

RELATIONS PHYTOPLANCTON-ZOOPLANCTON DANS L'ATLANTIQUE TROPICAL ORIENTAL

Yves DANDONNEAU

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M., G.R.O., B.P. V-18 Abidjan (Côte d'Ivoire)

RÉSUMÉ

L'étude des distributions de la chlorophylle *a* et du mésozooplancton capturés à l'aide d'une bouteille de 30 litres (copépodes aux stades larvaires et adultes) intégrés de 0 à 100 mètres dans diverses régions de l'Atlantique tropical oriental fait ressortir deux types de relations entre ces deux paramètres :

— Dans les zones d'upwelling, chlorophylle et mésozooplancton varient en sens inverse, le zooplancton s'accroissant aux dépens du phytoplancton qui s'est développé plus tôt.

— Dans les zones équilibrées, ils varient dans le même sens le long de la droite de régression d'équation $\log Y = 1,30 + 1,43 \log X$ (Y = copépodes aux stades larvaires et adultes de 0 à 100 m, X = Chlorophylle de 0 à 100 m) et la pente $b = 1,43$ supérieure à 1 traduit une efficience écologique qui augmente avec la richesse de l'eau.

Appartenant à la fois à ces deux types, les zones frontales, qui bordent les upwellings et qui présentent souvent des concentrations de poissons propices à des pêcheries actives, possèdent l'efficience écologique la plus élevée.

Ces conclusions montrent qu'une bouteille à prélèvement de 30 litres constitue un outil tout à fait adapté à certaines études du zooplancton.

ABSTRACT

A study of the distributions of chlorophyll *a* and 30 l bottle caught mesozooplankton (adult and larval stages of copepods) integrated from 0 to 100 m depth in various regions of the eastern tropical Atlantic, points out two kinds of relationships between these two parameters :

— In upwelling areas, chlorophyll and mesozooplankton vary in opposite directions, zooplankton feeding upon sooner developed phytoplankton.

— In equilibrated areas, they vary in the same direction along the line corresponding to the equation $\log Y = 1,30 + 1,43 \log X$ (Y = adult and larval stages of copepods from 0 to 100 m, X = chlorophyll from 0 to 100 m) and the regression slope, $b = 1,43$ greater than unity shows that ecological efficiency grows with fertility of the water.

Belonging both to these two categories, frontal areas associated with upwellings, which often present fishes concentrations favourable to active fishing, have the highest ecological efficiency.

These results show that a 30 l sampling bottle is a quite suitable mean for peculiar zooplankton studies.

INTRODUCTION

Les liens entre les étapes successives de la chaîne alimentaire en mer ont déjà été abondamment étudiés, mais au-delà de la relation assez évidente qui fait que les zones riches en phytoplancton coïncident plutôt

bien avec les zones riches en zooplankton, micro-neuston, et poissons, on se heurte dès qu'on veut entrer dans le détail à une très grande variabilité des diverses biomasses les unes par rapport aux autres. Cette variabilité est la règle lorsqu'elle résulte d'un certain bilan des relations prédateur-proie et d'écart

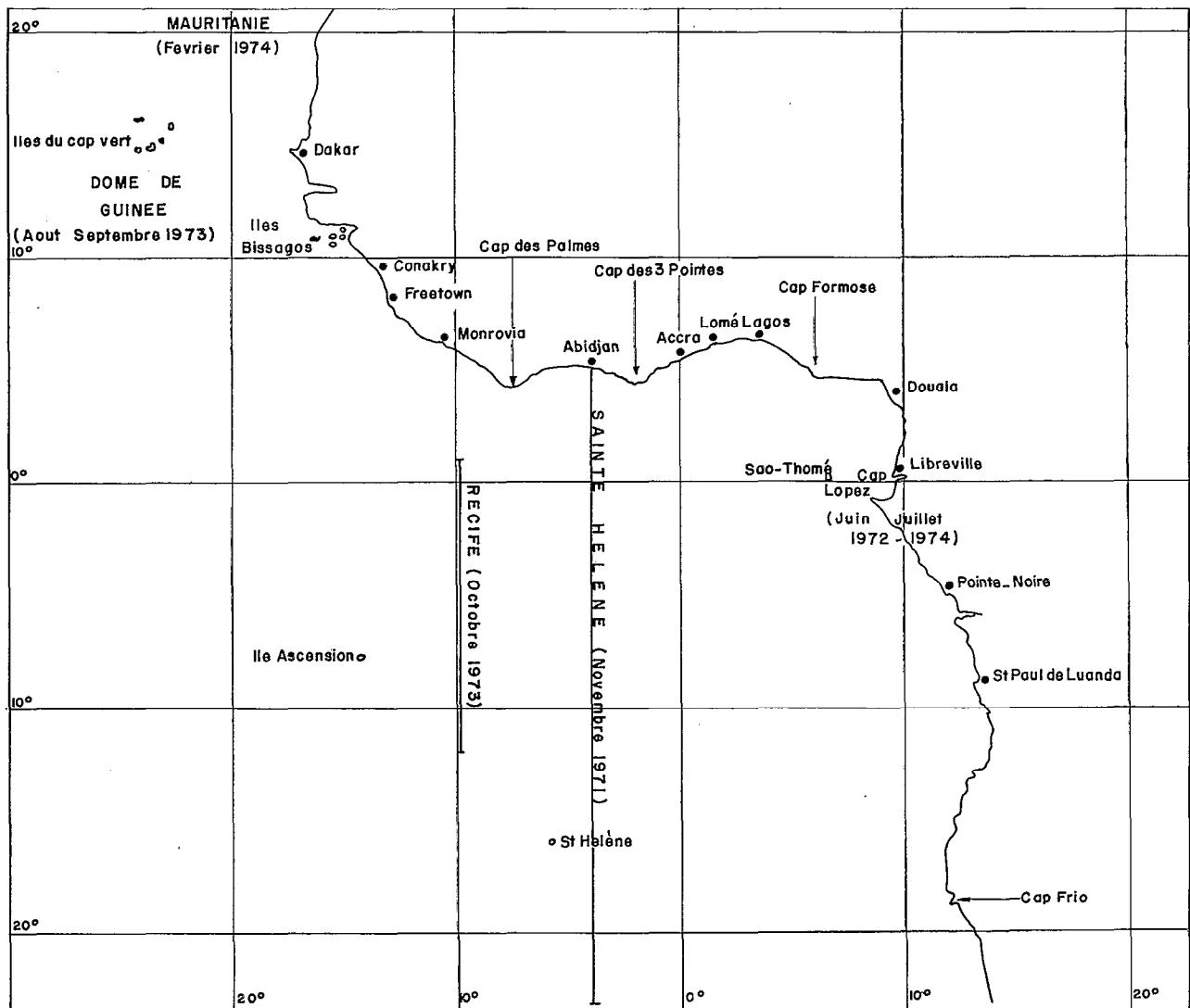


Fig. 1. — Origine des données.

de rythme et de durée des cycles de reproduction, mais elle est un artefact gênant quand elle reflète l'imperfection de l'échantillonnage.

