

8 • Dynamique du plancton dans les eaux côtières ouest-africaines : écosystèmes équilibrés et déséquilibrés

DENIS BINET

Chercheur ORSTOM, Antenne ORSTOM, Centre IFREMER,
B.P. 1049, 44037 Nantes-Cedex 01, France

RÉSUMÉ

L'afflux brutal de sels nutritifs dans la couche euphotique s'accompagne de stress, notamment hydrodynamiques, retardant le démarrage de la production primaire et son transfert vers l'échelon secondaire, d'où l'existence de relations indirectes entre phyto et zooplancton. Dans les régions soumises à des upwellings, permanents ou saisonniers, les cycles planctoniques sont très différents entre la zone s'étendant du Maroc au cap Blanc, d'une part et celles de la Mauritanie au Sénégal, ainsi que de la Côte-d'Ivoire au Ghana d'autre part. Du cap Spartel au cap Blanc les remontées d'eaux ont lieu toute l'année. Au dessus du plateau, le courant des Canaries n'est pas compensé par une circulation en direction opposée. Il n'y a qu'une seule cellule d'upwelling. L'advection vers le large et la turbulence hydrodynamique sont fortes. Aussi les maxima de phyto et zooplancton sont-ils décalés, dans le temps, de plusieurs semaines, dans l'espace, de plusieurs dizaines de milles. Les plus fortes biomasses secondaires se trouvent souvent aux accores. Dans les régions d'alternance (Mauritanie-Sénégal, Côte-d'Ivoire-Ghana), les cycles de productions primaire et secondaire sont en phase. Advection et turbulence moins fortes favorisent le contact des herbivores et du phytoplancton, tandis que le jeu des migrations verticales entre courants contraires ralentit la diffusion des populations zooplanctoniques et assure un meilleur couplage entre niveaux de production successifs. Autour des estuaires, soumis à un fort effet de chasse pendant les crues, la production primaire ne se développe que pendant la saison sèche (Sierra Leone), tandis qu'au débouché des lagunes ivoiriennes, au débit modéré, le plancton profite immédiatement des effluents terrigènes.

ABSTRACT

The nutrient input to euphotic layer comes with stress for the ecosystem, especially hydrodynamic. That perturbation delays the phytoplankton outburst and the transfer towards secondary level, hence the phytoplankton-zooplankton connexion is indirect. The planktonic cycles are very different in permanent (Morocco to Cape Blanc) and temporary (Mauritania-Senegal, Ivory Coast-Ghana) upwelling areas. From Cape Spartel to Cape Blanc, upwellings occur almost all the year-round. The Canary current is not compensated by a counter current over the shelf and the cross-shelf circulation pattern is a single upwelling cell. Offshore advection and turbulence are strong, so the zooplankton maximum lags behind the phytoplankton bloom, several weeks in time, and tenths of miles in space. The higher biomasses are often encountered off the shelf edge. Off Mauritania-Senegal and Ivory Coast - Ghana, upwelling and stability alternate seasonally, so the primary and secondary production cycles are in phase. Lesser turbulence and advection increase the duration of contact between herbivorous copepods and phytoplankton. Vertical migrations between opposite currents weakens the zooplanktonic advective losses

and increases the coupling between successive production levels. In the estuary of the Sierra Leone river, the strong flushes of the flooding season keep the primary production off. On the contrary, in the plume of Ivoirian lagoons with moderate flow, the phytoplankton takes advantage of the terrigenous effluents.

INTRODUCTION

Planctons végétal et animal sont, dans les réseaux trophiques, le relais entre les processus physico-chimiques d'enrichissement et les petits poissons pélagiques. A un instant donné, l'état du plancton reflète les aléas subis par la masse d'eau qui l'abrite. Les facteurs climatiques (ensoleillement, vent...) sont transmis à l'écosystème, avec leurs variations, sous forme de flux thermique, cinétique, nutritif, par le biais du plancton. Le plancton apporte l'énergie nécessaire à la croissance et à la reproduction des poissons adultes, au développement de leurs larves. Il va donc, en partie, conditionner le succès d'une cohorte et son recrutement, mais aussi ses déplacements trophiques et sa disponibilité à la pêche.

Les pages suivantes rappellent les grands traits de l'hydroclimat et de la circulation, au dessus du plateau continental ouest africain, avant de présenter les écosystèmes planctoniques, en termes d'équilibre ou de déséquilibre entre les productions primaire et secondaire.

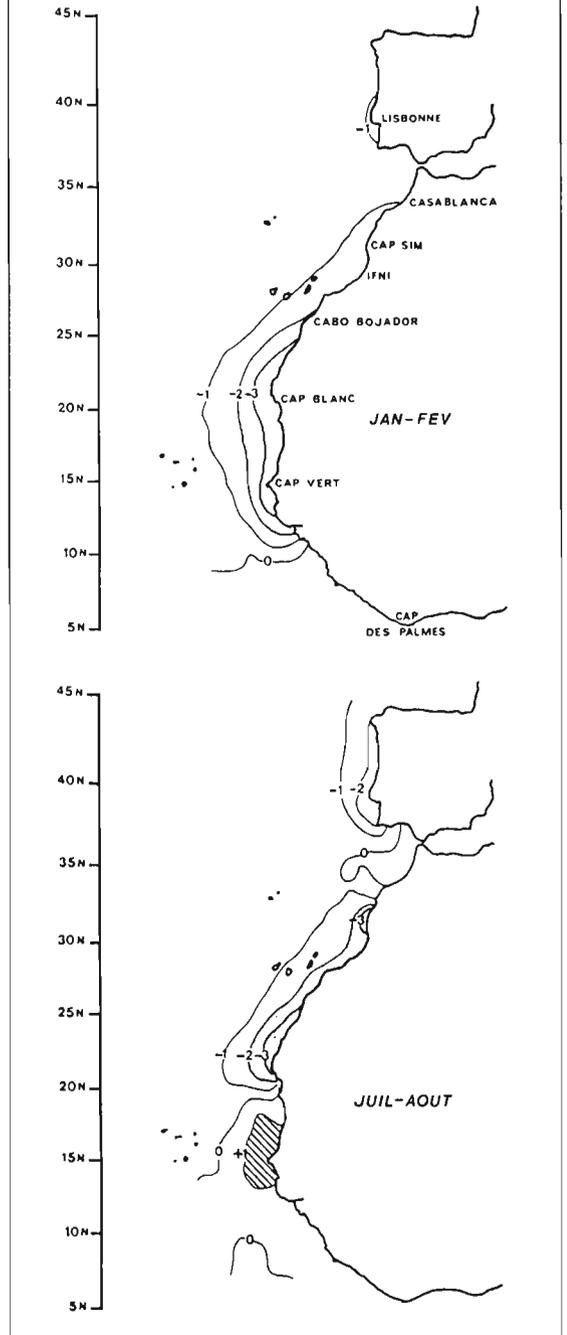
On appellera, ci-dessous, côte marocaine le littoral de 36 à 28°N et Sahara celui compris entre 28 et 21°N (fig.1).

FACTEURS DE LA PRODUCTION

On pourrait imaginer un écosystème pélagique, entièrement situé dans la zone euphotique, dans lequel la turbulence empêcherait toute perte par sédimentation, où la reminéralisation bactérienne rendrait immédiatement disponible les sels nutritifs pour la production photosynthétique. La biomasse de ce système en équilibre ne dépendrait que de la quantité totale de N, P et Si, ainsi que de son turn-over.

Les écosystèmes côtiers sont très différents de ce modèle. La reminéralisation est beaucoup moins rapide que l'assimilation (Jacques et Tréguer, 1986) et une partie de la matière vivante sans cesse créée est continuellement perdue, par sédimentation ou par advection vers le large. L'excrétion en azote (NH_4) et en phosphore (PO_4) ne suffit pas à compenser les pertes et n'apporte pas le silicium nécessaire aux diatomées. Un apport externe est nécessaire au maintien d'une biomasse constante. Ces sels nutritifs peuvent parvenir dans la zone euphotique à partir de remontées d'eaux profondes, ou à partir du milieu continental.

Fig. 1
Upwelling de la côte nord-ouest africaine (système du courant des Canaries). La différence de température entre les eaux côtières et celles du large montre le balancement saisonnier de la zone d'upwelling entre les positions extrêmes occupées en février et août: d'après Parrish *et al.* (1983).



Au dessous de la couche euphotique, la matière organique est reminéralisée par l'activité bactérienne. Lorsque ces eaux profondes remontent vers la surface, leurs sels nutritifs sont rendus disponibles à la production photosynthétique. Dans un upwelling d'Ekman, la remontée d'eau est due à une compensation de l'entraînement par le vent des eaux superficielles vers le large. C'est le cas de toutes les bordures orientales des grands océans balayées par les alizés et notamment de la côte nord-ouest africaine. Les résurgences de la côte nord du golfe de Guinée sont peut-être, elles aussi, partiellement dues au vent (Colin, 1988), mais le rôle d'ondes trans-océaniques (Bakun, 1978; Picaut et Verstraete, 1976; Picaut, 1984) ainsi qu'un «effet de cap» sur le courant superficiel sont aussi envisagés (Ingham, 1970). La nature du mécanisme générateur des remontées de sels nutritifs est très importante pour l'ensemble de l'écosystème: dans un upwelling d'Ekman, il y a d'importants transports perpendiculaires à la côte, que n'entraîne pas une remontée de la thermocline sous l'influence d'ondes internes, d'ajustement géostrophique ou de turbulences créées par un cap dans le sillage d'un courant.

A la surface des terres émergées, le ruissellement draine vers la mer matière organique en décomposition et sels minéraux, également entraînés par percolation vers les nappes phréatiques. La composition en sels nutritifs des eaux fluviales rejetées en mer dépend de la nature des terrains du bassin versant, du couvert végétal et du climat (Binet, 1983 a). L'influence fertilisante de ces apports terrigènes est contrariée par leur turbidité qui réduit la pénétration de la lumière. Cependant la décharge des eaux continentales en mer a un autre effet enrichissant: en s'écoulant au dessus d'eaux plus salées, elles exercent un frottement créateur de mouvement turbulent qui peut faire remonter des eaux sous-jacentes.

La remise en suspension du sédiment, lorsque la turbulence superficielle se propage jusqu'au fond, est aussi une forme de fertilisation des eaux littorales dans les régions agitées et peu profondes. Enfin, les apports éoliens représentent une dernière source d'éléments nutritifs, non quantifiée, mais qui pourrait ne pas être négligeable le long des côtes désertiques.

La présence de sels nutritifs dans la couche euphotique ne suffit pas à assurer une poussée phytoplanctonique. Il semble nécessaire que les eaux subissent un certain conditionnement biologique, encore mal défini, mais qui pourrait tenir à la présence de certains agents chélateurs (Barber *et al.*, 1971). Enfin, il est évidemment nécessaire que des germes soient présents (advection à partir des zones voisines). Et il faut que la turbulence s'atténue, car si la couche homogène est plus épaisse que la couche euphotique, les cellules ayant commencé à se diviser seront entraînées à l'obscurité et le démarrage de la production primaire interrompu (théorie de Sverdrup). La stratification peut s'établir à partir du ralentissement du vent, favorisée par le réchauffement superficiel diurne.

On conçoit donc que le lien entre les facteurs physiques responsables de l'enrichissement et l'intensité de la production primaire ne peut être assimilé à une relation linéaire que dans d'étroites limites spatio-temporelles. Le vent entraîne une remontée de sels nutritifs dans la couche euphotique, mais la turbulence inhibe la production; les effluents fluviaux apportent également des éléments nutritifs, mais leur turbidité empêche la pénétration de la lumière. On peut donc s'attendre à ce que les processus les plus intéressants pour la production primaire, dans les eaux côtières, soient faits d'une succession de perturbations et de relaxations.

