la distribution du nitrate à 19 h. L'augmentation nulle ou irrégulière de la biomasse phytoplanctonique ainsi que la diminution de la quantité d'oxygène entre 14 h et 19 h sont en faveur de cette hypothèse. Or la production instantanée mesurée au carbone 14 n'est pas plus faible l'après-midi que le matin.

Il y a donc un phénomène qui masque la production biologique.

Par la superposition des profils de température, de nitrate, de l'oxygène et de chlorophylle on a une idée de l'évolution de la distribution verticale de ces paramètres entre deux stations consécutives. Sur ces profils, l'augmentation des sels nutritifs, la diminution de chlorophylle et d'oxygène interviennent souvent au même niveau (fig. 4).

Cela semble lié à la marée (basse mer entre 12 et 14 h 30 GMT et pleine mer entre 18 h 40 et 21 h GMT) dont les oscillations masquent les phénomènes biologiques.

3) Les valeurs de chlorophylle *a*, systématiquement inférieures le matin à celle de la veille au soir indiquent qu'un broutage nocturne a lieu (station 41-42, 44-45, 50-51), (tableau 1).

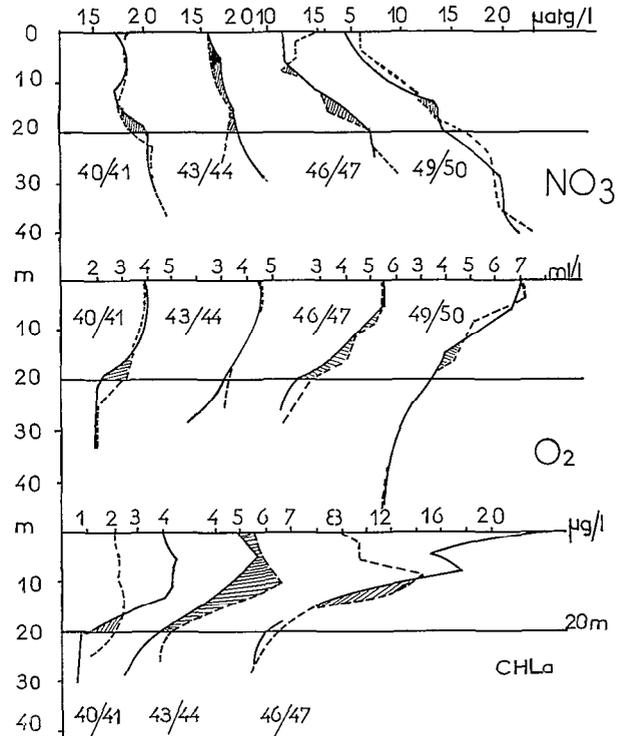


Fig. 4. — Superposition des profils de nitrate, d'oxygène et de chlorophylle *a* des stations de 14 (----) et 19 heures(—)

ÉVALUATION DE LA PRODUCTION ORGANIQUE.

On distinguera la production de matière organique particulaire de la production de matière organique dissoute. Cette dernière est le résultat de l'excrétion active ou passive du phytoplancton. Longtemps ignorée ou même contestée, l'excrétion organique du phytoplancton peut dans certains cas devenir importante et représenter 30-40 % de la production organique totale (ANTIA *et al.*, 1963).

Ne pas la mesurer reviendrait à sous-estimer la production du phytoplancton. De plus, les produits organiques excrétés sont une source de nourriture pour les bactéries hétérotrophes et par conséquent, le point de départ d'un réseau alimentaire différent dans ses premiers pas de la chaîne alimentaire classique phytoplancton-zooplancton herbivore.

La production de matière organique particulaire.

Remarques préliminaires: elle peut être évaluée de trois façons qui n'ont pas exactement la même signification.

1) Par l'augmentation de la chlorophylle *a*. Cette évaluation reflète strictement la croissance végétale

mais présente l'inconvénient majeur de ne pouvoir s'exprimer précisément en carbone.

2) Par l'augmentation du carbone particulaire. Cette évaluation inclut des petits organismes hétérotrophes qui n'ont pas été éliminés par tamisage au travers des soies de 200 μ .

3) Par le cumul des productions demi-journalières mesurées au carbone 14 (les incubations avaient lieu le matin entre 7 h 30 et 10 h 30, l'après-midi entre 15 h et 18 h). Cette évaluation reflète strictement la croissance végétale autotrophe et serait donc directement comparable à la méthode (1). En fait ce n'est pas le cas puisque la production au C 14 d'une journée est calculée entre 7 et 19 h alors que l'accroissement de chlorophylle est calculé sur 24 h dans le bilan global. Si l'on fait les deux hypothèses suivantes : (a) la radioactivité sur le filtre reflète l'assimilation nette, (b) le broutage est statistiquement le même dans les flacons d'incubation et dans le milieu ambiant (les échantillons pour la production au C 14 n'étant pas tamisés); les différences observées entre les méthodes (1) et (3) seront dues, outre les erreurs d'échantillonnage et de méthodologie, à la sédimentation diurne qui n'existe pas dans les flacons d'incubation, puisque les cellules sont prisonnières, et au broutage et à la sédimentation nocturnes qui affectent le stock de chlorophylle alors que les cumuls successifs de la production au C 14 ne les prennent pas en compte.

Résultats: On ne dispose pas de mesures de carbone particulaire après la station 49. En 3, 5 jours (stations 39-49), l'accroissement de carbone particulaire (ΔC_p) est de 5,13 g/m². L'accroissement de chlorophylle ($\Delta Chla$) est de 287 mg/m² ce qui donne un rapport global $\Delta C_p/\Delta Chla = 20,7$.

Il faut se souvenir que c'est une valeur limite supérieure, puisque C_p inclut des petits hétérotrophes, mais dont la biomasse relative à celle du phytoplancton en zone d'upwelling doit être faible (BEERS *et al.*, 1971, HOBSON *et al.*, 1973).

L'évolution du rapport $C_p/Chla$ montre une décroissance régulière pendant le parcours de la drogue.

Voisin de 115 au début, il tombe à 26-27 aux stations 48-49 (fig. 5) et il est probable qu'il aurait continué à descendre aux deux dernières stations. La faible valeur de la station 37 s'explique par le fait qu'à cette station la chlorophylle est abondante (même valeur qu'à la station 42), la salinité est élevée (35,67 ‰) et l'activité bactérienne intense. Il s'agit certainement d'une « bulle » d'eau qui a déjà produit avec laquelle notre masse d'eau s'est mélangée.