En milieu océanique ouvert, cette variabilité est particulièrement accusée et les écarts qu'elle entraîne sont bien souvent du même ordre que les différences qu'on attendrait d'une région à une autre. Alors qu'on a le sentiment que les diverses biomasses correspondant à chaque stade de la chaîne alimentaire évoluent ensemble le long d'un axe représentant un état d'équilibre durable, les résultats ponctuels (dans le temps ou l'espace) que l'on peut obtenir s'éparpillent considérablement autour de cet axe.

BLACKBURN (1966) cherche à définir cet état

d'équilibre au moyen de régressions, et retient comme représentatives d'un « steady state » les stations qui ne s'écartent pas trop des droites de régression.

HOLMES (1958), sur une gamme très étendue de résultats, trouve une liaison positive entre production primaire, chlorophylle, et zooplancton, au point que l'un de ces trois paramètres pourrait jouer le rôle d'un indicateur pour les deux autres.

STEEMANN-NIELSEN (1958) insiste sur l'étroite interdépendance du phytoplancton et du zooplancton dans la mer des Sargasses où MENZEL et RYTHER (1961) trouvent aussi une relation directe entre production primaire et standing stock d'herbivores. Dans le golfe de Guinée, il en va de même dans la

région de Pointe-Noire selon DUFOUR et MERLE (1972).

HEINRICH (1962) décrit de nombreux types de relations phytoplancton-zooplancton au moyen de cycles annuels observés dans des régions variées. Certains de ces types, par la durée des cycles de reproduction du zooplankton, présentent des décalages importants entre le maximum de phytoplancton et celui de zooplankton. Ce décalage, selon CUSHING (1959) augmente avec la latitude, les espèces zooplanktoniques froides ayant un développement moins rapide que leurs homologues tropicales.

Le présent travail utilise les résultats des mesures faites par les océanographes de l'O.R.S.T.O.M. à bord du N.O. « CAPRICORNE » au cours des croisières Sainte-Hélène (novembre 1971), Dôme de Guinée (août 1973), Récife (octobre 1973), Mauritanie (mars 1974) et Cap Lopez (juin 1972 et juin 1974), mesures effectuées dans des conditions comparables (fig. 1). La région ainsi couverte est très vaste et présente une large gamme de variations, des zones d'upwelling aux eaux oligotrophes.

1. MÉTHODES

Phytoplancton

La biomasse phytoplanctonique a été évaluée au moyen de mesures de chlorophylle, la valeur retenue étant la valeur intégrée par mètre carré de 0 à 100 mètres.

Les mesures ont été faites au spectrophotomètre après filtration et extraction par l'acétone, ou *in vivo*, au fluorimètre, avec étalonnages fréquents au spectrophotomètre.

Pour calculer les concentrations en chlorophylle à partir des densités optiques des extraits acétoniques, on a retenu la valeur 89,31 correspondant à l'extinction en cuve de 1 cm à 663 μm pour une solution de 1 g de chlorophylle *a* dans un litre d'acétone à 90 % (SCOR-UNESCO, anonyme 1966). Cette valeur a été utilisée par STEELE et BAIRD (1968). Les extinctions ayant été lues à 665 μm , il convient de les multiplier par 1,03, une diminution de 3 % étant observée quand on passe de 663 μm à 665 μm (PITON et MAGNIER, 1971), soit finalement chlor *a* (mg/m^3) = 11,53 ($D_{665}-D_{750}$) $\frac{V}{V \times I}$ où V est le volume de l'extrait (cm^3), V le volume filtré (1) et I la longueur de la cuve (cm).

Cette formule globale a été préférée à celles qui essaient de faire la part des différents pigments ou produits de dégradation, d'une part parce qu'elle donne des valeurs qui sont en corrélation beaucoup

plus étroite avec celles obtenues au fluorimètre *in vivo*, et d'autre part parce que les résultats qu'elle fournit englobent en partie tous les pigments et produits de dégradation qui absorbent la lumière à 665 μm et sont donc beaucoup moins soumis aux amples variations diurnes que présente la chlorophylle *a* prise isolément. Il est donc fort possible que l'extinction à 665 μm soit en liaison plus étroite avec la biomasse de phytoplancton que la chlorophylle *a* calculée à partir de plusieurs longueurs d'onde ou séparée de la phéophytine.

Les valeurs intégrées de 0 à 100 mètres ont été calculées par la méthode des trapèzes, généralement à partir de 12 niveaux de mesure.

Zooplancton

Plusieurs types de filets ont été utilisés au cours des croisières du N.O. « CAPRICORNE », selon les objectifs à atteindre, et avec plus ou moins de continuité. La normalisation des résultats pourrait se faire à l'aide de coefficients de proportionnalité permettant de passer d'un filet à l'autre, mais ce serait au prix d'une très grosse perte de fiabilité, dans un domaine où déjà, l'imprécision des résultats empêche fréquemment de conclure.

Lors des stations en mer, des prélèvements à la bouteille NISKIN de 30 litres sont généralement effectués à plusieurs niveaux en vue de divers dosages de matière en particules après filtration, un passage sur soie de 200 μ réalise une pré-sélection des particules à doser, et le zooplankton retenu sur ces soies constitue un échantillonnage des populations d'herbivores vivant à une profondeur connue avec précision.

Ce mode d'échantillonnage est généralement rejeté, car un grand nombre d'animaux évitent la bouteille à prélèvements, la plupart des carnivores notamment, et aussi les herbivores de grande taille. Des essais comparatifs ont été faits avec un filet WP2 (LE BORGNE, non publié) : le filet récolte davantage de zooplankton, mais pour les individus de petite taille, la différence est peu sensible, parfois nulle, selon les espèces.

Le paramètre retenu est le nombre de copépodes aux stades larvaires ou adultes : ceux-ci sont toujours présents dans les prélèvements et représentent la majeure partie du zooplankton. D'après BLACKBURN (1966) les populations de carnivores croissent linéairement avec celles d'herbivores. Les copépodes et copépodites retenus par la bouteille constitueraient donc un bon indice d'abondance du zooplankton au sens large.

Un autre intérêt de l'échantillonnage à la bouteille réside dans l'obtention de profils verticaux de zooplankton, auxquels il ne sera pas fait appel dans cette

étude, mais qui, confrontés aux autres profils verticaux de paramètres chimiques et biologiques, peuvent s'avérer très utiles.

Comme pour la chlorophylle, c'est la valeur intégrée (copépodes aux stades larvaires ou adultes/dm² de 0 à 100 m) qui a été retenue, évaluée par la méthode des trapèzes à partir de six niveaux en général.

2. RÉSULTATS

Chaque station ayant comporté des mesures de chlorophylle et de zooplancton à la bouteille est caractérisée par un point sur un graphique copépodes/dm² de 0 à 100 m-chlorophylle/m² de 0 à 100 m. Les diverses croisières, ou masses d'eau, apparaissent sur ces graphiques sous la forme de nuages de points qui sont étudiés ici au moyen de régressions et de corrélations. Suivant les conclusions de RICKER (1973) une régression fonctionnelle sera préférée aux régressions prédictrices d'une variable à l'autre. Les nuages de points représentatifs des masses d'eau seront donc caractérisés par leur axe majeur réduit (droite des moindres rectangles), passant par l'intersection des deux droites de régression de Y en X et de X en Y, et dont la pente est la moyenne géométrique des pentes de ces deux droites.