De la nature des sels nutritifs disponibles, ainsi que du gradient vertical de densité dépendent le type de production généré. Dans les eaux néritiques, enrichies par des apports terrigènes ou profonds, l'abondance de sels nutritifs et notamment de la silice, permet des blooms de diatomées. Dans les eaux océaniques ou côtières oligotrophes, stratifiées, on observe davantage de péridiniens de petite taille. Cushing (1989) remarque que les petites diatomées peuvent vivre dans des eaux peu stratifiées, grâce à un faible rapport respiration/photosynthèse, tandis que ce taux, trois fois plus élevé chez les péridiniens, leur impose de vivre dans des eaux fortement stratifiées.

La différence importe pour le zooplancton, parce que diatomées et péridiniens n'ont pas tous la même valeur nutritive pour le zooplancton. Plusieurs copépodes diminuent le rythme de leur filtration, quand ils sont en présence de certains dinoflagellés (Gill et Harris, 1987), ou ne s'en nourrissent pas (Huntley *et al.*, 1986). On peut assister à des régurgitations ou des pertes de contrôle moteur, avec des *Gonyaulax* ou des *Prychodiscus* (Sykes et Huntley, 1987). *Acartia tonsa* se nourrit plutôt de tintinnides que de dinoflagellés (Stoecker et Sanders, 1985). Enfin, la vitesse de croissance de *Calanus finmarchicus* est plus élevée en présence de diatomées en chaîne (*Chaetoceros*) que de diatomées isolées (*Thalassiosira*) ou de microflagellés (Diel et Klein Breteler, 1986). Il ne faudrait cependant pas généraliser ces observations à l'ensemble des diatomées et des dinoflagellés (Huntley *et al.*, 1987). La cinétique des productions primaire et secondaire est très différente. Il suffit de quelques heures pour qu'une algue monocellulaire se divise, tandis qu'il s'écoule de une à trois semaines entre l'éclosion et la ponte d'un copépode. Le phytoplancton peut donc exploiter assez rapidement un afflux de sels nutritifs (si les conditions hydrodynamiques et lumineuses s'y prêtent), tandis que les métazoaires filtreurs, à reproduction sexuée, ne peuvent mettre à profit immédiatement un bloom végétal. Ces disparités montrent toute l'importance des phénomènes de rétention et diffusion sur le transfert de la production primaire vers l'échelon secondaire.

DESCRIPTION RÉGIONALE ET SAISONNIÈRE DU MILIEU

De Gibraltar au golfe de Guinée, les mécanismes de fertilisation du milieu côtier changent selon la saison et

la région en fonction de la situation des centres d'action climatiques et de la morphologie du littoral sous-marin.

Climat, hydroclimat, circulation superficielle

D'une façon approximative, le climat est régi par le déplacement saisonnier des hautes pressions des Açores et de Sainte-Hélène et des dépressions continentales saharienne et namibienne. Les alizés nord et sud, engendrés par ces centres d'action, entretiennent en partie les courants des Canaries et de Benguela et sont le moteur des remontées d'eaux le long des côtes qu'ils longent. La confluence des alizés ou zone intertropicale de convergence (I.T.C.Z.), dont la trace au sol est l'équateur météorologique, est décalée dans l'hémisphère nord par rapport à l'équateur géographique.

On peut déterminer trois systèmes météorologiques et hydrologiques le long de cette côte, selon la circulation atmosphérique prépondérante: alizé du nord-est, zone de confluence des alizés (I.T.C.Z.) et alizé du sud-ouest.

Du cap Spartel aux Bissagos: le système canarien. Le déplacement saisonnier de l'anticyclone des Açores, de la dépression saharienne et de la zone intertropicale de convergence détermine le balancement des alizés et donc la position et l'intensité des upwellings le long de la côte ouest africaine (Wooster *et al.*, 1976; Parrish *et al.*, 1983) (fig. 1).

En été, l'anticyclone des Açores exerce son influence sur tout le littoral marocain et saharien. La dérive superficielle (courant des Canaries) se dirige vers le sud-ouest et les affleurements d'eaux profondes ont lieu du Maroc à la Mauritanie (35 à 20°N). Plus au sud, le front intertropical de convergence remonte vers le nord et la mousson atteint le sud de la Mauritanie. En surface, au dessus des plateaux sénégalais et mauritaniens, la circulation est dirigée vers le nord, il y a accumulation d'eaux à la côte avec des dessalures localement importantes (Rébert, 1983). La situation est à l'opposé de celle d'une résurgence (fig. 2b).

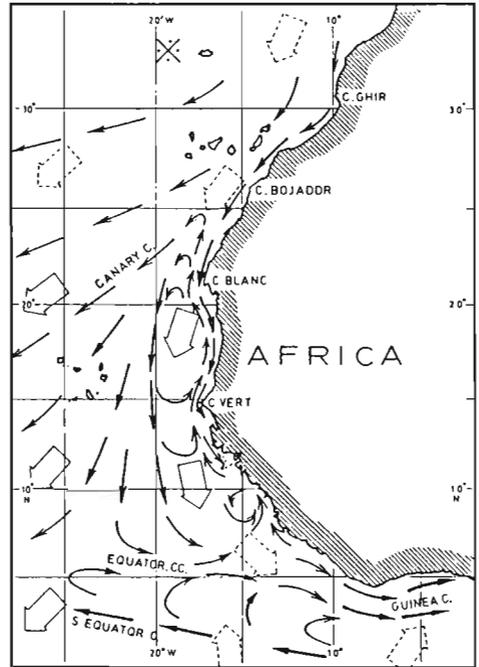
En hiver, le système est décalé vers le sud. Le nord de la façade atlantique marocaine est atteint par les dépressions issues du front boréal. Elles amènent de la pluie, de Gibraltar aux Canaries. Il n'y a pas de remontée d'eau au nord du cap Juby (28°N). Mais au sud de ce cap, la circulation superficielle dirigée vers le sud, accompagnée de résurgences, se fait sentir jusqu'au front des Bissagos (12°N), (fig. 2a).

En définitive, la circulation superficielle au dessus du plateau, largement dépendante du régime éolien, est généralement dirigée vers le sud, c'est le courant des Canaries. Exceptionnellement en hiver au nord du Maroc (Anonyme, 1975) et régulièrement en été au Sénégal, la circulation de surface est inversée. De 20 à 25°N, les remontées d'eaux sont permanentes, encadrées au nord par une zone où elles n'ont lieu qu'en été et au sud où elles n'ont lieu qu'en hiver.

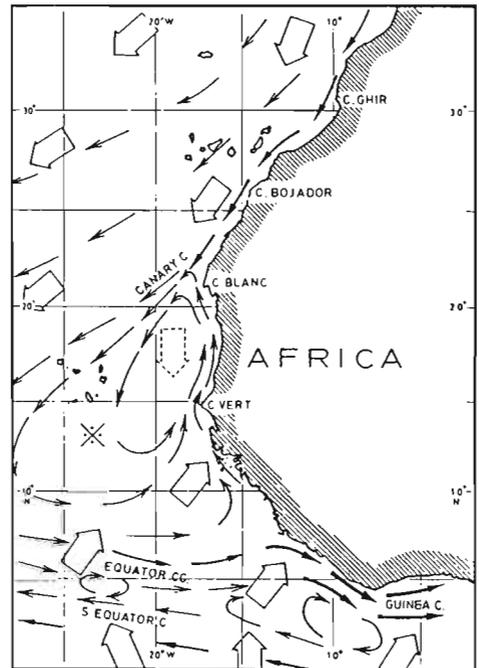
Les upwellings côtiers sont liés au flux méridional. Tant que les alizés restent forts, le flux sud prévaut et il se produit des remontées d'eau (Mittelstaedt, 1983). L'in-

Fig. 2

Circulation superficielle théorique. Les flèches blanches indiquent la direction des vents dominants : a) hiver, b) été. D'après Mittelstaedt (1983).



a - Hiver



b - Eté

verse ne se produit que lorsque les alizés faiblissent. Le courant côtier qu'engendrent les alizés, du Maroc au Sénégal, fait l'unité de cette vaste région; il est improprement appelé courant des Canaries puisque les eaux qui s'écoulent en surface, vers le sud, y sont constamment renouvelées à partir de l'eau centrale Nord-Atlantique (E.C.N.A.), au nord du cap Blanc et de l'eau centrale Sud-Atlantique (E.C.S.A.), au sud de ce cap. Les remontées d'eaux profondes y sont pratiquement les seules sources d'enrichissement, jusqu'à la presqu'île du Cap-Vert, à l'exception du nord du Maroc et du Sénégal.

Au Maroc, les oueds, dus aux pluies d'hiver, procurent de faibles apports fluviaux; Furnestin (1976) note l'effet enrichissant de l'oued Sebou en automne. Rébert (1983) considère que les apports du fleuve Sénégal, très variables entre la crue (septembre) et l'étiage (mai), sont très faibles par rapport à ceux de l'upwelling.

En fait, le rôle de ces matériaux terrigènes sur la production n'a jamais été quantifié. Il pourrait localement ne pas être négligeable à cause des apports en silicates dont les eaux d'upwellings sont rapidement carencées. En effet les eaux douces en région aride sont très chargées en silicates (Binet, 1983a); or, ce sel est le premier à devenir limitant dans les remontées d'eau saharienne et mauritanienne (Herbland et Voituriez, 1974; Jacques et Tréguer, 1986) à cause de l'importante consommation qu'en font les poussées de diatomées et de la lenteur de sa reminéralisation. Cependant, dans certaines zones du plateau marocain, il n'y a pas de carence en silicium, mais en azote. La largeur du plateau permet la création de «poches à silicates» où se fait la reminéralisation; les résurgences peuvent remonter ce sel vers la zone éclairée qui n'en manque pas, même lors des plus fortes poussées (Grall *et al.* 1974; Minas *et al.* 1982).

Des Bissagos au cap des Palmes: système libéro-guinéen. Dans la zone qui correspond approximativement aux déplacements saisonniers de la convergence des alizés, il n'y a pas de remontée d'eau. Entre les îles Bissagos (ou le cap Verga) et le cap des Palmes, les eaux sont chaudes toute l'année, l'amplitude de la variation saisonnière ne dépasse pas 4°C devant la rivière Sierra Leone (Berrit, 1962).

Les eaux froides du courant des Canaries sont séparées des eaux chaudes du contre-courant équatorial par un front. Celui-ci occupe, sur le plateau continental, sa position la plus méridionale en février (îles Bissagos) et la plus septentrionale (cap Blanc) en août, comme s'il suivait la progression de la zone de convergence des alizés. La reprise ou l'arrêt des upwellings est liée à celle de l'alizé; cependant, le front n'a pas une existence très nette en période de transition (Rébert, 1983).

Dans cette zone de stabilité hydrologique les apports terrigènes représentent, a priori, les seules sources d'enrichissement. Les précipitations sont d'autant plus abondantes que la côte est orientée perpendiculairement aux vents de mousson et qu'elle est bordée de reliefs importants (du Fouta Djallon à la chaîne du Nimba). De

nombreux fleuves en proviennent et dessalent les eaux côtières.

Dans l'embouchure même de la rivière de Sierra Leone, le phytoplancton est extrêmement rare pendant la période de crue (août à novembre), il ne se développe en abondance que lorsque l'effet de chasse s'atténue pendant la saison sèche (fig. 3), (Bainbridge, 1960). Les diatomées sont plus abondantes que les dinoflagellés et supportent mieux la période de crue. Dans ces eaux turbulentes, le facteur limitant la production primaire semble la stratification, elle serait favorisée par les vents d'Est.

Les rares données, issues de cette région, montrent une production fort élevée pour un plateau continental sans upwelling (Binet, 1983 a). Les apports terrigènes en sont vraisemblablement largement responsables. Mais, on peut aussi se demander si les eaux advectées sont réellement pauvres.

