

ÉTUDE DU PHYTOPLANCTON SUR LE PLATEAU CONTINENTAL DE CÔTE D'IVOIRE

III. FACTEURS DYNAMIQUES ET VARIATIONS SPATIOTEMPORELLES

Y. DANDONNEAU

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M.
Centre de Recherches Océanographiques. B.P. 118. Abidjan (Côte-d'Ivoire)

RÉSUMÉ

Des observations portant sur la production primaire ont été régulièrement suivies depuis octobre 1967 à une station côtière près d'Abidjan. De plus, une série de campagnes couvrant tout le plateau continental, ainsi que quelques campagnes éparses, permettent d'avoir une vue d'ensemble des variations géographiques. Cette étude a été réalisée principalement à partir de comptages de cellules, mais aussi de mesures de chlorophylle « a » et de fixation de carbone 14 , et met en évidence les facteurs dynamiques de la production primaire et leurs modalités d'action.

Le courant de Guinée entraîne vers l'est presque toute l'année des eaux rajeunies par un « upwelling » quasi permanent qui s'exerce à l'ouest du golfe Ivoirien. Il en résulte une distribution dissymétrique du phytoplancton, les eaux plus mûres s'accumulant à l'est près du Cap des Trois Pointes.

Le phénomène le plus marquant et le plus régulier est chaque année la grande saison froide due à un « upwelling » qui a lieu pendant l'hiver austral, et qui déclenche une longue et intense poussée phytoplanctonique. Deux saisons de décharge des rivières en juin-juillet et novembre-décembre, et des petites périodes froides entre janvier et mai, liées à l'« upwelling » de l'ouest, interrompent la saison chaude pauvre par autant de petites poussées de phytoplancton ; mais seule parmi elles, la petite saison froide de janvier semble fidèle, les autres variant en nombre et en date et les saisons de décharge passant parfois inaperçues dans leurs conséquences.

La production nette de carbone est évaluée en moyenne à $169 \text{ g/m}^2/\text{an}$ à la station côtière d'Abidjan. Sur l'ensemble du plateau continental, elle varie entre 94 et $211 \text{ g/m}^2/\text{an}$, la zone la plus riche bordant le sud-est de la région la plus favorable à l'upwelling.

ABSTRACT

Phytoplanktonic parameters were regularly measured since October 1967, at a coastal station near Abidjan. Moreover, a series of surveys over the whole continental shelf, and some scattered cruises lead to a description of geographical variations. This work was mainly realized from cells counts, and also from chlorophyll « a » and ^{14}C fixation measurements. It makes evident primary production dynamic factors and their modalities.

The Guinea Current carries eastward waters which are made juvenile by an almost permanent upwelling taking place in the West of the Ivory Coast. An asymmetrical distribution of phytoplankton results, mature waters being piled up near Cape Three Points.

The most striking and regular phenomenon every year is the great cold season caused by an upwelling which takes place during austral winter and induces a durable and intense phytoplanktonic bloom. During the oligotrophic

warm season, two river discharge seasons in June-July and November-December, and short cold periods taking place between January and May induce secondary phytoplanktonic blooms; among them, only the short January cold period seems to occur regularly every year; the others vary both in number and date, and sometimes, the discharge seasons influence is not apparent.

Mean net carbon production is estimated to be 169 g/m²/year at the Abidjan coastal station. On the whole continental shelf, it lies between 94 and 211 g/m²/year, the richest area being at the south east edge of the upwelling region.

INTRODUCTION

Des études océanographiques suivies sont assez récentes en Côte d'Ivoire et commencent à apporter le complément indispensable aux résultats ramenés par les grandes croisières qui sont passées dans cette région. L'une des dernières a été réalisée dans le cadre du programme « Equalant » (1963-1964) et a servi de support aux travaux de NELLEN (1967) et MAHNKEN (1969); mais ces travaux ne portent que sur de courtes périodes et une petite partie seulement des observations intéresse le plateau continental de Côte d'Ivoire; le contexte physico-chimique très complet qui entoure ces observations ne peut pas être étendu à d'autres moments de l'année. Des activités de pêche variées et en expansion en Côte d'Ivoire donnent de l'intérêt à des travaux suivis pendant plusieurs années près des côtes où ont lieu la plupart des enrichissements susceptibles d'influencer le niveau des stocks de poissons.

VARLET (1958) dans une étude physico-chimique du milieu marin à Abidjan, s'est intéressé aussi à la production primaire; bien que ses observations ne proviennent que du wharf de Port Bouet, son analyse des relations du milieu hydrologique avec la production primaire s'est trouvée confirmée en grande partie par REYSSAC (1970). Cet auteur, après trois années d'observations (1964-1967) a tracé les grandes lignes des variations annuelles du phytoplancton au large de la Côte d'Ivoire, utilisant pour cela des comptages de microplancton de filet, des mesures de teneur en chlorophylle « a » et des déterminations de productivité au carbone quatorze.

L'étude qui suit a pour objet d'approfondir ces résultats en s'appuyant sur une série d'observations ininterrompues depuis octobre 1967, et beaucoup plus étendues dans l'espace puisqu'elles couvrent tout le plateau continental du Cap des Palmes au Cap des Trois Pointes (fig. 1). Ces observations comprennent :

- des comptages de microplancton;
- des mesures de chlorophylle « a »;
- des mesures de productivité au ¹⁴C.

Elles sont en général accompagnées de mesures de température et de salinité, ainsi que de transparence au disque de Secchi.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Comptages

Ils sont faits après sédimentation suivant la méthode d'UTERMOHL (1931). Le microplancton (diatomées et dinoflagellés identifiables) est compté au microscope inversé avec un grossissement égal à 80, en contraste de phase. Des comptages de nannoplancton ont été faits de la même manière, grossi 320 fois; mais leurs résultats dépendent beaucoup de l'opérateur, la confusion avec des débris organiques (autour desquels le nannoplancton est souvent agglutiné) étant très fréquents. Aussi n'y ferons-nous pas appel pour l'interprétation des phénomènes, sans toutefois ignorer leur importance capitale (WAUTHY, DESROSIÈRES, LE BOURHIS, 1967); en Côte d'Ivoire, le rapport en effectifs microplancton/nannoplancton varie de 1 % à 10 % en moyenne. De toute façon, la teneur en chlorophylle « a » donnant la meilleure estimation de la biomasse phytoplanctonique à la portée d'une technique simple, les comptages seront surtout utilisés comme témoins des conditions écologiques. Le fait qu'on néglige la fraction du phytoplancton de taille inférieure à 20 microns devient alors secondaire.

Chaque comptage est fait à partir d'un échantillon de 100 ml fixé au lugol; les espèces abondantes sont comptées sur une fraction connue de ces 100 ml, et une observation rapide du reste de la cuve à sédimentation permet d'y dénombrer les espèces plus rares. Jusqu'en juin 1969, trois prélèvements étaient pris à chaque niveau à quelques minutes d'intervalle; ceci a permis de constater que l'erreur d'échantillonnage était toujours très faible par rapport aux différences qui existaient d'un niveau à l'autre, et surtout d'une station à l'autre. Il s'est donc révélé plus rentable de disperser les échantillons afin d'avoir une meilleure couverture géographique.

Le fait de considérer une chaîne comme unité a pour résultat d'attribuer la même valeur à une cellule qu'à plusieurs dizaines de cellules identiques reliées en chaîne. D'autre part, on attribue une valeur double à une chaîne qui se serait brisée en deux. Cette technique de comptage, bien que très

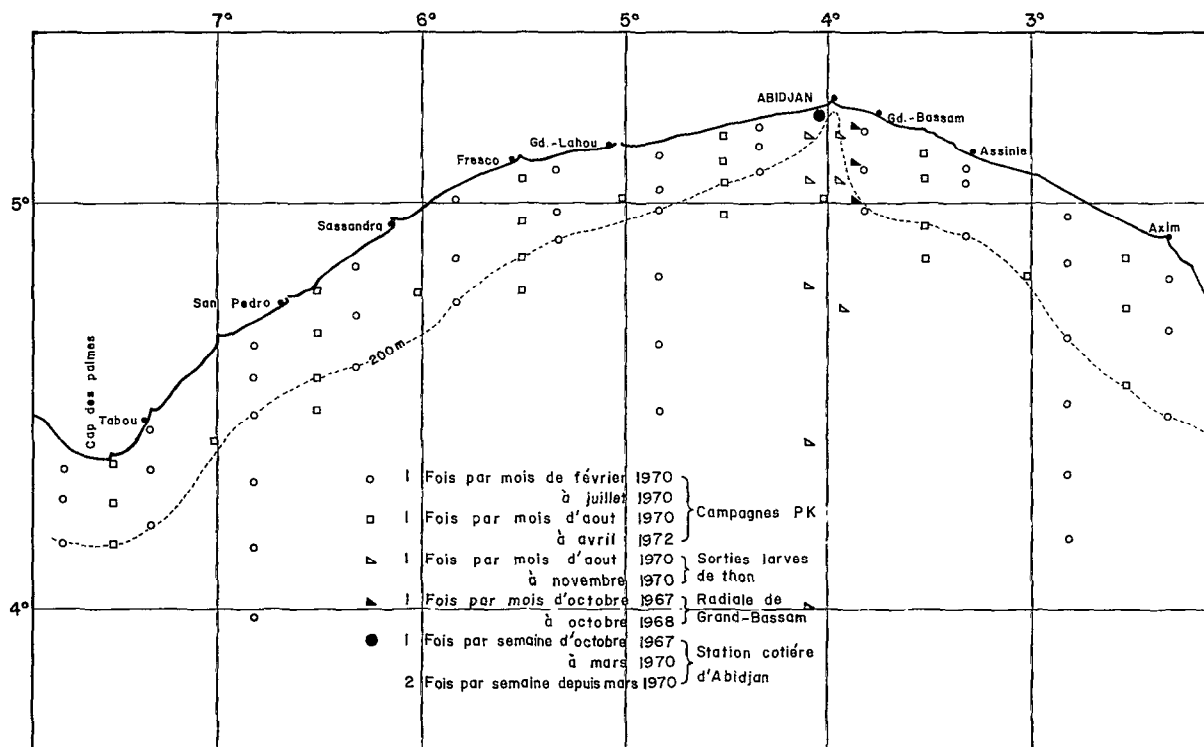


Fig. 1. — Position et fréquence des stations d'observation (échelle des latitudes dilatée par rapport à celle des longitudes).

controversée présente toutefois des avantages qui ont guidé notre choix.

— Dans une cuve à sédimentation, ce sont les chaînes, et non les cellules, qui se répartissent au hasard. Ces dernières sont surdispersées et le comptage doit donc être poursuivi jusqu'à des nombres beaucoup plus élevés.

— L'unité détectée par le brouteur est la particule isolée, chaîne ou cellule libre.

— Par ailleurs, au même titre qu'une cellule, une chaîne croît et se divise. Cette division est souvent une rupture accidentelle (grazing surtout) mais constitue aussi un processus normal, chez *Chaetoceros affinis* par exemple.

— La différence de biomasse entre une chaîne et une cellule de la même espèce, est du même ordre qu'entre les plus grosses et les plus petites cellules d'espèces différentes.

— Le seul remède qu'on y connaisse, pondérer par les volumes spécifiques des cellules, échoue sur le degré de remplissage des cellules, très variable lui aussi.

De nombreuses espèces ont été rencontrées au cours de ces comptages. Quatre vingts d'entre elles,

choisies parmi les plus abondantes et les plus facilement identifiables, ont fait l'objet d'une étude antérieure sur leurs affinités (DANDONNEAU, 1971). REYSSAC et ROUX (1972), dans un travail analogue, trouvent ces affinités trop incertaines et n'insistent pas sur la recherche de la signification écologique des groupes qu'ils obtiennent. Celle-ci cependant a pu être précisée et s'est avérée très utile pour l'interprétation des résultats des comptages.

2. Fixation de carbone quatorze

Des mesures de production primaire ont eu lieu à la station côtière, à deux milles à l'ouest d'Abidjan, sur fonds de 25 mètres, et sur la radiale de Grand-Bassam (3°45' Ouest) sur fonds de 30, 50 et 200 mètres. La méthode utilisée ne porte que sur l'eau de surface et consiste en des incubations dans les conditions de surface sur le pont du navire, d'une durée moyenne de une à deux heures. Le comptage des filtres est effectué par l'« Agence Internationale pour les Déterminations de ¹⁴C » à Charlottenlund, qui a fourni le matériel.

L'absence de mesures en profondeur limite l'utilisation des résultats; cependant, il est possible de déduire les conditions dans toute la colonne d'eau

à partir des observations de surface (DANDONNEAU, 1972). Les travaux de REYSSAC (1969) à Abidjan et DUFOUR et MERLE (1972), à Pointe-Noire dans une zone analogue offrent des éléments de comparaison.

3. Chlorophylle « a »

Les concentrations en chlorophylle « a » ont été déterminées par spectrophotométrie après filtration sur filtre Whatman GF/C en fibre de verre et extraction par l'acétone à 90 %. Un stockage d'une durée de une à six semaines a parfois été imposé et s'est fait au froid et à l'obscurité après dessiccation. Les équations de LORENZEN (1967) permettent de calculer les teneurs en chlorophylle « a » et en phéophytine en utilisant les densités optiques des extraits à 750 et 665 millimicrons, avant et après acidification, et une lecture à 430 millimicrons fournit le rapport D 430/D 665 très utile pour la connaissance de l'état physiologique des cellules (MARGALEF, 1963).

La plupart des données utilisées proviennent de la surface. DANDONNEAU (1972) montre en effet que, sur le plateau continental de Côte d'Ivoire, la plupart des modifications d'un des facteurs dynamiques principaux se répercutent sur les paramètres phytoplanctoniques de surface; l'eau de surface, dans tous les cas en saison riche, et presque toujours en saison pauvre, est très voisine de la couche la plus riche dont elle est une image assez fidèle; de plus il n'a jamais été observé, durant les deux années sur lesquelles est basé le travail cité ci-dessus, de différenciation verticale conduisant à des profils verticaux à deux ou plusieurs maximums. Un ordre de grandeur des paramètres recherchés sera donc obtenu à partir de la valeur trouvée en surface sachant, que, d'une manière générale, les eaux caractérisées par des paramètres à valeur maximum sont d'autant plus proches de la surface que ces valeurs maximales sont élevées. Les valeurs maximales s'élevant d'autant plus que les eaux sont plus riches, on peut donc admettre que les prélèvements de surface sont d'autant plus représentatifs pour notre analyse que les eaux sont plus riches. Cette hypothèse est confirmée par BAINBRIDGE (1960) qui, en Sierra Leone, dans une zone d'estuaire, ne trouve pas de différence appréciable dans les eaux en surface et à 10 mètres de profondeur dans l'estuaire durant toute l'année, et observe un maximum de cellules en surface à l'embouchure pendant les saisons riches.