Lors de la croissance phytoplanctonique le rapport $C_p/Chla$ tend donc vers une limite de 20. Ces résultats obtenus dans le milieu naturel sont en accord avec

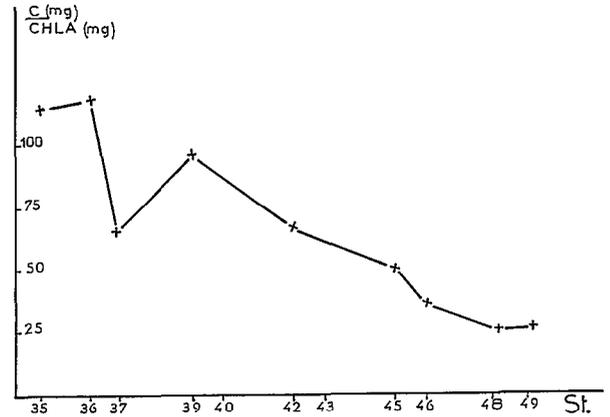


Fig. 5. — Évolution du rapport carbone particulaire/chlorophylle *a* pendant le parcours de la drogue.

ceux d'autres auteurs dans des conditions expérimentales (ANTIA *et al.*, 1963; STRICKLAND, 1965).

De même, STEELE et BAIRD ont trouvé dans la Mer du Nord, des rapports Carbone/Chlorophylle *a* très bas : 23/1, dans des conditions très favorables de croissance du phytoplancton (1962) et 20/1 au printemps correspondant à des teneurs élevées en chlorophylle *a* (1965).

L'augmentation régulière de la chlorophylle pendant les matinées permet de comparer pour chacune (7 h-14 h), l'augmentation de chlorophylle *a* et la production au C¹⁴ en calculant le rapport moyen de ces deux valeurs. Les résultats sont exprimés dans le tableau 2. Par cette méthode, le rapport

TABEAU 2

Évolution de la chlorophylle *a* (mg/m²) et de la production primaire (mgC/m²/7 h) entre 7 h et 14 h pendant le parcours de la drogue

Stations	Chla a	C ¹⁴	C ¹⁴ /Chla
39.40	18,5	860	46,5
42.43	33,7	940	27,9
45.46	101,2	1140	11,3
48.49	65,1	2190	33,7
51.52	161,9	1720	10,6
39.52	380,4	6850	18,0

$\Delta C^{14}/\Delta Chla$ pour les cinq matinées égale 18 ce qui est approximativement la valeur obtenue avec le carbone particulaire ($\Delta C_p/\Delta Chla = 20,7$). Ceci laisse supposer qu'il y a un bon accord entre l'estimation de la production par la méthode au C¹⁴ et celle de l'accroissement de carbone particulaire; aussi, le

broutage diurne, s'il existe, est statistiquement le même dans les flacons d'incubations et dans le milieu ambiant et confirme notre hypothèse (b). Notre hypothèse (a) concernant la production nette serait aussi vérifiée.

Estimation du broutage des herbivores: L'équation ci-dessous résume les mécanismes en présence dans notre système défini plus haut.

$$\begin{matrix} \text{augmentation de} & \text{croissance} & \text{broutage} & \text{sédi-} \\ \text{la biomasse} & = & \text{nette} & \text{—} \\ \text{du phyto.} & & \text{du phyto.} & \text{—} \\ & & \text{herbivores} & \text{men-} \\ & & & \text{tation} \end{matrix}$$

La vitesse de sédimentation d'une population phytoplantonique dépend de plusieurs facteurs dont : sa composition spécifique, la forme et la taille des cellules, leur état physiologique et les conditions environnantes (SMAYDA, 1970). Les populations de l'upwelling du Cap Timiris étaient essentiellement des diatomées où le genre *Chaetoceros* dominait. SMAYDA (1970) d'après les travaux de divers auteurs, indique que le taux de sédimentation pour ce genre varie entre 0,25 et 5 m/j, c'est-à-dire d'un facteur 1 à 20. D'autre part on considère que la vitesse verticale de remontée des eaux en zone d'upwelling est habituellement comprise entre 10^{-3} et 2.10^{-2} (SMITH, 1964; SMITH *et al.*, 1966), ce qui correspond à une remontée comprise entre 0,8 et 8 m/j.

Ces deux mécanismes antagonistes sont donc du même ordre de grandeur. Dans ces conditions, il est préférable de ne pas tenir compte de la sédimentation dans le bilan plutôt que de choisir *a priori* un coefficient.

Ainsi, la différence constatée entre le cumul des productions au C 14 et l'augmentation de carbone particulaire (ΔC_p) sera due au broutage nocturne, puisque l'on a vu que le broutage était statistiquement le même dans les flacons d'incubation et le milieu ambiant pendant la journée.

En appliquant un facteur de conversion carbone-chlorophylle égal à 21 pour l'accroissement de chlorophylle entre les stations 49 et 52, il devient possible d'établir un bilan carboné complet entre le début et la fin de l'expérience (stations 39-52).

Nous avons les relations :

$$\Delta C_{p(49-52)} = \Delta Chl_{(49-52)} \cdot 21$$

$$\Delta C_{p(39-52)} = \Delta C_{p(39-49)} + \Delta C_{p(49-52)}$$

Par cette méthode $\Delta C_{p(39-52)}$ vaut $7,17 \text{ g/m}^2$. D'autre part le cumul de la production au C₁₄ pendant le même temps indique un accroissement de biomasse de $10,15 \text{ gC/m}^2$. Il y a donc approximativement 3 g de carbone disparus par broutage et cela représente 29,5 % de la production photosynthétique nette.

Cette valeur s'explique car on constate à la

station 51 l'effondrement de tous les paramètres de production (chlorophylle a, phosphore particulaire et oxygène) et au contraire un accroissement spectaculaire des paramètres de régénération (ammoniaque, activité bactérienne, zooplancton capturé au filet WP 2 (fig. 6)). Cela est dû à l'arrivée dans notre masse d'eau, la veille au soir d'une colonie d'euphausiacés, *Nyctiphanes capensis*, qui a brouté le phytoplancton, respiré et excrété des déchets. Un bilan identique établi avant l'arrivée des euphausiacés, entre les stations 39 et 49 donne :

$$\Delta C_{14(39-49)} - \Delta C_{p(39-49)} = 7,41 - 5,92 = 1,49 \text{ gC/m}^2$$

Cela représente 20 % de la production nette. On peut qualifier ce broutage, de broutage « interne » parce qu'il est le fait d'herbivores inféodés à la masse d'eau suivie, alors qu'au contraire les euphausiacés se déplacent librement.

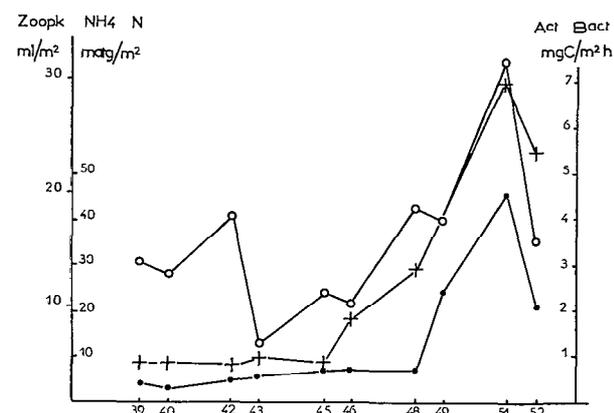


Fig. 6. — Évolution de la quantité de zooplancton (○ --- ○), d'ammoniaque (● --- ●) et de l'activité bactérienne (+ --- +) pendant le parcours de la drogue.