En effet, le plateau est baigné par la terminaison du contre-courant équatorial qui y apporte les eaux du dôme de Guinée. La remontée de la thermocline, au sein de cette structure océanique, correspond à un équilibre géostrophique. Il n'y a pas de refroidissement ni d'enrichissement en surface, mais la nutricline se rapproche de la surface et pénètre dans la couche euphotique. Les productions primaire et secondaire y sont très supérieures à celles des régions voisines (Voituriez et Herbland, 1982). Le dôme de Guinée apparaît entre juillet et septembre lorsque l'I.T.C.Z. occupe sa position la plus nord; il est alors situé juste au sud de la zone de convergence, à 300 milles dans le sud-est des îles Bissagos. Bien que l'hypothèse n'ait semble-t-il jamais été formulée, on peut se demander si les eaux advectées à partir de ce dôme ne contribuent pas à la production de la région guinéenne.

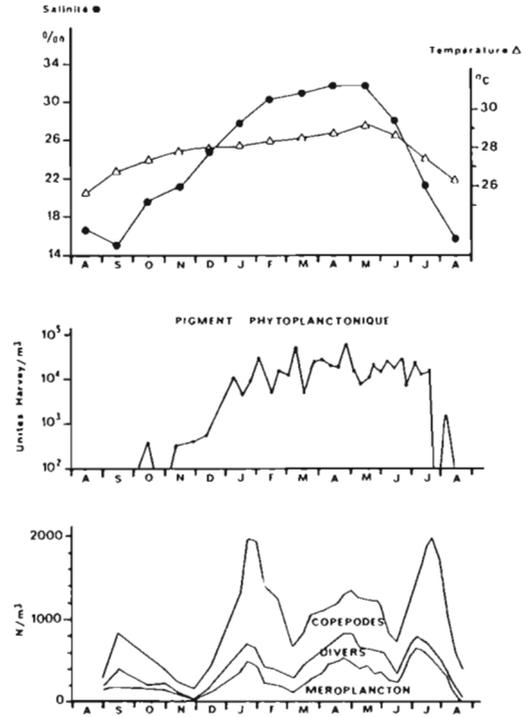
Ce contre-courant équatorial correspond à un flux de retour de la circulation due aux alizés (courants nord et sud équatoriaux). Il prend naissance dans la région de confluence des alizés (le pot au noir) et sa latitude varie avec celle de l'I.T.C.Z. En se rapprochant du continent, le contre-courant équatorial se scinde en une branche nord, remontant vers le Sénégal (pendant la saison chaude) et une branche sud, à l'origine du courant de Guinée, portant à l'Est, jusqu'à la Baie de Biafra. Dans une certaine mesure, la variation d'importance relative de ces deux branches dépend de la latitude à laquelle se situe l'I.T.C.Z. en été.

Du cap des Palmes au Bénin: système ivoiro-ghanéen. A la frontière ivoiro-libérienne, il existe en saison froide un front, très net, qui marque le début d'une région d'upwelling saisonnier. L'extrémité est de cette zone, est également marquée par un front, moins net que le précédent. Berrit (1973) le situe face au Togo ou au Dahomey, mais Longhurst (1964) signale un refroidissement saisonnier jusqu'à Lagos, certaines années. Toute cette partie de la côte nord du golfe de Guinée est ventilée par l'alizé de l'hémisphère sud, qui, après passage de l'équateur change de direction et souffle du secteur sud-ouest.

Fig. 3

Estuaire de Sierra Leone. De haut en bas:

- température et salinité de surface
 - pigment phytoplanctonique, en unités Harvey par m³
 - effectifs de zooplancton par m³.
- D'après Bainbridge (1960), année 1954-55.



Il se produit le long de cette côte un upwelling, pendant l'été boréal (Grande Saison Froide), mais également, quoique de façon plus sporadique, entre janvier et mars (Petite Saison Froide) (fig. 4). Les remontées d'eaux sont les plus intenses à l'aval des caps (est du cap des Palmes et du cap des Trois Pointes), mais finissent par gagner l'ensemble de la région.

Il existe dans cette région d'autres facteurs d'enrichissement qui donnent lieu à plusieurs types de production (Dandonneau, 1973; Binet, 1979, 1983a et b). En juin, lors de la montée vers le nord de l'I.T.C.Z., de fortes précipitations de mousson se produisent au dessus de la basse Côte-d'Ivoire (fig. 4). Le ruissellement exerce un transport d'autant plus efficace que la végétation appauvrie par la saison sèche s'y oppose peu. Lagunes et fleuves côtiers connaissent la première crue de l'année et drainent quantité de matériaux telluriques vers la mer. La poussée végétale planctonique qui s'ensuit est principalement constituée de diatomées (fig. 5).

Les pluies sur la basse Côte-d'Ivoire s'atténuent en juillet, au fur et à mesure que l'I.T.C.Z. poursuit son mouvement vers le nord. La poussée planctonique ne se ralentit que brièvement car l'upwelling de grande saison froide s'établit. Des remontées d'eaux, dans l'ouest de la zone principalement, donnent lieu à un nouveau démarrage de la production primaire, plus ample, plus généralisé, plus durable que le précédent, caractérisé par d'autres espèces de diatomées. Eaux froides et riches envahissent l'ensemble du plateau et dérivent au large.

En fin de saison froide, avant que les upwellings ne s'interrompent (début octobre), les grands fleuves entrent en crue (fig. 4) et enrichissent le milieu côtier, notamment en silicates. Les teneurs en phytoplancton sont les plus élevées de l'année (fig. 5).

Fin août, début septembre, des eaux colorées peuvent se produire, à la faveur des fortes teneurs en sels nutritifs près de la surface et grâce à la stratification que le vent, généralement faible, ne perturbe pas. Ces eaux rouges sont dues à des teneurs de plusieurs millions de cellules par litre d'une seule espèce. Au large de la Côte d'Ivoire, c'est un péridinien, *Gymnodinium splendens* qui est signalé (Dandonneau, 1970), tandis qu'au large du Ghana c'est un cilié holotriche, *Mesodinium rubrum* (Anang *et al.* 1976). Bien qu'aucune mortalité de poisson n'ait été signalée au moment de ces marées rouges, on imaginerait difficilement qu'elles soient sans conséquences sur le comportement des animaux pélagiques (Potts et Edwards, 1987).

La production primaire va s'atténuer progressivement pendant la saison chaude. Quelques remontées d'eaux sporadiques, en janvier et février (Petite Saison Froide), à l'est du cap des Palmes et du cap des Trois Pointes, fertilisent, en dérivant avec le courant de Guinée, l'ensemble des eaux littorales. A cette exception, les seuls sels nutritifs disponibles sont ceux libérés par l'excrétion. La silice, dont la reminéralisation est plus lente, devient déficitaire et les péridiniens dominant. Mais l'écosystème s'appauvrit progressivement, jusqu'au retour des pluies et des upwellings.

Fig. 4

Hydroclimat de Côte-d'Ivoire. De haut en bas:
 - température et salinité à 10 m, à la station côtière d'Abidjan
 - pluviométrie à l'aéroport d'Abidjan, débit des fleuves Bandama et Comoé.
 Moyennes 1969-75, d'après Binet (1983 a).

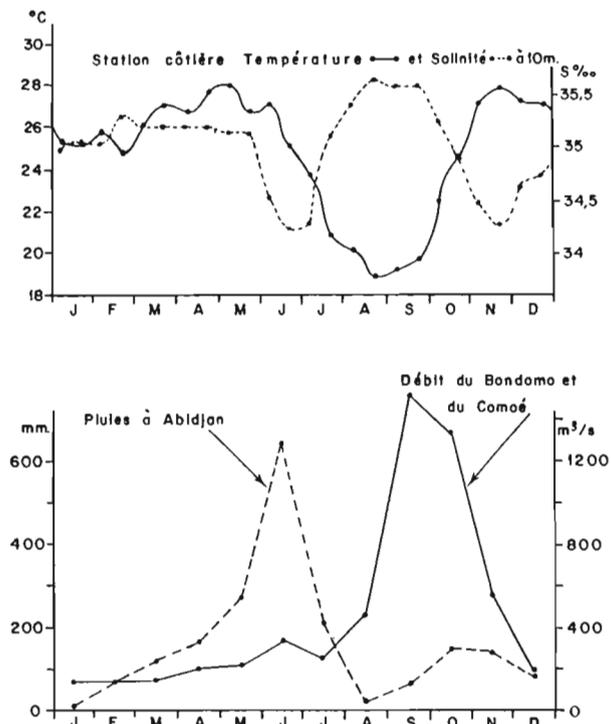
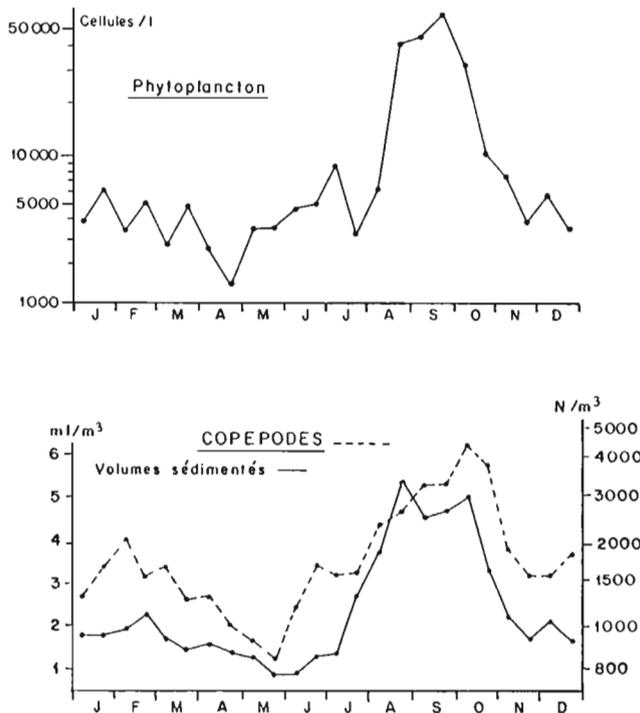


Fig. 5

Cycles moyens de l'abondance du phytoplancton et du zooplancton à la station côtière d'Abidjan. D'après Dandonneau et Djédjé, in Binet (1983 a) et Binet (1979).



Les biomasses planctoniques les plus fortes sont observées en fin de saison d'upwelling. En fait, elles coïncident avec la période de crue et, les années de forte sécheresse, la poussée planctonique de cette période est très réduite (Binet, 1976, 1983 b).

Circulation subsuperficielle et profonde.

Aux exceptions près signalées ci-dessus, la circulation de surface longe la côte et se dirige vers l'équateur: courant des Canaries, contre-courant nord équatorial, courant de Guinée. Mais il existe en subsurface ou en profondeur, au dessus du plateau ou aux accores, un ensemble de courants dirigés vers le nord, opposé à la dérive générale des alizés (fig. 6). Ce système atteint parfois la surface.

L'une des branches de ce sous-courant vient du fond du golfe de Guinée, elle est vraisemblablement issue d'une partie du sous-courant équatorial. Sur le plateau ivoiroghanéen, sous le courant de Guinée, superficiel et dirigé vers l'est, les eaux s'écoulent vers l'ouest. Ce sous-courant ivoirien est une veine de la circulation plus importante qui a lieu aux accores, vers 50 mètres de profondeur (Lemasson et Rébert, 1973). Au Sénégal, Rébert (1983) et Teisson (1983) observent sensiblement le même schéma, au nord et au sud du Cap-Vert (fig. 7); le noyau du sous-courant est situé vers 100 mètres.