Les quantités intégrées de 0 à 100 m de zooplankton et de chlorophylle sont portées sur les figures en coordonnées logarithmiques. Cette transformation a souvent été utilisée pour normaliser les distributions de plancton (BLACKBURN, 1966). FRONTIER (1973) étudie l'effet de la transformation LogP(1+x) et constate que P tend vers 1 lorsque l'espace temps étudié s'élargit et englobe plusieurs phénomènes comme c'est le cas ici. D'ailleurs, bien que les données utilisées ici proviennent de plusieurs campagnes dans des endroits différents, elles ne s'éloignent pas beaucoup d'une distribution Log-normale, présentant toutefois deux modes distincts, le premier pour des écosystèmes équilibrés, le second pour les zones d'upwelling dont l'importance relative est exagérée du fait de l'intérêt particulier porté à ces zones par le Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan.

Radiale Abidjan-Sainte Hélène (novembre 1971)

Les conditions rencontrées au cours de cette croisière ont été décrites par LEMASSON et REBERT (1973) pour la partie physique et DUFOUR et STRETTA (1973) pour la partie plancton. Deux zones de divergence n'empêchent pas une impression globale de pauvreté, normale à cette époque de l'année, mais élargissent la gamme des observations, ce qui donne

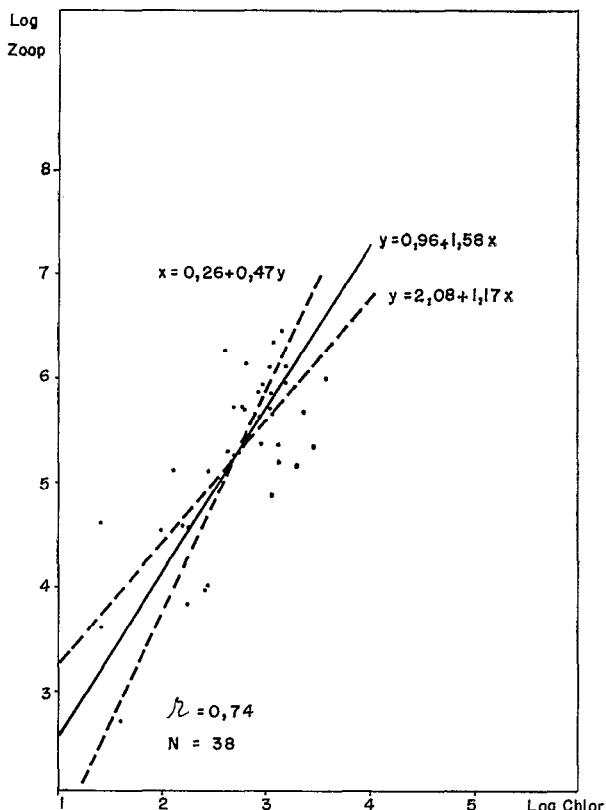


Fig. 2. — Relation chlorophylle/m² - stades adultes et larvaires de copépodes/dm² d'après les résultats de la campagne Sainte-Hélène.

le coefficient de corrélation le plus élevé des cinq zones étudiées ($r = 0,74$ pour 38 couples de données, significatif à 1%). La droite des moindres rectangles, qui a pour équation $Y = 1,58 X + 0,96$, a une pente nettement supérieure à 1 (fig. 2), indiquant que le zooplankton croît davantage que le phytoplancton lorsque ce dernier augmente; il croît en fait comme $X^{1,58}$. Les valeurs moyennes de LogX (2,73, correspondant à 15,8 mg de chlorophylle par mètre carré de 0 à 100 m) et de LogY (5,29, correspondant à 198 copépodites par décimètre carré de 0 à 100 m) font de cet ensemble de données un exemple caractéristique des eaux oligotrophes de cette partie de l'Atlantique.

Coupe le long du méridien 10° W (octobre 1973)

14 stations seulement, dans un contexte assez homogène et à peu près équivalent à la partie nord de la radiale Abidjan-Sainte Hélène (STRETTA, 1975), donnent un nuage de points assez groupé (fig. 3), autour d'une valeur moyenne nettement plus élevée (LogX = 3,55 correspondant à 35 mg Chlor/m² de

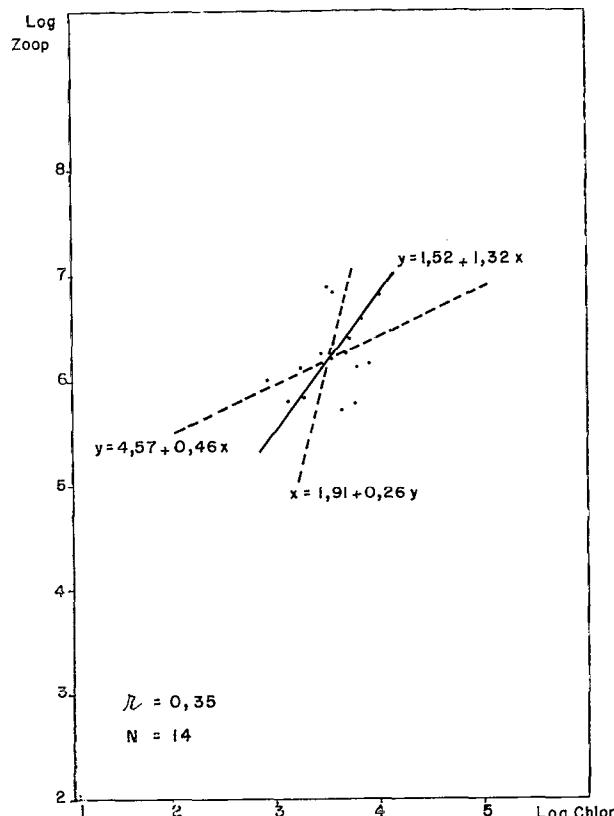


Fig. 3. — Relation chlorophylle/m² - stades adultes et larvaires de copépodes/dm² d'après les résultats de la coupe le long du méridien 10° W.

0 à 100 m et Log Y = 6,21 correspondant à 500 copépodites par décinème carré de 0 à 100 m). Le coefficient de corrélation $r = 0,35$ n'est significatif qu'à 20 % et l'équation de la droite des moindres rectangles, $Y = 1,32 X + 1,52$ est sujette à une incertitude assez grande.

Dôme de Guinée (août-septembre 1973)

Les conditions biologiques et chimiques rencontrées au cours de cette croisière sont celles d'un dôme où les eaux profondes riches n'atteignent pas la surface, mais s'en rapprochent suffisamment pour être bien éclairées et sont de ce fait assez productives (VOITURIEZ, DANDONNEAU, 1974). Les moyennes sont du même ordre que celles calculées pour la coupe à 10° W, mais la droite des moindres rectangles d'équation $Y = 1,64 X + 0,60$ figure la réalité avec une meilleure précision puisque le coefficient de corrélation $r = 0,71$ est significatif à 2 % (fig. 4).