On retrouve ici, par une méthode différente des résultats semblables à ceux de 1972. Obtenue à partir de mesures directes de la respiration du zooplancton, la production secondaire nette avait été évaluée entre 7 et 25 % de la production primaire nette (très probablement plus proche de 7 que de 25), selon la valeur du K_2 , qui exprime la fraction de la ration assimilée convertie en nouveau tissu (SHUSHKINA, 1968).

La production organique dissoute.

La quantité totale de carbone excrétée atteint $8,30 \text{ gC/m}^2$ en 5 jours (stations 39-52 incluses), soit 72,5 % de la production organique particulaire ou encore, 42 % de la production organique totale.

Cette fraction importante de la production est certainement surestimée à cause de pertes à la filtration; une expérience récente menée avec une

population naturelle de l'upwelling du Cap Blanc, a montré qu'entre 75 et 250 mm Hg de dépression de filtration, la part de l'excrétion mesurée passait respectivement de 13,5 à 37 % de la production organique totale, pour se stabiliser ensuite à 40 % avec des dépressions plus fortes encore (HERBLAND, 1974).

Nous avons utilisé dans les mesures présentes une dépression de 200 mm Hg, la surestimation est donc très probable. L'excrétion organique en fait ne doit pas dépasser 20 % de la production totale.

L'évolution station par station de l'excrétion organique du phytoplancton entre le début et la fin de l'expérience montre une nette augmentation à la fin : inférieure à 90 mgC/m²/h au début, elle culmine à 377 mgC/m²/h à la station 52 (tableau 1). L'augmentation est irrégulière, mais considérée jour par jour et non plus station par station, elle devient régulière (fig. 7).

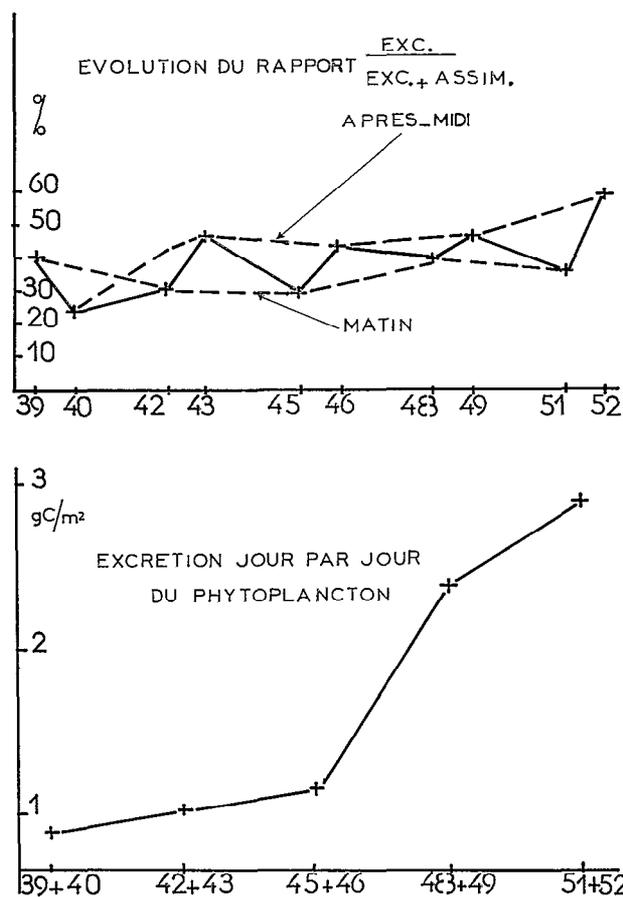


Fig. 7. — Évolution de l'excrétion organique du phytoplancton et du rapport excrétion/excrétion+assimilation pendant le parcours de la drogue.

Le rapport excrétion/excrétion+assimilation est systématiquement plus fort l'après-midi que le matin (fig. 7), exception faite de la station 40.

Par conséquent, s'il n'est pas possible de mettre en évidence des variations nycthémérales en valeur absolue, à la fois pour l'assimilation et l'excrétion, l'évolution du rapport des deux valeurs montre que l'efficacité de la photosynthèse (si l'on appelle efficacité de la photosynthèse la capacité de retenir à l'intérieur des cellules les métabolites synthétisés) est plus élevée le matin que l'après-midi.

Peu d'études ont été faites sur les variations nycthémérales de ce rapport. THOMAS (1971) trouve un résultat semblable dans les eaux modérément productives du talus continental de la Caroline du Nord. La cause de telles variations est encore énigmatique.

Après avoir éliminé ces variations en prenant une valeur moyenne du rapport excrétion/excrétion+assimilation pour chaque jour, on constate qu'il augmente régulièrement, passant de 35 à 48 % en 5 jours, mais qu'il n'atteint jamais les valeurs records de l'année précédente (entre 60 et 70 %) des dernières stations, déjà soupçonnées de surestimation (HERBLAND *et al.*, 1973). La fraction excrétée augmente donc au fur et à mesure de l'augmentation de la production organique totale et de la chlorophylle *a*.

Ce résultat est en contradiction avec l'idée généralement admise que la part de l'excrétion diminue quand la production augmente (ANDERSON et ZEUTSCHER, 1970; RYTHER *et al.*, 1971; SAMUEL *et al.*, 1971; IGNATIADIS, 1973). On ne peut expliquer cette contradiction que par une fragilité de la population algale entraînant des pertes importantes à la filtration; ce qui est mesuré dans le filtrat n'est donc plus une excrétion au sens métabolique du terme, mais une partie de la production nette plus l'excrétion vitale.

MINÉRALISATION BACTÉRIENNE DU PHOSPHORE ORGANIQUE DISSOUS.

La quantité de phosphore dissous (Po) augmente entre le début et la fin de l'expérience (tableau 1). L'augmentation de Po dans l'eau à la suite d'un « bloom » phytoplanctonique est connue depuis longtemps (HARVEY, 1957; ANTIA *et al.*, 1963; KETCHUM et CORWIN, 1965) et KUENZLER (1970) a montré expérimentalement que des quantités appréciables de Po sont excrétées par du phytoplancton marin en bonne santé.

Les variations de Po (ΔPo) sont principalement contrôlées par les facteurs de l'équation suivante :

$\Delta Po =$ excrétion orga- + autolyse + excrétion organique du phyto. du phyto. nique du zoo.