Plus au nord, le système s'enfonce et s'éloigne de la côte. Devant la Mauritanie, le contre-courant subsuperficiel est encore situé sur la partie externe du plateau, vers 60 m de profondeur tandis que le noyau du sous-courant profond est entre 100 et 200 mètres, à une centaine de kilomètres de la côte, au delà du plateau continental (Mittelstaedt, 1982). La probabilité de trouver un flux subsuperficiel nord, au large du plateau s'amenuise de 20 à 25°N. L'enfoncement du courant profond se poursuit au fur et à mesure qu'il se dirige vers le nord: 400 à 500 m vers 25°N (fig. 6), 500 à 1000 m vers 30 à 34°N.

Cet ensemble varie avec l'intensité des alizés. Le contre-courant nord disparaît du plateau sénégalais lorsque l'alizé est fort (Teisson, 1983), (fig. 7). Réciproquement il atteint la surface, au large de la Mauritanie, pendant une période de relaxation (Mittelstaedt, 1982) (fig. 8 b).

FLUCTUATIONS À COURTE PÉRIODE DES REMONTÉES D'EAU

Le long du courant des Canaries, les upwellings ne sont pas réguliers. Les remontées se produisent plus souvent en certains points du littoral, favorisées par la topographie et le régime des vents. Notamment au voisinage de certains caps: du cap Sim au cap Ghir (31°N), (Grall *et al.* 1974), du cap Corveiro (22°N) au cap Blanc, ou de certaines vallées sous-marines qui canalisent les remontées d'eaux: canyon de Nouakchott (Herbland *et al.* 1973).

D'autre part, la résurgence n'a pas lieu partout de la même façon. Jacques et Tréguer (1986) estiment que sur

la côte nord-ouest africaine, bordée par un plateau relativement large et peu profond, il existe une double cellule de remontée: l'une à la côte, l'autre aux accores (fig. 8 a). Ce schéma évolue avec l'intensité du vent, la cellule du large prédomine par vent fort.

Un changement dans la direction du vent déplace la zone de remontée ou la supprime même complètement. Au sud du Cap-Vert, la résurgence se décale vers le nord et s'intensifie avec la rotation du vent du nord-est au nord-ouest (Touré, 1983; Roy, 1989). Au large de la Mauritanie, le passage de l'alizé (nord-est) à l'harmattan (est) entraîne un arrêt de l'upwelling avec une redistribution des masses d'eau et des faunes associées (Weikert, 1984).

Toutes les régions sont affectées par une variabilité à court terme, de quelques heures à quelques jours. D'une part, l'existence d'ondes internes, liées à la marée (Hughes et Barton, 1974), pourrait avoir des conséquences sur la production. Leur amplitude de plusieurs dizaines de mètres, à proximité des accores, entraîne une remontée périodique de la nutricline. Si la turbulence superficielle atteint cette couche, elle l'érode et remonte des nutriments dans la zone euphotique. D'autre part, les alizés ne sont pas d'une régularité absolue et l'upwelling ne se déclenche pas immédiatement après le renforcement du vent. Au large du Sahara, l'affleurement des eaux ne se produit qu'après un jour de vent favorable (Jones et Halpern, 1981). Au large du Sénégal, le refroidissement maximal n'est obtenu qu'au bout de 2 à 3 jours (Rébert, 1983). Cet auteur semble aussi observer une rétroaction négative de l'océan sur l'atmosphère qui entraînerait une régulation de l'upwelling avec des oscillations de 8 à 10 jours. Mittelstaedt (1983) signale des variations de vent côtier d'une périodicité de 5 à 10 jours.

Si cette périodicité existe réellement, son importance écologique est primordiale. Il y aurait sélection d'espèces adaptées au cycle de turbulence et de stratification propres à cette période. Grall *et al.* (1982) ont mis en évidence l'influence de la pulsation journalière des alizés sur la production primaire au large du Maroc. La remontée d'eau est intense trois heures après le renforcement du vent, mais il faut attendre six heures après l'accalmie pour que la stratification de la chlorophylle se rétablisse. Jones et Halpern (1981) observent des délais plus importants; la plus forte production primaire n'a lieu qu'une dizaine de jours après le début de l'événement, lorsque le vent s'est calmé. Oviatt (1981) observe, en expérimentant sur des microcosmes, qu'une agitation permanente entraîne une augmentation des concentrations en chlorophylle mais une baisse de biomasse zooplanctonique. Wroblewski et Richman (1987) montrent, dans un modèle, la destruction des agrégations zooplanctoniques après un épisode de vent et la diminution durable de la teneur en plancton des eaux de surface, à cause de la dispersion turbulente. L'importance halieutique de ces fluctuations rapides n'est pas moindre. Belvèze (1984) montre le rôle de la

Fig.6

Le sous-courant des accores de l'Afrique de l'Ouest, enfoncement progressif du noyau au nord du cap Blanc. En cartouche, courants parallèles à la côte (cm/s) le long d'une radiale située au nord du cap Blanc ($21^{\circ}40'N$). En blanc, composante dirigée vers le sud; en grisé, vers le nord. D'après Mittelstaedt (1982), Lemasson et Rébert (1973) et Teisson (1983).

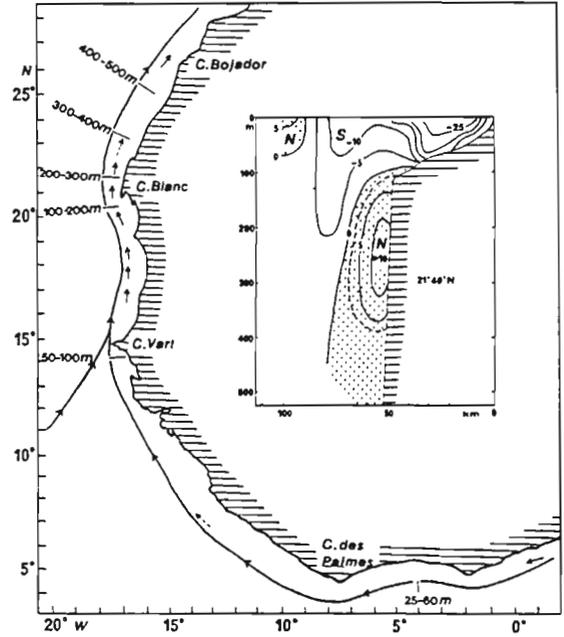


Fig.7

Petite côte du Sénégal: composantes du courant parallèle à la côte sur une radiale à $14^{\circ}N$. Composantes nord-sud (cm/s) par alizé fort (a), par alizé faible (b). Le courant opposé aux alizés atteint la surface, à la côte et aux accores, quand ces vents sont faibles. D'après Teisson (1983).

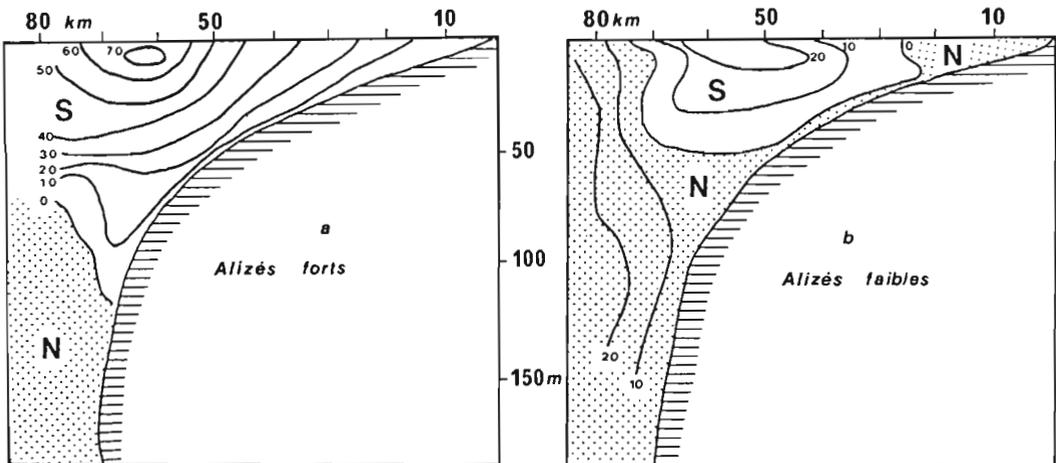
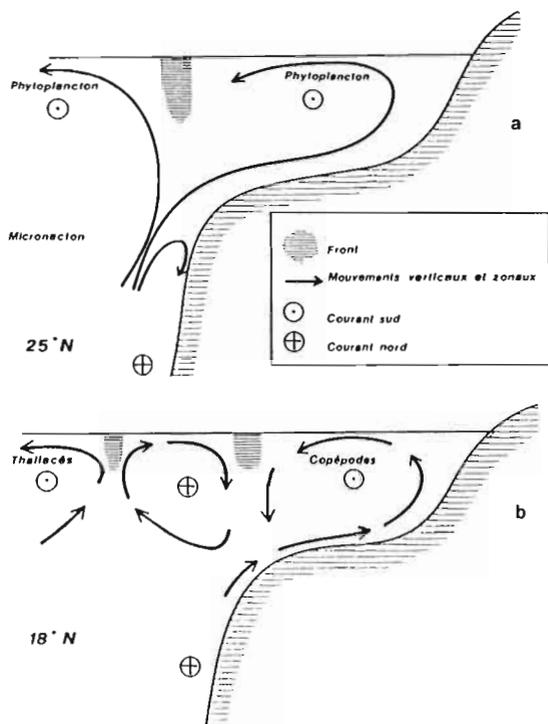


Fig. 8

Circulation côte-large et production dans une résurgence; a) au large du Sahara (25°N), modifié d'après Jacques et Tréguer (1986), complété selon Mittelstaedt (1982); b) au large de la Mauritanie (18°N), modifié d'après Weikert (1984) et Mittelstaedt (1982).

a) La circulation dans la cellule côtière est trop rapide (10 jours) pour que le phytoplancton atteigne une biomasse permettant le développement du zooplancton herbivore. Le contre-courant est trop profond pour être utile à la rétention des petits zooplanctons. La production primaire est exploitée, au delà du plateau, par du micronecton dont les migrations verticales peuvent atteindre le contre-courant.

b) A l'intérieur de la cellule d'upwelling côtière, l'eau effectue un cycle en 2 ou 3 semaines. Entre cette cellule et le contre-courant, des échanges d'eau et de zooplancton sont possibles. Ils permettent un certain couplage des productions primaire et secondaire au dessus du plateau. Dans la cellule de résurgence du large, les thaliacés dominent parce que leur taux de multiplication leur permet d'accompagner l'explosion du phytoplancton.



variabilité du vent et non seulement de sa vitesse, sur la pêche du Maroc. Les prises par unité d'effort sont bien corrélées au nombre d'épisodes de renforcement de vent, puis d'accalmie, permettant le démarrage de la poussée végétale.

TRANSFERT DE LA PRODUCTION PRIMAIRE VERS LE ZOOPLANCTON

Selon les latitudes, les régions et les climats, les maxima de phyto et zooplancton sont plus ou moins simultanés ou décalés dans le temps et l'espace. On dira que les cycles de production sont, respectivement, équilibrés ou déséquilibrés. Dandonneau (1975), à partir de distributions spatiales de chlorophylle *a* et des copépodes capturés dans une bouteille de 30 l, concluait à l'existence de relations directes entre ces deux paramètres dans les zones océaniques oligo ou mésotrophes (Atlantique tropical, dôme de Guinée, front du cap Lopez) et à une relation indirecte dans une zone d'upwelling (cap Blanc) (fig. 9). Les observations suivantes sur la répartition spatiale et la succession temporelle du phyto et du zooplancton corroborent les affirmations de Dandonneau. On propose une explication basée sur une interférence entre le comportement migratoire et la circulation.

Cycles déséquilibrés.