Cap Lopez (juin-juillet 1972 et 1974)

Cette zone très particulière a été étudiée à plusieurs

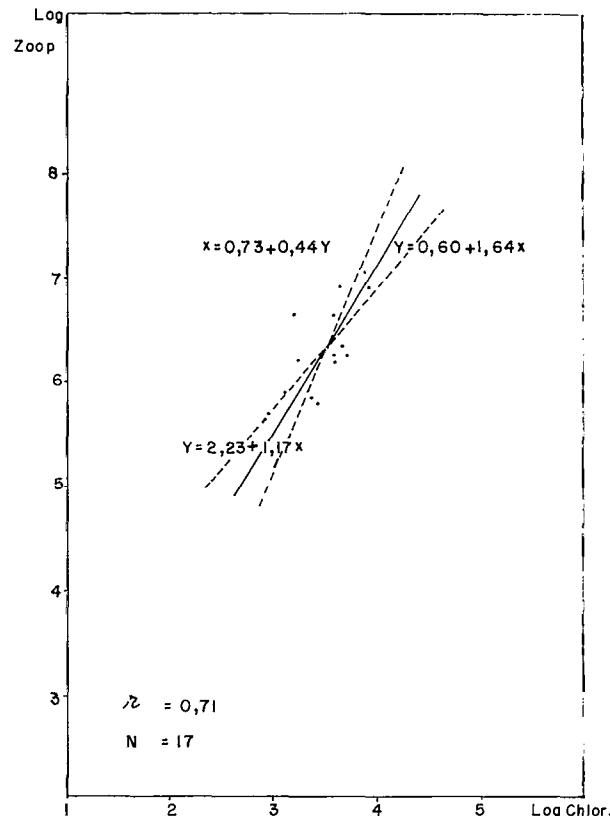


Fig. 4. — Relation chlorophylle/m² - stades larvaires et adultes de copépodes/dm² d'après les résultats de la campagne Dôme de Guinée.

reprises par le Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan et les chercheurs de l'O.R.S.T.O.M. travaillant sur la côte d'Afrique (GALLARDO et LE GUEN, 1972; VOITURIEZ, VERSTRAETE et LE BORGNE, 1973; DUFOUR et STRETTA, 1973), en raison des pêches importantes d'albacores qui y ont lieu chaque année à cette saison. Des eaux chaudes et dessalées, pauvres, y recouvrent les eaux froides et riches apparentées aux upwellings côtiers qui ont lieu plus au sud. Les biomasses de zooplancton et de phytoplancton y sont très élevées (fig. 5), les valeurs moyennes étant 65 mg Chlor/m² de 0 à 100 m (Log X = 4,17) et 1 130 copépodites/dm² de 0 à 100 m (Log Y = 7,04). Mais ces deux grandeurs sont très peu liées et très variables ainsi qu'en témoigne le coefficient de corrélation calculé ($r = 0,13$ n'est pas significatif) et la droite des moindres rectangles n'a été tracée qu'à titre indicatif.

On remarque que les cinq points correspondant à la campagne 1972 sont en moyenne moins riches en chlorophylle mais plus riches en zooplancton que ceux de 1974.

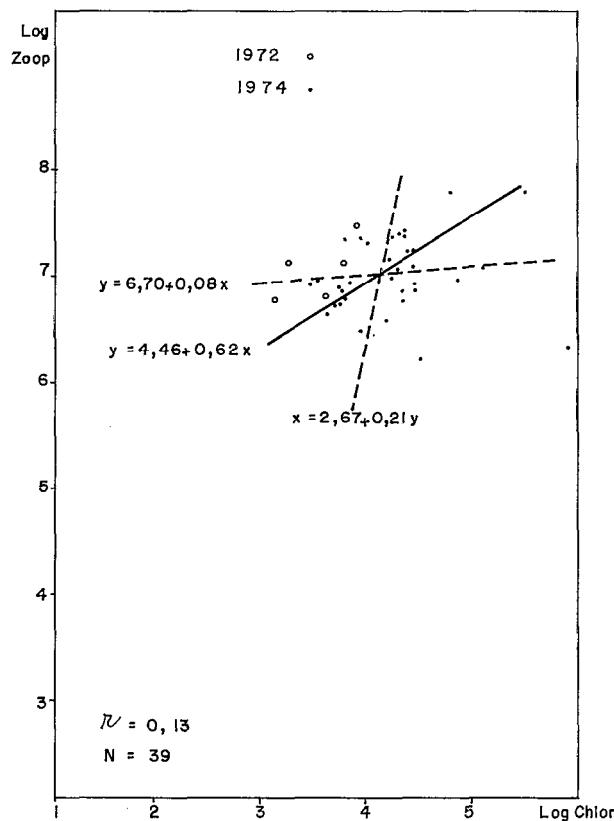


Fig. 5. — Relation chlorophylle/m² - stades adultes et larvaires de copépodes/dm² d'après les résultats des campagnes Cap Lopez.

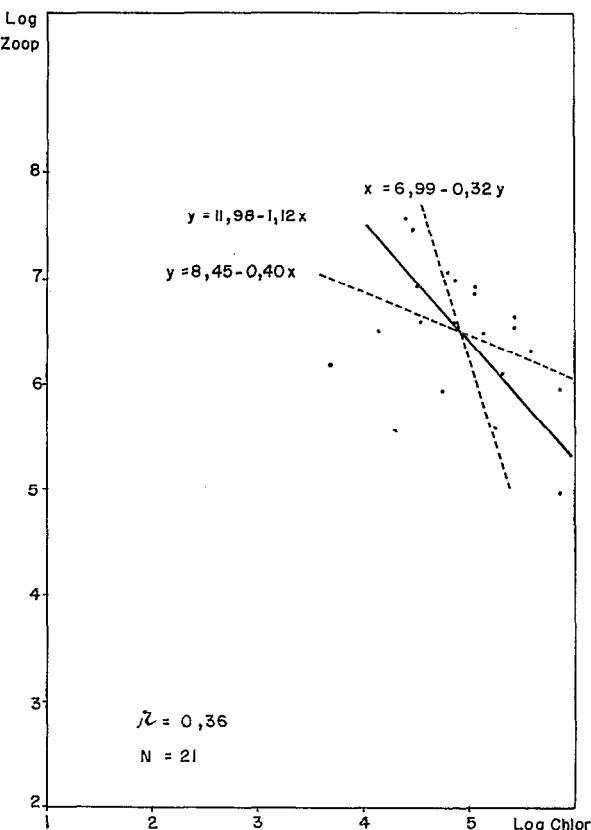


Fig. 6. — Relation chlorophylle/m² - stades adultes et larvaires de copépodes/dm² d'après les résultats de la campagne Mauritanie.

Mauritanie (février 1974)

Les caractéristiques principales de cette zone d'upwelling au cours de cette croisière ont été exposées par VOITURIEZ, DUFOUR et LE BORGNE (1974).

On obtient une relation inverse (fig. 6) entre le zooplancton et la chlorophylle qui y atteint des valeurs très élevées : la moyenne de Log X est 4,92, correspondant à 137 mg Chlor/m² de 0 à 100 m. La teneur moyenne en zooplancton y est en revanche moins élevée qu'au Cap Lopez, Log Y = 6,46 correspondant à 640 copépodites/dm² de 0 à 100 m.

La droite des moindres rectangles a pour équation $Y = -1,12X + 11,98$, le coefficient de corrélation $r = -0,36$ pour 21 couples de données n'étant significatif qu'au niveau 15 %.