— nutrition des bactéries hétérotrophes

Les bactéries hétérotrophes utilisent dans un délai bref une partie des produits organiques excrétés. Cependant nos incubations de production primaire ne durant que trois heures, il est probable que les bactéries n'ont pas le temps d'atteindre l'état d'équilibre d'utilisation des produits marqués au carbone 14, compte tenu du temps de latence entre l'apparition des produits d'excrétion marqués dans le milieu et l'assimilation du CO_2 marqué. ANDERSON et ZEUSCHEL (1970) n'ont d'ailleurs pas trouvé de différence entre des échantillons normaux et des échantillons où l'activité bactérienne aurait été supprimée avec des antibiotiques.

En revanche les expériences pour mesurer l'excrétion du zooplancton durent 22 heures; il est probable, que malgré les concentrations faibles de zooplancton utilisées (entre 2 et 10 mg de poids sec par litre) il y ait une induction d'un développement bactérien au dépend des produits organiques excrétés, comme l'a montré MAYZAUD (1973). Dans ce cas l'excrétion organique mesurée représente la différence entre l'excrétion vraie du zooplancton et l'utilisation bactérienne.

Entre les stations 39 et 49 (dernière station avant l'arrivée des euphausiacés) le zooplancton récolté par le filet WP 2 a excrété 0,55 matg de Po/m^2 (0-20 m) (LE BORGNE, communication personnelle).

L'augmentation totale de Po étant de 3,1 matg, il revient 2,55 matg à l'excrétion et l'autolyse du phytoplancton, ainsi qu'à l'excrétion du zooplancton inférieur à 200 μ .

Or les mesures directes de l'excrétion organique du phytoplancton donnent pour le même temps 375 matg C/ m^2 , ce qui ferait un rapport Carbone excrété/phosphore excrété = 148.

Nous verrons (paragraphe suivant) que le rapport moyen de constitution Cp/Pp vaut 82 et que le rapport de consommation moyen des phosphates $\Delta Cp^{14}/\Delta PO_4$ vaut 72.

On peut selon toute vraisemblance estimer le rapport moyen d'excrétion Co/Po voisin de 75. Comparé au rapport trouvé de 148, on trouve un excès de carbone organique excrété. Les conditions de filtration étant les mêmes, cette différence peut être imputée à la consommation bactérienne dans le milieu des produits d'excrétion ou d'autolyse du phytoplancton. Ainsi, environ 50 % du phosphore organique d'origine phytoplanctonique aurait été utilisé par les bactéries hétérotrophes en 3, 5 jours.

Le même calcul mené entre les stations 39 et 52 est plus délicat à cause de l'importance des euphausiacés qui sont très mal échantillonnés par le

filet WP 2. Leur biomasse est largement sous-estimée.

On pourra évaluer indirectement la quantité de Po excrétée par cette population : pendant la dernière nuit, il y a eu une augmentation des phosphates de 3 matg/ m^2 certainement due à des processus d'excrétion. L'excrétion du Po et de PO_4 se fait en moyenne dans un rapport 1/1 (LE BORGNE, communication personnelle). On peut donc considérer que 3 matg de Po sont apparus par excrétion pendant la nuit et cela correspond à l'augmentation de Po entre les stations 49 et 52 (tableau 1). L'excrétion organique instantanée du phytoplancton entre les stations 39 et 52 est de 535 matg C et l'augmentation de Po par excrétion et autolyse du phytoplancton vaut 2,65 matg, ce qui fait un rapport Co excrété/ Po excrété = 202 et correspondrait à environ 60 % d'utilisation par les bactéries de la matière organique excrétée.

Ce résultat confirme l'importance du « bloom » bactérien des dernières stations mis en évidence directement par la méthode au C^{14} et permet d'estimer son importance réelle *in situ* (fig. 6).

CONSOMMATION DES SELS NUTRITIFS.

On supposera que le déclin des sels nutritifs est entièrement dû à la consommation du phytoplancton. En fait, ceci est inexact comme le laisse penser les résultats de WALSH et DUGDALE (1971) dans le modèle du flux d'azote dans l'upwelling du Pérou. Leur simulation suggère que les phénomènes purement physiques de diffusion peuvent être un facteur important de diminution des nitrates quand on s'éloigne de la source de l'upwelling. Cependant, l'application récente du modèle du Pérou aux données du N.O. Capricorne montre que contrairement aux upwellings du Pérou et de la Baie de Californie la perte par diffusion latérale est négligeable (WALSH, 1974).

Les rapports de consommation.

La consommation des sels nutritifs n'est pas seulement nécessaire à l'élaboration des structures du phytoplancton, elle l'est aussi à la biosynthèse de tous les métabolites intra-cellulaires. Il est donc préférable pour calculer les rapports de consommation $\Delta NO_3/\Delta SiO_3/\Delta PO_4$ par rapport à la synthèse organique ΔC de considérer la production organique totale (assimilation + excrétion).

Entre le début et la fin de l'expérience (stations 40-52) un bilan global donne les résultats suivants :

$$\Delta C/\Delta NO_3/\Delta SiO_3/\Delta PO_4 = 60/12/9/1$$

ou, exprimé autrement :

$$\Delta C/\Delta NO_3 = 5,0 \quad \Delta C/\Delta SiO_3 = 6,7 \quad \Delta C/\Delta PO_4 = 60$$

Ces résultats sont très proches de ceux obtenus l'an passé (43/11/7, 4/1).

En fait, s'il donne une indication générale de la consommation des sels nutritifs, ce bilan global n'est pas juste dans le détail du calcul.

Encore une fois, la production au C^{14} ne prend en compte que ce qui se passe pendant la journée et le bilan des sels nutritifs englobe pendant 24 h leur consommation et leur régénération. Pour suivre plus précisément la consommation des sels nutritifs un bilan a été établi pour chaque matinée (7 h-14 h), les résultats sont exprimés dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Évolution des rapports de consommation des sels nutritifs et des rapports de constitution pendant le parcours de la drogue entre 7 h et 14 h (at/at).

St	$\frac{\Delta C}{\Delta NO_3}$	$\frac{\Delta C}{\Delta SiO_3}$	$\frac{\Delta C}{\Delta PO_4}$	$\frac{Cp}{Np}$	$\frac{Cp}{Pp}$
39/40	11.5	—	—	7,5	77
42/43	7.5	5.2	57	7,4	100
45/46	3.1	1.6	49	7,3	78
48/49	6.3	10.3	152	6,7	76
51/52	2.2	3.7	31	—	—
39/52 (moyenne)	6.1	5.2	72	7,2	82,5

Il n'est pas possible de mettre en évidence une évolution régulière des rapports $\Delta C/\Delta NO_3$, $\Delta C/\Delta SiO_3$, $\Delta C/\Delta PO_4$. Ils varient beaucoup en comparaison des rapports de constitution mesurés aux mêmes stations.