Le paramètre qui s'est révélé le plus riche en information est le comptage de cellules : la composition spécifique des populations permet en effet des hypothèses sur l'origine de l'eau et des enrichis-

sements éventuels. De plus, au cours du développement d'une poussée, la concentration en cellules croît plus longtemps que la teneur en chlorophylle et que la fixation de carbone; les gradients de concentration en cellules offrent donc une image plus large de l'extension d'une poussée de phytoplancton. Enfin, les comptages étant faits à terre, le travail en mer est réduit au minimum et peut être réalisé sans personnel qualifié ni bateau spécialisé.

CONDITIONS HYDROLOGIQUES

Les eaux superficielles du golfe ivoirien entrent bien dans la classification proposée par BERRIT (1961) pour les eaux du golfe de Guinée, de part et d'autre de l'isotherme 24° et de l'isohaline 35 ‰; cette classification, adoptée par de nombreux auteurs, définit quatre catégories d'eaux :

— Les eaux chaudes et salées ont leur origine dans l'Atlantique tropical où elles se forment en surface. Elles sont toujours pauvres en phytoplancton lorsqu'elles arrivent devant la Côte d'Ivoire.

— Les eaux chaudes dessalées recouvrent les précédentes aux embouchures ou à la suite des pluies. Elles occupent en permanence le fond du golfe de Guinée et une vaste zone au large du Libéria et s'étendent plus ou moins selon les saisons.

— Les eaux froides et salées, recouvertes en général par les autres, peuvent être portées en surface par un mouvement d'« upwelling ». Elles sont riches en sels nutritifs et provoquent alors un démarrage très rapide de l'activité biologique.

— Les eaux froides dessalées se forment par mélange des précédentes avec les eaux de pluie et de ruissellement.

Ces eaux, en surface du moins, sont presque toujours entraînées vers l'est par le courant de Guinée. Ce transport se renverse lorsque le sous-courant, décrit par LEMASSON et REBERT (1973), situé sous le courant de Guinée et coulant vers l'ouest se fait sentir jusqu'en surface (fig. 2).

La région étudiée est connue depuis très longtemps comme le siège d'un « upwelling » intense qui s'exerce chaque année pendant l'hiver austral. D'autres « upwellings » interviennent au cours de l'année ainsi que des dessalures à la suite des pluies. MORLIÈRE (1970), à partir des résultats de quatre années d'observations, précise l'époque et la durée des saisons devant Abidjan :

— De fin juillet à début octobre, un « upwelling » actif dans la partie ouest du golfe Ivoirien détermine

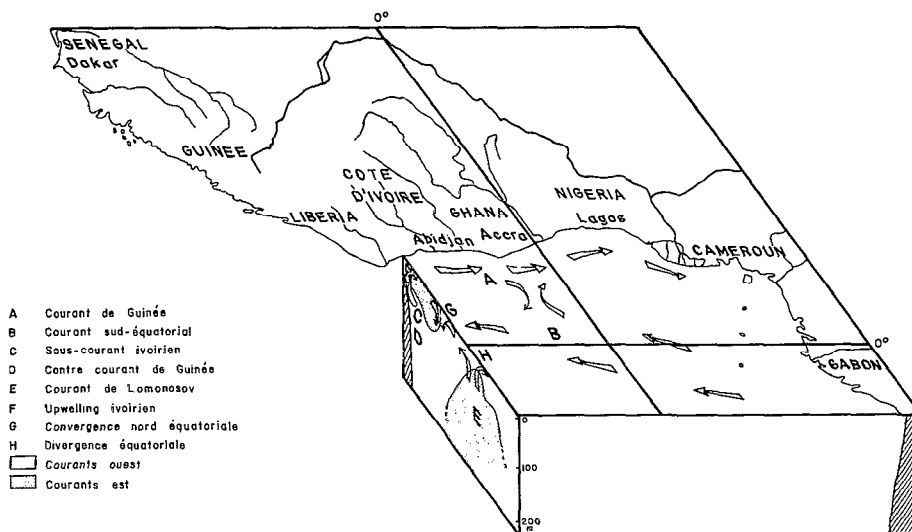


Fig. 2. — Diagramme montrant les principaux traits de la circulation océanique dans la région d'Abidjan.

une saison froide qui, selon les années, est stable ou présente des ralentissements. Les eaux y sont froides et salées, fertiles, et souvent mélangées en surface à des eaux saumâtres consécutives à la saison des pluies de mai-juin-juillet.

— Une petite saison chaude lui succède lorsque l'« upwelling » cesse, permettant aux eaux guinéennes chaudes de s'écouler le long de la côte. Ces eaux sont peu salées et la dessalure s'accroît au moment des crues des rivières ivoiriennes qui se situent à cette saison.

— En janvier, un « upwelling », moins intense que celui de grande saison froide, amène assez fidèlement une petite saison froide qui dure environ une quinzaine de jours.

— Cette petite saison froide reste latente et peut se répéter à plusieurs reprises, au cours de la grande saison chaude qui lui succède; on assiste alors au remplacement à la côte des eaux tropicales pauvres chaudes et salées par des eaux froides plus fertiles. Cette situation se prolonge jusqu'en juin où vient s'ajouter la dessalure provoquée par la saison des pluies.

Le golfe Ivoirien se présente donc comme une région où les eaux sont très changeantes et toujours en mouvement. Les eaux froides y jouent un rôle important par la durée et la fréquence de leurs remontées en surface. REYSSAC (1970) souligne le rôle primordial de ces saisons froides : ce sont elles qui, finalement sont responsables des fortes différences qui apparaissent d'une année à l'autre.

MODALITÉS DES ENRICHISSEMENTS

On rencontre dans le golfe Ivoirien les formes d'enrichissement en sels nutritifs les plus communes dans l'océan.

— remontées en surface d'eaux froides riches en sels nutritifs.

— production au niveau de la thermocline où la lumière peut parvenir à ces mêmes eaux.

— apports terrigènes au moment des pluies ou des crues des rivières, dont l'effet fertilisant, mal connu, est assez variable en intensité et en qualité.

— reminéralisation aux termes de la chaîne alimentaire qui libère peu à peu des sels nutritifs directement utilisables par la photosynthèse.

Ces quatre formes d'enrichissement interviennent séparément ou se combinent et revêtent des aspects très variés selon le lieu, l'époque, ou l'eau sur laquelle ils s'exercent. Les « upwellings » donnent lieu, bien sûr, aux dépôts les plus importants de la chaîne alimentaire, mais seules ressources en période pauvre, les autres facteurs d'enrichissement permettent le maintien des populations des stades ultérieurs de la chaîne, et jouent ainsi un grand rôle dans le niveau de la biomasse de ces populations.

1. Remontées d'eau froide en surface

Excepté en grande saison froide, de juillet à septembre, où, en général un régime permanent d'« upwelling » s'établit, les remontées d'eau froide

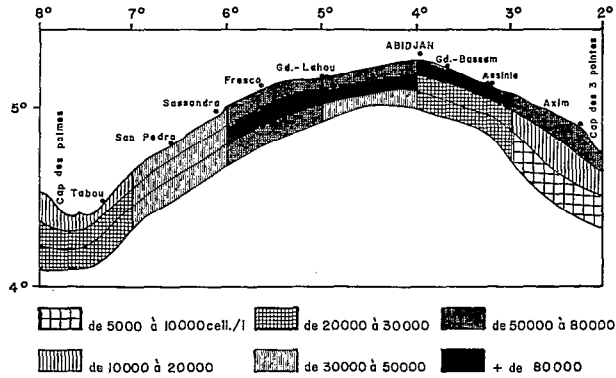


Fig. 3. — Conditions moyennes de grande saison froide (d'après les résultats des PK 12, 13, 23 et 24). L'upwelling actif à l'ouest d'Abidjan engendre une zone riche vers l'est et vers le large, qui va ensuite en s'appauvrissant. (Échelle des latitudes dilatée).

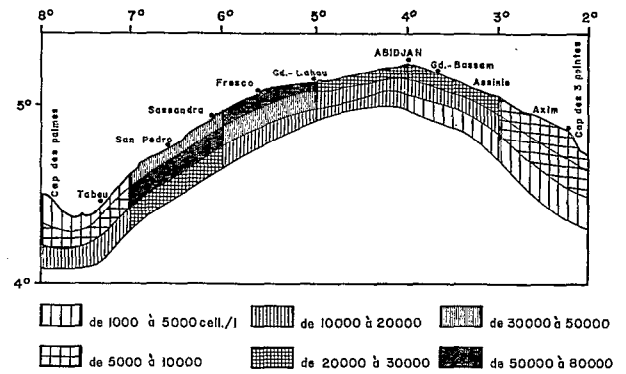


Fig. 4. — Conditions moyennes de petite saison froide (d'après les résultats des PK 9, 25 et 27). L'upwelling étant moins intense et limité à une zone plus occidentale qu'en grande saison froide, le développement phytoplanctonique a lieu plus à l'ouest et les concentrations atteintes sont moins élevées. (Échelle des latitudes dilatée).

présentent la plupart du temps un caractère bref et instable. INGHAM (1970) fait la distinction entre deux phénomènes :

— L'existence du Courant de Guinée et du sous-courant Ivoirien, grossièrement séparés par la thermocline, entraîne un relèvement vers le nord du plan thermoclinial. Des changements de vitesse de ces courants peuvent amener, près de la côte, l'eau profonde en surface. Mais celle-ci n'est pas ou peu entraînée vers le large, et donc pas renouvelée. C'est ce qui se passe en général au cours de la grande saison chaude.

— Pendant la grande saison froide, les vents de secteur sud-ouest ajoutent à cette situation un entraînement des eaux vers le large et un renouvellement permanent de l'eau à la côte (VERSTRAETE, 1970), tandis que les eaux remontées en surface peuvent être transportées très loin au large.

Particulièrement évident sur des courbes de variations annuelles (fig. 21), l'effet enrichissant des grandes saisons froides en Côte d'Ivoire est connu depuis longtemps (VARLET, 1958).

Parmi les campagnes PK, certaines ont été réalisées au cours de saisons froides, repérées soit par la température, soit indirectement par des pics de microplancton qui apparaissent sur la figure 21. Les figures 3 et 4 montrent les concentrations moyennes en microplancton en surface pendant les grandes saisons froides, et les petites saisons froides.

Dans les deux cas, les concentrations maximales sont atteintes dans la partie centrale du golfe Ivoirien, tandis qu'aux deux extrémités, les eaux sont moins riches. A l'ouest, la concentration moyenne en microplancton croît de la côte vers le

large, tandis qu'à l'est, l'inverse se produit : les eaux juvéniles qui remontent dans la région de Tabou sont pauvres en phytoplancton. Elles sont transportées vers l'est et vers le large avant que le développement du phytoplancton ne donne lieu à une poussée qui se développe dans la partie centrale du golfe, puis est tassée à la côte et s'atténue vers l'est.

La zone intéressée est beaucoup plus vaste en saison froide : l'« upwelling » y est plus intense et s'exerce sur une plus grande longueur de côte. D'autre part, en petite saison froide, des températures plus élevées permettent une évolution plus rapide des poussées, qui sont encore abrégées par des disponibilités en sels nutritifs plus réduites. Enfin, en petite saison froide, la couche d'eau tropicale chaude et pauvre en surface tend à recouvrir les eaux que l'« upwelling » porte en surface au Cap des Palmes.

Ce schéma général, qui apparaît sur des moyennes recouvre de nombreuses variations :

Il peut s'écouler un décalage assez long entre l'apparition des eaux froides (moins de 24 °C) à la station côtière d'Abidjan, et celle de la poussée de phytoplancton : 20 jours en 1969, 17 jours en 1970, 30 jours en 1971, 23 jours en 1972. Ces retards sont très supérieurs au délai nécessité par le phytoplancton pour consommer les sels nutritifs, et sont dus à la permanence du mouvement d'« upwelling », qui fait qu'à la côte, on ne trouve que des eaux juvéniles qui sont entraînées vers le large avant que le plancton ait le temps de s'y développer. Les poussées de phytoplancton apparaissent donc d'abord au large, puis se rapprochent de la côte lorsque l'« upwelling » faiblit. Lorsque les populations riches atteignent la côte, on peut même dire que l'« upwel-

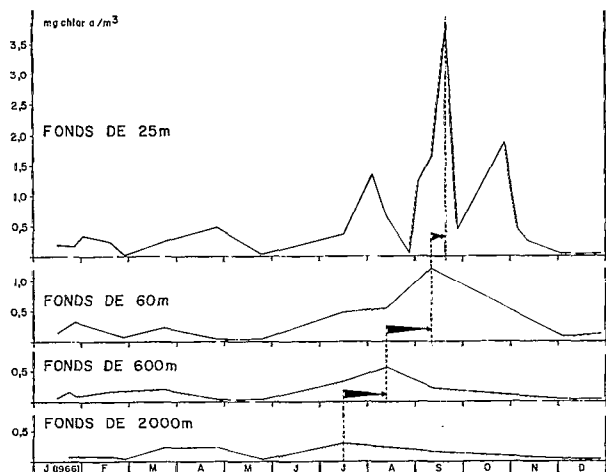


Fig. 5. — Déplacement du maximum de chlorophylle « a » vers la côte au cours de la grande saison froide (Modifié Reyssac, 1970) : vers la mi-juillet, lorsque les eaux froides arrivent en surface, la vitesse verticale de l'upwelling est maximum, et les eaux remontées sont éloignées vers le large où a lieu le développement du phytoplancton. Cet éloignement ralentit au fur et à mesure qu'on avance dans la grande saison froide, jusqu'à devenir nul et le maximum de chlorophylle migre jusqu'à la côte.

ling » a cessé, du moins à la longitude de la station côtière; ceci ne signifie pas que la saison froide est terminée : les eaux froides, le courant de Guinée ralentissant à cette époque, peuvent en effet se maintenir encore longtemps dans le golfe Ivoirien, et continuent d'être alimentées pendant quelque temps par la zone la plus favorable à l'« upwelling », dans l'ouest.

Une illustration de ce mouvement vers la côte du maximum de phytoplancton est fournie par les variations de la teneur en chlorophylle « a » en surface en 1966 sur une radiale (fig. 5) : les graphiques publiés par REYSSAC (1970) montrent en effet que ce maximum est atteint vers la mi-juillet sur les fonds de 2000 m (23 milles de la côte), vers le 10 août sur fonds de 60 mètres (3 milles de la côte), et vers le 20 septembre enfin à la station côtière.

Mais ceci est un cas schématique, que la répartition dans le temps des radiales a peut-être conduit à simplifier : l'« upwelling » de grande saison froide présente souvent des ralentissements, et surtout, ne s'exerce pas qu'à la côte : les remontées d'eau peuvent aussi se faire, fréquemment, au rebord du talus continental. Il se forme alors des cellules de circulation sur le plateau continental et une ligne de convergence peut apparaître, le long de laquelle les poussées de phytoplancton ont le temps de se développer près de la côte (fig. 6).