Au large du Maroc, Furnestin (1957, 1976) note un décalage important entre, d'une part, le développement

du phytoplancton qui accompagne la remise en circulation des sels nutritifs dans l'upwelling intense du printemps et de l'été et, d'autre part, le développement maximal des populations herbivores qui se produit en automne, lorsque l'intensité des résurgences diminue. Dans les régions où le vent fort se maintient longtemps, l'upwelling est intense et permanent. Les poussées phyto-planctoniques n'ont lieu que sur les franges du panache des eaux résurgentes (Grall *et al.*, 1974; Dupouy *et al.*, 1986). Le rapport des biomasses (auto et hétérotrophes)/(producteurs primaires) montre que la meilleure utilisation du phytoplancton par le zooplancton se fait à une grande distance de la source de l'upwelling. Entre le cap Ghir et Agadir, cette distance est de l'ordre de 60 milles (Grall *et al.*, 1974), (fig. 10).

Les plus fortes biomasses de zooplancton sont souvent rejetées au large (Hargreaves, 1978; Vives, 1974; Weikert, 1984; Olivar *et al.*, 1985) contrairement à ce qu'on observe généralement. C'est également au delà des accores que les zooplanctons de grande taille sont les plus nombreux (Blackburn, 1979).

Le transfert de la production primaire en secondaire se fait mal, au dessus du plateau, à cause de la durée de développement des copépodes. Le schéma de deux cellules de résurgence au large du Sahara (fig. 8a) (Jacques et Tréguer, 1986) s'appuie sur la distinction des classes de taille du zooplancton établie par Blackburn (1979). Les espèces de petite taille sont au dessus du plateau; elles n'utilisent qu'une partie de la production primaire. Le reste sédimente ou dérive au large avant

Fig. 9

Relations entre la teneur en chlorophylle/m² et l'effectif de copépodes/dm² dans l'Atlantique tropical: (+) écosystèmes d'upwelling (Mauritanie), relation indirecte; (•) écosystèmes équilibrés (Atlantique tropical: radiale Abidjan-Ste Hélène, radiale 10°W, dôme de Guinée), relation directe. D'après Dandonneau, (1975).

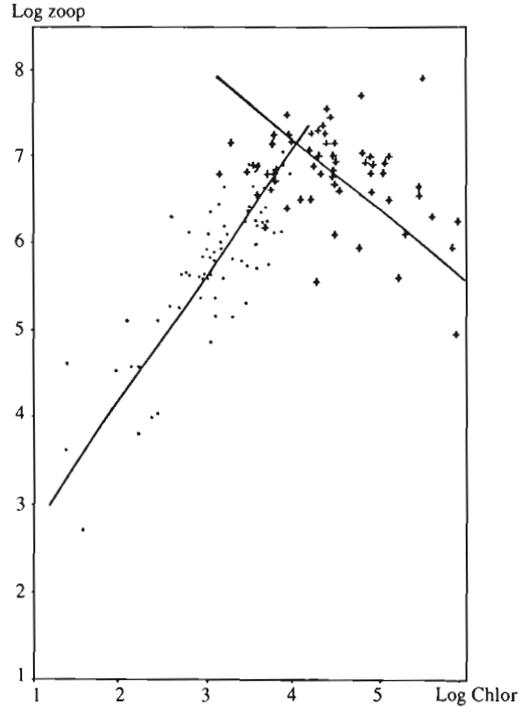
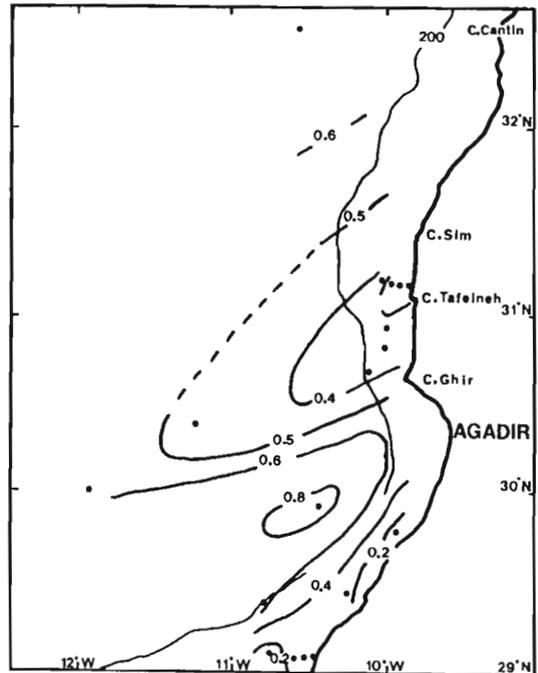


Fig. 10

Rapport ATP/Chl *a* (sensiblement équivalent à la somme des biomasses des auto et des hétérotrophes sur la Chl *a*) dans un upwelling marocain (d'après Grall *et al.*, 1974). L'accroissement des valeurs du cap Tafelneh à la baie d'Agadir correspond à l'évolution du plancton de la zone de remontée d'eau vers la périphérie du panache.



d'être brouté par les espèces plus grandes (notamment des euphausiacés et des salpes). Entre les deux cellules, Schulz (1982) remarque, au nord du cap Blanc, de fortes concentrations d'*Acartia clausi*, entre 200 et 450 m. Il suppose qu'ils pourront revenir dans des régions productives, entraînés dans une remontée d'eau.

Certaines diatomées (*Thalassiosira partheneia*) forment des colonies nombreuses (Elbrächter, 1982) et de grandes dimensions (plusieurs cm). Une fragmentation préalable est nécessaire à leur utilisation par les copépodes (Schnack, 1983), ce qui retarde le transfert vers les niveaux de production supérieurs, à moins qu'elles ne soient consommées par des thaliacés (Weikert, 1984). En effet, seuls, certains groupes zooplanctoniques capables de multiplication très rapide par parthénogenèse (cladocères) ou par stolonisation (thaliacés) peuvent accompagner le développement de ces blooms phytoplanctoniques. Au Maroc, les salpes et dans une moindre mesure les cladocères peuvent former des concentrations quasi exclusives, particulièrement en été (Furnestin, 1957). C'est la saison où les remontées d'eaux sont les plus intenses et où la plupart des groupes zooplanctoniques passent par un minimum d'abondance. Les plus fortes densités de salpes semblent se situer dans les plus forts upwellings (cap Ghir notamment). On fait la même observation dans le golfe ivoirien pour les cladocères et les thaliacés (Binet, 1977 a). Ce qui montrerait que seules des espèces à développement très rapide (Heron, 1972 a et b) peuvent utiliser la production primaire des panaches d'upwellings violents (Le Borgne, 1983 b). En effet, le transfert d'énergie vers des zooplanctons à reproduction sexuée et cycle biologique de deux à trois semaines ne peut se dérouler s'il n'existe pas une structure hydrologique permettant un couplage des productions primaire et secondaire. Il ne semble pas que ces organismes à multiplication rapide fassent l'objet de prédation particulière de la part des poissons pélagiques.

Cycles équilibrés

Au sud du cap Blanc, les remontées d'eaux ne sont ni aussi intenses, ni permanentes. Le phytoplancton semble moins abondant (Alcaraz, 1982) et le zooplancton davantage (Vives, 1974). Weikert (1984) observe, après interruption de l'upwelling, une inversion de la circulation de surface qui ramène à la côte des eaux plus riches en zooplancton. Ces eaux riches s'étendent plus au large au sud du cap Blanc qu'au nord (Postel, 1985). Herbland *et al.* (1973) ont observé dans une masse d'eau résurgente le développement synchrone du pic de chlorophylle et du maximum de zooplancton. Entre le cap Timiris et Nouakchott (de 19 à 18°N), ils ont suivi l'évolution d'une masse d'eau parvenue en surface après quelques jours de vent fort. L'arrivée des eaux profondes en surface était marquée par une température basse, des teneurs en sels nutritifs élevées, mais une concentration en chlorophylle *a*, une production primaire et une biomasse de mésozooplancton faible (fig. 11). Les copépodes en constituaient l'essentiel

avec une forte proportion de carnivores et un indice de diversité élevé (Binet, 1978). Au cours des cinq premiers jours, la masse d'eau dérivait de 50 milles vers le sud. En surface, la température s'élevait de 14 à 16°C et les sels nutritifs étaient totalement absorbés. En même temps, les plus fortes teneurs en chlorophylle et la production la plus élevée étaient atteintes. Le peuplement de copépodes se modifiait complètement. Les herbivores devenaient dominants et la biomasse maximale était mesurée en même temps que le pic de chlorophylle. Puis, au cours des 3 jours suivants, la masse d'eau résurgente était progressivement recouverte par les eaux chaudes. La chlorophylle disparaissait quasiment et la biomasse zooplanctonique diminuait à son tour. L'augmentation de la teneur en phytoplancton du milieu entraîne un accroissement de la fécondité des copépodes. Mais l'hypothèse d'une multiplication de la population initiale suppose une vitesse de développement inusitée pour des zooplanctons à reproduction sexuée. En effet, il y a eu multiplication de la biomasse par 6,8 en 5 jours, alors que la durée de développement, de l'oeuf à l'adulte, varie de une à trois semaines chez un copépode (Binet, 1977 b). D'autre part, la composition spécifique devrait rester inchangée. Ce qui n'est pas le cas.

Devant le Sénégal (Touré, 1972, 1983; Rébert, 1978; Medina-Gaertner, 1985; Séret, 1985; Fréon, 1988), la Côte-d'Ivoire et le Ghana (Binet, 1979; Houghton et Mensah, 1978), il n'y a quasiment pas de décalage entre les cycles saisonniers phyto et zooplanctonique.

D'après Touré (1983), dans la baie de Gorée, le maximum de chlorophylle se produit entre février et mai à la suite des upwellings. Rébert (1978), en une station très proche de la côte, observe une période riche en chlorophylle, plus longue (février à septembre); la persistance du maximum de chlorophylle au delà de la période d'upwelling serait due aux apports terrigènes et urbains du début de la saison des pluies. En effet, les quantités de zooplancton passent par un maximum principal en saison froide et un pic de moindre importance au début de l'hivernage (Séret *in* Fréon, 1988) (fig. 12).

Devant la Côte-d'Ivoire, pendant la Petite Saison Froide, il se produit une poussée phytoplanctonique dans l'ouest; les plus fortes biomasses de zooplancton se trouvent dans la même région, près de la côte. Au coeur de la Grande Saison Froide, le maximum de phytoplancton est au centre du golfe ivoirien, de même que les plus grandes quantités de zooplancton (Dandonneau, 1973; Binet, 1979). En face d'Abidjan, les variations saisonnières du phyto et du zooplancton sont très semblables (fig. 5).

La concordance de phase des cycles phyto et zooplanctoniques pourrait tenir aux deux raisons suivantes:

- le transport d'Ekman superficiel dirigé vers le large est moins fort au large du Sénégal que devant les côtes du Sahara (Rébert, 1983; Parrish *et al.*, 1983). Il est vraisemblablement encore plus faible au large du Ghana et de la Côte-d'Ivoire, où la remontée des eaux n'est qu'en partie - ou pas du tout - due au vent. La dérive

Fig. 11

Développement de la chlorophylle *a* (tirets) et du zooplancton (trait plein) dans une remontée d'eau au large de Nouakchott, marquée par une drogue (d'après Herbland *et al.*, 1973). On notera la simultanéité des pics de phyto et zooplancton.