Cependant, sur l'ensemble des matinées, il existe une certaine cohérence : les nitrates et les phosphates sont consommés dans un rapport de 11,8/1 et se trouvent dans les cellules dans un rapport de 11,5/1.

On peut également noter une baisse faible mais régulière des rapports C/N au cours du temps qui est peut-être une conséquence des rapports $\Delta C/\Delta NO_3$ faibles.

La silice, premier facteur limitant.

Il est difficile dans les conditions naturelles de savoir à partir de quelle concentration un sel nutritif devient limitant quand on ne dispose pas de mesure de consommation. Or le rapport sel nutritif/chlorophylle *a*, immédiatement accessible, représente la quantité de sels nutritifs disponible par unité de biomasse (μatg de sel/ μg de chlorophylle).

L'évolution de ce rapport pendant le parcours de la drogue est intéressante. En coordonnées semi-logarithmiques on obtient une droite pour les

rapports $PO_4/Chla$ et $NO_3/Chla$ aux stations de 14 h (fig. 8). Les pentes des droites sont identiques ce qui veut dire que la consommation de ces deux sels se fait dans un rapport constant. En revanche l'évolution du rapport $SiO_3/Chla$ montre une cassure après la station 48 alors qu'il y a encore dans l'eau, une quantité appréciable de silicates (72 matg/m^2 à la station 48).

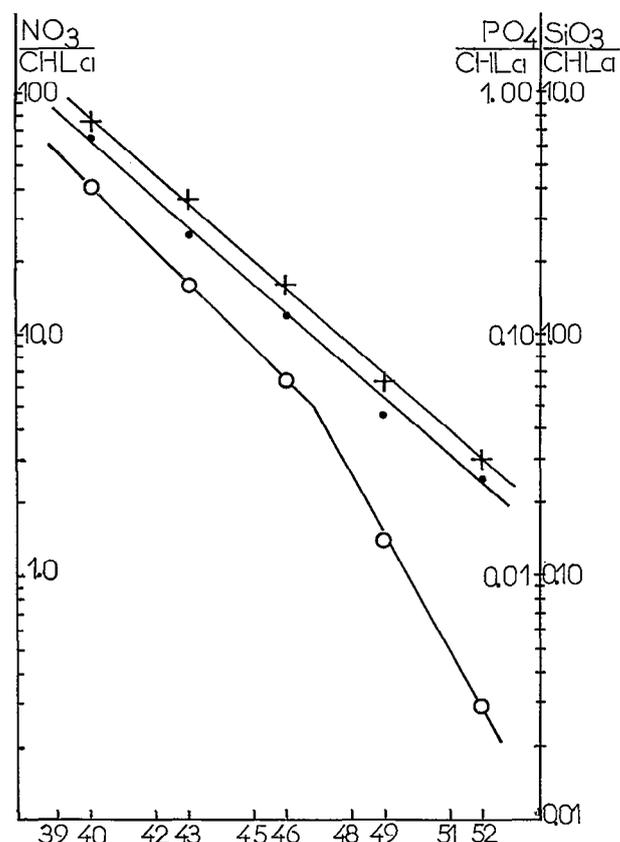


Fig. 8. — Évolution des rapports $NO_3/Chla$ (+---+), $PO_4/Chla$ (●---●) et $SiO_3/Chla$ (○---○) pendant le parcours de la drogue. (Les sels nutritifs sont exprimés en matg/m^2 et la chlorophylle en mg/m^2).

A cette station donc, les silicates ne sont pas encore limitants mais le deviennent très vite et le rapport $SiO_3/Chla$ vaut 0,60. Il est logique de penser qu'avec une population naturelle de diatomées, dès que le rapport $SiO_3/Chla$ sera inférieur à 0,60 la silice sera un facteur limitant la croissance. En revanche, à la station 52, ni les phosphates ni les nitrates ne semblent limitants, les points des droites étant parfaitement alignés.

A cette station les rapports $NO_3/Chla$ et $PO_4/Chla$ valent respectivement 0,30 et 0,025. Remarquons que ce sont des valeurs maximum puisque l'inté-

gration sur 20 mètres prend en compte un stock de sels nutritifs peu consommé, surtout en fin de parcours, faute de lumière.

Le même calcul effectué sur 0-10 m donne les mêmes résultats mais avec des valeurs un peu plus faibles des rapports : $\text{NO}_3/\text{Chla} = 0,15$ et $\text{PO}_4/\text{Chla} = 0,012$. On peut penser que dans une région déterminée où les diatomées dominent, tant que les rapports NO_3/Chla et PO_4/Chla seront supérieurs à 0,15 et 0,012, les nitrates et les phosphates ne seront pas limitants.

Importance de l'ammoniaque et du nitrite dans la consommation azotée minérale.

Le bilan de la consommation des sels nutritifs n'a été établi en ne tenant compte que de la consommation des nitrates pour l'azote. Le phytoplancton consomme préférentiellement l'ion ammonium à l'ion nitrate quand il a le choix (GRANT *et al.*, 1967; STRICKLAND *et al.*, 1969; EPPLEY *et al.*, 1969; DUGDALE et MAC ISAAC, 1971).

L'évolution des valeurs intégrées d'ammoniaque montre que la teneur augmente peu pendant les trois premiers jours (station 39-48, fig. 6) et ne fait pas apparaître de consommation pendant les matinées contrairement aux autres sels nutritifs. Jusqu'à la station 49, la quantité d'ammoniaque excrétée par le zooplancton, peu abondant, est faible : $7,5 \text{ matg/m}^2$ (LE BORGNE, communication personnelle). En supposant même que le zooplancton inférieur à 200μ ait une activité équivalente, l'ammoniaque excrété et utilisé par le phytoplancton (puisqu'il n'apparaît pas dans l'eau) représente une source azotée d'importance accessoire comparé au nitrate (4 %) dont il a été consommé au minimum 175 matg pendant la même période (stations 39-49).

Cette importante utilisation des nitrates déjà trouvée l'année précédente (HERBLAND *et al.*, 1973) est la principale caractéristique de la nutrition minérale du phytoplancton de l'upwelling du Cap Timiris.

Elle contraste avec l'utilisation nulle de ce sel dans la couche homogène des régions oligotrophes tropicales au profit de celle de l'ammoniaque (EPPLEY *et al.*, 1973), et la consommation importante de ce dernier dans l'upwelling du Pérou par le biais de l'excrétion des anchois (WHITLEDGE et PACKARD, 1971).

C'est pendant la dernière nuit que l'augmentation ammoniacale est importante : (fig. 6); elle est suivie le lendemain d'une consommation également importante : $24,5 \text{ matg N/m}^2$ (40 % du nitrate consommé pendant le même temps). La concentration en nitrite est pratiquement constante du début à la fin, même à la station 51 où tous les autres paramètres signe de régénération, augmentent. On ne peut non

plus mettre en évidence une consommation de ce sel pendant les matinées ni une excrétion par le zooplancton. Il semble que le nitrite soit un stade relativement stable en marge du flux azoté principal.