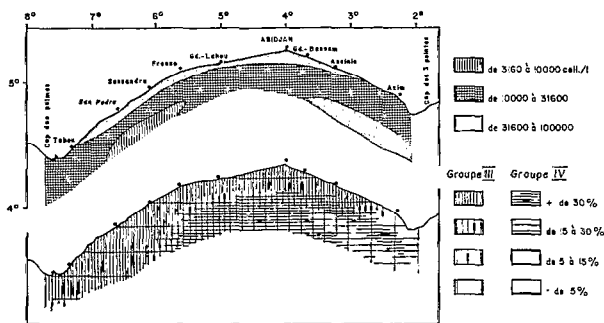


Fig. 6. — Répartition du phytoplancton en août 1970 (PK 12) en surface : les peuplements les plus denses sont à l'ouest et à la côte, et sont dominés par le groupe III. Au large, c'est le groupe IV qui domine dans des eaux plus océaniques qui ne sont pas repoussées vers le sud par l'upwelling de grande saison froide. (Échelle des latitudes dilatée).

Une autre cause de ce retard des poussées de phytoplancton à la côte vient aussi de la nécessité d'un « conditionnement » de l'eau (BARBER *et al.*, 1971), où interviennent la présence de germes, et aussi de substances organiques, principalement terrigènes. On conçoit aisément que ce « conditionnement » se fait d'une manière aléatoire et très dispersée : les apports terrigènes sont en effet répartis le long de la côte, à chaque débouché de lagune ou de rivière, et dans le temps, à chaque marée basse. Le démarrage des poussées se fait donc d'une manière très désordonnée, par l'apparition à certains moments et à certains endroits, de taches

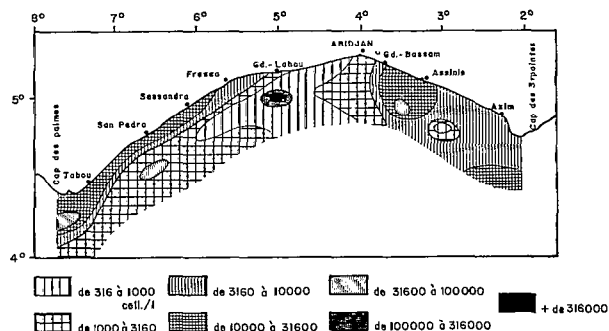


Fig. 7. — Déclenchement des poussées de grande saison froide (août 71, PK 23). Quoique très homogènes en température et en salinité les eaux du Golfe Ivoirien portent des peuplements en taches éparses, variées en composition et en densité. Devant Grand-Lahou, une tache d'eaux rouges très dense évolue au centre d'une zone encore très peu peuplée. Il s'agit probablement d'eaux très jeunes où la colonisation par le phytoplancton se fait encore d'une façon anarchique. Par la suite, les eaux rouges dominent jusqu'à la fin du mois de septembre, dues à *Gymnodinium splendens*. (Échelle des latitudes dilatée).

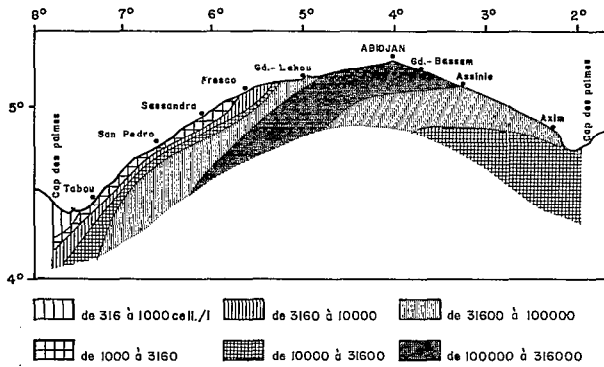


Fig. 8. — Distribution typique du phytoplancton en fin de grande saison froide (PK 13, septembre 1970). L'«upwelling» encore actif de Tabou à Fresco amène en surface des eaux riches en sels nutritifs. Le développement du phytoplancton se fait au cours du transport vers l'est par le courant de Guinée, et atteint son maximum dans le centre du Golfe ivoirien pour décroître ensuite. (Échelle des latitudes dilatée).

de phytoplancton où dominent des espèces différentes (fig. 7). Par la suite, par diffusion horizontale, ces taches se rejoignent et une espèce, ou un groupe d'espèces, finit par dominer. La zone la plus riche migre alors peu à peu vers la côte qu'elle atteint lorsque l'«upwelling» ne s'exerce plus que dans l'ouest (fig. 8).

Dans bien des cas, les eaux riches en cellules débordent largement le plateau continental, et leur limite vers le sud n'a pas pu être fixée. MAHNKEN (1969), sur une carte de l'atlantique équatorial en juillet-août 1963, montre l'existence d'une zone au large de la Côte d'Ivoire où la fixation de carbone dépasse $1000 \text{ g/m}^2/\text{jour}$, jusque vers 2° N (à 150 milles de la côte). MAZEIKA (1967), sur une carte des températures moyennes à 50 m en juillet-août-septembre; montre l'existence d'une crête thermique entre l'«upwelling» ivoirien et la divergence équatoriale.

En août 1972, des observations aériennes à l'aide d'une cellule à infra-rouges, n'ont pas mis en évidence entre Abidjan et l'équateur d'eaux à plus de 26° . Il semble donc que, chaque fois que la saison froide est bien marquée (1967, 1969, 1971, 1972), la couche superficielle d'eaux tropicales disparaît entièrement de la région qui devient alors très productive, tandis que ce phénomène reste très côtier lorsque la saison froide est peu marquée (1968, 1970).

Les petites saisons froides sont beaucoup plus brèves et occasionnent un refroidissement plus réduit; de plus, le vent ayant un moins grand rôle dans leur formation, le transport vers le large n'y est sensible qu'à l'ouest du golfe, et reste limité au plateau continental (INGHAM, 1970). Le transport

des eaux remontées à l'ouest se fait donc parallèlement à la côte, vers l'est, par le courant de Guinée, et on rencontre successivement des eaux juvéniles, des eaux au maximum de leur développement, et des eaux mûres (fig. 9, 10, 11).

Lorsque ces eaux froides restent suffisamment longtemps en surface, elles se réchauffent et se mélangent avec l'eau tropicale de surface. Si au

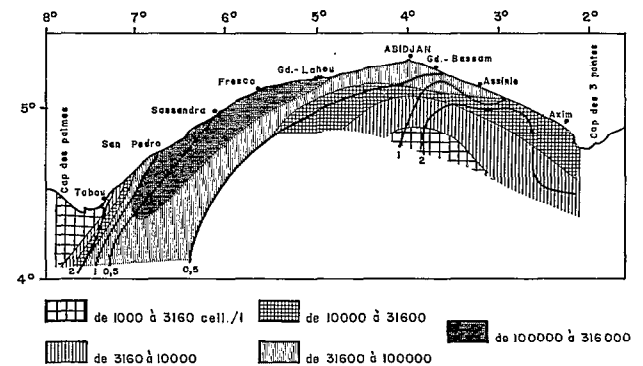


Fig. 9. — Répartition du phytoplancton en petite saison froide (PK 09, avril 1970). Comptages et diversité. A l'ouest, une zone à forts gradients fait passer des eaux libériennes pauvres à des eaux riches en cellules et peu diversifiées. Ces dernières prises par le courant de Guinée, vont en s'appauvrissant vers l'est à mesure que la diversité s'accroît. L'espèce dominante est *Hemiaulus indicus*, du groupe VIII, représentative des eaux chaudes et salées du large, et qui a bénéficié de l'apport de sels nutritifs d'un «upwelling» à l'ouest du Golfe. Les lignes en trait gras joignent les points d'égalité de diversité, indiquée sur la figure. (Échelle des latitudes dilatée).

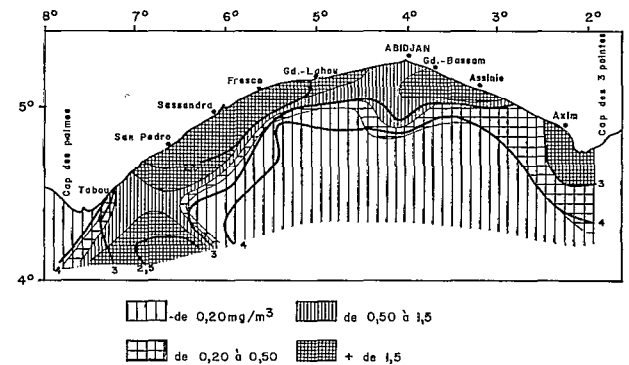


Fig. 10. — Répartition du phytoplancton en petite saison froide (PK 09, avril 1970). Chlorophylle «a» et rapport D430/D665 <2,5> à l'ouest du Golfe sont à l'origine de deux zones riches en chlorophylle, l'une suivant une évolution côtière avec une tendance à l'appauvrissement vers l'est, l'autre dérivant vers le sud-est où sa limite échappe à l'aire observée. Les eaux les plus riches ont une position plus côtière et plus occidentale qu'en grande saison froide. (Échelle des latitudes dilatée).

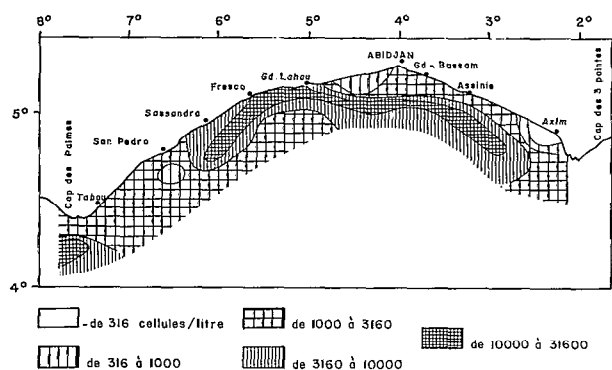


Fig. 11. — Répartition du phytoplancton en petite saison froide (PK27, février 1972). Les peuplements qui se sont multipliés à la faveur d'un upwelling semblent concentrés le long d'une ligne de convergence, et dérivent vers l'est, tandis qu'à l'ouest, l'upwelling a cessé. (Échelle des latitudes dilatée).

contraire, leur passage en surface est bref, le retour des eaux chaudes les recouvre, et il est arrivé que l'on observe à la station côtière des peuplements très denses sous la thermocline qui sont les fossiles des poussées de petites saisons froides, voués à une extinction rapide par le manque de lumière et l'enfoncement.

Les eaux de la thermocline, les plus touchées par ces phénomènes, se situent aux environs de la couche de courant à composante ouest-est nulle qui sépare le courant de Guinée du sous-courant Ivoirien (LEMASSON, REBERT, 1973). Ce sont donc des eaux peu mobiles qui peuvent rester longtemps devant la Côte d'Ivoire et être ainsi soumises à plusieurs reprises au cours de la grande saison chaude à des « upwellings » qui les portent en zone euphotique. Il en résulte probablement un appauvrissement en sels nutritifs dans la thermocline, qui apparaît mal sur les profils de concentration en phosphates sur la radiale de Bassam (fig. 15) (LEMASSON, 1973) mais qui est invoqué par INGHAM (1970) pour expliquer pourquoi les poussées de phytoplancton qui accompagnent les « upwellings » de petite saison froide ont souvent des caractéristiques assez modestes.

Toutefois, si la part de ces petites saisons froides dans la production annuelle est faible, elles contribuent au maintien de l'activité biologique pendant la grande saison chaude durant laquelle il est rare que des conditions oligotrophiques règnent dans tout le golfe Ivoirien plus de deux ou trois semaines.

Les figures 3 et 4 montrent les concentrations moyennes en microplancton en surface pendant les grandes saisons froides, et les petites saisons froides. On y voit que la zone la plus riche est décollée de la côte à l'ouest, et qu'elle occupe une position plus ouest en petite saison froide : en effet, les sels

nutritifs en moins grande abondance, et dans des eaux à température plus élevée, y sont consommés plus rapidement.

Au niveau du cap des Palmes, les eaux chaudes transportées par le courant de Guinée le long du Libéria forment un front avec les eaux juvéniles de la région d'« upwelling ». Ce front, que montre bien la répartition de la diversité phytoplanctonique (fig. 9), a été étudié par BAUDIN-LAURENCIN et REBERT (1970). Il peut s'en former un, analogue, au cap des Trois Pointes, si les eaux mûries de l'« upwelling » ivoirien rencontrent un autre « upwelling » au Ghana.

Ces résultats sont en accord avec les connaissances hydrologiques de l'« upwelling » (VERSTRAETE, 1970), le maximum de développement du phytoplancton se situant, à une distance vers l'est à partir de la zone la plus favorable à l'« upwelling », correspondant à un transport pendant 5 à 10 jours environ.

2. Production au niveau de la thermocline

La thermocline constitue un frein au mélange des eaux riches profondes avec les eaux chaudes superficielles plus légères, et elle renferme le plan qui sépare les eaux où les éléments nutritifs sont souvent limitants de celles où ils sont en excès. La production au niveau de la thermocline dépend donc de la position de ce plan par rapport à la limite inférieure de la zone euphotique, et se trouve stimulée lorsque la thermocline remonte. C'est donc un phénomène en partie lié à l'« upwelling » mais qu'il a paru bon de traiter dans un chapitre séparé :

En effet, même lorsque la couche homogène de surface est épaisse, une lumière résiduelle parvient jusqu'à la thermocline où se concentre la plus grosse partie de l'activité biologique. De plus, lors des remontées de la thermocline, une discontinuité intervient lorsque les eaux profondes arrivent près de la surface, la couche thermoclinale se dégradant dès que la couche homogène ne mesure plus que trois ou quatre mètres d'épaisseur ; les poussées de phytoplancton qui peuvent se développer sous ces trois ou quatre mètres d'eau (en général, moins de 50 % de la lumière incidente), sont beaucoup plus modestes que celles qui suivent un « upwelling » qui atteint la surface.

Un autre aspect important de la production au niveau de la thermocline est l'intensité du gradient de densité qui surmonte la couche profonde riche en sels nutritifs : plus ce gradient est intense plus les sels nutritifs mettent du temps à traverser la thermocline et à gagner les couches bien éclairées.

Les observations faites sur le phytoplancton portant pour la plupart sur l'eau de surface seront peu utiles à ce propos, et l'outil le plus adapté sera

le bathythermogramme; le gradient de densité est en effet très lié au gradient de température, et il est très facile de lire sur un bathythermogramme l'épaisseur de la couche homogène qui limite la pénétration lumineuse, et l'intensité du gradient de température qui freine la remontée des sels nutritifs. Les bathythermogrammes publiés par BERRIT *et al.* (1967, 1968) ont été triés et sont représentés sur les diagrammes (fig. 12 et 13) par un point dont l'ordonnée représente l'épaisseur de la couche homogène et dont l'abscisse représente l'épaisseur de la couche de gradient le plus fort (pour un écart arbitraire de 4 °C). Tous les bathythermogrammes ont pu être ainsi placés sur le diagramme, la principale difficulté venant de courbes en escalier où il est parfois difficile de trouver une couche homogène et une thermocline.