Regrouper les résultats de toutes ces croisières en un seul ensemble qui constituerait alors un échantillon de tout le golfe de Guinée demande qu'on s'interroge sur la valeur de cet échantillon : il renferme des zones de convergence et de divergence, un

dôme, des zones d'upwelling et une zone frontale, suivant l'intérêt que présentent ces divers phénomènes pour les océanographes de l'O.R.S.T.O.M au C.R.O. d'Abidjan. Les zones riches, peu étendues dans la réalité, sont ici les mieux représentées, et en ce sens, l'échantillon n'est pas bien représentatif; en revanche si on y perd dans la rigueur de l'application des calculs statistiques, les phénomènes d'enrichissement, les plus rares mais les plus importants, y apparaissent avec une quantité d'information qui, dans le cas d'un échantillonnage au hasard, aurait conduit à un volume de données dont on n'aurait jamais pu disposer.

Les diagrammes de distributions des logarithmes des teneurs en chlorophylle et en zooplancton diffèrent assez sensiblement : alors que le zooplancton a une distribution unimodale, la chlorophylle présente une distribution bimodale due au rôle des écosystèmes équilibrés (Sainte-Hélène, Dôme de Guinée, Récife) et des zones d'upwellings (Mauritanie, Cap Lopez) (fig. 7).

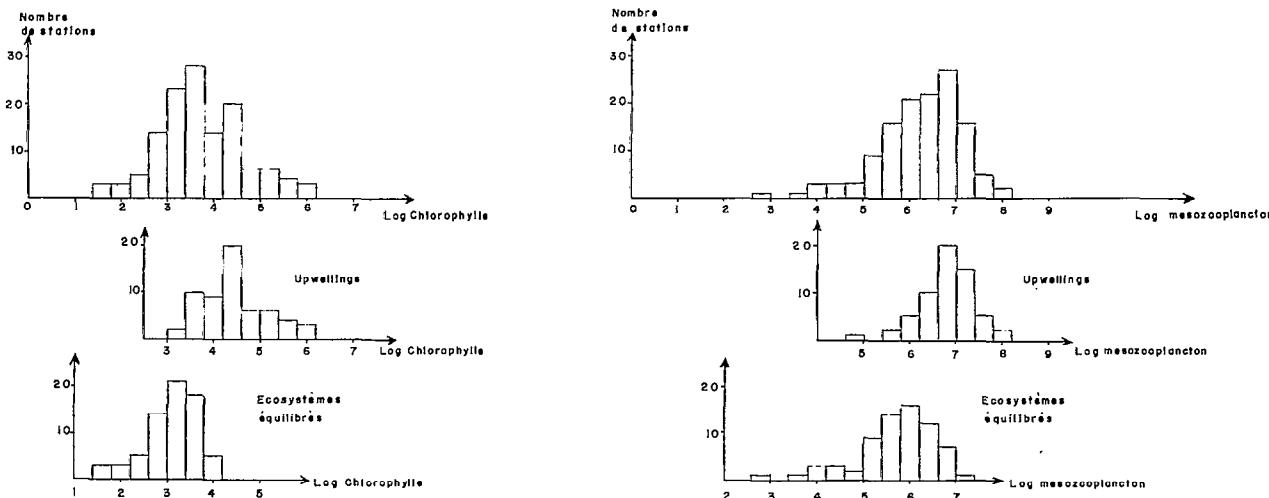


Fig. 7. — Distributions des valeurs des logarithmes des teneurs en chlorophylle par mètre carré et des effectifs de stades larvaires et adultes de copépodes par décimètre carré. Séparation en écosystèmes équilibrés et zones d'upwelling.

Si on considère séparément ces deux types d'écosystèmes, on obtient, tant pour la chlorophylle que pour le zooplancton, des distributions à peu près normales. La liaison chlorophylle-zooplancton s'exprime alors par les relations

$$\text{Log } Y = 1,30 + 1,43 \text{ Log } X \text{ avec } r = 0,81$$

pour les zones équilibrées, et

$$\text{Log } Y = 10,43 - 0,81 \text{ Log } X \text{ avec } r = -0,35$$

pour les zones d'upwelling (équations des droites des moindres rectangles, $X = \text{Chlorophylle}/\text{m}^2$ de 0 à 100 m, $Y = \text{Copépodes et Copépodites}/\text{dm}^2$ de 0 à 100 m).

Le premier coefficient de corrélation est significatif à 1 %, le second à 1 %.

On aurait donc finalement dans la plus grande partie de l'Atlantique tropical oriental une relation étroite entre les concentrations en mésozooplancton et en chlorophylle, s'exprimant par l'équation $\text{Log } Y = 1,30 + 1,43 \text{ Log } X$. Cette équation figure un état d'équilibre entre la biomasse végétale et une fraction de la biomasse zooplanctonique, équilibre dont on s'éloigne assez peu malgré l'hétérogénéité des répartitions planctoniques et les oscillations possibles du rapport biomasse de prédateurs/biomasse de proies.

Dans les zones d'upwelling, en revanche, cette relation s'écrit $\text{Log } Y = 10,43 - 0,81 \text{ Log } X$. La corrélation est négative et l'équation est celle d'une recherche de l'équilibre précédent à partir des proliférations soudaines de phytoplancton qui marquent

la naissance des upwellings, dans des zones où le zooplancton n'a pas eu le temps de se développer.

La relation est ici beaucoup moins étroite ($r = -0,35$), le retour des masses d'eau à une situation équilibrée se faisant rapidement et échappant d'une certaine manière au contrôle des facteurs écologiques. Notons que la zone frontale du Cap Lopez prolonge ce retour à la normale au-delà de la droite d'équilibre ($\text{Log } Y = 1,30 + 1,43 \text{ Log } X$), et que les points figuratifs de cette zone présentent le rapport mésozooplancton/chlorophylle le plus élevé (fig. 8).

3. DISCUSSION

Les biomasses de phytoplancton et de zooplankton de 0 à 100 m représentées par la chlorophylle et les copépodes et copépodites capturés à la bouteille, varient donc ensemble selon deux droites d'équations:

$$\begin{aligned} \text{Log } Y &= 1,30 + 1,43 \text{ Log } X \quad (1) \\ \text{et} \quad \text{Log } Y &= 10,43 - 0,81 \text{ Log } X \quad (2) \end{aligned}$$

L'équation (1) est celle d'un état d'équilibre vers lequel tendent les eaux du large de la majeure partie de l'Atlantique tropical, tandis que l'équation (2) est celle de l'évolution des eaux d'upwelling d'un état juvénile à la maturité, évolution qu'on peut observer dans le temps lors d'un arrêt du phénomène d'upwelling, mais plus souvent dans l'espace en suivant le déplacement des masses d'eau.

