

# Signification de la relation nitrate/température dans l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée

Nitrate  
Température  
Upwelling équatorial  
Golfe de Guinée

Nitrate  
Temperature  
Equatorial upwelling  
Gulf of Guinea

Bruno Voituriez<sup>a</sup>, Alain Herbland<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEOX), 66, avenue d'Iéna, 75116 Paris, France.

<sup>b</sup> Office de Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (ORSTOM), Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, BP 2241, Dakar, Sénégal.

Reçu le 24/5/83, révisé le 26/8/83, accepté le 20/12/83.

## RÉSUMÉ

La relation linéaire nitrate/température que l'on observe dans la nitracline des régions tropicales se conserve en toute saison dans la zone équatoriale du Golfe de Guinée en dépit d'une remontée de 50 m de la nitracline à l'équateur en période d'upwelling. Cette conservation indique qu'il n'y a pas accroissement de la consommation de nitrate en période d'upwelling et que l'équilibre entre les processus physiques et biologiques dont la relation nitrate/température est le signe, n'est pas modifié. Cette observation jointe à la stabilité de l'environnement physique et à l'absence de contraste des productions et biomasses planctoniques incite à penser que fonctionnellement l'upwelling équatorial ne se distingue pas des Structures Tropicales Typiques.

*Oceanol. Acta*, 1984, 7, 2, 169-174.

## ABSTRACT

The nitrate/temperature relationship in the equatorial upwelling of the Gulf of Guinea

The nitrate/temperature linear relationship observed in the nitracline of the tropical regions is maintained in all seasons in the equatorial zone of the Gulf of Guinea, even when the nitracline is raised by 50 meters during the period of upwelling. This indicates that the equilibrium between physical and biological processes reflected in the nitrate/temperature relationship is not modified by the upwelling and that there is no increase in nitrate uptake. The equatorial upwelling may thus be considered as a Typical Tropical Structure with regard to planktonic production and the stability of the physical environment.

*Oceanol. Acta*, 1984, 7, 2, 169-174.

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: B\* 15773 EX: 1



## INTRODUCTION

L'upwelling équatorial dans l'Atlantique Est est un phénomène particulièrement intéressant aussi bien sur le plan physique, que biologique. D'une part l'explication traditionnelle par la divergence d'Eckmann induite le long de l'Équateur dans le Courant Équatorial Sud de surface sous l'action des alizés en raison du changement de signe de la force de Coriolis a été remise en question et fait l'objet actuellement de débats passionnés. D'autre part la faible production que l'on y décèle, par comparaison avec celle des upwellings côtiers, en dépit d'un enrichissement en sels nutritifs important est un paradoxe qui a été soulevé aussi bien dans le Pacifique Est (Sorokin *et al.*, 1975; Thomas, 1979; Walsh,

1976) que dans l'Atlantique Est (Voituriez, 1981; Voituriez *et al.*, 1982). Cette faible production semble correspondre à une non-consommation de sels nutritifs que l'on peut expliquer de différentes manières: 1) l'intensité des mélanges verticaux entre le Courant Équatorial Sud en surface et le Sous Courant Équatorial (Sorokin *et al.*, 1975); 2) la pression constante exercée par les herbivores sur le phytoplancton dans un environnement physique stable (Walsh, 1976); 3) la carence en d'autres éléments que les sels nutritifs: amino acides ou vitamines B<sub>12</sub> (Jones, Thomas, 1958) ou substances organiques complexantes (Barber, Ryther, 1969); ou enfin 4) une remontée du nitrate plus rapide que ne peut l'être l'assimilation (Thomas, 1979). Selon Voituriez *et al.* (1982), c'est l'hypothèse

de Walsh : pression de broutage continue dans un environnement physique assez stable qui semble s'accorder le mieux aux mesures faites dans l'Atlantique Est alors que pour Thomas (1979) dans le Pacifique Est la question reste ouverte. Trois de ces quatre hypothèses font appel à des phénomènes physiques susceptibles d'agir soit directement sur le fonctionnement du plancton (mélange turbulent, variabilité du milieu physique) soit par l'intermédiaire des sels nutritifs (vitesse de remontée). De toute manière ils interviennent dans la distribution des sels nutritifs qui de leur côté contrôlent la production primaire et il peut être intéressant de voir comment les sels nutritifs répondent à des variations importantes du milieu physique pour faire la part des processus physiques et biologiques intervenant dans leur distribution. Dans l'Atlantique Est, l'upwelling équatorial est un phénomène saisonnier qui fait sentir ses effets sur les températures et les teneurs en sels nutritifs de surface de juin à septembre. Le but de cet article est de voir comment le fort contraste que l'on observe dans la structure thermique entre la période d'upwelling que l'on appellera ici saison froide et le reste de l'année se manifeste dans la relation température/nitrate et d'en tirer des indications sur le fonctionnement de l'écosystème équatorial.