ÉVOLUTION DE LA TENEUR EN OXYGÈNE.

L'évolution de la teneur en oxygène dans la couche d'eau 0-20 m est particulièrement régulière (fig. 9). Il y a une augmentation pendant les matinées, une diminution ou une stagnation pendant les après-midi et une augmentation nocturne (station 51 exceptée).

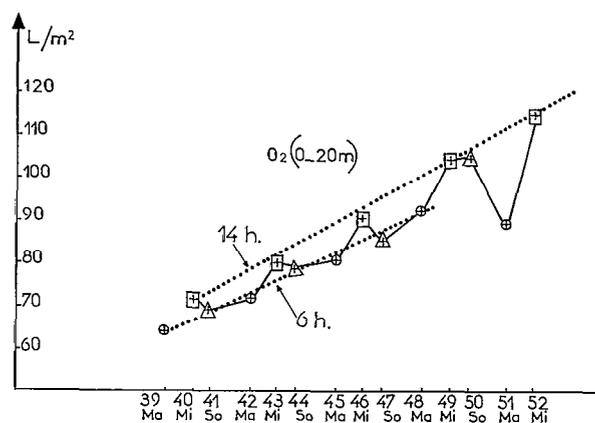


Fig. 9. — Évolution de la teneur en oxygène pendant le parcours de la drogue.

1. Entre 6 et 14 heures.

Il y a chaque jour une augmentation nette de la quantité d'oxygène qui ne peut s'expliquer que par une production d'origine biologique et un enrichissement d'origine atmosphérique (l'eau de surface étant saturée à 63 % au début de l'expérience).

A partir des rapports de consommation des sels nutritifs et de la production primaire on peut calculer la quantité d'oxygène théoriquement produite par photosynthèse. On prendra la production organique totale, car c'est elle qui correspond le mieux à la formation d'oxygène libre et de composés réduits. Les résultats sont exprimés dans le tableau 4.

En moyenne l'oxygène d'origine biologique ne représente pas la moitié de l'enrichissement total et est particulièrement faible au début. Par conséquent, si les rapports de consommation des sels nutritifs sont exacts, l'enrichissement par l'atmosphère est très important. Mais de toute façon, on n'explique pas que le dernier jour la moitié de l'oxygène provienne de l'air puisque l'eau de surface

TABLEAU 4

Calcul des quantités d'O₂ théoriquement produites par photosynthèse et comparaison avec celles réellement trouvées

(1) Enrichissement théorique d'origine photosynthétique

(2) Enrichissement trouvé, (3) Pourcentage de l'O₂ biologique

Station	ΔO	ΔC	ΔNO_3	ΔPO_4	(1) ΔO_2 th. litres	(2) ΔO_2 tr. litres	(3) O ₂ biol. %
42/43	116	42,5	7,8	1	2,5	7,0	35
45/46	168	46,0	19,2	1	4,9	12,0	40
48/49	292	107,7	19,2	1	8,5	15,0	56
51/52	181	64,2	13,1	1	6,5	14,0	46

est sursaturée. En plus, il faut ajouter que tous les organismes présents dans la masse d'eau respirent et diminuent la quantité d'oxygène; tenir compte de cette respiration reviendrait à augmenter encore la quantité d'oxygène réellement produite.

2. Entre 14 et 19 heures.

L'évolution de l'oxygène montre une diminution puis une stagnation. Ce déclin apparent dans la production d'O₂, alors que le phytoplancton est actif, est dû, nous l'avons vu, à une remontée des isolignes liée à la marée; car il n'y a aucune raison que l'enrichissement par l'atmosphère cesse, toutes choses étant égales par ailleurs (état de la mer, température, etc.) pendant les après-midi.

3. Entre 19 et 6 heures.

L'évolution de la quantité d'oxygène pendant les trois premières nuits montre une légère augmentation qui ne peut s'expliquer que par un enrichissement d'origine atmosphérique. Il y a en plus une homogénéisation sur une vingtaine de mètres. Le phénomène est confirmé par l'examen des profils de températures aux mêmes stations (fig. 10).

Deux facteurs favorisent cette homogénéisation : le refroidissement nocturne de l'air et de l'eau et le renforcement du vent pendant les après-midi.

En fin de parcours les profils de température montrent une thermocline légère mais permanente. Ces résultats confirment ceux de l'année précédente où une homogénéisation nocturne avait déjà été mise en évidence.

En résumé, le matin on a une production importante par le phytoplancton accompagnée d'un réchauffement superficiel des eaux; l'après-midi, la production est masquée par un apport et un mélange en profondeur d'eau plus pauvre, apport lié à la marée. La nuit, il y a homogénéisation sur une vingtaine de mètres et consommation biologique.

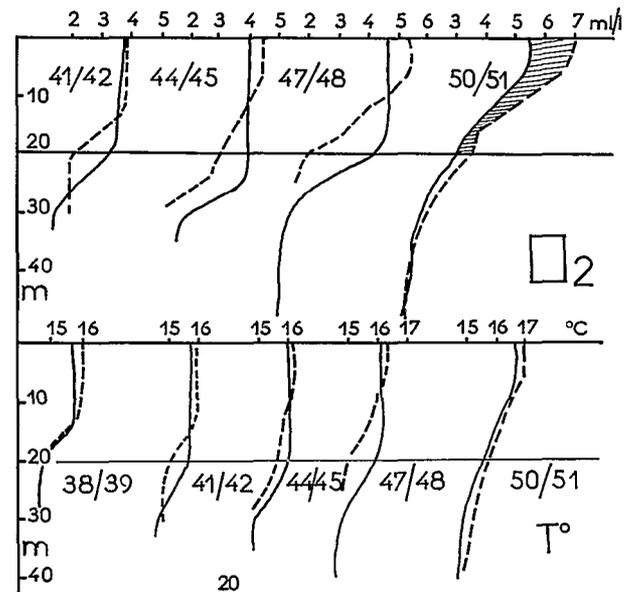


Fig. 10. — Superposition des profils de température et d'oxygène montrant l'homogénéisation nocturne. (---) station de 19 h, (—) station de 6 h le lendemain.

Il faut ajouter un enrichissement permanent par l'atmosphère tant que l'eau superficielle est sous-saturée, c'est la seule façon possible d'expliquer le bilan légèrement positif de la nuit alors que la respiration consomme de l'oxygène.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.

A l'issue de deux campagnes semblables au même endroit et à la même époque de l'année, nous sommes en mesure de dégager certains caractères généraux de la zone étudiée qui peuvent être considérés

comme définitifs étant donné leur reproductibilité. Ces caractères pourront éventuellement servir de base de départ pour des études ultérieures.