BLACKBURN (1973), dans le Pacifique tropical est, c'est-à-dire une région comparable à celle dont il est

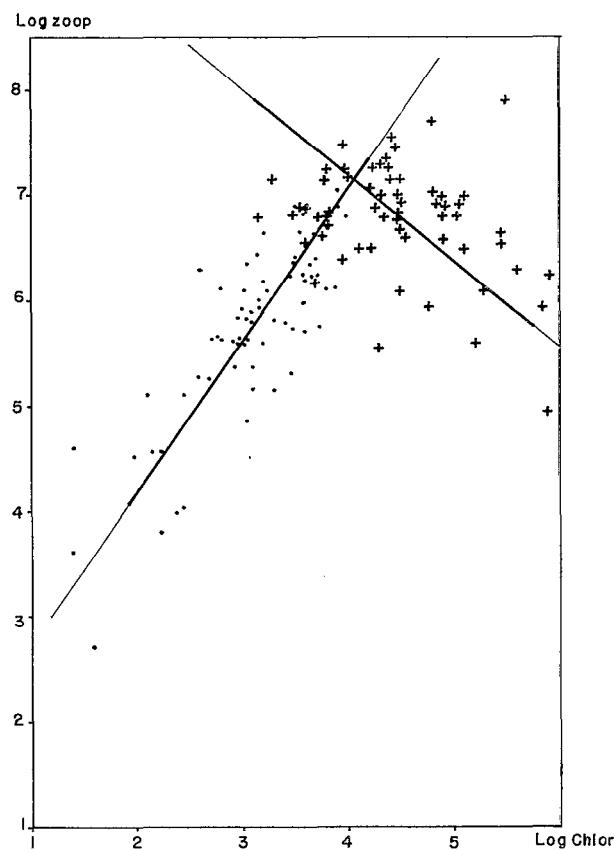


Fig. 8. — Relations chlorophylle/m² - stades adultes et larvaires de copépodes/dm² dans l'Atlantique tropical selon l'écosystème (. zones équilibrées + zones d'upwelling).

question dans cet article, fractionne son étude par périodes, latitudes, et longitudes. Il obtient toujours des droites dont la pente est nettement inférieure à l'unité (phytoplancton en abscisse, zooplancton en ordonnée, en logarithmes) et qui appellent plusieurs remarques :

1^o Il a été utilisé pour son étude des équations de régression, contrairement à BLACKBURN (1966) qui, à partir des mêmes données utilise des régressions fonctionnelles (BARTLETT, 1949) comme dans le présent travail. RICKER (1973) estime que ces dernières sont mieux adaptées aux problèmes de biologie des pêches que les droites de régression de Y en X ou de X en Y. En effet, alors que les variables étudiées jouent un rôle symétrique, et qu'il n'est pas question bien souvent de déduire l'une de l'autre, il est gênant d'avoir deux droites de régression d'autant plus divergentes que la corrélation est faible, ce qui est fréquent dans les études de plancton; de plus, du fait que l'on réussit rarement à échantillonner l'ensemble de la population, mais que celle-ci est souvent tron-

quée par les contraintes de temps et d'espace propres à l'océanographie, la droite des moindres rectangles est selon RICKER, beaucoup mieux adaptée à la prédition d'une variable à partir de l'autre. L'emploi des équations de régression par BLACKBURN aboutirait à sous-estimer systématiquement les pentes des droites. Toutefois, cet auteur compare ses résultats avec ceux qu'il aurait obtenus par la méthode de BARTLETT (1949) et trouve des écarts très faibles (0,7391 au lieu de 0,7226 pour le couple chlorophylle, zooplancton de jour) qui, curieusement, ne sont d'ailleurs pas tous dans le même sens. Notons que l'emploi de régressions prédictives dans le présent travail donne une pente égale à 1,17 qui reste donc supérieure à 1.

2^o Les données utilisées par BLACKBURN (1973) sont des valeurs intégrées de 0 à 200 m, alors que les nôtres concernent la couche 0-100 m seulement. Le niveau 100 m a été retenu parce qu'il se situe toujours au-dessous des pics de chlorophylle et de zooplancton bouteille, (HERBLAND et STRETTA, 1973) la thermocline occupant toujours dans cette région une position relativement élevée. On ne peut toutefois pas exclure totalement que, pour les stations les plus oligotrophes, où la thermocline était profonde (60-70 m), on ait laissé échapper une fraction importante du zooplancton vivant entre 100 et 200 m; ceci aurait eu pour résultat, en sous-estimant le zooplancton des zones pauvres, de surévaluer la pente des droites de régression; mais les comptages effectués au-dessous de 100 m n'ont jamais présenté d'effectifs comparables à ceux de la couche 0-100 m. D'autre part, les copépodes et copépodites capturés à la bouteille représentent un niveau trophique probablement plus proche du phytoplancton que le zooplancton capturé avec un filet de 333 µ de vide de maille.

3^o Si les eaux étudiées par BLACKBURN (1973) (100 à 500 mgC/m²/j pour la production primaire) sont comparables aux eaux équilibrées du présent travail, il n'en est pas de même dans BLACKBURN (1966) chez qui une grande partie des données proviennent de zones d'upwelling. Or, si on avait traité ensemble toutes nos données de l'Atlantique tropical, on aurait obtenu une pente de régression égale à 0,63, et, pour la droite des moindres rectangles 0,98 (fig. 8). Ces valeurs se rapprochent de celles obtenues par BLACKBURN (1966), mais il a paru légitime de séparer les zones d'upwelling des zones équilibrées où les phénomènes se déroulent d'une manière tout à fait différente.

Cette pente des droites de régression est une donnée écologique très importante : dans l'expression $Y = a X^b$ (Y = zooplancton, X = phytoplancton) elle est représentée par la lettre « b » qui est une caractéristique du lien qui unit les deux niveaux trophiques tandis que le choix de l'unité, ou des

méthodes choisies pour estimer la biomasse ne porte que sur « *a* ». Si *b* est inférieur à 1, la biomasse zooplanctonique croît relativement moins que la biomasse de phytoplancton, c'est-à-dire que l'efficience écologique (ou rendement énergétique d'un niveau trophique à l'autre), est d'autant plus faible que l'eau est plus riche. Si au contraire, *b* est supérieur à 1, l'efficience écologique est plus élevée dans les zones riches.

Or, les opinions sur ce problème important sont loin de concorder. Le bon sens et la logique incitent à suivre l'opinion de RYTHER (1969) selon laquelle le rendement énergétique augmente avec la richesse en phytoplancton parce que, d'une part, la dépense d'énergie nécessaire aux herbivores pour aller quérir leur nourriture diminue, cette nourriture étant plus concentrée, et d'autre part parce que, dans les zones riches, les cellules de phytoplancton plus grosses peuvent être directement consommées par des herbivores de grande taille, raccourcissant ainsi la chaîne alimentaire (PARSONS et LEBRASSEUR, 1970). Cette opinion paraît d'ailleurs confirmée par les statistiques de pêche, la majeure partie de l'océan tropical étant quasi désertique par rapport aux zones d'upwelling, pour des biomasses de phytoplancton par mètre carré seulement dix fois plus faibles.

Cet allongement de la chaîne alimentaire au fur et à mesure que l'eau s'appauvrit fausse complètement l'interprétation des relations phytoplancton-zooplancтон puisque sur les graphiques, les points hauts figurent une prédation directe, et cette prédation, pour les points bas, s'exerce sur un niveau intermédiaire. C'est ainsi que TANIGUSHI (1973), constatant que le zooplancton des zones oligotrophes dispose, par unité de poids, d'une production primaire beaucoup plus élevée que celui des mers froides riches, admet une efficience écologique « potentielle » plus élevée dans les mers chaudes; or, la pente de régression qu'il calcule, égale à 1,47, est très proche de la valeur 1,43 trouvée ici et traduit une efficience écologique « de fait » plus élevée dans les zones riches. Le zooplancton capturé au filet se nourrit en effet en grande partie dans les régions oligotrophes sur le mésozooplancton plutôt que sur le phytoplancton dont les cellules n'ont une taille suffisante que dans les zones riches.