### DONNÉES UTILISÉES

Les campagnes du N.O. Capricorne pendant le programme Ciproa de 1978 à 1980 ont fourni une description de la zone équatoriale le long du méridien 4°W (longitude d'Abidjan, fig. 1) à diverses époques de l'année : août, novembre, janvier, avril et juin. Ce sont les données récoltées pendant ces campagnes qui seront utilisées ici. Les mesures de température étaient faites avec une sonde STDO<sub>2</sub> et les sels nutritifs étaient

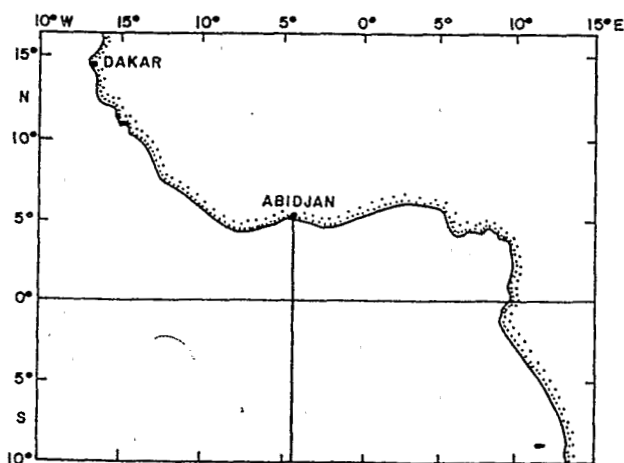


Figure 1

Le méridien 4°W le long duquel furent faites les campagnes du programme Ciproa : Ciproa 1 (CAP 7802), août 1978 (5°N-10°S); Ciproa 2 (CAP 7906), avril 1979 (5°N-8°S); Ciproa 3 (CAP 7910), juin 1979 (3°N-5°S); Ciproa 4 (CAP 7912), octobre 1979 (5°N-5°S); Ciproa 5 (CAP 8001), janvier 1980 (5°N-5°S).

The meridian 4°W along which the following cruises of the Ciproa programme were made: Ciproa 1 (CAP 7802), August 1978 (5°N-10°S); Ciproa 2 (CAP 7906), April 1979 (5°N-8°S); Ciproa 3 (CAP 7910), June 1979 (3°N-5°S); Ciproa 4 (CAP 7912), October 1979 (5°N-5°S); Ciproa 5 (CAP 8001), January 1980 (5°N-5°S).

mesurés sur des échantillons prélevés à 12 niveaux entre 0 et 150 mètres avec la rosette associée à la sonde. Les analyses étaient faites immédiatement à bord sur auto-analyseur Technicon (voir détail des méthodes dans Voituriez, 1980).

### L'UPWELLING ÉQUATORIAL EN 1978-1979 A 4°W

Les structures thermiques et de nitrate caractéristiques de saisons chaudes et froides (fig. 2) ont été présentées par ailleurs (Oudot, sous presse; Voituriez *et al.*, 1982). Les campagnes Ciproa 1 et Ciproa 3 en août 1978 et juin 1979 correspondaient à une situation d'upwelling avec en surface, un minimum de température et un enrichissement en nitrate nettement marqués entre l'équateur et 5°S. Les effets de l'upwelling étaient plus accentués en août 1978 où, en surface, on a mesuré des températures inférieures à 22°C et des teneurs en nitrate de 6  $\mu\text{atg.l}^{-1}$  qu'en juin 1979 où la température est restée supérieure à 23° et la concentration en nitrate inférieure à 3  $\mu\text{atg.l}^{-1}$ . Pendant les autres campagnes il n'y avait pas de minimum thermique équatorial ni d'enrichissement en nitrate de la couche de surface : la teneur en nitrate y était presque toujours inférieure à 0.1  $\mu\text{atg.l}^{-1}$ .

Tableau 1

Profondeur moyenne (Z) de la couche sans nitrate le long de 4°W entre 0 et 5°S et valeur moyenne de la teneur en nitrate dans les 45 premiers mètres (C 45).

Mean depth (Z) of the nitrate depleted layer along 4°W between 0 and 5°S and mean value of the nitrate concentration in the upper 45 meters (C 45).