Les figures 12 et 13 montrent que, si l'ensemble des points est très dispersé, traduisant des oscillations amples de la thermocline, les valeurs moyennes par mois ou par secteur ont une répartition plus régulière :

— en août et septembre, la thermocline peu profonde et des gradients de température faibles favorisent une production élevée voisine de la surface. Le gradient se renforce en octobre, limitant les échanges, mais la couche homogène encore peu épaisse laisse passer la lumière. En novembre, la couche homogène atteint son épaisseur maximum et comme le débit des rivières est alors au plus fort, ces eaux turbides (fig. 14) absorbent toute la lumière et ne permettent pas de production au niveau de la thermocline. En décembre-janvier-février, la thermocline remonte et le gradient de température reste faible. Ceci conduit à des eaux où une production importante s'exerce au niveau de la thermocline; la position du mois de janvier sur ce diagramme semble anormalement basse, et due sans doute à un retard de la saison froide de janvier et à l'échantillonnage. Cette situation se dégrade jusqu'en juin où l'on trouve à nouveau une couche homogène épaisse et turbide (saison des pluies) et des gradients de température élevés, mais les points représentatifs des mois de mars-avril-mai sont très dispersés autour de leurs moyennes, la thermocline présentant durant

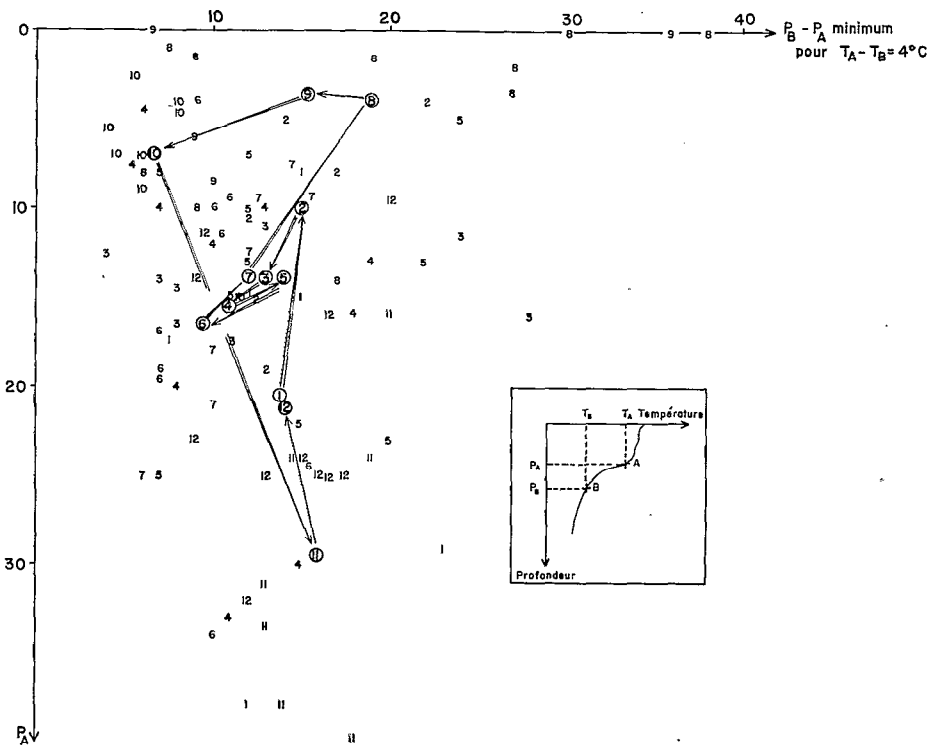


Fig. 12. — Points représentatifs des bathythermogrammes : répartition par mois (d'après les données de BERRIT *et al.*, 1967 et 1968). On observe une grande dispersion des points autour de leur moyenne, la thermocline étant presque toujours très instable en intensité et en profondeur. Toutefois les valeurs moyennes (encerclées) montrent de novembre à février, une remontée de la thermocline; de février à juillet, elle oscille à des profondeurs moyennes et le gradient de température tend à se resserrer lorsqu'elle s'enfonce; d'août à octobre, la couche homogène est très mince, et le gradient se resserré de plus en plus. (Les mois sont représentés par des nombres de 1 à 12).

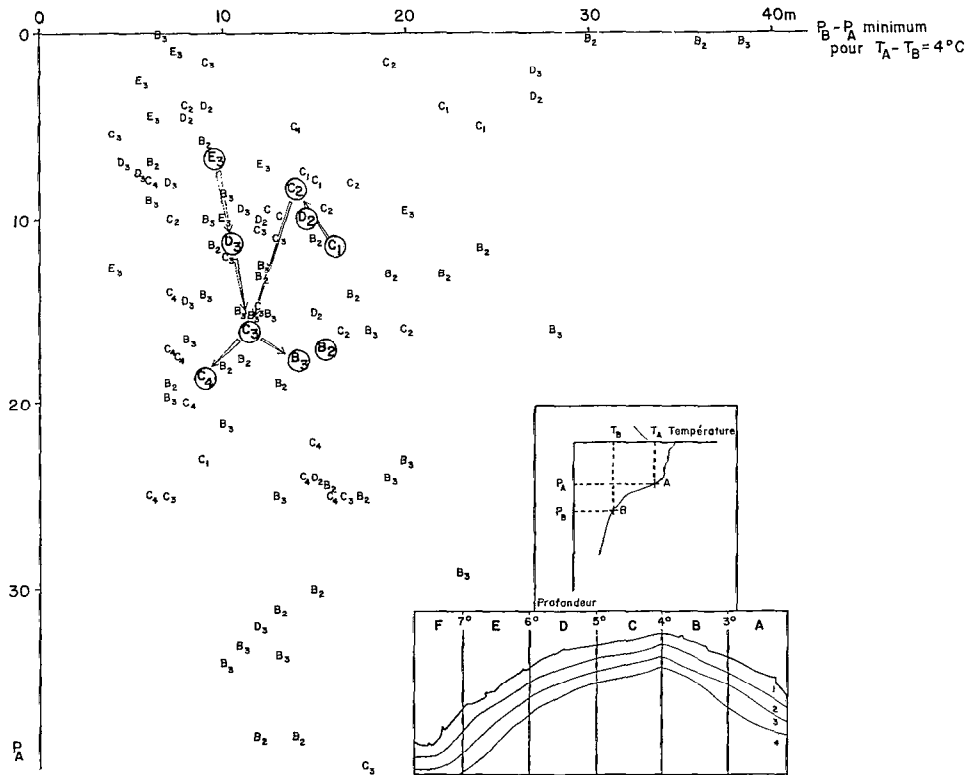


Fig. 13. — Points représentatifs des bathythermogrammes : répartition par secteur. (D'après les données de Berrit et al., 1967 et 1968). Là aussi une grande dispersion règne, mais les valeurs moyennes (encercleées) montrent pour la ligne de sonde 200 m (B₃, C₃, D₃ et E₃) un enfoncement et une légère dégradation de la thermocline d'ouest en est, tandis que de la côte vers le large (C₁, C₂, C₃ et C₄) la thermocline s'enfonce et se renforce, devenant donc moins propice à une production primaire infra thermoclinale.

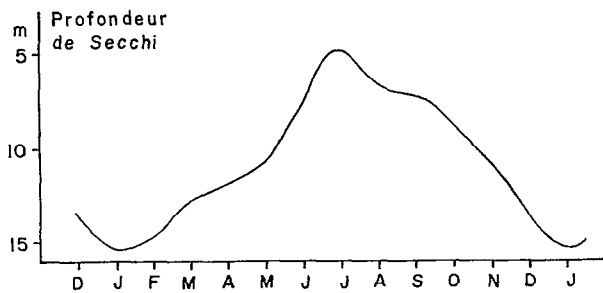


Fig. 14. — Transparence à la station côtière d'Abidjan : moyennes de 1966 à 1971 (d'après MORLIÈRE et REBERT, 1972).

la grande saison chaude des oscillations verticales très amples. Le mois de juillet, enfin, conduit à la grande saison froide, et la turbidité toujours élevée (fig. 14), n'y favorise pas une production profonde.

La figure 13, bien que de nombreux secteurs,

faute de données, n'entrent pas dans cette étude, montre une nette tendance à l'épaississement de la couche homogène vers le large (mais les eaux y sont plus claires et donc un peu mieux traversées par la lumière) en même temps que le gradient de température se renforce; en allant vers la côte on rencontre donc des eaux plus propices à la production au niveau de la thermocline. C'est aussi le cas lorsqu'on se déplace vers l'ouest du golfe, où si le gradient de température se renforce légèrement, la couche homogène devient très mince.

Dans l'ensemble, la production au niveau de la thermocline paraît donc importante en octobre, lorsque les eaux de la grande saison froide se stabilisent, et de janvier à mai, surtout dans l'ouest et près de la côte (c'est-à-dire dans la zone la plus favorable à l'« upwelling »). En novembre-décembre comme en juin-juillet, cette production est freinée par une couche homogène épaisse et une forte turbidité, tandis qu'en août-septembre la grande saison froide amène un développement du phyto-

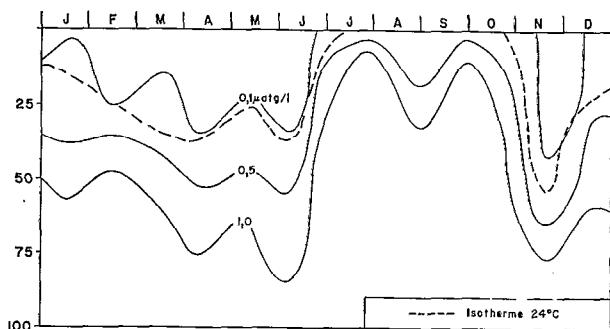


Fig. 15. — Distribution des phosphates sur la radiale de Grand-Bassam sur fond de 200 mètres en 1969 (d'après LEMASSON, en préparation) : au cours de la saison chaude le gradient maximum de phosphates (entre 0,1 et 1 μ atg/l dans le golfe de Guinée) s'étire ici sur une cinquantaine de mètres, attestant des échanges des eaux profondes avec la couche euphotique. L'isoplethe 0,1 μ atg/l est en général au-dessus de l'isotherme 24°C, c'est-à-dire au-dessus de la thermocline, dans une zone où la lumière parvient en quantité suffisante pour permettre une production primaire active.

plancton en surface alors que la thermocline devient très dégradée.

Le golfe Ivoirien est une zone où la couche homogène est peu épaisse (16 m en moyenne) et où le gradient vertical de température est faible (4 °C pour 11 mètres en moyenne). Ces deux facteurs, favorables à une production profonde sont sous la dépendance du relèvement vers le nord du plan thermoclinale dû au système courant de Guinée-sous-courant Ivoirien, et des tensions importantes qu'occasionnent ces deux courants vers le niveau de la thermocline.

On connaît peu de choses sur les échanges verticaux

à travers la thermocline, mais on peut penser qu'ils sont favorisés par ces faibles gradients. Toutefois, la pénétration de la lumière au-delà de la thermocline semble prépondérante, et est la principale cause d'une consommation des phosphates beaucoup plus bas que la thermocline (fig. 15).

MARTIN (1973) a étudié la répartition de l'azote dans les sédiments superficiels du plateau continental. Une zone riche s'étend dans l'ouest, dans la région la plus favorable à l'« upwelling » définie par VERSTRAETE (1970). On pourrait la relier aux apports des rivières « Cavally » et « Sassandra ». Mais c'est un phénomène bien connu par les sédimentologues que les régions d'« upwelling » ont des sédiments riches en azote. Il semble cependant qu'en Côte d'Ivoire, ce fait mérite une attention particulière : la zone riche en azote ne s'étend en effet que jusqu'à Sassandra-Fresco (fig. 16) et ne dépasse guère la ligne de sonde des 60 mètres. Or les développements planctoniques maximums, susceptibles de donner lieu aux plus fortes « pluies » de cellules sur le fond, ont lieu plus à l'est, et souvent, plus au large. Ils ne pourraient expliquer que les deux petites taches riches en azote entre Abidjan et Jacqueline, mais celles-ci sont fossiles.

La formation de la vaste zone riche en azote à l'ouest de Sassandra pourrait peut-être se rattacher à la production au niveau de la thermocline : nous avons vu en effet que les transports horizontaux y étaient lents (couche de séparation du courant de Guinée et du sous-courant). De plus, cette production se fait sous le gradient maximum de densité et la sédimentation vers le fond n'est donc pas ralentie par la barrière que constitue le haut de la thermocline. Enfin, cette zone semble se prolonger vers l'ouest au-delà du Cap des Palmes, les cellules en cours de sédimentation y étant entraînées par le sous-courant.

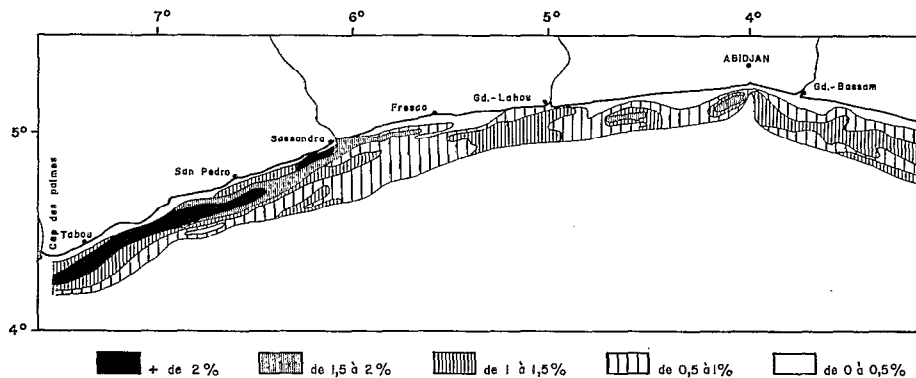


Fig. 16. — Pourcentage d'azote dans les sédiments du plateau continental ivoirien (d'après MARTIN, sous presse) : les pourcentages les plus élevés sont à l'ouest. Plutôt qu'aux saisons froides qui donnent lieu à un développement planctonique en surface un peu plus à l'est, il semble qu'il faille rattacher cette répartition à une production primaire infra-thermoclinale très active dans cette zone ; la matière organique photosynthétisée y sédimente en effet sans rencontrer de barrière de densité, et est transportée vers l'ouest par le sous-courant ivoirien, débordant ainsi vers le Libéria.