GREZE (1970), travaillant sur des résultats obtenus en Mer Noire, Méditerranée, et Atlantique tropical conclut pour le rendement phytoplancton-herbivore à une valeur de 10 % dans les zones riches contre 35 à 40 % dans les zones pauvres. Mais il semble que ses valeurs extrêmes, celles notamment provenant de la baie de Sébastopol, très riche en phytoplancton et pauvre en herbivores, sont loin d'être représentatives de zones équilibrées; ainsi sa conclusion s'appliquerait mieux aux zones d'upwelling en les

considérant d'un point de vue statique et non évolutif.

Étudiant les upwellings, CUSHING (1970) constate sur quelques exemples un accroissement de l'efficience écologique dans les eaux les plus riches; il attribue ce fait à une croissance plus rapide et à un taux de survie supérieur lorsque la nourriture est abondante. Un peu plus tard, après avoir élargi ses données au monde entier (CUSHING, 1971) à partir de sources diverses, il aboutit à la conclusion contraire c'est-à-dire à une efficience écologique inférieure dans les upwellings les plus riches, ce qui peut en effet s'expliquer, comme il le fait, par un gaspillage et un enfouissement des cellules accus. Cependant, ses données, d'origine très diverses, sont des résultats moyens de campagnes ou de séries d'observations; en cela, il est fort probable que certaines de ces moyennes n'aient porté que sur des stations faites dans des eaux d'upwelling jeunes, ou au contraire dans des eaux mûres. Ainsi le point moyen des résultats de la campagne Mauritanie 1974, qui s'est déroulée dans des eaux jeunes (VOITURIEZ, DUFOUR et LE BORGNE, 1974) ne pourrait pas être représentatif de la production dans l'upwelling de Mauritanie,

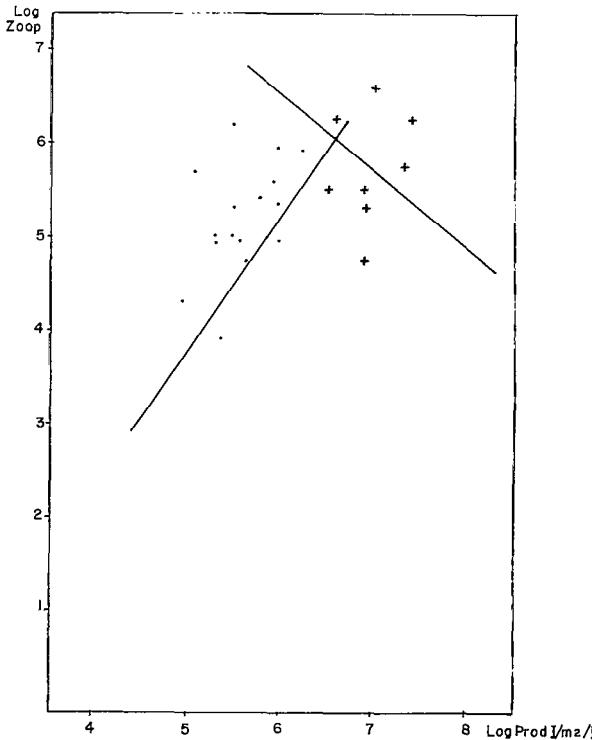


Fig. 9. — Répartition des valeurs de production primaire et biomasse de zooplancton d'après CUSHING (1971). Les segments de droite représentés ici sont ceux de la figure 8 après une translation correspondant à la différence de nature des paramètres étudiés dans les deux travaux.

mais plutôt d'une étape vers cette production. Une partie des données rassemblées par CUSHING (1971) présente probablement cet inconvénient. D'ailleurs, si on sépare ses données en deux groupes (plus ou moins de 0,6 gC/m²/jour en production primaire) on obtient pour les eaux les moins riches une corrélation $r = 0,50$ significative à 95 % et un coefficient $b = 1,46$ supérieur à l'unité, tandis que pour les eaux les plus riches, la corrélation $r = 0,24$ n'est pas significativement différente de zéro (fig. 9); il y a donc une analogie entre ses données et celles présentées ici, dont une interprétation différente a conduit à une autre conclusion.

On doit bien convenir qu'il n'est pas possible de parler d'efficience écologique à partir de mesures de biomasse effectuées dans des eaux en pleine évolution, dans lesquelles phytoplancton et zooplancton varient rapidement et en sens inverse et c'est probablement de là que viennent la plupart des opinions favorables à une efficience écologique supérieure dans les régions pauvres.

Ce ne semble pourtant pas être le cas pour BLACKBURN (1973) chez qui les situations d'upwelling, si elles existent devraient être écartées par l'une des décompositions selon la latitude, la longitude, ou la saison. Or, les coefficients b qu'il calcule entre chlorophylle et zooplancton sont tous inférieurs à l'unité. Il y a là un problème que trop de différences dans les méthodes employées empêchent de résoudre.

4. CONCLUSION

Le phytoplancton et le zooplancton varient conjointement selon deux lois de signification différente :

1^o — Dans les zones d'upwelling où le renouvellement par les eaux de fond riches en sels nutritifs mais pauvres en organismes vivants chasse vers le large les populations en place, le phytoplancton se développe le premier, très rapidement; il en résulte une situation déséquilibrée où une nourriture abondante est disponible pour une population herbivore d'abord insuffisante puis qui s'accroît tandis que le phytoplancton décroît. Ces diverses phases, brutales et mal contrôlées se traduisent par une corrélation négative assez lâche ($r = -0,35$, $p < 1\%$) entre phytoplancton et zooplancton qui varient donc en sens inverse. On peut imaginer qu'il en est de même pour la masse d'eau rejetée en mer par un fleuve qui constitue elle aussi, de nouvelles populations devant s'y adapter, un milieu vierge.

2^o — Partout ailleurs où un état d'équilibre a été atteint, les variations se font le long de cet état

d'équilibre, les apports de sels nutritifs (remontées de la thermocline, divergences, diffusion turbulente) étant suffisamment lents pour que les deux populations de phytoplancton et zooplancton aient le temps de s'y adapter; en l'absence d'apport de sels nutritifs nouveaux, le cycle grazing-assimilation-excrétion-photosynthèse maintient l'activité du phytoplancton et du zooplancton qui décroissent lentement. L'état d'équilibre, en coordonnées logarithmiques, est représenté par une droite dont la pente, supérieure à l'unité, atteste une efficience écologique qui croît avec la richesse en phytoplancton.

L'efficience écologique maximum se situe à l'intersection de cette droite avec celle des eaux d'upwelling, l'évolution se faisant en général des eaux d'upwelling vers les eaux oligotrophes. Il n'est pas interdit d'imaginer des efficiencies supérieures par un apport de sels nutritifs progressif et continu entraînant, sans rupture d'équilibre, une croissance du phytoplancton et du zooplancton. Mais en pratique, c'est dans les zones frontales qui bordent les upwellings qu'on observe les efficiencies écologiques les plus élevées. Ces fronts correspondent en effet à des eaux d'upwelling ayant atteint leur maturité, et, sur leur lancée, pouvant même passer au-dessus de la droite d'équilibre, comme c'est le cas pour les cinq points de la campagne Cap Lopez 1972; ils représentent aussi des zones de pêche très active.