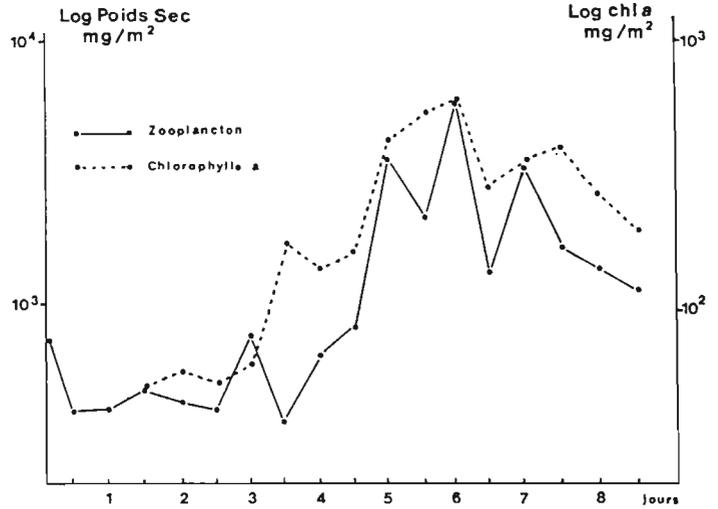
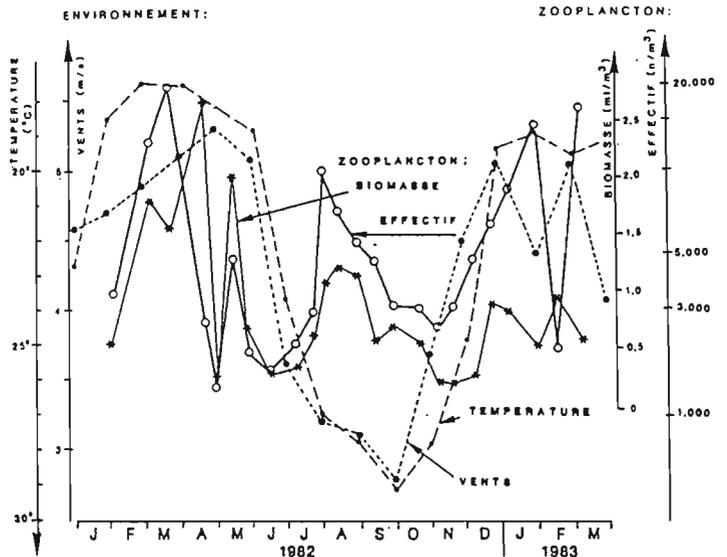


Fig. 12

Variations d'abondance du zooplancton sur la Petite Côte du Sénégal (effectifs et biomasse, d'après Séret, 1985) et fluctuations de deux indices d'upwelling: vent et température de surface 15 jours auparavant; d'après Fréon, 1988.



superficielle est donc moins rapide que dans l'upwelling saharien et le zooplancton dispose de plus de temps pour exploiter la poussée végétale;

• il existe au dessus des plateaux ivoiro-ghanéen, sénégalais, mauritanien, une circulation à deux couches qui disparaît un peu au nord du cap Blanc. Entre ces deux couches dirigées en sens inverses, certains copépodes peuvent effectuer une migration ontogénique (Binet et Suisse de Sainte-Claire, 1975; Binet, 1977 b) (fig. 13). Les premiers stades copépodites vivent souvent dans les couches superficielles, puis ils s'enfoncent au cours de leur développement. Le déplacement dû à la dérive dans la couche de surface est donc partiellement compensé par un retour en profondeur (fig. 14). Ce comportement réduit les pertes advectives et permet de maintenir une biomasse importante à proximité de la résurgence. Des schémas semblables ont été proposés pour la côte californienne (Peterson *et al.*, 1979; Wroblewski, 1982).

Cette hypothèse pourrait être étendue au Sénégal et à la Mauritanie. Schulz (1982) remarque des indices de migration ontogénique dans la région du cap Blanc. Il est donc possible que dans ces régions où existe une circulation stratifiée et où les upwellings ne sont pas très violents, les copépodes maintiennent leur plus forte biomasse dans la région du maximum de production primaire par le jeu de migrations verticales entre la couche superficielle et celle du fond.

On conçoit donc qu'une population zooplanctonique herbivore puisse exploiter au mieux la biomasse primaire produite par l'upwelling, en se maintenant sur ses franges grâce à un système de courant - contre-courant associé à un ensemble convergence - divergence. Ce schéma nécessite que les copépodes effectuent une migration d'autant plus importante que le contre-courant s'enfonce profondément. Vraisemblablement, le nombre d'espèces capables d'utiliser cette stratégie est de plus en plus limité au fur et à mesure que le contre-courant s'enfonce vers le nord. Les mesures de biomasse zooplanctonique, plus fortes au sud de 24°S (Olivar *et al.*, 1985) ou de 22°S (Vives, 1974; Weikert, 1984; Alcaraz, 1982) corroborent cette idée. Ce mécanisme régulateur de la biomasse secondaire existerait peu ou pas sur les côtes sahariennes et sud-marocaines.

En définitive, selon la force du vent, la position de la résurgence principale, à la côte ou aux accores, la vitesse de la dérive superficielle, la position respective des courant et sous-courant, le transfert de production primaire en secondaire se fait avec plus ou moins d'efficacité. On peut s'attendre à ce que des remontées d'eaux très fortes soient le siège d'une production primaire mal exploitée par le zooplancton côtier, à moins qu'elles ne se prêtent à l'explosion d'espèces à multiplication rapide (stratégies de type r), comme les cladocères et les thaliacés. Tandis que dans les zones où les vents moins violents permettent un rétablissement plus rapide de la stratification et où un contre-courant subsuperficiel est dirigé en sens inverse de la circulation de surface (Mauritanie, Sénégal, Côte d'Ivoire et Ghana),

le transfert de production vers l'échelon secondaire se fait plus rapidement et à une moindre distance de la côte. Un couplage des deux niveaux de production peut s'effectuer grâce à des migrations verticales du zooplancton entre courants superposés (fig. 14) ou grâce à une injection de l'eau résurgente vers la cellule côtière à partir du contre-courant des accores (Mittelstaedt, 1982) (fig. 8b).

Le cap Blanc, frontière écologique

Le cap Blanc sépare la région d'alternance nord et la région subtropicale (Berrit, 1973). C'est une limite faunistique pour les peuplements benthiques (Intès et Le Loeuff, 1984), planctoniques (Vives, 1974; Weikert, 1982) et ichtyoplanctoniques (Haman *et al.*, 1981).

On a attribué ce changement à la nature des eaux de résurgence: eaux centrales nord-atlantiques au nord du cap Blanc, eaux centrales sud-atlantiques au sud. En fait, cette frontière faunistique est bien plus due à un changement dans le système de courant (Schulz, 1982). Il n'y a presque plus de transport vers le nord, dans les eaux subsuperficielles, au nord du cap Blanc et le contre-courant s'enfonce trop profondément pour pouvoir alimenter les eaux côtières en espèces tropicales au nord de 22°N. La région située au nord du cap Blanc (de 20 à 24°N) apparaît donc comme une importante zone charnière, ce dont le changement de régime courantologique (passage de une à deux couches de courants, d'une circulation toujours orientée dans le même sens à une circulation alternative) semble largement responsable.

Cependant, la situation hydrologique variable et tourmentée (Barton, 1987) ne permet pas d'affirmer que les poussées de phyto et de zooplancton sont toujours équilibrées. Dandonneau (1975), Le Borgne (1981, 1983 a) observent des situations très déséquilibrées dans l'upwelling mauritanien, au contraire de Herbland *et al.* (1973).

La région libéro-guinéenne

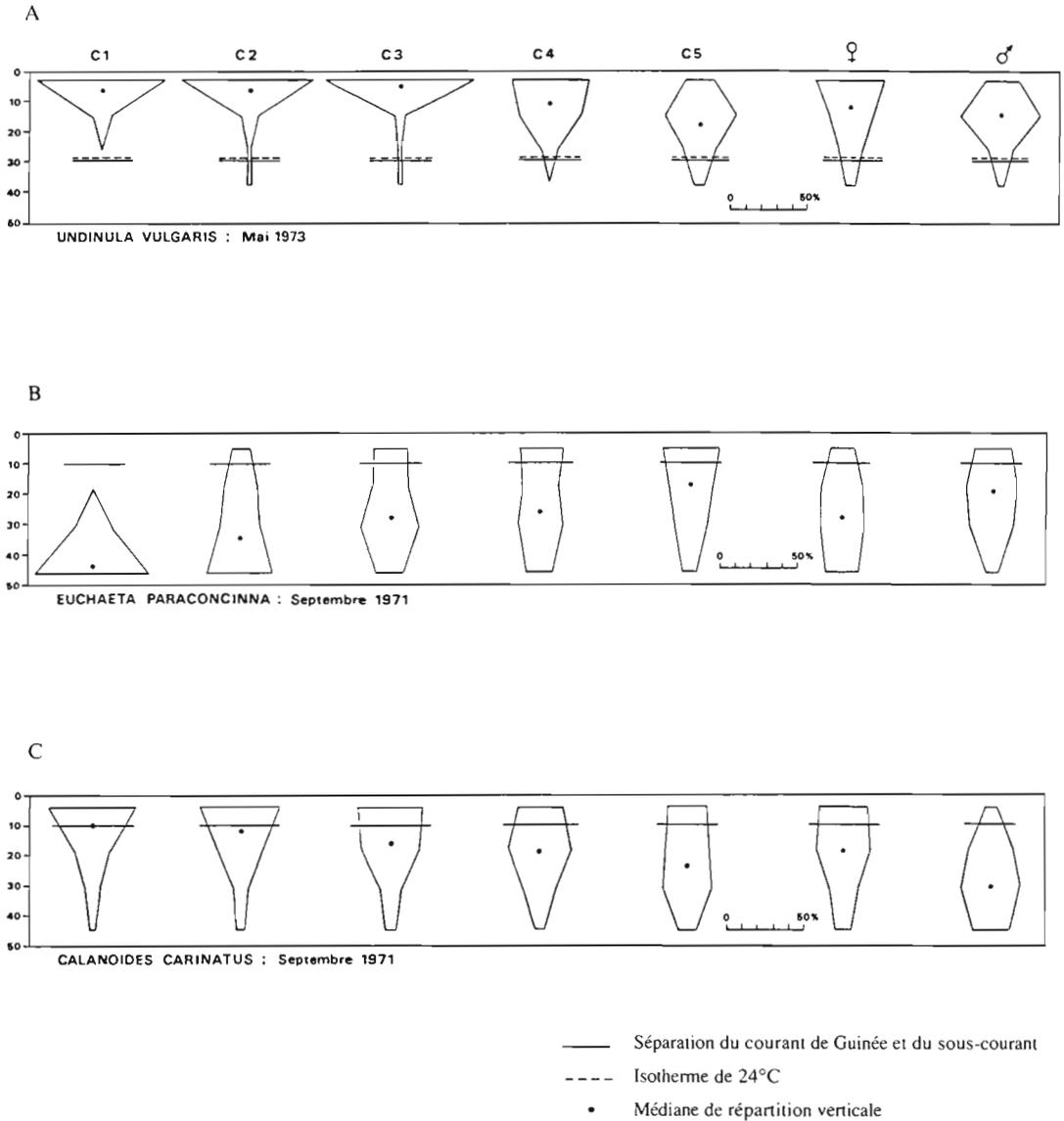
On y dispose de très peu d'indications sur les différents maillons de la chaîne alimentaire. Dans l'estuaire de la Sierra Leone, les peuplements zooplanctoniques sont, comme ceux de phytoplancton, soumis à la brutalité des crues et se développent aussi, surtout pendant la période d'étiage (Bainbridge, 1960).

Au prix de quelques approximations, Longhurst (1983) calcule des bilans de production de carbone sur le plateau devant cet estuaire; il conclut que la poussée phytoplanctonique n'est équilibrée par la consommation des filtreurs que pendant la saison humide pendant la saison sèche cette production dépasse de 70 à 90 % la demande de l'ensemble des herbivores (benthiques et pélagiques).