Campagne	Date	Z (m)	C 45 (mmol.M <sup>-3</sup> )
CAP 7802	août 1978	0	6.5
CAP 7906	avril 1979	45	0.2
CAP 7910	juin 1979	0	4.4
CAP 7912	octobre 1979	25	1
CAP 8001	janvier 1980	38	0.4

Le contraste est particulièrement frappant (fig. 2) entre Ciproa 1 (août 1978) et Ciproa 2 (avril 1979). Pendant cette dernière entre 0° et 5°S la température de surface était supérieure à 28°C et la couche totalement dépourvue de nitrate avait une épaisseur moyenne de 45 m (tab. 1). En août 1978 entre 0 et 5°S, la concentration moyenne en nitrate était de 6.5  $\mu\text{atg.l}^{-1}$  dans les 45 premiers mètres. Quels que soient les mécanismes physiques (qui ne seront pas discutés ici), il y a donc dans la zone équatoriale une remontée des couches profondes d'au moins 45 m pendant la saison d'upwelling. Malgré ce contraste remarquable Voituriez *et al.* (1982) ont montré qu'il n'y avait pas, globalement, de différences notables entre les deux saisons au niveau des biomasses de phytoplancton et de zooplancton et à celui de leur production.

### LA RELATION NITRATE/TEMPÉRATURE

Ce résultat surprenant a pour corollaire que la consommation de nitrate ne doit pas varier non plus d'une

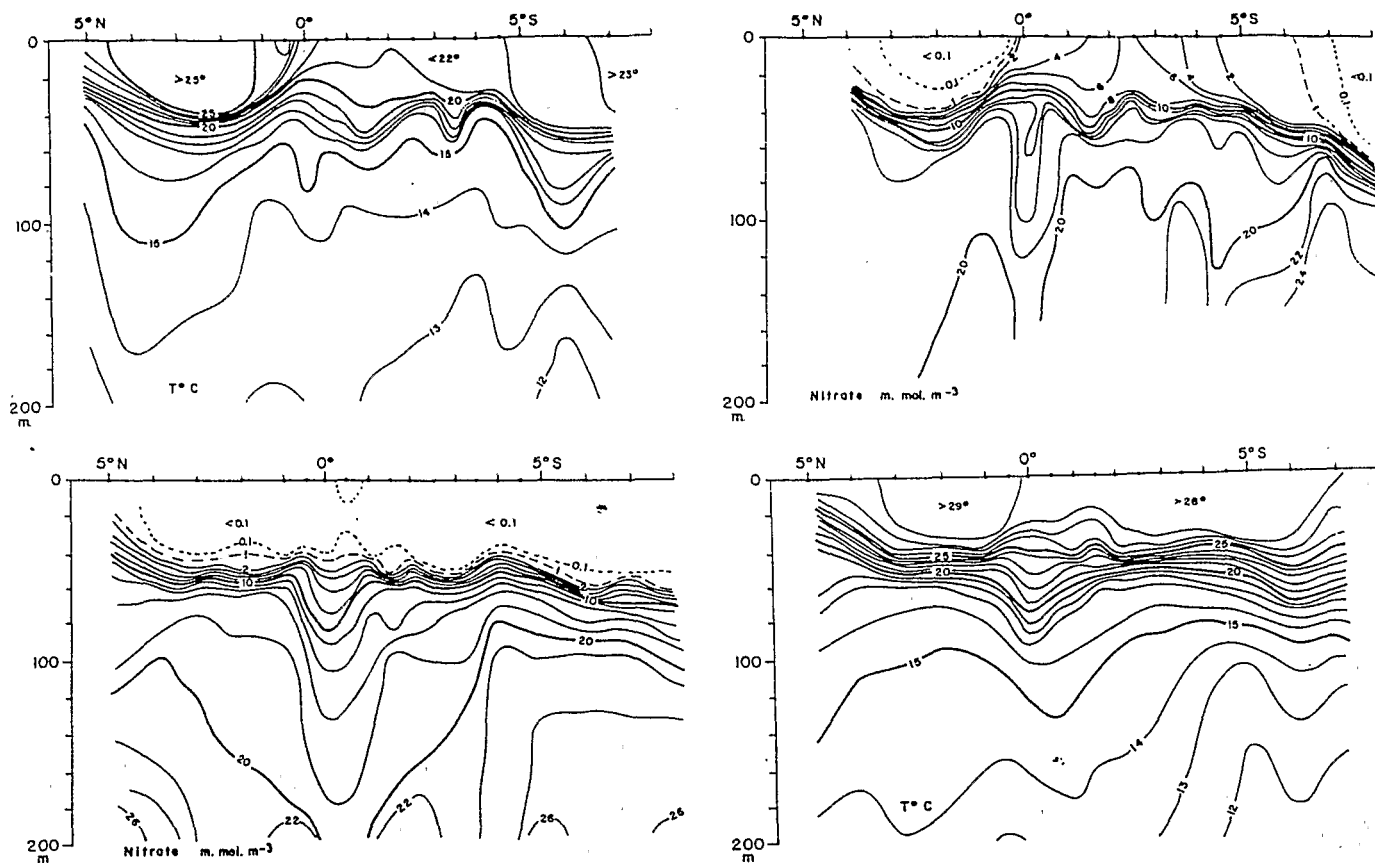


Figure 2

Sections le long de 4°W : température et nitrate. A gauche août 1978 : saison d'upwelling; à droite avril 1979 : saison chaude.  
 Transects along 4°W: temperature and nitrate. Left August 1978: upwelling season; right April 1979: warm season.