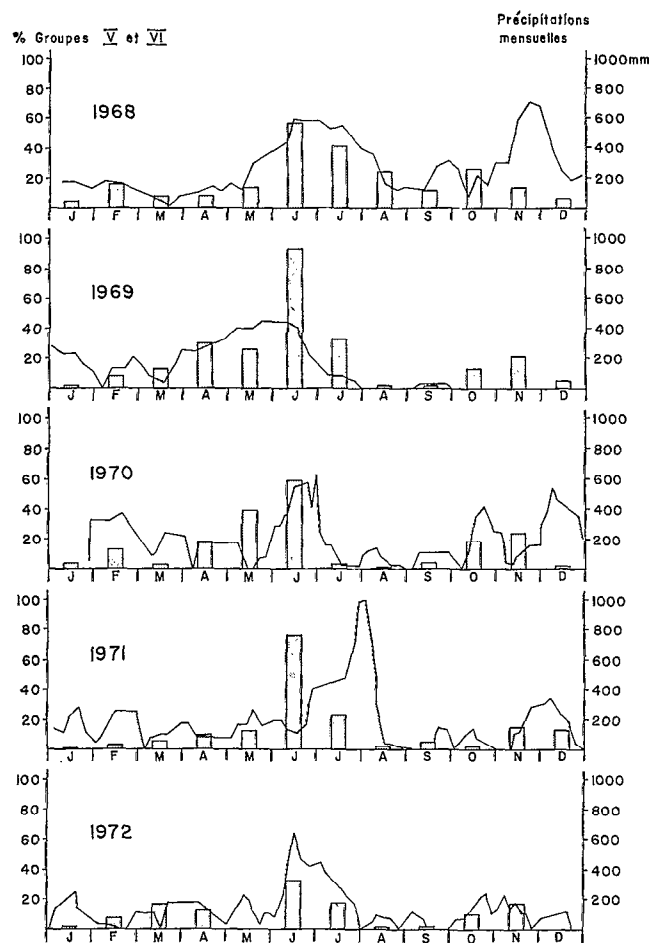


Fig. 17. — Pourcentage des groupes phytoplanctoniques V et VI dans le microplancton de surface, et précipitations à Abidjan : les pourcentages des groupes V et VI (par rapport à la fraction importante du microplancton dont la signification écologique a été précisée par DANDONNEAU, 1971), après un lissage arithmétique sur trois points, suivent assez bien les précipitations à Abidjan. Il faut toutefois noter la régression de ces groupes après les très fortes pluies de juin 1969, et, inversement, leur abondance en début août 1971, à une période de transition avec la grande saison froide. Le maximum de fin d'année est moins régulier, et, en plus des pluies moins abondantes qu'en juin, dépend aussi des crues des rivières, et de l'inertie des populations implantées par la grande saison froide.

3. Apports terrigènes

Leur rôle apparaît très nettement sur les courbes des variations de la concentration en phytoplancton en fonction du temps (fig. 21) où, de part et d'autre du pic dû à la grande saison froide, se détachent des pics qui coïncident avec les saisons des pluies de mai-juin-juillet, et d'octobre-novembre. Ces pluies provoquent en effet un accroissement du

débit des cours d'eau et des débouchés de lagunes, dont le maximum se situe au moment des crues d'octobre-novembre.

Ces pics se retrouvent également, mais moins marqués, dans les courbes de variations de la teneur en chlorophylle à la station côtière d'Abidjan, ainsi que dans les courbes de productivité au carbone quatorze. Ils sont accompagnés, dans la composition spécifique du phytoplancton, par la dominance à ces périodes des cellules des groupes V et VI, du genre *Chaetoceros* principalement, qui apparaissent avec les eaux dessalées (DANDONNEAU, 1971).

La répartition dans le temps de ces deux groupes suit très bien en effet la courbe de la pluviométrie à Abidjan (fig. 17), avec deux maximums par an qui coïncident avec les maximums des deux saisons des pluies ou les suivent d'assez près. S'écartent de ce schéma l'année 1969, au cours de laquelle les très fortes pluies de juin semblent avoir bloqué le déroulement normal des phénomènes et ont provoqué la formation d'eaux rouges (DANDONNEAU, 1970), et l'année 1971 où les pluies très abondantes sont en avance sur le développement des groupes V et VI, qui n'a pu avoir lieu qu'après une dilution plus complète des eaux de ruissellement avec l'eau de mer.

Assez schématiquement, la dessalure varie en fonction du débit des rivières qui croît de juin à novembre pour décroître ensuite rapidement. Elle est interrompue au moment de l'« upwelling » de grande saison froide à cause du renouvellement rapide de l'eau de surface par de l'eau profonde à 35,7 ‰ (MORLIÈRE et REBERT, 1972). Bien que cette dessalure soit plus intense pendant la petite saison des pluies d'octobre-novembre (où les rivières ont leur débit maximum), la poussée résultante est plus marquée en juin-juillet. Ainsi, le pourcentage d'espèces des groupes V et VI qui marque les poussées des saisons de décharge suit davantage la pluviométrie que la dessalure provoquée par les crues.

Contrairement aux eaux des rivières des régions tempérées (MOMMAERTS, 1969, dans la Manche) qui sont très fertiles, les eaux des fleuves tropicaux, à part quelques exceptions (ALEEM, 1972, à l'embouchure du Nil), sont très pauvres en éléments nutritifs (RYTHER *et al.*, 1967, à l'embouchure de l'Amazone, DUFOUR et MERLE, 1972 près de celle du Congo). La silice qui s'y trouve en abondance peut favoriser certaines diatomées qui en fixent beaucoup (les *chaetoceros* des groupes V et VI par exemple), mais ne suffit pas à déclencher une poussée de phytoplancton.

Des mesures de concentration en phosphates ont été faites en 1953-1954 en lagune Ebrié au voisinage d'Abidjan (fig. 18) (Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan, *non publié*). Elles montrent deux maximums principaux dans les variations annuelles : le premier, le plus intense, marque en

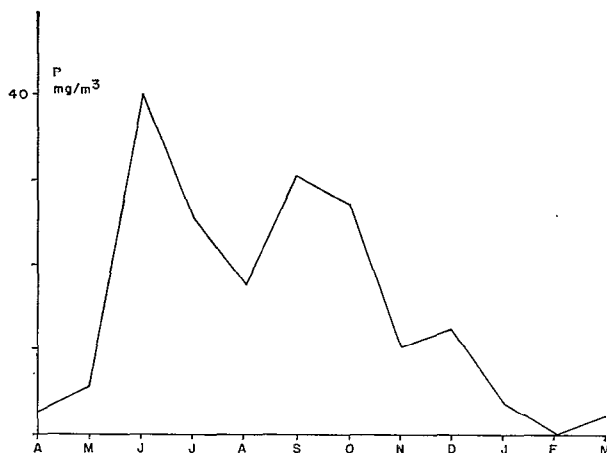


Fig. 18. — Variations annuelles de la teneur en phosphates en lagune à l'est d'Abidjan (d'après des mesures non publiées de VARLET). Le maximum, en juin, correspond aux pluies. Le pic de septembre est dû aux crues des rivières qui se prolongent jusqu'en décembre, mais dont l'effet sur les teneurs en phosphates va en décroissant.

juin le début de la grande saison des pluies; le second, en septembre-octobre, pourrait être, lui, provoqué par une entrée d'eau d'« upwelling » dans la lagune (la salinité y remonte en effet très légèrement à cette époque d'après RAHM, 1964), mais correspond surtout aux crues des rivières qui se prolongent jusqu'en décembre.

L'effet des rivières n'apparaît donc pas primordial là non plus. Les forêts qui recouvrent une grande partie de la Côte d'Ivoire retiennent en effet la plus grande partie de leurs éléments fertilisants, et les rivières, charriant très peu d'alluvions, y coulent sur des fonds de sable. Les eaux qui viennent du Nord moins boisé sont sans doute épuisées en sels nutritifs avant leur arrivée en mer.

Ce sont donc les eaux de ruissellement, tombées sur les terres défrichées qui entourent les lagunes qui apportent à l'eau de mer les substances terrigènes les plus fertiles. C'est particulièrement le cas en mai-juin-juillet où des pluies abondantes lavent des sols qui sont au repos depuis le début de la grande saison sèche et dans lesquels les sels nutritifs ont été libérés. Ceci explique également pourquoi les pluies de novembre-décembre, qui tombent sur une couverture végétale encore verte et serrée, amènent des poussées plus limitées, et pourquoi les tornades qui ont lieu au cours de la grande saison sèche ont parfois presque autant d'influence (fig. 17).

Il s'agit d'un type d'enrichissement très particulier et très déséquilibré; phosphates et nitrates n'y sont pas en grande quantité — ils sont en effet limitants dans la plupart des sols africains) alors que la silice, le fer, et d'autres métaux y abondent ainsi que des

substances humiques. Il n'est pas surprenant qu'il y corresponde des peuplements phytoplanctoniques, caractéristiques. Le facteur le plus important pourrait être la présence d'acides humiques dont l'effet stimulant sur l'eau de mer est connu depuis longtemps. Les deux saisons de pluies du littoral de Côte d'Ivoire engendrent pour la production primaire deux périodes qui se différencient du reste de l'année avec une régularité qui permet de les définir comme des saisons de décharge. La première, en juin-juillet, est plus intense et plus régulière que la seconde en novembre-décembre; trois causes possibles expliquent cette différence : la première saison des pluies est plus intense, les éléments fertilisants des sols sont plus disponibles pour les eaux de ruissellement, et enfin, à cette époque, la thermocline est en cours de remontée et il peut y avoir, surtout vers la fin, un apport d'eau profonde.

Sur le plan géographique, les régions se différencient assez mal. Les lagunes de la partie est recueillent la totalité du ruissellement et le relâchent en mer au rythme des marées; très ramifiées, elles drainent une large surface. De plus, la partie est de la Côte d'Ivoire a été beaucoup plus défrichée, et est donc plus apte à perdre ses éléments nutritifs au profit des eaux de ruissellement.

Il en résulte une tendance pour ces enrichissements à s'exercer surtout dans la partie est du golfe Ivoirien, ainsi que le montre la figure 19, réalisée à partir de campagnes au cours desquelles les groupes V et VI se sont montrés abondamment représentés. C'est la seule période qui favorise cette région est où les effets des « upwellings » sont très amortis, excepté lorsque l'« upwelling » du Ghana déborda le Cap des Trois Pointes en grande saison froide, ainsi que des observations au BARNES ont pu le mettre en évidence en 1972.

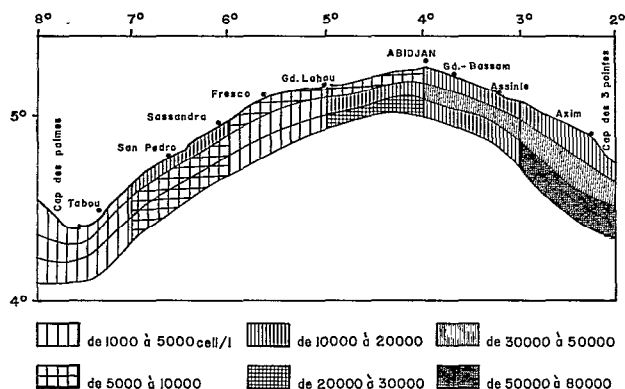


Fig. 19. — Conditions moyennes de saison de décharge (d'après les résultats des PK 10, 11, 14, 15, 16 et 22). Les principaux débouchés de rivières et de lagunes échelonnés le long de la côte injectent en mer des apports terrigènes, qui, se mélangeant peu à peu au courant de Guinée, favorisent un développement maximum du phytoplancton dans la moitié est du Golfe Ivoirien. (Échelle des latitudes dilatée).

4. Reminéralisation

A la base de la couche euphotique, dans la thermocline, la sédimentation des cellules mortes ou sénescents est ralentie. Il se forme un niveau d'accumulation où s'exerce une activité bactérienne qui tend à libérer les sels nutritifs que la photosynthèse a mobilisés sous forme organique, et à les rendre à nouveau disponibles pour le phytoplancton.

Cette reminéralisation est très lente : ANTIA *et al.* (1963) observent une reminéralisation de la moitié des phosphates en deux semaines, mais ne l'observent pas pour les nitrates au bout de 75 jours. Il est vrai que l'expérience se déroulait dans des eaux plus froides et que le zooplancton qui en était exclu aurait accéléré la reminéralisation (les produits de l'excrétion contiennent de l'ammoniaque et des phosphates).

Au large de la Côte d'Ivoire, comme dans toutes les régions tropicales, la reminéralisation s'exerce donc, à des vitesses mal connues, dans la zone du plus fort gradient vertical de densité; à ce niveau, selon les mouvements verticaux de la thermocline, la lumière peut arriver en quantité suffisante pour permettre la photosynthèse. Il est un moment de l'année où ce fait prend une grande importance et mérite de retenir l'attention : à la fin de la grande saison froide, on observe régulièrement un minimum d'oxygène très accusé (jusqu'à 5 % de saturation) sous le sommet de la thermocline, sur fonds de 30 à 50 mètres (VERSTRAETE, 1970). La grande saison froide voit en effet se développer des populations phytoplanctoniques très denses qui, à l'est d'Abidjan, ont tendance à être tassées à la côte par les vents. Lorsque les sels nutritifs s'épuisent et que la sédimentation des cellules s'accroît, il se forme sous la thermocline ou au voisinage du fond des accumulations très denses de cellules mortes qui permettent une floraison bactérienne intense. La respiration de ces bactéries est, en plus de celle du zooplancton, la cause du minimum d'oxygène très marqué qu'on observe alors.

L'utilisation des sels nutritifs ainsi libérés est inhibée dès la fin de la saison froide par l'établissement d'une couche homogène épaisse, stable et turbide (MORLIÈRE et REBERT, 1972) qui empêche la lumière de parvenir en quantité suffisante aux niveaux intéressés.

VARIATIONS OBSERVÉES D'AOUT 1967 A DÉCEMBRE 1973

Les groupes phytoplanctoniques auxquels il sera fait appel dans ce chapitre sont ceux qui ont été définis par DANDONNEAU (1971) :

— *Groupe I*: espèces très fréquentes à faible valeur indicatrice.

— *Groupe II*: espèces assez fréquentes du genre *Ceratium* principalement, qu'on trouve surtout dans les eaux guinéennes.

— *Groupe III*: espèces responsables des blooms dus aux « upwellings », mais restant fréquentes tout au long de l'année.

— *Groupe IV*: espèces qui succèdent à celles du groupe précédent, après réchauffement de l'eau.

— *Groupe V*: espèces assez fréquentes, favorisées par les apports terrigènes.

— *Groupe VI*: équivalent au groupe V, mais plus rare, à meilleure valeur indicatrice.

— *Groupe VII*: espèces assez rares des eaux d'« upwelling ».

— *Groupe VIII*: caractéristique des eaux chaudes et salées du large.

Les observations qui ont permis ce travail ont commencé en octobre 1967, après une grande saison froide particulièrement intense qui s'est terminée par des minimums d'oxygène très marqués à la suite d'un bloom de *Rhizosolenia delicatula* (groupe IV).

La saison chaude qui s'est installée ensuite a vu, de la mi-novembre à la mi-décembre environ, se dérouler une poussée à la suite d'apports terrigènes. L'espèce principale était *Chaetoceros sociale* (groupe VI).

De janvier à mai 1968, la grande saison chaude est entrecoupée de refroidissements qui, s'ils se font peu sentir sur la température à la station côtière d'Abidjan, provoquent cependant de petites poussées en janvier, février-mars, et avril-mai. Les espèces caractéristiques de ces trois poussées sont respectivement *Rhizosolenia setigera* (groupe III) puis *Schroederella delicatula* (groupe IV), *Leptocylindrus danicus* (groupe III) puis *Rhizosolenia fragilissima* (groupe IV), et enfin à nouveau *Leptocylindrus danicus*.

La première saison des pluies de 1968 s'est traduite par une poussée très caractéristique, en juin-juillet, avec des espèces des groupes V (*Corethron criophilum*, *Chaetoceros didymum*) et VI (*Chaetoceros lacinosum*, *C. compressum*).