La région frontale des Bissagos est encore riche en zooplancton (Bainbridge, 1972; Arndt et Brenning, 1977), sans doute parce qu'elle bénéficie des apports de l'upwelling sénégalais et que l'advection y est faible. Dandonneau (1975) observe dans le front du cap Lopez

Fig. 13

Migration ontogénique de quelques copépodes dans les eaux ivoiriennes, (d'après Binet, 1983 a). La répartition verticale des stades copépodites est une moyenne calculée sur 24 h. *Undinula vulgaris* et *Calanoides carinatus* s'enfoncent au cours de leur développement, tandis que *Euchaeta paraconcinna* monte vers la surface. En moyenne, chaque individu de ces différentes espèces est soumis successivement au courant de Guinée et au sous-courant ivoirien.



(homologue austral de celui des Bissagos) des relations directes (quoiqu'assez lâches) entre chlorophylle et petits copépodes, qu'il attribue à un retour vers l'équilibre d'un écosystème d'upwelling. Par contre, la côte libérienne semble pauvre (Binet, 1983 a et b).

CONCLUSION

Les remontées d'eaux constituent le principal facteur d'enrichissement le long des côtes nord-ouest africaines. La couche superficielle, entraînée vers le large ou parallèlement à la côte, s'éloigne plus ou moins vite des régions d'affleurement. Si cette dérive est rapide et dirigée vers le large (côtes marocaine et saharienne), la production primaire ne peut alimenter qu'une faible quantité de zooplancton; tandis que si le mouvement est plus lent et s'il longe le littoral (Côte d'Ivoire, Ghana), une production zooplanctonique plus importante peut se développer au dessus du plateau. Cette biomasse secondaire est plus importante s'il existe, sous le courant de surface, un contre-courant dirigé en sens inverse. En effet, certains animaux planctoniques effectuent des migrations entre ces deux courants, ce qui les maintient dans la zone productive.

Dans les zones du premier type (dérive rapide vers le large de la couche superficielle), la production primaire se développe seule, à la périphérie des panaches d'eaux froides, à moins que certains zooplanctons à développement rapide (cladocères, thaliacés) ne puissent en tirer parti. Tandis que dans les zones du second type (dérive moins rapide vers le large, système de courant et de sous-courant), une production secondaire importante se développe également. On dira des écosystèmes correspondant aux premières régions qu'ils sont déséquilibrés, ou que les relations entre phyto et zooplancton y sont indirectes. Par opposition, les écosystèmes des secondes régions seront considérés comme équilibrés parce que les relations entre productions primaire et secondaire y sont directes.

Au premier type, appartiennent les régions d'affleurements quasi permanents, situés au nord du cap Blanc. Au second type, on peut rattacher les zones d'alternance hydrologique, du sud de la Mauritanie à la baie de Biafra.

En définitive, le «forcing» exercé par le vent sur la surface de la mer doit se situer à l'intérieur de certaines limites d'intensité et de périodicité pour avoir un effet positif sur la production. La production primaire ne se développe que sur les franges d'un panache d'upwelling, ou lors d'accalmies de quelques jours, lorsque la stratification se rétablit. La production secondaire exige un délai supplémentaire de une à trois semaines, durée d'une génération, à moins qu'un régime de courant et contre-courant ne permette un couplage des productions primaire et secondaire.

Il est possible que l'évolution du système se fasse de façon monotone pour certaines gammes du «forcing» externe: un accroissement modéré de la vitesse du vent augmente la production planctonique (systèmes équilib-

rés). Mais, au delà d'une certaine force du vent, le résultat est inversé: une impulsion très forte de sels nutritifs profonds s'accompagne d'une dérive trop rapide des eaux vers le large, d'une turbulence trop forte et la poussée végétale ne peut se produire qu'à une grande distance de la résurgence (systèmes déséquilibrés).

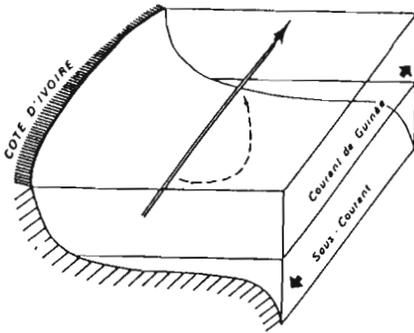
La dynamique des apports fluviaux est comparable. L'apport de sels nutritifs telluriques n'est utilisable par la production primaire marine qu'après dilution du panache fluvial en mer: augmentation de la salinité, diminution de la turbidité et de la turbulence, retour à une certaine stratification. Ainsi, les effluents d'un fleuve d'importance moyenne auront des effets positifs sur la production, à faible distance de l'embouchure (les crues du Comoé entraînent un maximum de plancton à proximité d'Abidjan), tandis que les eaux du Zaïre exercent un effet négatif sur la production planctonique à plusieurs centaines de kilomètres de l'embouchure (Binet, 1983 a et b). A l'intérieur de l'estuaire de la Sierra Leone, l'effet de chasse est, en saison des crues, trop fort pour permettre une production notable, mais sur le plateau la production primaire est très élevée; par contre, cette production végétale n'est bien utilisée par les divers filtreurs que pendant la saison sèche, alors qu'elle est beaucoup moins élevée (Longhurst, 1983). Le fait qu'une part importante de la poussée phytoplanctonique soit utilisée par des bactéries (Herbland, 1978) et n'aboutisse aux animaux qu'au terme d'un cheminement complexe (Cushing, 1989) ne change rien à cette distinction très générale entre écosystèmes «équilibrés» et «déséquilibrés».

Dans chacun des ensembles géographiques délimités ci-dessus, on peut dire, en simplifiant, que deux écosystèmes se succèdent au cours de l'année. L'un, en saison froide, ou consécutive aux crues, est eutrophe. Les sels nutritifs sont abondants, la production primaire forte. La production secondaire est élevée aussi, mais le rendement énergétique généralement mauvais. L'écosystème de saison chaude (dans les régions d'alternance) ou de saison sèche (dans les zones hydrologiquement stables) est oligotrophe. La production primaire est plus faible, mais son transfert vers le niveau secondaire se fait mieux. Mais, on sait, depuis longtemps, que les plus grandes régions de pêches, notamment de petits pélagiques, ne sont pas celles où les transferts de production se font avec le meilleur rendement, mais au contraire celles où des afflux d'éléments nutritifs entraînent des productions déséquilibrées.

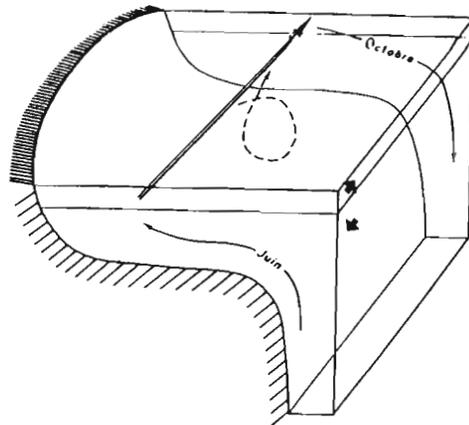
Fig. 14

Diagramme montrant l'influence de la migration ontogénique, entre deux courants, sur le déplacement de quelques populations de copépodes dans le golfe ivoirien (Cf. fig. 13), d'après Binet (1979). Le bilan est, chez *Calanoides carinatus*, une diminution des pertes advectives, grâce à un maintien de la population à proximité de la source de l'upwelling. Il s'ensuit un meilleur couplage entre les productions primaire et secondaire.

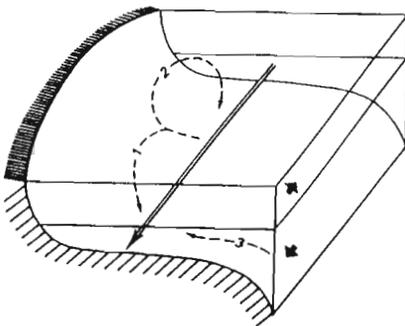
Undinula vulgaris (mai)



Calanoides carinatus (saison froide)



Euchaeta paraconcinna (décembre)



- ➔ Courant de Guinée
- Sous-courant
- ⇒ Transport net
- - - - Migration ontogénique en période de reproduction
- — — Migration ontogénique sans reproduction

DISCUSSION

CURY: On constate une absence de larves de sardinelles près de la côte durant la principale période de développement de l'upwelling sénégalais. Aurait-on des chances de les trouver plus au large?

BINET: Les cycles des oeufs et des larves sont très différents. Il existe une répartition verticale liée à des seuils thermiques et à des stratégies développées pour limiter les pertes advectives. En sus de l'inventaire longitudinal, il est d'une grande importance de pratiquer une prospection verticale.

FREON: On a constaté l'absence de ponte des sardines lors d'upwellings forts. Je rapprocherai ceci du fait qu'au Maroc, par exemple, le maximum de zooplancton utilisable par les larves s'observe essentiellement avant et après l'upwelling.

GARCIA: Il me semble qu'il s'agit d'un problème spatial; en cas d'upwelling fort, les courants repoussent au large les zones enrichies et peut-être les larves.

BIBLIOGRAPHIE

• Amdt E.A., Brenning U. 1977 . The zooplankton biomass and its relation to biotic and abiotic factors in the upper 200 m of the upwelling region off North-West Africa. *Wissensch. Zeit. des Wilhelm-Pieck Univ. Rostock; Mathematisch-Naturwissensch. Reihe*, 2: 137-146.

• Alcaraz M. 1982 . Zooplankton biomass and its relation to total particulate carbon and nitrogen off Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180: 270-273.

• Anang E.R., Obeng-Asamoah E.K. and John D.M. 1976 . Observations on the red-water ciliate *Mesodinium rubrum* Lohmann in Ghanaian coastal water. *Bull. I.F.A.N.*, 38-A (2): 235-240.

• Anonyme. 1975. Pilot chart of the North Atlantic Ocean n°16. March 1975. Published by the Defense Mapping Agency Hydrographic Center, Washington D.C.

• Bainbridge V. 1960 . The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. *Fishery publications, Colonial Office*, 13, 43 p.

• Bainbridge V. 1972 . The zooplankton of the gulf of Guinea. *Bull. mar. Ecol.*, 8: 61-97.

• Bakun A. 1978 . Guinea Current upwelling. *Nature*, 271: 147-150.

• Barber R.T., Dugdale R.C., McIsaac J.J. and Smith R.L. 1971 . Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water. *Invest. Pesqu.*, 35(1): 171-193.

• Barton E.D. 1987 . Meanders, eddies and intrusions in the thermohaline front off Northwest Africa. *Oceano. Acta*, 10: 267-283.

• Belvèze H. 1984 . Biologie et dynamique des populations de sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum) peuplant les côtes atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries. Thèse Univ. Bret. occident. 532 p. multigr.

• Berrit G.R. 1962 . Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le golfe de Guinée. Observations de surface le long des lignes de navigation. II Etude régionale. *Cah. Océanogr. COEC* 14(9): 633-643.

• Berrit G.R. 1973 . Recherches hydroclimatiques dans les régions côtières de l'Atlantique oriental tropical. Etat des connaissances et perspectives. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 3ème sér., Ecol. gén.*, 4(148): 1-99.

• Binet D. 1976 . Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique au dessus du plateau ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, 14(4): 301-326.

• Binet D. 1977 a . Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, 15(2): 89-109.

• Binet D. 1977 b . Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. *Ibid.*, 15(2): 111-138.

• Binet D. 1978 . Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Ibid.*, 16(1): 19-61.

• Binet D. 1979 . Le zooplancton du plateau continental ivoirien. Essai de synthèse écologique. *Oceanologica acta* 2(4): 397-410.

• Binet D. 1983 a . Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwellings saisonniers dans le golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18(2): 331-355.

• Binet D. 1983 b . Zooplancton des régions côtières à upwellings saisonniers du golfe de Guinée. *Ibid.* 18(2): 357-380.

• Binet D. et Suisse de Sainte-Claire E. 1975 . Le copépode planctonique *Calanoides carinatus*. Répartition et cycle biologique au large de la côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, 13(1): 15-30.