Pour arriver à ces conclusions, la distinction a dû être faite entre écosystèmes déséquilibrés (upwellings) et équilibrés. Pour artificielle qu'elle puisse paraître a priori, cette séparation a conduit, dans chacun des deux cas, à la description de principes totalement différents, soulignant ainsi les erreurs que l'on risque de commettre chaque fois quel'on applique à de nouvelles données les conclusions issues d'un autre ensemble.

Dans ce domaine d'étude, le premier maillon de la chaîne alimentaire, les mesures qui intéressent le plus l'écogiste sont les mesures de production, sans lesquelles une biomasse n'a pas de signification dynamique. En zooplancton, sur le terrain, ces mesures sont encore balbutiantes, et leur utilisation en routine n'est pas encore au point; de plus, on ne doit pas se contenter de faire des mesures comparables entre elles, mais, pour les comparer à la production primaire, il faut parvenir à des mesures absolues. Or, la plupart du temps, on ne dispose que de mesures de biomasse; les transformer en mesures de production à partir de travaux de laboratoire ne sert en général qu'à faire intervenir en plus un coefficient qui introduit les variations du métabolisme en fonction de la température, et à rien d'autre : est-on si sûr que la température a le rôle primordial ? En fait, il faut bien reconnaître qu'on travaille sur des biomasses. Même en phytoplancton où la

méthode du carbone quatorze, même in situ donne des résultats qu'il ne faut pas accepter sans réserves.

En tant qu'estimation de biomasse en tout cas, la bouteille à prélèvement s'est montrée un outil praticable pour accéder au mésozooplancton qui

constitue une fraction importante du zooplancton, et, peut-être, dans les eaux oligotrophes, un stade plus proche du stade herbivore que le zooplancton capturé au filet plus couramment étudié.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M. le 19 juin 1975.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1966. — Determination of photosynthetic pigments. In: Determinations of photosynthetic pigments in sea water, UNESCO, report of SCOR-UNESCO Working group 17 : 11-18.
- BARTLETT (M. S.), 1949. — Fitting a straight line when both variables are subject to error. *Biometrics*, n° 5 : 207-212.
- BLACKBURN (M.), 1966. — Relationships between standing crops at three successive trophic levels in the Eastern Tropical Pacific. *Pacific science*, XX, 1 : 35-39.
- BLACKBURN (M.), 1973. — Regressions between biological oceanographic measurements in the Eastern Tropical Pacific, and their significance to ecological efficiency. *Limnol. Oceanogr.*, 18, 4 : 552-563.
- CUSHING (D. H.), 1959. — The seasonal variations in oceanic production as a problem in population dynamics. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, XXIV, 3 : 455-464.
- CUSHING (D. H.), 1970. — Pelagic food chains: introduction. In: Marine Food Chains, J. H. Steele ed. Oliver and Boyd, Edimburg : 69-73.
- CUSHING (D. H.), 1971. — Upwelling and the production of fish. *Advan. Mar. Biol.*, 9 : 255-334.
- DUFOUR (Ph.), MERLE (J.), 1972. — Station côtière en Atlantique tropical. Hydroclimat et production primaire. Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M., Pointe-Noire. Nov., sér. n° 25.
- DUFOUR (Ph.), STRETTA (J. M.), 1973. — Fronts thermiques et thermohalins dans la région du Cap Lopez (golfe de Guinée), juin-juillet 1972 : Phytoplancton, zooplancton, micronecton et pêche thonière. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, IV, 3 : 99-142.
- DUFOUR (Ph.), STRETTA (J. M.), 1973. — Production primaire, biomasses du phytoplancton et du zooplancton dans l'Atlantique tropical sud, le long du méridien 4° W. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Océanogr., XI, 4 : 419-429.
- FRONTIER (S.), 1973. — Étude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 12, 3 : 229-262.
- GALLARDO (Y.), LE GUEN (J. G.), 1972. — Caractères hydrologiques des régions frontales d'Angola, du Gabon, et du Congo, favorables aux concentrations d'albacores. Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M., Pointe-Noire, Nov., sér., n° 23, 18 p.
- GREZE (V. N.), 1970. — The biomass and production of different trophic levels in the pelagic communities of south seas. In *Marine Food Chains*, J. H. Steele ed., Oliver and Boyd, Edimburg : 458-467.
- HEINRICH (A. K.), 1962. — The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the ocean. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, XXVII, 1 : 15-24.
- HERBLAND (A.), STRETTA (J. M.), 1973. — Zooplancton et micronecton dans la région du dôme d'Angola en février-mars 1971 et relations avec les thons. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, VI, 2 : 45-70.
- HOLMES (R. W.), 1958. — Surface chlorophyll « a », surface primary production, and zooplankton volumes in the eastern Pacific ocean. *Rapp. P.V. Cons. Int. Explor. Mer*, 144 : 109-116.
- LEMASSON (L.), REBERT (J. P.), 1973. — Circulation dans la partie orientale de l'Atlantique sud. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, IV, 1 : 91-124.
- MENZEL (D. W.), RYTHER (J. H.), 1961. — Zooplankton in the Sargasso sea off Bermuda and its relation to organic production. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, XXVI, 3 : 250-258.
- PARSONS (T. R.), LEBRASSEUR (R. J.), 1970. — The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. In *Marine Food Chains*, J. H. Steele ed., Oliver and Boyd, Edimburg : 325-343.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), 1971. — Sur la détermination de la chlorophylle « a » dans l'eau de mer côtière tropicale. Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M., Nosy-Bé, n° 20.

- RICKER (W. E.), 1973. — Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 30, 3 : 409-434.
- RYTHER (J. H.), 1969. — Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166 : 72-76.
- STEELE (J. H.), BAIRD (I. F.), 1968. — Production ecology of a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.*, 13, 1 : 14-25.
- STEEMAN-NIELSEN (E.), 1958. — The balance between phytoplankton and zooplankton in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, XXIII, 2 : 178-188.
- STRETTA (J. M.), 1975. — Biomasses du phytoplancton et du zooplancton dans l'Atlantique tropical sud le long du méridien 10° W. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, VI, 1 :
- TANIGUSHI (A.), 1973. — Phytoplankton-zooplankton relationships in the western Pacific ocean and adjacent seas. *Marine Biology*, 21 : 115-121.
- VOITURIEZ (B.), DANDONNEAU (Y.) (1974). — Relations entre la structure thermique, la production primaire, et la régénération des sels nutritifs dans le dôme de Guinée. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. *Océanogr.*, vol. XII, n° 4 : 241-255.
- VOITURIEZ (B.), DUFOUR (Ph.), LE BORGNE (R.), 1974. — Preliminary results on R/V CAPRICORNE 7402 cruise in Cap Blanc. *CUEA Newsletter* iII, 5 : 1-7.
- VOITURIEZ (B.), VERSTRAETE (J. M.), LE BORGNE (R.), 1973. — Conditions hydrologiques de la zone frontale du Cap Lopez pendant la campagne thonière de juin-juillet 1971. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. *Océanogr.*, XI, 2 : 229-249.