saison à l'autre, et cela doit apparaître sur la relation nitrate/température. Par rapport à la distribution du nitrate et en opposition avec les upwellings, Herbland et Voituriez (1977; 1979) ont défini pour les régions tropicales, une structure tropicale typique caractérisée par l'absence de nitrate, dans une couche de surface dont l'épaisseur est liée à la profondeur de la thermocline. Elle constitue un type de système que la profondeur de la nitracline permet de caractériser. Dans ces systèmes la nitracline représente la couche où le nitrate varie rapidement de la valeur 0 de la couche de surface à une valeur élevée et variant peu en subsurface. La limite supérieure de la nitracline sera définie par la valeur  $1 \mu\text{atg.l}^{-1}$ . La zone équatoriale présente donc la particularité d'être tantôt une Structure Tropicale Typique et tantôt une situation d'upwelling. S'il n'y a réellement pas de différence de production primaire et de consommation de sels nutritifs entre les deux situations, comme le suggèrent les résultats de Voituriez *et al.* (1982), alors les modifications possibles intervenant dans la distribution du nitrate doivent nécessairement s'expliquer par des phénomènes physiques exactement de la même manière que celles subies par les paramètres conservatifs. En d'autres termes, la relation  $\text{NO}_3/\text{T}$  si elle existe en situation tropicale typique doit être conservée en période d'upwelling lorsque la nitracline atteint la surface, dans la mesure où la température peut être considérée comme un paramètre conservatif.

C'est effectivement ce que l'on observe. Les relations  $\text{NO}_3/\text{T}$  dans la zone 0°-5°S qui limite approximativement la zone d'enrichissement le long de 4°W (fig. 2),

sont représentées sur la figure 3 pour chacune des campagnes considérées. Il existe donc bien (tab. 2) à chaque fois dans la nitracline une relation linéaire entre la teneur en nitrate et la température dans la zone équatoriale le long de 4°W. Bien plus la comparaison des pentes de ces cinq droites de régressions montre qu'elles ne sont pas significativement différentes (au niveau 95%). On peut en conclure que la relation nitrate-température est invariante lorsque l'on passe de la situation tropicale typique à la situation d'upwelling. Elle est présentée sur la figure 4 :

$$\text{NO}_3 = -1.88 T + 45.49.$$

Ce résultat est surprenant puisque, par exemple, passant de 45 m de profondeur en avril 1979 (Ciprea 2) à 0 m en juin 1979 (tab. 1) la couche riche en nitrate change complètement de condition de lumière. En avril 1979 à 45 m de profondeur, l'éclairement était seulement 6% de celui reçu en surface, or d'après Hastenrath et Lamb (1977), il y a peu de différence à l'équateur et 4°W dans le rayonnement reçu par la surface ( $W \approx 180 \text{ W.m}^{-2}$  moyenne mensuelle). A cet égard l'upwelling équatorial se démarque très sensiblement des upwellings côtiers, où la relation  $\text{NO}_3/\text{T}$  change beaucoup lorsque l'on passe de la situation tropicale typique à la situation d'upwelling. Par exemple dans la région mauritanienne au sud du Cap Timiris, Schemainda *et al.* (1975) ont montré le caractère saisonnier de l'upwelling côtier qui fait place à une situation tropicale typique en août-septembre. Les données recueillies par l'A. Van Humboldt en août-septembre