• Blackburn M. 1979 . Zooplankton in an upwelling area off Northwest Africa: composition, distribution and ecology. *Deep-Sea Res.*, 26 (1 A): 41-56.

• Colin C. 1988 . Coastal upwelling events in front of the Ivory Coast during the FOCAL program. *Oceanol. Acta*, 11: 125-138.

• Cushing D.H. 1989 . A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *Journal of Plankton Research*, 11: 1-13.

• Dandonneau Y. 1970 . Un phénomène d'eaux rouges au large de la Côte d'Ivoire causé par *Gymnodinium splendens* Lebour. *Doc. scient. Centre Rech. Océanogr.*, Abidjan 1(1): 11-19.

• Dandonneau Y. 1973 . Etude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III. Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. *Cah. O.R.S.T.O.M. Sér. Océanogr.*, 11 (4): 431-454.

• Dandonneau Y. 1975 . Relations phytoplancton-zooplancton dans l'Atlantique tropical oriental. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Océanogr., 13 (3): 239-250.

• Diel S., Klein Breteler W.C.M. 1986 . Growth and development of *Calanus* spp. (Copepoda) during spring phytoplankton succession in the North Sea. *Mar. Biol.*, 91: 85-92.

• Dupouy C., Rébert J.P. and Touré D. 1986 . Nimbus 7 coastal zone color scanner pictures of phytoplankton growth on an upwelling front in Senegal. *In: Liège colloquium, May 1985. «Biological processes at marine physical interfaces»*, Nihoul (éd.), 26 p.

• Elbrächter M., 1982 - The distribution and ecological significance of the planktonic diatom *Thalassiosira partheneia* Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 180: 244-245.

• Fréon P. 1988 . Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation: Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. *Etudes et Thèses, ORSTOM*, 287 p.

• Furnestin M.L. 1957 . Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 21 (1 et 2), 356 p.

• Furnestin M.L. 1976 . Les copépodes du plateau continental marocain et du détroit canarien. I. Répartition quantitative. *Cons. int. Explor. Mer, C.M.*, 1976/L, 8, Sp. 8 fig.

• Gill C.W., Harris R.G. 1987 . Behavioral responses of the copepods *Calanus helgolandicus* and *Temora longicornis* to dinoflagellate diets. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 67: 785-801.

• Grall J.R., Laborde P., Le Corre P., Neveux J., Tréguer P. et Thiriot A. 1974 . Caractéristiques trophiques et production planctonique dans

la région sud de l'Atlantique marocain. Résultats des campagnes CINECA-CHARCOT I et III. Téthys, 6(1-2): 11-28.

• Grall J.R., Le Corre P., and Tréguer P. 1982. Short-term variability of primary production in coastal upwelling off Morocco. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 180: 221-227.

• Haman I., John H.C., Mittelstaedt E. 1981. Hydrography and its effects on fish larvae in the Mauritanian upwelling area. Deep-Sea Res., 28 A: 561-575.

• Hargreaves P.M. 1978. Relative abundance of zooplankton groups in the Northwest African upwelling region during 1968 and 1972. In: Boje R. and Tomczak M. (eds.) Upwelling ecosystem, Springer-Verlag, pp. 62-72.

• Herbland A. 1978. Heterotrophic activity in the Mauritanian upwelling in march 1973: Assimilation and Mineralisation of amino-acids. In: Boje R. and Tomczak M. (eds.) Upwelling ecosystems, Springer-Verlag, p. 155-166.

• Herbland A., Le Borgne R. et Voituriez B. 1973. Production primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. Doc. scient. Centre Rech. Océanogr., Abidjan, 4(1): 1-75.

• Herbland A. et Voituriez B. 1974. La production primaire dans l'upwelling mauritanien en mars 1973. Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr., 12 (3): 187-201.

• Heron A.C. 1972 a. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*, I. Individual growth rate and generation time. Oecologia, 10: 269-293.

• Heron A.C. 1972 b. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*, II. Population growth rate. Oecologia, 10: 294-312.

• Houghton R.W. and Mensah M.A. 1978. Physical aspects and biological consequences of Ghanaian coastal upwelling. In: Boje R. and Tomczak M. (eds.), Upwelling ecosystems. Springer - Verlag. p. 167-180.

• Hughes P. and Barton E.D. 1974. Stratification and water mass structure in the upwelling area off N. W. Africa in April-May 1969. Deep-Sea Res., 21: 611-628.

• Huntley M., Sykes P., Rohan S., Marin V. 1986. Chemically-mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus* mechanisms, occurrence and significance. Mar. Ecol. Prog. Ser., 28: 105-120.

• Huntley M.E., Ciminiello P., Lopez M.D.G. 1987. Importance of food quality in determining development and survival of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida). Mar. Biol., 95: 103-113.

• Ingham M.C. 1970. Coastal upwelling in the Northwestern gulf of Guinea. Bull. Mar. Sci., 20: 1-34.

• Intès A. et Le Loeuff P. 1984. Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire. III. Relation faune-conditions climatiques. Unités régionales faunistico-climatiques dans le golfe de Guinée. Océanogr. trop., 19(1): 3-24.

• Jacques G. et Tréguer P. 1986. Écosystèmes pélagiques marins. Masson éd., 243 p.

• Jones B.H., Halpern D. 1981. Biological and physical aspects of a coastal upwelling event observed during March-April 1974 off Northwest Africa. Deep-Sea Res., 28 (1A): 71-81.

• Le Borgne R. 1981. Relationships between the hydrological structure, chlorophyll and zooplankton biomasses in the gulf of Guinea. Journal of Plankton Research, 3: 577-592.

• Le Borgne R. 1983 a. Les relations entre le zooplancton et le phytoplancton dans trois situations caractéristiques de l'Atlantique intertropicale. Production primaire et secondaire, Colloq. franco-soviétique, Stn Mar. Endoume, 9-12 janvier 1979. Publ. C.N.E.X.O. (Actes Colloq.), 10: 107-124.

• Le Borgne R. 1983 b. Note sur les proliférations de Thaliacés dans

le golfe de Guinée. Océanogr.trop., 18(1): 49-54.

• Lemasson L. et Rebert J.P. 1973. Les courants marins dans le golfe ivoirien. Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr., 11(1): 67-96.

• Longhurst A.R. 1964. The coastal oceanography of Western Nigeria. Bull. de l'I.F.A.N., 26 (A2): 337-402.

• Longhurst A.R. 1983. Benthic-pelagic coupling and export of organic carbon from a tropical Atlantic continental shelf - Sierra Leone. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 17: 261-285.

• Medina-Gaertner M. 1985. Etude du zooplancton côtier de la baie de Dakar et de son utilisation par les poissons comme source de nourriture. Thèse Univ. Bret. occident., 141 p.

• Minas H.J., Codispoti L.A. and Dugdale R.C. 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 180, 148-183.

• Mittelstaedt E. 1982. Large-scale circulation along the coast of Northwest Africa. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 180: 50-57.

• Mittelstaedt E. 1983. The upwelling area off Northwest Africa. A description of phenomena related to coastal upwelling. Prog. Oceanog., 12: 307-331.

• Olivar M.P., Rubiés P. and Salat J. 1985. Zooplankton biomass in Upwelling Regions off Northwest and Southwest Africa. Int. Symp. Upw. W Afr., Inst. Inv. Pesq. Barcelona, 1: 471-477.

• Oviatt C.A. 1981. Effects of different mixing schedules on phytoplankton, zooplankton and nutrients in marine microcosms. Mar. Ecol. (Prog. Ser.), 4(1): 57-67.

• Parrish R.H., Bakun A., Husby D.M. and Nelson C.S. 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. Proceed. of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. San José, Costa Rica 18-19 April 1983. F.A.O. Fisheries Report, 291(3): 731-778.

• Peterson W.T., Miller C.B. and Hutchinson A. 1979. Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone. Deep-Sea Res., 26 A: 467-494.

• Picaut J., 1984. On the dynamics of thermal variations in the gulf of Guinea. Oceanogr. trop., 19(2): 127-154.

• Picaut J. et Verstraete J.M. 1976. Mise en évidence d'une onde de 40 -50 jours de période sur les côtes du golfe de Guinée. Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr., 14 (1): 3-14.

• Postel L. 1985. The pelagic cross-shelf and alongshore boundaries of the North West African upwelling region and their annual variability in terms of zooplankton biomass. Int. Symp. Upw. W Afr., Inst. Inv. Pesq. Barcelona, 1:479-487.

• Potts G.W., Edwards J.M. 1987. The impact of a *Gyrodinium aureolum* bloom on inshore young fish populations. J. mar biol. Assoc. U.K., 67(2): 293-297.

• Rébert J.P. 1978. Les teneurs en chlorophylle des eaux de surface à la station côtière de Dakar (Résultats des mesures de 1973 à 1977). Symposium sur le courant des Canaries: upwelling et ressources vivantes, contribution n°102. Doc. scient. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye, 67, 13 p.

• Rébert J.P. 1983. Hydrologie et dynamique des eaux du plateau continental sénégalais. Doc. scient. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye, 89, 99p.

• Roy, C. 1989. Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling devant les côtes du Sénégal. Oceanologica Acta., 12 (4): 361-369.

• Schulz K. 1982. The vertical distribution of calanoid copepods north of Cape Blanc. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 180: 297-302.

• Schnack S. 1983. On the feeding of copepods on *Thalassiosira parthenia* from the Northwest African upwelling area. Mar. Ecol. Prog. Ser., 11: 49-55.

- Séret C. 1985 . Etude quantitative du zooplancton de la côte sud de la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). Doc. scient. centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye.
- Stoecker D.K., Sanders N.K. 1985 . Differential grazing by *Acartia tonsa* on a dinoflagellate and a tintinnid. Journal of Plankton Research, 7: 85-100.
- Sykes P.F., Huntley M.E. 1987 . Acute physiological reactions of *Calanus pacificus* to selected dinoflagellates: direct observations. Mar. Biol., 94: 19-24.
- Teisson C. 1983. Le phénomène d'upwelling le long des côtes du Sénégal: caractéristiques physiques et modélisation. Arch. Centre Rech. océanogr. Dakar-Thiaroye, 123, 74p.
- Touré D. 1972. Variations quantitatives et qualitatives du zooplancton dans la région du Cap Vert de septembre 1970 à août 1971. Doc. Scient. prov. Centre Rech. océanogr. Dakar-Thiaroye, 39, 25p.
- Touré D. 1983. Contribution à l'étude de l'«upwelling» de la baie de Gorée (Dakar-Sénégal) et de ses conséquences sur le développement de la biomasse phytoplanctonique. Doc. scient. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye, 93, 186 p.
- Vives F. 1974. Le zooplancton et les masses d'eau des environs du cap Blanc. Téthys, 6(1-2): 313-318.
- Voituriez B., Herbland A. 1982. Comparaison des systèmes productifs de l'Atlantique tropical est: dômes thermiques, upwellings côtiers et upwelling équatorial. Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer, 180: 114-130.
- Weikert H. 1982 . Some features of zooplankton distribution in the upper 200 m in the upwelling region off Northwest Africa. Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer, 180: 280-288.
- Weikert H. 1984 . Zooplankton distribution and hydrography in the Mauritanian upwelling region off Northwestern Africa, with special reference to the calanoid copepods. Meeresforsch, 30: 155-171.
- Wooster W.S., Bakun A. and McLain D.R. 1976 . The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. J. mar. Res., 34: 131-141.
- Wroblewski J.S. 1982. Interaction of currents and vertical migration in maintaining *Calanus marshallae* in the Oregon upwelling zone - a simulation. Deep-Sea Res., 29 A (6): 665-686.
- Wroblewski J.S. and Richman J.G. 1987 . The non-linear response of plankton to wind mixing events - implications for survey of larval northern anchovy. Jour. Plankt. Res., 9 (1): 103-123.