La grande saison froide de 1968 a été très peu sensible, et les eaux tropicales ont pu se maintenir à la côte ainsi que le montre la présence du groupe VIII (fig. 10). Seule une poussée de *Nitzschia* sp. (groupe VII) a pu être observée à la station côtière d'Abidjan le 20 septembre, avec des concentrations de 3,52 mg chlor a/m³.

En novembre-décembre 1968, la seconde saison des pluies a provoqué une poussée de *Chaetoceros* (*C. lacinosum* du groupe VI et *C. affine* du groupe V).

Avant la fin de cette poussée, le 6 décembre, un « upwelling » se manifeste par *Rhizosolenia setigera* (groupe III) et se poursuit par *Guinardia flaccida* (groupe III) et *Rhizosolenia styliformis* (groupe IV), puis *R. delicatula* (groupe IV) jusqu'à la mi-janvier 1969.

Des refroidissements ont lieu à nouveau, plus brefs, aux environs du 28 février (*Rhizosolenia setigera* du groupe III) et du 18 mars (*Hemiaulus indicus* du groupe VIII).

La grande saison des pluies 1969, après une longue période pauvre, permet une poussée de phytoplancton qui culmine le 17 juin avec 2,6 mg chlor a/m³. Des espèces des groupes V et VI y sont présentes, mais l'abondance des pluies cette année-là semble favoriser des dinoflagellés.

Ceux-ci vont évoluer en eaux rouges (dues à *Gymnodinium splendens* du groupe VII) au cours de la grande saison froide d'août à septembre 1969 (DANDONNEAU, 1970). On a noté le 29 août, 37.600.000 cellules par litre et 680 mg chlor a/m³ en surface. Ces eaux rouges seront remplacées avant la fin de la saison froide par *Leptocylindrus danicus* puis *Rhizosolenia hyalina* (groupe III) jusqu'à la fin octobre.

La saison des pluies d'octobre-novembre 1969 n'amène pas de poussée des groupes V et VI; on observe au contraire une poussée du type « upwelling » marquée par *Chaetoceros curviselum* (groupe III) (1,05 mg chlor a/m³).

La grande saison chaude de début 1970 est émaillée de deux refroidissements : le premier culmine le 30 janvier avec 22.000 *Rhizosolenia fragilissima* (groupe IV) par litre; le second commence le 17 mars par *Leptocylindrus danicus* (groupe III) puis *Rhizosolenia fragilissima* (groupe IV) le 24 mars, et culmine le 3 avril avec *Hemiaulus indicus* (groupe VIII, voir fig. 9-10).

La saison des pluies amène en juin une poussée caractéristique, très diversifiée, dominée par les groupes V et VI.

La grande saison froide est, en 1970, de faible ampleur; à la station côtière d'Abidjan, elle se manifeste les 10, 14 et 17 août par une poussée de *Chaetoceros tortuosum*, puis *Rhizosolenia stollerfothii* (groupe III) (6,11 mg chlor a/m³). En septembre, les eaux à la côte ne sont pas très riches en phytoplancton, bien que froides. Il est probable que, plus au large, on aurait observé des poussées du groupe IV ainsi que la tendance s'en manifeste au cours de la campagne PK 12 (du 10 au 15 août) (fig. 6). Toutefois comme en 1968, le groupe VIII s'est maintenu à la côte, témoin d'une faible dérive des eaux vers le large (fig. 20).

Les eaux chaudes reviennent dès la fin septembre, amenant une période pauvre interrompue en décem-

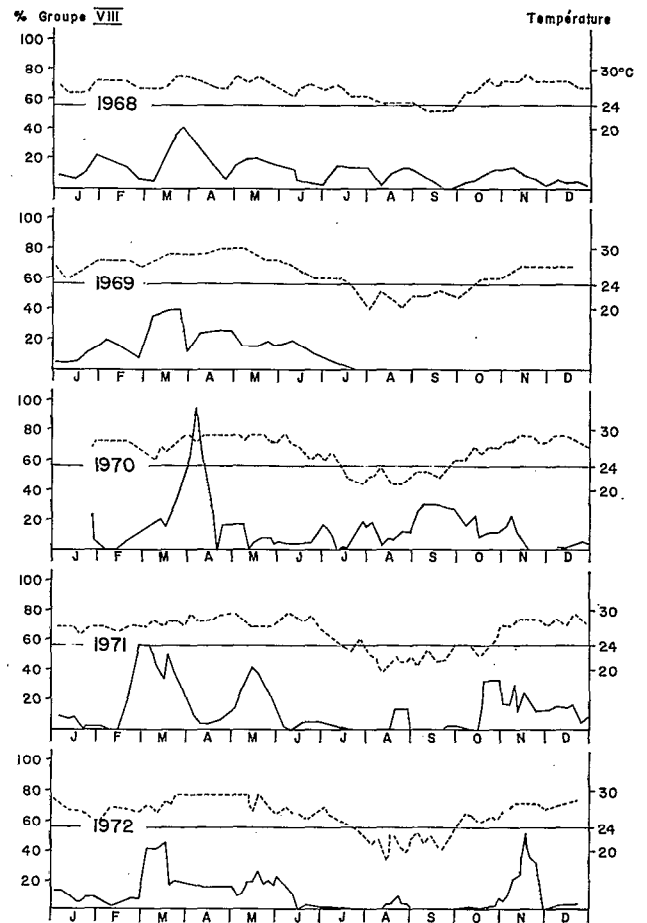


Fig. 20. — Pourcentage du groupe phytoplanctonique VIII et température en surface à la station côtière d'Abidjan : les pourcentages du groupe VIII (par rapport à la fraction importante du microplancton dont la signification écologique a été précisée par DANDONNEAU 1971), après un lissage arithmétique sur trois points, montrent des valeurs minimales pendant les grandes saisons froides. Le groupe VIII en effet disparaît dès que la température devient inférieure à 24° C et est absent des eaux d'upwelling jeunes. Il peut réapparaître au cours de la grande saison froide même si la température reste inférieure à 24° C, après des mélanges avec l'eau du large. Les grandes saisons froides de 1968 et 1970, peu marquées, n'ont pas chassé les cellules de ce groupe.

bre par une poussée de *Chaetoceros didymum* (groupe V) consécutive aux pluies.

La grande saison chaude de 1971 est particulièrement accusée, interrompue seulement par deux poussées d'« upwelling » très réduites, la première vers la mi-janvier (*Rhizosolenia fragilissima* du groupe IV), la seconde encore plus faible en avril (quelques espèces du groupe III).

La poussée consécutive aux pluies abondantes de juin est très faible, et mal traduite par la composition

du phytoplancton, où dominent cependant, mais surtout en juillet-août, les groupes V et VI.

De la mi-août à la mi-octobre, la grande saison froide est particulièrement marquée en 1971. Comme en 1969, à des pluies très abondantes succèdent des eaux rouges à *Gymnodinium splendens* (groupe VII) à la fin du mois d'août et en septembre; elles sont accompagnées de poussées du groupe III (*Leptocylindrus danicus* surtout) en début septembre, et suivies par une poussée de *Rhizosolenia hyalina* (groupe III) en octobre.

La saison chaude s'installe en novembre et le début du mois de décembre 1971 voit une poussée de *Chaetoceros didymum* (groupe V) à la suite de la petite saison des pluies.

En janvier 1972, une petite saison froide donne lieu, en janvier-février, à des poussées de *Chaetoceros curvisetum* (groupe III) puis *Rhizosolenia fragilissima* (groupe IV) et ensuite, *Leptocylindrus danicus* (groupe III). Un autre refroidissement, fin avril-début mai, donne lieu à une nouvelle poussée de *Leptocylindrus danicus* et *Rhizosolenia fragilissima*, puis *Rhizosolenia alata gracillima* (groupe IV).

La poussée de juin consécutive aux pluies se manifeste en juin-juillet par des populations de

Chaetoceros didymum, *C. affine* (groupe V) *C. laciniosum*, *C. compressum* (groupe VI), avec des concentrations en chlorophylle de 1 à 2 mg/m³.

La grande saison froide 1972 débute par des concentrations en chlorophylle assez élevées, mais, dans la composition par espèces, ne se déclare que le 22 août, par des peuplements de *Rhizosolenia hyalina*, puis *R. stolterfothii* (groupe III). *R. hyalina* domine tout le mois de septembre avec des concentrations élevées.

Octobre 1972 voit le retour des eaux chaudes et un appauvrissement progressif, sans qu'apparaisse de poussée des groupes V et VI malgré des pluies abondantes en novembre-décembre à Abidjan.

DÉFINITION D'UNE ANNÉE TYPE

Cinq années de données complètes, venant après les travaux de REYSSAC (1970) qui constituent déjà une première approximation du cadre saisonnier en Côte d'Ivoire, permettent de définir le cycle des saisons et de tracer le profil type d'une année. Le chapitre précédent en retrace l'évolution, et est résumé dans le tableau I.

TABLEAU I

Déroulement des saisons phytoplanctoniques de 1967 à 1972

Année	Petites saisons froides	Première saison de décharge	Grande saison froide	Deuxième saison de décharge
1967	Pas d'observations		intense, très marquée	du 15/11/67 au 15/12/67
1968	du 10/1/68 au 5/2/68 du 15/2/68 au 20/3/68 du 15/4/68 au 5/5/68	du 10/6/68 au 10/8/68	du 1/9/68 au 25/9/68 très faible	du 15/11/68 au 25/12/68
1969	du 1/1/69 au 15/1/69 vers le 28/2/69 vers le 18/3/69	du 1/5/69 au 15/7/69	du 1/8/69 au 30/10/69	du 5/11/69 au 10/12/69 mais non typique (groupe III)
1970	vers le 30/1/70 du 15/3/70 au 15/4/70	du 15/5/70 au 30/6/70 mais pauvre	du 10/8/70 au 15/10/70 faible	du 5 au 25/12/70
1971	du 10 au 22/1/71 du 25/3/71 au 10/4/71	du 1/6/71 au 31/7/71	du 15/8/71 au 25/10/71	du 15/11/71 au 15/12/71
1972	du 15/1/72 au 15/2/72 du 20/4/72 au 15/5/72	du 15/6/72 au 20/7/72	du 7/8/72 au 2/11/72	inexistante

Toutes ces années d'observations présentent des rythmes comparables (fig. 21). Toutefois, l'année 1968 ne sera pas prise en considération, à cause du retard de la première saison de décharge qui empiète sur une grande saison froide trop courte et trop faible.

De même l'année 1972 n'est pas typique à cause de l'absence de la deuxième saison de décharge; et bien entendu, l'année 1967, incomplète, ne sera pas, non plus prise en considération.

Les années 1969, 1970, 1971 dont les caractéris-

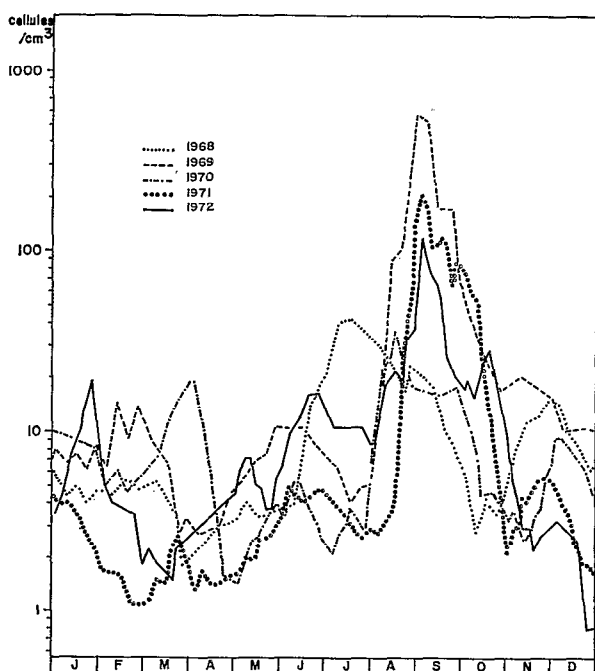


Fig. 21. — Variations de la teneur en microplancton de l'eau de surface de la station côtière d'Abidjan de 1968 à 1972 (lissage par moyenne géométrique sur 5 points) : chaque année, c'est en grande saison froide que l'on trouve les concentrations les plus fortes, sauf en 1968 où elles correspondent à une saison de décharge très accusée. La saison de décharge du milieu de l'année est variable en intensité, mais semble avoir lieu tous les ans, tandis que celle de fin d'année est moins régulière.

tiques ne s'éloignent pas des conditions moyennes admises, constituent une base solide à la définition d'une année type. La moyenne pour ces trois années de la teneur en microplancton de l'eau de surface à la station côtière d'Abidjan suit une courbe de variations qui met en évidence le pic de grande saison froide encadré par les pics des saisons de décharge (fig. 22).

Cette courbe, et le tableau précédent, définissant un cycle annuel que l'on peut schématiser de la manière suivante :

— La grande saison froide se traduit sur le phytoplancton par le pic le plus important de l'année. Elle s'établit en moyenne le 8 août et dure jusqu'au 25 octobre.

— La grande saison chaude qui s'installe ensuite est entrecoupée de nombreuses petites saisons :

. Saison de décharge de fin d'année dont les effets se font sentir en moyenne du 20 novembre au 20 décembre.

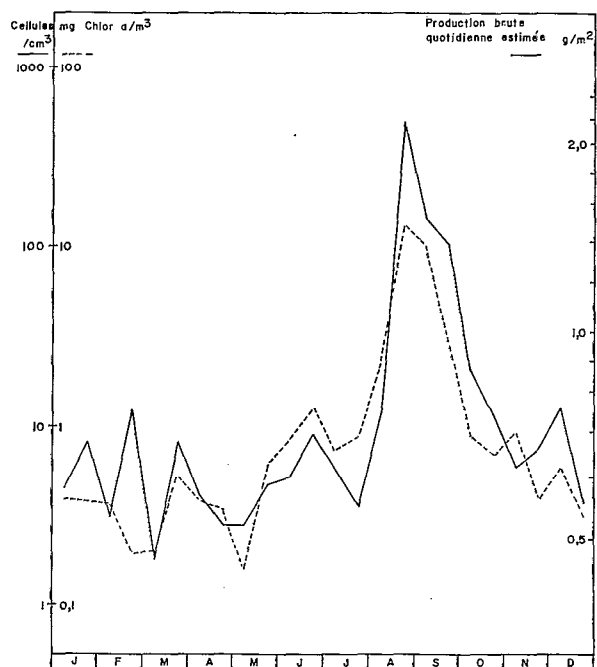


Fig. 22. — Variations moyennes de la teneur en microplancton et en chlorophylle « a » en surface à la station côtière d'Abidjan (d'après les résultats des années 1969-1970-1971). La production brute de carbone par mètre carré et par jour est estimée à partir de la teneur en microplancton au moyen de la relation

$$Y = 12 [30 (X+1)^{0,291} - 1] \quad (Y = \text{prod}/\text{m}^2/\text{jour} \\ X = \text{microplancton}/\text{cm}^3)$$

Ces courbes mettent bien en évidence la grande saison froide et la saison de décharge de juin-juillet, et moins bien la saison de décharge de novembre-décembre. Des petites saisons froides ressortent au début de l'année, mais il est probable qu'une moyenne sur un plus grand nombre d'années entraînerait un nivellement, à cause de leur variabilité dans le temps.