1) Il y a dans les eaux mauritaniennes, au Sud du Cap Timiris, à 18°45' N, sur les fonds de 20 mètres une remontée d'eau profonde suffisamment permanente pour qu'en deux campagnes de 15 jours on ait pu suivre à la fois la remontée et l'évolution biologique après la remontée. La particularité essentielle de cet upwelling est son isolement relatif; le peu de mélange a permis de suivre l'évolution de la masse d'eau en la considérant comme un système pratiquement fermé. Le Cap Timiris et le Banc d'Arguin abritent la zone et permettent d'avoir une source très localisée; le canyon qui entaille à cet endroit le plateau continental canalise certainement aussi la remontée des eaux.

2) Les vents dominants viennent en moyenne du 320; ils soufflent donc parallèlement à la côte, vers l'Équateur. C'est la condition optimale pour le déclenchement d'un upwelling côtier.

Les eaux qui arrivent en surface ont eu les deux années les propriétés suivantes : température 14,5-15,5 °C, salinité 35,55-35,60 ‰, oxygène 50-60 % de saturation, nitrate 19-20 $\mu\text{atg/l}$, phosphate 1,5-1,6 $\mu\text{atg/l}$, silicate 10 $\mu\text{atg/l}$, chlorophylle *a* 1,5-2 $\mu\text{g/l}$.

La descente des eaux vers le sud se fait à une vitesse moyenne de 0,5 nœud par un courant parallèle à la côte. Ces eaux riches en sels nutritifs sont épuisées en 5 jours et comme leur vitesse est constante, c'est toujours à la même latitude (17°45' N) que se trouve le maximum de phytoplancton, soit environ à 120 km en aval de la source.

La quantité de matière particulaire synthétisée est la même d'une année à l'autre (entre 10 et 11,5 gC/m^2 en 5 jours pleins), mais il est probable que cette valeur soit sous-estimée au profit de l'excrétion organique du phytoplancton (40 à 50 % de la production organique totale).

Les productions organiques totales sont rigoureusement identiques d'une année à l'autre : 19,5 gC/m^2 en 5 jours. La quantité de chlorophylle *a* synthétisée pendant ce temps est comprise entre 350 et 450 mg/m^2 , valeurs minimum puisque diminuées par un « grazing » important, essentiellement nocturne (20-30 % de la production primaire nette).

En 1973, des mesures directes de carbone particulaire ont mis en évidence une décroissance régulière du rapport Cp/Chla avec une limite inférieure de 20. Les rapports Cp/Np sont remarquablement constants et égaux à 7,5. Un bilan global de la consommation des sels nutritifs a donné les deux fois des résultats voisins : $\Delta\text{C}/\Delta\text{NO}_3/\Delta\text{SiO}_3/\Delta\text{PO}_4 = 43/11/7,4/1$ en 1972, et $60/12/9/1$ en 1973.

Ce sont des rapports $\Delta\text{C}/\Delta$ sels nutritifs faibles, conséquence de la grande abondance de sels nutritifs. La silice est le premier élément à faire défaut confirmant dans cette zone les résultats de DUGDALE (1972) et de GOERING (1973). L'ammoniaque est consommé rapidement mais en faible quantité par rapport au nitrate (environ 5 %) sauf en fin de « bloom ». Le nitrite a des teneurs qui varient peu sauf en fin d'expérience sous la couche euphotique. Ceci témoigne certainement d'une excrétion par le phytoplancton dégénèrescent pour qui les conditions nutritives deviennent très mauvaises.

A chaque fois, un développement intensif des bactéries hétérotrophes a été mis en évidence les 4^e et 5^e jours.

La production photosynthétique ne suffit pas à expliquer l'augmentation des teneurs en oxygène mesurée. L'enrichissement par l'atmosphère représente une part importante des augmentations (au moins 50 % dans les premiers jours).

3) Les résultats dégagés précédemment sont quantitativement valables pour évaluer la production dans la masse d'eau. Mais ils sont difficilement transposables à d'autres régions telles que celles du Cap Blanc ou du Cap Corveiro, plus au nord.

Dans ces régions, les mélanges d'eaux sont plus importants, les sources moins bien localisées et les trajets d'une masse d'eau beaucoup plus difficiles à suivre. Les mécanismes de diffusion turbulente interviennent et la méthode de la drogue y serait moins fructueuse. Nous avons pu nous passer sans trop de dommage d'un quadrillage de mesures physiques mais il deviendrait indispensable dans un site moins favorable. Il est regrettable que nous n'ayons pu suivre au moins une fois le « devenir logique » de la production phytoplanctonique. En 1972, les vents dominants ont cessé et les eaux nouvelles ont été recouvertes par les eaux chaudes du large; en 1973, le temps a manqué pour continuer l'étude alors que tout semblait favorable à l'extension progressive vers le large des eaux riches en phytoplancton (les dernières stations étaient sur des fonds de 70-75 m).