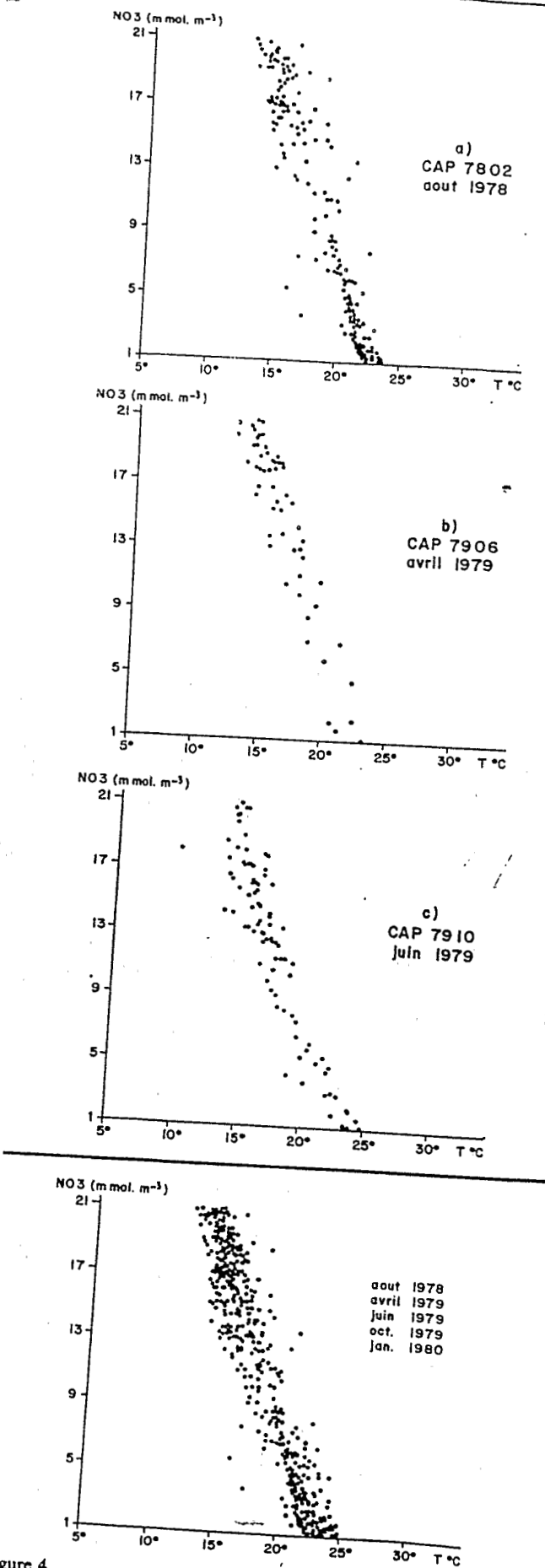


Figure 4  
Relation nitrate/température le long de 4°W entre 0 et 5°S pendant le programme Cipea toutes croisières confondues.  
Relationship nitrate/temperature along 4°W between 0 and 5°S during the Cipea programme independent of the season.

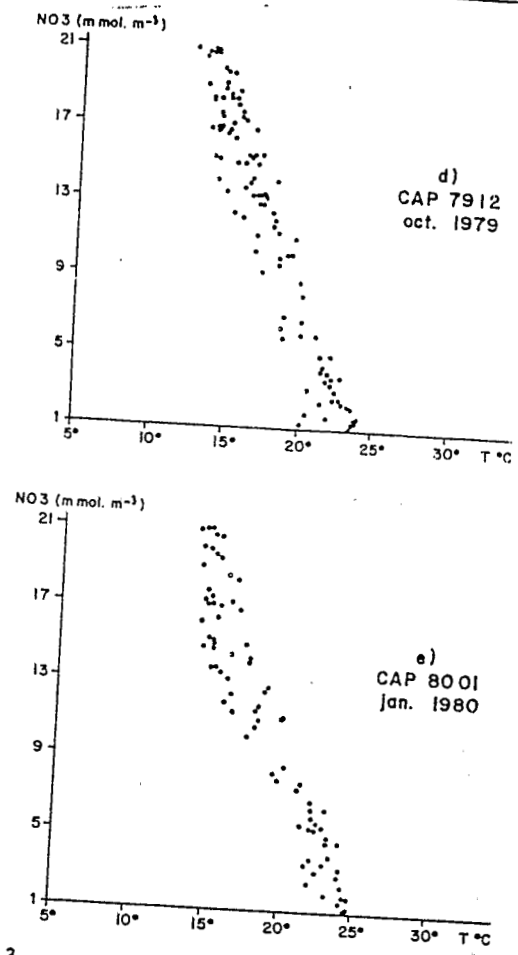


Figure 3  
Les relations nitrate/température à 4°W entre 0 et 5°S pendant le programme Cipea.  
a : août 1978; b : avril 1979; c : juin 1979; d : octobre 1979; e : janvier 1980.  
Relationships nitrate/temperature along 4°W between 0 and 5°S during the Cipea programme.  
a : August 1978; b : April 1979; c : June 1979; d : October 1979; e : January 1980.