. Refroidissements, répartis au long de la saison chaude, parmi lesquels celui de janvier est assez fidèle et se traduit par un pic de phytoplancton qui dure en moyenne du 13 au 30 janvier.

. Saison de décharge correspondant à la grande saison des pluies, du 23 mai au 16 juillet environ.

Les périodes de transition sont pauvres, le golfe Ivoirien étant alors envahi par des eaux guinéennes chaudes et dessalées à la fin de la grande saison froide, ou par des eaux tropicales chaudes et salées pendant la grande saison chaude durant laquelle l'affleurement des eaux profondes est quasi permanent à l'extrême ouest du golfe (MORLIÈRE, REBERT, 1972). Il n'y a pas en phytoplancton, comme du reste en hydrologie, de séparation nette entre les eaux tropicales et ces eaux profondes, les premières pouvant provenir des secondes après réchauffement

et appauvrissement par consommation des sels nutritifs.

Les saisons ainsi définies ne coïncident pas exactement avec les saisons hydrologiques (pour lesquelles, notamment, les saisons de décharge ne sont que des transitions peu significatives vis à vis des mouvements des masses d'eau), mais leurs sont très liées : MORLIÈRE (1970) a défini ces saisons hydrologiques à la station côtière d'Abidjan à partir de quatre années de données (1966 à 1970). Le découpage qu'il a effectué permet de situer la position moyenne au cours de l'année des différentes saisons, et de la comparer à celles qui viennent d'être établies pour le phytoplancton (fig. 23). On remarque un décalage de 7 à 8 jours entre les petites saisons froides hydrologique et phytoplanctonique, correspondant au temps de réaction et de transport vers l'est du phytoplancton, et un décalage de 16 à 10 jours entre les grandes saisons froides, ce dernier étant plutôt dû au mouvement d'« upwelling » permanent qui repousse le développement planctonique au large lors de l'établissement de la saison froide, et d'autre part au maintien prolongé de populations très abondantes à la fin de l'« upwelling » alors que le courant de Guinée est à son minimum.

L'étude parallèle des groupes phytoplanctoniques définis par DANDONNEAU (1971) montre une très étroite relation des groupes V et VI avec la pluviométrie (fig. 17), et du groupe VIII avec la température (fig. 20). Les autres groupes, composés d'espèces plus communes, sont présents à peu près toute

l'année; les groupes III et VII dominent toutefois largement en grande saison froide, le groupe IV ayant tendance à leur succéder en eau salée.

Si le découpage annuel effectué n'est pas immuable dans la forme et les dates, il est rare qu'une saison n'apparaisse pas du tout (seule, la deuxième saison de décharge 1972 ne s'est pas manifestée). De plus, l'étude de REYSSAC (1970) n'apporte aucune contradiction à ce découpage : si les saisons de décharge n'ont pas été isolées par cet auteur, il signale cependant une grande abondance du genre *Chaetoceros* (principal composant des groupes V et VI caractéristiques des saisons de décharge) en juin-juillet 1964, 66 et 67, et en novembre-décembre 1965 et 66. La description ci-dessus correspond donc à une image d'une année type dont on a toutes raisons de penser qu'elle correspond actuellement au déroulement le plus probable des phénomènes au cours de l'année.

DISCUSSION

Sur la côte du Golfe de Guinée, des observations à intervalle de temps assez court et suivies régulièrement pendant plusieurs années ne sont pas nombreuses. De plus, elles sont souvent disparates quant aux méthodes utilisées, et il est donc difficile de comparer leurs résultats. Le paramètre auquel il est le plus souvent fait appel pour comparer deux régions est la production nette de carbone par mètre carré et par an. REYSSAC (1970) trouve ainsi 86 g C/m²/an à la station côtière d'Abidjan. DUFOUR et MERLE (1972) à la station côtière du warf de Pointe-Noire au Congo, soumise à des conditions hydrologiques très proches de celles de la Côte d'Ivoire, évaluent à 148 g C/m²/an la production nette.

Estimation de la production par mètre carré à partir des teneurs en microplancton en surface

Les mesures effectuées à Abidjan depuis octobre 1967 ne comprennent pas d'incubation au carbone 14 in situ, il n'est pas possible d'en tirer une valeur précise. Une étude statistique peut cependant fournir un ordre de grandeur de la production nette par mètre carré et par an à partir des comptages de cellules en surface :

On dispose pour cela de données provenant de la station côtière d'Abidjan (DANDONNEAU, MENARD, 1969), comportant, en surface des comptages de microplancton et des mesures de production in situ, et, d'autre part, des profils de production publiés par REYSSAC (1969) à la même station côtière.

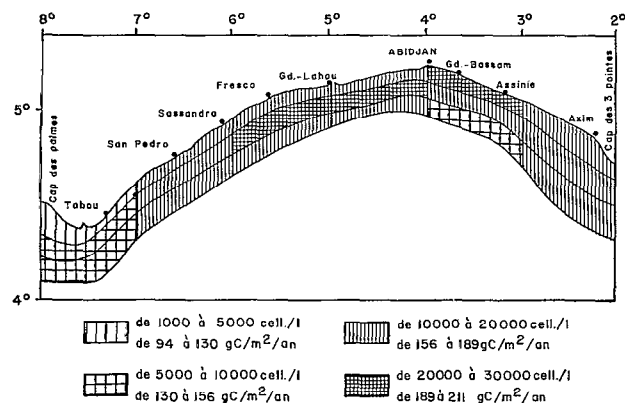


Fig. 23. — Conditions moyennes dans le golfe Ivoirien : microplancton en surface et production nette estimée (d'après les résultats des campagnes PK). La production nette par mètre carré et par an est estimée au moyen de la relation

$$Y = \frac{60}{100} 365 \times 12 [30 (1+X)^{0.201} - 1]$$

Y = production nette par mètre carré et par an

X = microplancton en surface (cell./cm³)

La répartition des zones riches est pratiquement celle de la grande saison froide ; toutefois l'est du golfe est aussi influencé par les saisons de décharge.

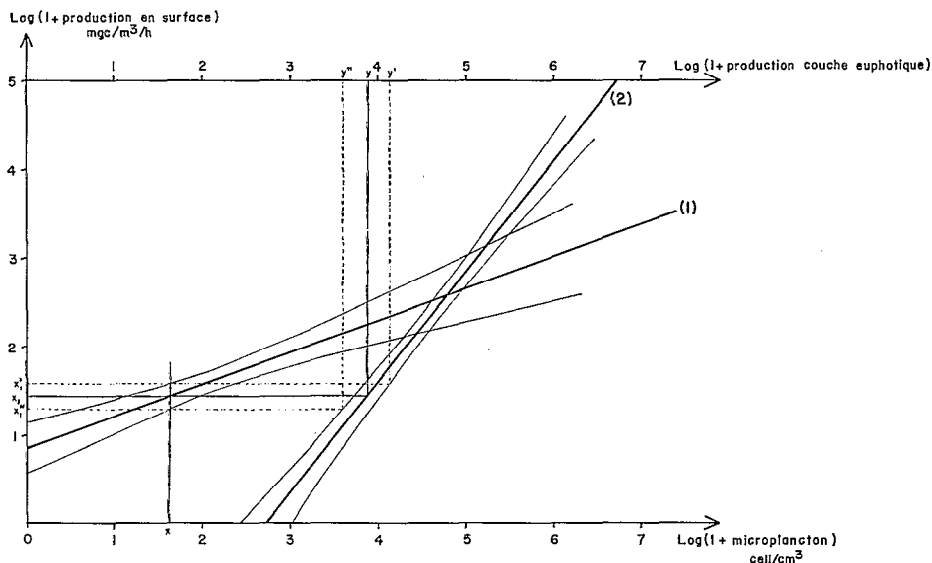


Fig. 24. — Droites de régression correspondant aux équations : $\text{Log}(1+x_1) = 0,363 \text{ Log}(1+x) + 0,849$ (1) et $\text{Log}(1+y) = 0,802 \text{ Log}(1+x_1) + 2,734$ (2); où x = microplancton en surface (en cellules/cm³); x_1 = production en surface (en mg C/m³/h); y = production dans la couche euphotique (en mgC/m²/h). On peut utiliser ce graphique pour estimer y à partir de x et les plages de confiance au niveau 95 % associées aux droites de régression donnent une estimation par excès de l'erreur ainsi commise.

Ces données permettent le calcul des deux équations suivantes :

$$\text{Log}(1+x_1) = 0,363 \text{ Log}(1+x) + 0,849 \quad (1)$$

où x_1 est la production par mètre cube et par heure en surface, et x le nombre de cellules par centimètre cube. Le coefficient de corrélation $r = 0,51$, est significatif à 99,9 % pour 102 couples de données et

$$\text{Log}(1+y) = 0,0802 \text{ Log}(1+x_1) + 2,734 \quad (2)$$

où y est la production par mètre carré et par heure. Le coefficient de corrélation $r^2 = 0,46$, pour 17 couples de données, n'est significatif qu'à 93 %, rendant imprécise l'utilisation de cette équation pour passer du microplancton en surface à la production par mètre carré.

Toutefois, le même calcul appliqué aux résultats obtenus au wharf de Pointe Noire (Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe Noire, Océanographie, 1969 à 1972) donne :

$$\text{Log}(1+y') = 0,686 \text{ Log}(1+x'_1) + 2,243 \quad (2')$$

Le coefficient de corrélation $r'_2 = 0,80$, pour 118 couples de données est significatif à 99,9 %.

Dans des eaux pauvres ($x_1 = x'_1 = 0 \text{ mg C/m}^2/\text{h}$), les équations (2) et (2') donnent $y(0) = 14,4$ et $y'(0) = 8,46 \text{ mg C/m}^2/\text{h}$; soit $y(0)/y'(0) = 1,70$.

Dans les eaux riches ($x_1 = x'_1 = 10 \text{ mg C/m}^2/\text{h}$), on a de même $y(10) = 176$ et $y'(10) = 75,2 \text{ mg C/m}^2/\text{h}$, soit $y(10)/y'(10) = 2,34$.

Or ces rapports sont très proches de ceux qui lient les profondeurs de pénétration lumineuse moyennes dans les deux régions : en saison riche, 5 m à Abidjan et 2 m à Pointe Noire au disque de Secchi donnent un rapport 2,5 peu différent de 2,34; en saison pauvre, 15 m à Abidjan et 10 m à Pointe Noire, donnent un rapport 1,5 peu différent de 1,70.

Ainsi, la différence qui existe entre les équations (2) et (2') serait due aux différences de turbidité entre Abidjan et Pointe Noire, où les eaux du Congo apportent une grande quantité de particules non photosynthétiques en suspension, et l'équation (2) apparaît plus digne de confiance qu'au vu des seuls 17 couples de données dont elle est déduite. C'est elle que nous utiliserons pour calculer la production par mètre carré et par heure à partir de celle par mètre cube en surface; mais, pour déterminer l'erreur introduite par ce calcul, nous ferons plutôt appel aux paramètres de dispersion qui caractérisent les données de Pointe Noire, après avoir multiplié par un certain nombre celles qui concernent $\text{Log}(1+y')$ à cause de la transformation que subit cette quantité. Ce nombre est le rapport $\text{Log}(1+y)/\text{Log}(1+y')$, qui pour x_1 variant de 0,5 à 3,5 (fig. 24) varie entre 1,21 et 1,19, et nous adopterons la valeur 1,20.

En combinant les équations (1) et (2), on obtient $\text{Log}(1+y) = 0,802 [0,363 \text{Log}(1+x) + 0,849] + 2,734$ soit $\text{Log}(1+y) = 0,291 \text{Log}(1+x) + 3,404$ qui peut aussi s'écrire :

$$y = 30(1+x)^{0,291} - 1 \quad (3).$$

Les comptages de cellules en surface permettent donc une estimation de la production par mètre carré et par heure; l'erreur sur cette estimation peut être obtenue graphiquement à l'aide de la figure 24, où sont tracées de part et d'autre des droites de régression correspondant aux équations (1) et (2) les plages de confiance au niveau 95 %.

Ces plages de confiance sont définies par les équations :

$$y_1(x_0) = y(x_0) + t_{0,95} \sqrt{\frac{\hat{\sigma}_y^2}{y_x} \left[\frac{1}{n} + \frac{(x_0 - \bar{x})^2}{\text{SCE}_x} \right]}$$

$$y_2(x_0) = y(x_0) - t_{0,95} \sqrt{\frac{\hat{\sigma}_y^2}{y_x} \left[\frac{1}{n} + \frac{(x_0 - \bar{x})^2}{\text{SCE}_x} \right]}$$

où $\hat{\sigma}_y^2$ est la variance résiduelle estimée de y , donnée par la quantité $(1 - r^2) \frac{\text{SCE}_y}{n - 2}$

r est le coefficient de corrélation

n est le nombre de couples de données

\bar{x} est la moyenne de x

SCE_x et SCE_y sont les sommes des carrés des écarts de x et de y à leurs moyennes.

$t_{0,95}$ est la valeur du t de Student pour $n - 2$ degrés de liberté au niveau de confiance 95 %.

La plage de confiance qui entoure la droite de régression correspondant à l'équation (2) est calculée après que $\hat{\sigma}_y$ ait été multiplié par 1,2, compte tenu du fait que les paramètres de dispersion utilisés viennent de l'équation (2').

Ces deux plages de confiance correspondent à l'estimation de valeurs moyennes de production primaire que l'on doit s'attendre à trouver pour une certaine concentration en cellules par litre en surface, et non à une valeur isolée, pour laquelle l'intertitude sur y serait beaucoup trop grande pour que cette étude présente de l'intérêt : on se propose en effet de donner des estimations moyennes des variations spatiotemporelles de la production primaire.

Les figures 22 et 23 peuvent ainsi s'appliquer à la production primaire par un simple changement d'échelle déduit de l'équation (3).

Les teneurs moyennes en microplancton en surface par quinzaine permettent de calculer la production horaire par m^2 correspondante. La production quotidienne s'obtient en multipliant par 12, et la production par quinzaine en multipliant par 14, 15 ou 16 selon les cas. On obtient ainsi 282 g $\text{C}/\text{m}^2/\text{an}$ de production brute, et, en retranchant

40 % pour tenir compte de la respiration (STEEMANN-NIELSEN, 1960), 169 g $\text{C}/\text{m}^2/\text{an}$ de production nette.