4) Enfin, considéré dans l'ensemble des écosystèmes des upwellings de la côte nord-ouest africaine, il est trop tôt pour savoir si l'upwelling du Cap Timiris, bien qu'intensif a une importance quantitative et un impact sur la production biologique globale de la région; cet upwelling étant isolé et limité géographiquement. En revanche, sur le plan scientifique cette propriété est intéressante; elle permet de l'utiliser comme un laboratoire d'étude *in situ* des mécanismes de production biologique à grande échelle.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 19 septembre 1974.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (G. C.), ZEUTSCHEL (R. P.), 1970. — Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the Northeast Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 15, n° 3 : 402-407.
- ANTIA (N. J.), MACALISTER (C. D.), PARSONS (T. R.), STEPHENS (K.), 1963. — Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 8, n° 2 : 166-183.
- ARMSTRONG (F. A. J.), TIBBITS (S.), 1968. — Photochemical combustion of organic matter in sea-water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, vol. 48 : 143-152.
- BEERS (J. R.), STEVENSON (M. R.), EPPLEY (R. W.), BROOKS (E. R.), 1971. — Plankton populations and upwelling off the coast of Peru, June 1969. *Fishery Bulletin*, vol. 69, n° 4 : 859-876.
- BLACKBURN (M.), 1973. — Regressions between biological oceanographic measurements in the eastern tropical Pacific and their significance to ecological efficiency. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 18, n° 4 : 552-563.
- CUSHING (D. H.), 1971. — Upwelling and the production of fish. *Adv. mar. Biol.*, vol. 9 : 255-334.
- DUGDALE (R. C.), 1972. — Chemical oceanography and primary productivity in upwelling regions. *Geoforn.*, vol. 11 : 47-61.
- DUGDALE (R. C.), MAC ISSAC (J. J.), 1971. — A computation model for the upstake of nitrate in the Peru upwelling region. *Inv. Pesc.*, vol. 35, n° 1 : 299-308.
- EPPLEY (R. W.), ROGERS (J. N.), MAC CARTHY (J. J.), 1969. — Half saturation constant for upstake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. oceanogr.*, vol. 14 : 912-920.
- EPPLEY (R. W.), RENGER (E. H.), VERNICK (E. L.), MULLIN (M. M.), 1973. — A study of plankton dynamics and nutrients cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. *Limnol. oceanogr.*, vol. 18, n° 4 : 534-551.
- GOERING (J. J.), NELSON (D. M.), CARTER (J. A.), 1973. — Silicic acid uptake by natural populations of marine phytoplankton. *Deep. Sea. Res.*, vol. 20 : 777-789.
- GRANT (B. R.), MADGWICK (J.), DALFONT (G.), 1967. — Growth of *Cylindrotheca closterium* Var *Californica* (Merechsk) Reimann et Lewin on nitrate, ammonia and urea. *Aust. J. mar. Fishwater Res.*, vol. 18 : 129-136.
- HARVEY (H. W.), 1957. — The chemistry and fertility of Sea Waters. University Press Cambridge, 2nd ad. 234 p.
- HERBLAND (A.), 1974. — Influence de la dépression de filtration sur la mesure simultanée de l'assimilation et de l'excrétion organique du phytoplancton. *CUEA Newsletter*, vol. 3, n° 4 : 16-22.
- HERBLAND (A.), LE BORGNE (R.), VOITURIEZ (B.), 1973. — Production primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr.* Abidjan, vol. 4, n° 1 : 1-75.
- HERBLAND (A.), BOIS (J. F.), 1974. — Assimilation et minéralisation de la matière organique dissoute dans la mer. Méthode par scintillation liquide. *Mar. Biol.*, vol. 24, n° 3 : 203-212.
- HOBSON (L. A.), MENZEL (D. W.), BARBER (R. T.), 1973. — Primary productivity and sizes of pools of organics carbon in the mixed layer. *Mar. Biol.*, vol. 19 : 298-306.
- IGNATIADIS (L.), 1973. — Studies on the factors affecting the release of organic matter by *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve in field conditions; *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, vol. 53, n° 4 : 923-935.
- KETCHUM (B. H.), CORWIN (N.), 1965. — The cycle of phosphorus in a plankton bloom of Gulf of Marine. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 10, suppl. R 148-R 161.
- KOROLEFF (F.), 1968. — Determination of total phosphorus in natural waters by means of persulfate oxydation. *Cons. Int. Explor. Mer.* Copenhagen C. M. 1968/G : 33.
- KOROLEFF (F.), 1969. — Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Cons. Int. Explor. Mer.* Copenhagen C.M. 1969/C : 9.
- KUENZLER (E. J.), 1970. — Dissolved organic phosphorus excretion by marine phytoplankton. *J. Phycol.*, vol. 6, n° 1 : 7-13.
- LE BORGNE (R.), 1973. — Étude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations zooplanktoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972). *Mar. Biol.*, vol. 19, n° 3 : 249-257.
- LORENZEN (C. J.), 1966. — A method for continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep Sea Res.*, vol. 13 : 223-227.
- LORENZEN (C. J.), 1972. — Extinction of light in the ocean by phytoplankton. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, vol. 34, n° 2 : 262-267.
- MENZEL (D. W.), CORWIN (N.), 1965. — The measurement of total phosphorus in sea-water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxydation. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 10, n° 2 : 280-282.
- MURPHY (J.), RILEY (J.-P.), 1962. — A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analyt. Chem. Acta*, vol. 26 : 31-36.
- RYTHER (J. H.), 1963. — Geographic variations in productivity, in : *the Seas*, vol. 2, Interscience Publishers : 347-380.
- RYTHER (J. H.), MENZEL (D. W.), HULBURT (E. M.), LORENZEN (C. J.), CORWIN (N.), 1971. — The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. *Inv. Pesc.*, vol. 35, n° 1 : 43-59.

- SAMUEL (S.), SHAH (N. M.), FOGG (G. E.), 1971. — Liberation of extracellular products of photosynthesis by tropical phytoplankton. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, vol. 51, n° 4 : 793-798.
- SHELDON (R. W.), SUTCLIFFE (W. H.), PRAKASH (A.), 1973. — The production of particles in the surface waters of the ocean with particular reference to Sargasso sea. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 18, n° 5 : 719-733.
- SHUSHKINA (E. A.), 1968. — Calculation of copepod production based on metabolic features and the coefficient of utilization of the assimilated food for growth. *Oceanology*, vol. 8, n° 1 : 98-110.
- SMAYDA (T. J.), 1970. — The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, vol. 8 : 353-414.
- SMITH (R. L.), 1964. — An investigation of upwelling along the Oregon coast. Oregon state University, ph. D. thesis.
- SMITH (R. L.), PATTULLO (J. G.), LANE (R. K.), 1966. — An investigation of the early stage of upwelling along Oregon coast. *J. geophys. Res.*, vol. 71, n° 4.
- STEEMANN NIELSEN (E.), 1952. — The use of radioactive carbon (C^{14}) ampoules for measuring production in the sea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, vol. 18, n° 2 : 117-140.
- STEELE (J. H.), BAIRD (I. E.), 1962. — Further relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 7 : 42-47.
- STEELE (J. H.), BAIRD (I. E.), 1965. — The chlorophyll a content of particulate organic matter in the northern north sea. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 10 : 261-267.
- STRICKLAND (J. D. H.), 1965. — Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain, in : *Chemical Oceanography*, Riley and Skirrow Ed, Academic Press London and New York : 477-610.
- STRICKLAND (J. D. H.), PARSONS (T. R.), 1968. — A practical hand book of sea-water analysis. *Fish. Res. Bd. Canada Bull.*, 167, 311 p.
- STRICKLAND (J. D. H.), HOLM-HANSEN (O.), EPPLEY (R. W.), LINN (R. J.), 1969. — The use of deep tank in plankton ecology. I. Studies of the growth and composition of phytoplankton crops at low nutrient levels. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 14 : 23-34.
- THOMAS (J. P.), 1971. — Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, vol. 11, n° 4 : 311-323.
- WALSH (J. J.), 1974. — Status report of the CUEA systems models as of 1/4/74. *CUEA Newsletter*, vol. 3, n° 2 : 7-17.
- WALSH (J. J.), DUGDALE (R. C.), 1971. — A simulation model of the nitrogen flow in the peruvian upwelling system. *Inv. Pesq.*, vol. 35, n° 1 : 309-330.
- WHITLEGE (T. E.), PACKARD (T. T.), 1971. — Nutrient excretion by anchovies and zooplankton in pacific upwelling regions. *Inv. Pesq.*, vol. 35, n° 1 : 243-250.