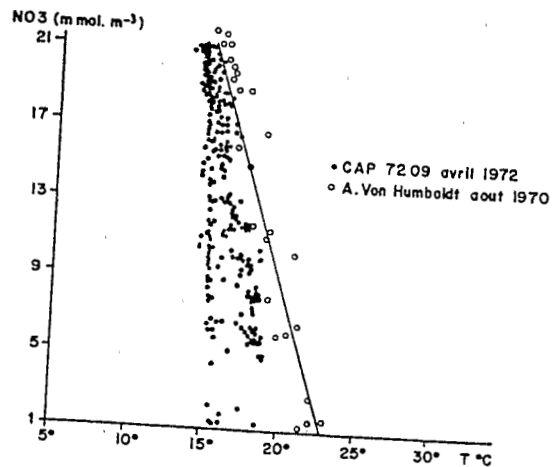


Figure 5  
Relation nitrate/température dans la région mauritanienne (Cap Timiris) en août/septembre 1970 (saison chaude) et en avril 1972 (période d'upwelling). Les ronds noirs correspondent à l'upwelling (N/O Capricorne) et les cercles blancs à la saison chaude (N/O A. Von Humboldt).  
Relationship nitrate/temperature in the Mauritanian region (Cape Timiris) in August-September 1970 (warm season) and in April 1972 (upwelling). Black circles: upwelling season (R/V Capricorne); Open circles: typical tropical structure (R/V A. von Humboldt).

Tableau 2

Relations nitrate/température à 4°W entre 0 et 5°S (nitrate en mmol.m<sup>-3</sup> et T en degrés C).  
 Relationships nitrate/temperature along 4°W between 0 and 5°S (nitrate in mmol.m<sup>-3</sup> and T in degrees C).

Campagne	Date		Nombre de points	Coeff. de corrélation
CAP 7802	Août 1978	NO <sub>3</sub> = -2.04T + 48	203	-0.94
CAP 7906	Avril 1979	NO <sub>3</sub> = -2.02T + 48.1	57	-0.94
CAP 7910	Juin 1979	NO <sub>3</sub> = -1.74T + 42.5	96	-0.93
CAP 7912	Octobre 1979	NO <sub>3</sub> = -1.85T + 44.2	106	-0.95
CAP 8001	Janvier 1980	NO <sub>3</sub> = -1.63T + 41.5	78	-0.95
Toutes campagnes réunies		NO <sub>3</sub> = -1.88T + 45.5	540	-0.95

1970 (Schemainda *et al.*, 1972) à la latitude de Nouakchott font bien apparaître dans la nitracline une relation linéaire entre la teneur en nitrate et la température caractéristique de la structure verticale des situations tropicales typiques ( $\text{NO}_3 = -2.72 T + 63.5$  avec  $r = -0.94$ ). En revanche en avril 1972 en saison d'upwelling dans la même région (Fig. 5) la relation nitrate/température est beaucoup moins bien définie et très différente. L'ensemble des points convergent vers le point 15°C, 22  $\mu\text{atg.l}^{-1}$  qui marque la limite de la couche perturbée par l'upwelling : c'est d'ailleurs les caractéristiques des eaux les plus froides rencontrées en surface près du Cap Timiris (Herbland *et al.*, 1973). Tous les autres points de la saison d'upwelling, à une température donnée, présentent un déficit en nitrate qui s'accroît avec la température par rapport à la Structure Tropicale Typique, ce qui montre qu'il y a un net accroissement de la consommation de nitrate pendant la période d'upwelling, comme le laissait d'ailleurs prévoir l'accroissement de la chlorophylle et de la production primaire décrit par Schemainda *et al.* (1975) et Herbland *et al.* (1973).

## DISCUSSION

La relation nitrate/température traduit l'équilibre entre les processus physiques et biologiques qui contrôlent la distribution verticale du nitrate dans les Structures Tropicales Typiques. La conservation de cette relation en période froide montre que cet équilibre est conservé en période d'upwelling contrairement à ce que l'on observe dans les upwellings côtiers. Cela ne signifie pas nécessairement que la consommation de nitrate n'est pas modifiée entre les deux saisons puisqu'il n'est pas impossible que son éventuel accroissement en période d'upwelling soit compensé exactement par le réchauffement subi par la masse d'eau au cours de la remontée de manière à conserver la relation linéaire NO<sub>3</sub>/T. Il n'y a cependant aucune raison pour qu'il en soit ainsi et à moins d'admettre qu'il s'agisse d'un événement fortuit, il est raisonnable de penser que la pérennité de la relation linéaire nitrate/température est un indice d'une faible variation de la consommation des sels nutritifs. Cependant si cette observation corrobore l'absence de contraste observé par Voituriez *et al.* (1982) entre les deux situations au niveau des biomasses et des productions elle ne l'explique pas. Elle accentue même le côté paradoxal du phénomène, si l'on se réfère à l'explication proposée par Walsh (1976). Il attribue