L'erreur sur l'estimation de la production nette par mètre carré et par an n'est pas facile à évaluer d'une manière rigoureuse. Le graphique (fig. 24) donne l'intervalle de sécurité de la production par mètre carré et par heure au niveau 95 % en le surestimant; on passe de là à l'intervalle de sécurité au niveau 95 % de la production par quinzaine; on a alors 24 valeurs de production nette par quinzaine Q_i que l'on additionne pour avoir la production annuelle Q , et 24 intervalles de confiance Δ_i . Les 24 Δ_i ne sont pas égaux, ni absolument symétriques par rapport à Q_i . De plus, trois valeurs très élevées s'en détachent nettement correspondant à la grande saison froide (15 août-30 septembre); les 21 autres Δ_i sont du même ordre de grandeur et on utilisera leur moyenne Δ_m . On suppose sur chaque estimation de Q_i l'erreur égale à Δ_m , mais positive ou négative avec une probabilité égale à 1/2 dans chaque cas. Cette supposition ne peut en aucun cas conduire à une sous-estimation de l'erreur. La somme suit alors une répartition binomiale dont 95 % des valeurs sont comprises entre $Q_{21} - 5 \Delta_m$ et $Q_{21} + 5 \Delta_m$, soit 122 ± 7 g C/m^2 . En ajoutant les valeurs correspondant aux trois quinzaines de grande saison froide, soit $47 - 17$ et $47 + 31$ g C/m^2 , on obtient finalement comme limites de l'intervalle de confiance au niveau 95 % :

$$(122+47) - (7+17) \text{ et } (122+47) + (7+31),$$

soit 145 et 207 g $\text{C}/\text{m}^2/\text{an}$.

Nous admettons donc que la production nette moyenne par mètre carré et par an à la station côtière d'Abidjan pour l'année type définie ci-dessus est comprise entre 145 et 207 g C , la valeur la plus probable étant 169 g, et l'intervalle calculé correspondant à un niveau de confiance supérieur à 95 % puisque, au cours du calcul, on a à plusieurs reprises surestimé l'erreur.

Sur la figure 23 sont portées à titre indicatif les équivalences en mg $\text{C}/\text{m}^2/\text{an}$ des teneurs en cellules en surface. Les intervalles de confiance pour cette transformation se recouvrent assez largement d'un niveau à l'autre de l'échelle utilisée pour la carte. De plus, l'équation (3) a été calculée sur les résultats obtenus à la station côtière d'Abidjan et ne peut sans doute pas s'appliquer sans réserve aux autres secteurs : à l'ouest, les eaux sont la plupart du temps plus jeunes, et, par conséquent, la productivité par cellule est plus élevée (MARGALEF, 1958). Toutefois, la station côtière s'y trouve dans un secteur où la production nette est comprise entre 156 et 189 g $\text{C}/\text{m}^2/\text{an}$, ce qui confirme, à partir de données différentes, les 169 g trouvés ci-dessus.

Pour les cinq années sur lesquelles porte cette étude, la production annuelle nette par mètre carré est estimée à 159 g de carbone en 1968, 235 g en 1969 où la grande saison froide fut très longue et très intense, 153 g en 1970, 154 g en 1971 et 159 g en 1972 : malgré les différences qui apparaissent d'une année à l'autre, les sources d'enrichissement se répartissent tout au long de l'année pour donner finalement une production relativement constante.

La production annuelle nette par mètre carré à la station côtière d'Abidjan, évaluée précédemment à 169 g de carbone serait donc légèrement supérieure à celle mesurée au wharf de Pointe Noire (148 g d'après DUFOUR et MERLE, 1972) dans des eaux plus riches mais beaucoup plus turbides, sur fonds de 17 mètres. Si on admet que la turbidité décroît vers le large, on peut s'attendre à une production plus élevée au Congo où la grande saison froide dure beaucoup plus longtemps qu'en Côte d'Ivoire. REYSSAC (1969) trouve, à la station côtière d'Abidjan, 86 g C/m²/an de production nette. L'écart entre ce résultat et les estimations faites ci-dessus ne doit pas être imputé à la méthode d'estimation employée, mais plutôt aux mesures elles-mêmes : en effet, on dispose, avec les mesures en surface, d'un élément de comparaison : dans REYSSAC (1969) les résultats des mesures en surface ont une moyenne égale à 2,16 mg C/m³/h, alors que cette moyenne est 5,06 mg C/m³/h dans DANDONNEAU et MENARD (1969).

Peu d'autres données sont disponibles sur la côte occidentale d'Afrique. BESSONOV et FEDOSOV (1965), par la méthode de l'oxygène, qui évalue la production nette, l'estiment à 150 à 300 g par mètre carré et par an à Takoradi (au Ghana, à l'est du cap des Trois Pointes), et 300 à 600 g à Dakar (dans une zone fortement influencée par l'« upwelling » de Mauritanie).

Tous ces résultats proviennent de méthodes différentes et sont difficilement comparables. Il est cependant possible de situer la Côte d'Ivoire comme un secteur dont la productivité est du même ordre que celle du Ghana et du Congo, entre les deux secteurs beaucoup plus riches de Benguela et des Canaries, et les zones pauvres du Libéria (très mal connue) et du fond du golfe de Guinée.

CONCLUSION

Après la description de l'hydroclimat de Côte d'Ivoire (MORLIÈRE, 1970, MORLIÈRE et REBERT, 1972) l'étude de la production primaire constitue le premier pas dans la description du bioclimat dont

le rôle, pour les stades ultérieurs de la chaîne alimentaire, est sans aucun doute au moins aussi important que celui de l'hydroclimat. Tout au long de ce travail, l'hydroclimat est invoqué pour expliquer les variations de la production primaire qui en sont bien souvent des conséquences prévisibles. Très liée à l'hydroclimat, la connaissance de la production primaire permet donc une compréhension plus avancée du milieu qui conditionne les autres niveaux de la chaîne alimentaire. En ce domaine, les paramètres connus avec exactitude cèdent la place à des notions plus floues. Il a beaucoup été fait appel, dans cette étude aux groupes phytoplanctoniques définis par DANDONNEAU (1971). Ces groupes sont artificiels et leur nombre, ainsi que leurs frontières, peuvent être discutés; de plus, très souvent, ils s'entremêlent dans les peuplements en place et renseignent imparfaitement sur le passé et le devenir de la masse d'eau; enfin ils ne peuvent avoir qu'une valeur locale qu'accentuent les différences dans les connaissances en systématique de leurs auteurs. Toutefois, ils permettent d'avancer plus loin dans les connaissances du milieu écologique que des paramètres plus exacts tels que la teneur en chlorophylle ou la productivité au ¹⁴C. Les résultats (fig. 17 et 20) montrent bien qu'en dépit de l'aspect fortuit de leur constitution, ces groupes ont une réalité indiscutable, et il est possible que leur abondance puisse agir, ou du moins renseigner sur des stocks d'espèces des niveaux ultérieurs de la chaîne alimentaire.

Pour les espèces qui utilisent le phytoplancton, on peut se demander, et il y a sans doute plusieurs réponses, s'il vaut mieux une forte production à l'échelle d'une année, que jamais de trop faible production, pouvant entraîner un accroissement de la mortalité chez les producteurs secondaires. En Côte d'Ivoire, si les grandes saisons froides amènent souvent une production pléthorique, un fait non moins favorable pour les stocks des consommateurs est la rareté des périodes où des conditions oligotrophiques se prolongent plus de deux semaines. La position haute de la thermocline à l'ouest du golfe en permanence fait que ces conditions oligotrophiques ne se rencontrent pratiquement que dans la partie est. Des mouvements d'« upwelling » plus ou moins importants, ou des apports terrigènes, exercent presque toujours sur les eaux que le Courant de Guinée transporte d'ouest en est une action fertilisante qui se traduit par des peuplements rajeunis et des eaux plus productives.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 4 septembre 1977.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEEM (A. A.), 1972. — Effect of river outflow management on marine life. *Marine Biol.*, 15 (3) : 200-208.
- ANTIA (N. J.), McALLISTER (C. D.), PARSONS (T. R.), STEPHENS (K.), STRICKLAND (J. D. H.), 1963. — Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere. *Limn. & Oceanogr.*, 8 (2) : 166-183.
- BAINDRIDGE (V.), 1960. — The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. *Fishery Publs. Colon. Off.*, 13 : 1-48.
- BARBER (R. T.), DUGDALE (R. C.), McISAAC (J. J.), SMITH (R. L.), 1971. — Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water. *Inv. Pesq.*, 35 (1) : 171-193.
- BAUDIN-LAURENCIN (F.), REBERT (J.-P.), 1970. — La pêche thonière à Abidjan de 1966 à 1969. *Doc. Scient. C.R.O.*, Abidjan, 1 (1) : 37-61.
- BERRIT (G. R.), 1961. — Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le golfe de Guinée. — Observations de surface le long des lignes de navigation. Première partie : généralités. *Cah. Océanogr.*, 13 (10) : 715-727.
- BERRIT (G. R.), GERARD (R.), LEMASSON (L.), REBERT (J.-P.), VERCESI (L.), 1968. — Observations océanographiques exécutées en 1967. II. Bathythermogrammes. *Doc. Scient. prov. C.R.O.*, Abidjan, n° 027.
- BERRIT (G. R.), GERARD (R.), VERCESI (L.), 1967. — Observations océanographiques exécutées en 1966. III. Bathythermogrammes. *Doc. Scient. prov. C.R.O.*, Abidjan, n° 018.
- BESSONOV (N. M.), FEDOSOV (M. V.), 1965. — Primary production in the shelf Waters of the west African Coast. *Okeanologia*, 5 (5) : 877-883.
- CENTRE O.R.S.T.O.M. DE POINTE NOIRE. *Océanographie* (1969 à 1972). — Observations effectuées au wharf de la C.R.C. Documents du Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe Noire nos 457, 460, 461, 465, 469, 481, 484 à 488, 492, 499 à 501, 505, 510, 518, 521, 527, 534, 542.
- DANDONNEAU (Y.), 1970. — Un phénomène d'eaux rouges au large de la Côte d'Ivoire causé par *Gymnodinium splendens* Lebour. *Doc. Scient. C.R.O.*, Abidjan, 1 (1) : 11-19.
- DANDONNEAU (Y.), 1971. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. I. Groupes d'espèces associées. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 9 (2) : 247-265.
- DANDONNEAU (Y.), 1972. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. II. Représentativité de l'eau de surface pour la description et pour l'interprétation des phénomènes dynamiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 10 (3) : 267-274.
- DANDONNEAU (Y.), MENARD (H.), 1969. — Résultats des observations effectuées sur le phytoplancton du plateau continental de Côte d'Ivoire. *Doc. Scient. prov. C.R.O.*, Abidjan, 12 p.
- DUGFOUR (P.), MERLE (J.), 1972. — Station côtière en Atlantique tropicale : Hydroclimat et production primaire. *Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe Noire*, nouv. série, n° 025, 48 p., 21 fig.
- INGHAM (M. C.), 1970. — Coastal upwelling in the north-western Gulf of Guinea. *Bull. of Mar. Sci.*, 20 (1) : 1-34.
- LEMASSON (L.), 1973. — Les sels nutritifs sur la radiale de Grand-Bassam (*sous presse*).
- LEMASSON (L.), REBERT (J.-P.), 1973. — Les courants marins dans le Golfe ivoirien. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 1 : 67-95.
- LORENZEN (G. J.), 1967. — Determinations of chlorophyll and phaeopigments : Spectrophotometric equations. *Limn. & Oceanogr.*, 12 (2) : 343-346.
- MAHNKEN (C. V. W.), 1969. — Primary organic production and standing stock of zooplankton in the tropical Atlantic ocean. EQUALANT I and II. *Bull. of Mar. Sci.*, 19 (3) : 550-567.
- MARGALEF (R.), 1958. — Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. Perspectives in marine biology. Ed. Buzzati-Traverso, Univ. California Press, Berkeley and Los Angeles : 323-347.
- MARGALEF (R.), 1963. — Modelos simplificados del ambiente marino para el estudio de la sucesion y distribucion del fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos. *Inv. Pesq.*, 23 : 11-52.
- MARTIN (L.) (*en préparation*). — Morphologie, sédimentologie, et paléogéographie du Quaternaire récent du plateau continental de Côte d'Ivoire. Thèse université Paris.
- MAZEIKA (P.), 1967. — Thermal domes in the eastern tropical Atlantic. *Limn. & Oceanogr.*, 12 (3) : 537-539.
- MOMMAERTS (J.-P.), 1969. — On the distribution of major nutrients and phytoplankton in the Tamar estuary. *J.M.B.A. of the U.K.*, 49 (3) : 749-765.
- MORLIERE (A.), 1970. — Les saisons marines devant Abidjan. *Doc. Scient. C.R.O.*, Abidjan, 1 (2) : 1-15.
- MORLIERE (A.), REBERT (J.-P.), 1972. — Étude hydrologique du plateau continental ivoirien. *Doc. Scient. C.R.O.*, Abidjan, 3 (2) : 1-30.

- NELLEN (V. W.), 1967. — Horizontale und vertikale verteilung der planktonproduktion in Golf von Guinea und in angrenzenden meeresgebieten während der monate februar bis mai 1964. *Kieler Meeresforschungen*, Bd 23, Heft 1 : 48-67.
- RAHM (U.), 1964. — Zur oekologie des zooplanktons der Lagune Ebrié (Elfenkein Kuste). *Acta Tropica*, 21 (1) : 1-47.
- REYSSAC (J.), 1969. — Mesures de production primaire par la méthode du ^{14}C au large de la Côte d'Ivoire. *Doc. Scient. prov. C.R.O.*, Abidjan, n° 035, 16 p.
- REYSSAC (J.), 1970. — Phytoplankton et production primaire au large de la Côte d'Ivoire. *Bull. IFAN*, 32, sér. A, n° 4 : 869-981.
- REYSSAC (J.), ROUX (M.), 1972. — Communautés phytoplanktoniques dans les eaux de Côte d'Ivoire. Groupes d'espèces associées. *Mar. Biol.*, 13 (1) : 14-33.
- RYTHER (J. H.), MENZEL (D. W.), CORWIN (N.), 1967. — Influence of the Amazon river outflow on the ecology of the western tropical Atlantic. I. Hydrography and nutrient chemistry. *J. of Mar. Res.*, 25 (1) : 69-83.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1960. — Dark fixation of CO_2 and measurement of organic productivity, with remarks on chemosynthesis. *Physiol. Plant.*, 13 : 348-357.
- UTERMOHL (H.), 1931. — Neue Wege in der quantitativen erfassung des planktons. *Verh. d. Internat. Vereinig. f. Limnologie*, 5 : 567-597.
- VARLET (F.), 1958. — Le régime de l'Atlantique près d'Abidjan (Côte d'Ivoire). Essai d'océanographie littorale. *Études Eburn. IFAN*, 7 : 97-222.
- VERSTRAETE (J.-M.), 1970. — Étude quantitative de l'« upwelling » sur le plateau continental ivoirien. *Doc. Scient. C.R.O.*, Abidjan, 1 (3) : 1-17.
- VERSTRAETE (J.-M.), 1970. — L'oxygène au large de Grand-Bassam. *Doc. Scient. C.R.O.*, Abidjan, 1 (3) : 19-35.
- WAUTHY (B.), DESROSIÈRES (R.), LE BOURHIS (J.), 1967. — Importance présumée de l'ultraplankton dans les eaux tropicales oligotrophes du Pacifique central sud. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 5 (2) : 109-116.