à la différence de variabilité de l'environnement physique les différences quantitatives de biomasses et productions observées entre les upwellings côtiers et les systèmes du large. La variabilité basse fréquence qui domine au large (de 1 à plusieurs mois), y compris dans la divergence équatoriale, assure à l'habitat une stabilité suffisante permettant aux herbivores d'élaborer une stratégie leur donnant la possibilité de s'adapter (par une grande spéciation par exemple) à ces variations, de maintenir ainsi une pression de broutage constante sur le phytoplancton et de contrôler la consommation des sels nutritifs. Dans les upwellings côtiers en revanche une variabilité haute fréquence (périodes de moins de un à quelques jours) peut correspondre à l'interaction des cycles vitaux du phytoplancton et des herbivores et laisse la possibilité de blooms phytoplanctoniques importants, ne serait-ce que parce que les herbivores et leurs proies peuvent être séparés dans le temps et l'espace. En d'autres termes c'est l'interface phytoplancton/herbivore qui contrôlerait la consommation des sels nutritifs. Et la stabilité de cette interface dépendrait elle-même de celle de l'environnement physique. Quand Walsh inclut la divergence équatoriale dans les systèmes du large il fait référence du Pacifique Équatorial Est qui est normalement toute l'année en situation d'upwelling au moins à l'Ouest des Galapagos (Thomas, 1979), ce qui peut lui assurer la stabilité requise. Il n'en est pas de même dans l'Atlantique Est, où l'upwelling équatorial est un phénomène saisonnier limité aux 3-4 mois d'été, alors que le reste de l'année c'est la situation tropicale typique qui est de règle. Ceci amène à la question suivante, si l'on inverse la proposition de Walsh : l'absence de contraste entre les biomasses et les productions des deux situations, la conservation de la relation nitrate/température indicateur de la constance de la consommation des sels nutritifs permettent-elles de conclure que le passage de la situation tropicale typique à la situation d'upwelling ne modifie pas l'environnement physique de l'écosystème ?

## CONCLUSION

Les mesures faites le long de 4°W par le N/O Capricorne ont conduit à certaines conclusions exposées d'autre part (Voituriez *et al.*, 1982; Voituriez, sous presse) et résumées ici. Il n'y a pas de variations saisonnières significatives des mélanges verticaux entre le Courant Équatorial Sud de surface et le Sous Courant Équatorial qui pourraient expliquer, par la turbulence imposée

au phytoplancton, la non-consommation des sels nutritifs en période d'upwelling. Cela se traduit par une conservation des gradients thermiques verticaux, et donc de la stabilité. L'on passe de la situation tropicale typique à la situation d'upwelling par une remontée globale des masses d'eau sans altération des gradients de température et de nitrate. Ceci veut dire que les mouvements verticaux dans l'upwelling équatorial se traduisent par une remontée de la nitracline et de la thermocline jusqu'à la surface, sans que soient décelées de modifications sensibles dans leur structure verticale, dans la stabilité, et dans les mélanges turbulents. Ceci dénote une certaine stabilité structurelle de la nitracline, qui dans les situations tropicales typiques constitue justement le lieu privilégié de la production primaire (Herbland, Voituriez, 1977; 1979). On est alors fondé à se demander si, au-delà de la conservation des biomasses, des productions et de l'environnement physique, il n'y a pas tout simplement conservation de l'écosystème lorsque l'on passe de la structure tropicale typique à la situation d'upwelling. On ne dispose pas des données qualitatives suffisantes pour répondre définitivement à cette question, cependant un certain nombre d'observations vont dans ce sens : 1) la relation linéaire entre le poids sec de zooplancton et la chlorophylle *a* que l'on observe et qui indique un couplage zooplancton phytoplancton, n'est pas significativement différente en Situation Tropicale Typique ou en situation d'upwelling (Le Borgne, 1981); 2) il n'y a pas de modification de la taille des organismes zooplanctoniques entre les deux situations (Voituriez *et al.*, 1982); 3) à partir d'une analyse en composantes principales sur les paramètres suivants : pourcentages pondéraux des principaux taxons, poids secs sans cendre, teneurs en carbone, azote, phosphore, rapport poids sec/volume déplacé,

poids sec par mètre carré, taux de respiration et d'excrétion, divers rapports d'excrétion et de constitution du zooplancton, valeur du gradient thermique maximum, Le Borgne et Roger (sous presse) arrivent à la conclusion que les variables utilisées ne permettent pas de distinguer l'upwelling équatorial des situations tropicales typiques.

Toutes ces observations forment un faisceau cohérent d'indices qui vont dans le même sens, et invitent à extrapoler en concluant que l'upwelling équatorial ne semble pas modifier l'écosystème tropical typique, et donc qu'en dépit des apparences (présence de nitrate en surface), l'upwelling équatorial de l'Atlantique oriental est à classer du point de vue du fonctionnement dans les systèmes tropicaux typiques.

Par analogie avec le Pacifique équatorial, Merle (1980) a suggéré que la saison chaude observée annuellement dans l'Atlantique équatorial pouvait être comparée au phénomène El Niño qui, sur une base pluriannuelle, perturbe les upwellings du Pacifique Est. Les observations faites pendant le très fort événement de type El Niño de 1982-1983 par Barber *et al.* (1983), montrent que dans ce cas la relation  $T/NO_3$  ne se conserve pas et que la diminution de la consommation de sels nutritifs en période El Niño est vraisemblablement due à des modifications des conditions de stabilité et de mélange. Ils rejoignent ainsi les conclusions précédentes sur les relations entre la stabilité de l'environnement et la production primaire, et montrent que de ce point de vue le phénomène El Niño est vraisemblablement une perturbation beaucoup plus importante que ne l'est dans l'Atlantique le passage des conditions d'upwelling à la Structure Tropicale Typique.

## RÉFÉRENCES

- Barber R. T., Ryther J. H., 1969. Organic chelators: factors affecting primary production in the Cromwell current upwelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 3, 191-199.
- Barber R. T., Zuta S., Kogelschatz J., Chavez F., 1983. Temperature and nutrient conditions in the Eastern Equatorial Pacific, October 1982. *Trop. Ocean Atmos. Newslett.*, 16.
- Herbland A., Voituriez B., 1977. Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. I. Distribution du nitrate et production primaire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15, 47-55.
- Herbland A., Voituriez B., 1979. Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. *J. Mar. Res.*, 37, 87-101.
- Herbland A., Le Borgne R., Voituriez B., 1973. Production primaire secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 4, 1, 1-75.
- Jones G. E., Thomas W. H., 1958. The effects of organic and inorganic micronutrients on the assimilation of  $C^{14}$  by planktonic communities and on bacterial multiplication in tropical Pacific sea water, in: *Physical, chemical and biological oceanographic observations obtained on expedition Scope in the eastern tropical Pacific November-December 1956*, edited by R. W. Holmes, *Spec. Sci. Rep. US Fish and Wildlife Serv.*, 279, 87-99.
- Le Borgne R., 1981. Relationships between the hydrological structure, chlorophyll and zooplankton biomasses in the Gulf of Guinea. *J. Plankton Res.*, 3, 577-592.
- Le Borgne R., Roger C. (sous presse). Caractéristiques de la composition et de la physiologie des peuplements hautiers de zooplancton et de micronecton du Golfe de Guinée. *Océanogr. Trop.*
- Merle J., 1980. Variabilité thermique annuelle et interannuelle de l'Océan Atlantique équatorial Est. L'Hypothèse d'un El Niño. *Oceanol. Acta*, 3, 2, 209-220.
- Oudot C. (sous presse). Distribution des sels nutritifs ( $NO_3$ ,  $NO_2$ ,  $NH_4$ ,  $PO_4$ ,  $SiO_3$ ) dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. Trop.*
- Schemminda R., Schulz S., Nehring D., 1972. Beiträge der DDR zur Erforschung der küstennahen Wasserauftriebsprozesse im Ostteil des nördlichen Zentralatlantiks Teil 1: Das Ozeanographische Beobachtungsmaterial der Messfahrt 1970.
- Schemminda R., Nehring D., Schulz S., 1975. Ozeanologische Untersuchungen zum Produktionspotential der nordwestafrikanischen Wasserauftriebs Region 1970-1973. *Geod. Geophys. Veröffentlich.*, 4, 16, 85 p.
- Sorokin Y. I., Sokhanova L. N., Konovalova G. V., Pabelyeva F. V., 1975. Production primaire et phytoplancton de la divergence équatoriale du Pacifique oriental, in: *Travaux de l'Institut Océanologique Shirshov de l'Académie des Sciences de l'URSS, tome 102, 108-122* (en russe; traduction H. Rotschi).
- Thomas W. H., 1979. Anomalous nutrient chlorophyll interrelationships in the offshore eastern tropical Pacific Ocean. *J. Mar. Res.*, 37, 327-335.
- Voituriez B., 1980. Campagnes Cyprea. L'upwelling équatorial du Golfe de Guinée juin-septembre 1982. *Résultats des Campagnes à la mer n° 19, Publications du Centre National pour l'Exploitation des Océans*.
- Voituriez B., 1981. The equatorial upwelling in the eastern Atlantic: problems and paradoxes, in: *Coastal upwelling research*, edited by F. A. Richards, American Geophysical Union, 95-106.
- Voituriez B. (sous presse). Les variations saisonnières des courants équatoriaux à 4°W et l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée. 1 - Le Sous-Courant Équatorial. *Océanogr. Trop.*
- Voituriez B., Herbland A., Le Borgne R., 1982. L'upwelling équatorial de l'Atlantique Est pendant l'Expérience Météorologique Mondiale (PEMG). *Oceanol. Acta*, 5, 3, 301-314.
- Walsh J. J., 1976. Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 1-13.