

L'upwelling équatorial de l'Atlantique Est pendant l'Expérience Météorologique Mondiale (PEMG)

Upwelling équatorial
Atlantique équatorial
Production primaire
Production secondaire
Sous-Courant Équatorial

Equatorial upwelling
Equatorial Atlantic
Primary production
Secondary production
Equatorial Undercurrent

B. Voituriez, A. Herbland, R. Le Borgne
Antenne ORSTOM, Centre Océanologique de Bretagne, BP n° 337, 29273 Brest Cedex.

Reçu le 7/12/81, révisé le 24/2/82, accepté le 15/3/82.

RÉSUMÉ

Les mécanismes physiques de l'enrichissement en sels nutritifs des eaux de surface de l'Atlantique équatorial Est en été sont actuellement controversés. Les observations faites le long de 4°W par le N/O « Capricorne », notamment au cours du programme Ciproa (1978-1980) pendant l'Expérience Météorologique Mondiale (PEMG), permettent de tester les différents modèles proposés pour expliquer l'upwelling équatorial. On a pu conclure que la part des mélanges verticaux entre le Courant Équatorial Sud et le Sous-Courant Équatorial était faible, et que la distribution des températures et sels nutritifs en surface, en dépit d'une remontée de la thermocline à l'équateur en été, s'expliquait mieux par une divergence induite au sud de l'équateur par la variation du vent local et un transport dans la branche sud du Courant Équatorial Sud. Le fort contraste saisonnier observé dans les structures hydrologiques entre saison chaude et saison froide entraîne des variations dans la répartition des biomasses phyto- et zooplanctoniques. Les valeurs les plus élevées se rencontrent en saison d'upwelling mais les valeurs moyennes, pour l'ensemble de la zone d'enrichissement, ne sont pas significativement différentes aux deux saisons, tant en ce qui concerne celles de biomasse que celles de production. Ce résultat surprenant ne peut s'expliquer complètement par les différences de structure hydrologique et met en cause l'impact de l'enrichissement en sels nutritifs sur la production primaire. Les observations faites sont en accord avec l'hypothèse de Walsh (1976) qui attribue la non-consommation des sels nutritifs à la pression de broutage exercée par le zooplancton sur le phytoplancton dans un milieu où les paramètres qui contrôlent la production primaire subissent une variabilité à fréquence suffisamment basse pour permettre le couplage entre zoo- et phytoplancton.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 3, 301-314.

ABSTRACT

Equatorial upwelling in the eastern Atlantic during FGGE.

The physical processes of surface nutrient enrichment of the eastern equatorial Atlantic in summer are currently the subject of controversy, and several models of the equatorial upwelling have been given. The various theories could be tested from a series of transects made with R/V Capricorne along longitude 4°W during the Ciproa programme (1978-1980) and the first GARP Global experiment (FGGE) in 1979. From the collected data it may be concluded that 1) the part played by vertical mixing of the South-Equatorial Current with the Equatorial Undercurrent is negligible; 2) there is an actual shallowing of the thermocline at 0° in summer; but 3) the distribution of both surface temperature and nutrients is more easily explained by a divergence south of the equator and transport in the southern branch of the South Equatorial Current. The divergence would appear to originate in variations of the local winds. The hydrological structure differs greatly during the warm and cold seasons, and this leads to variations in the distribution of both phyto- and zooplankton biomasses. However, in spite of higher biomass levels locally observed during the upwelling, no significant seasonal difference is observed in mean values of biomass and production of the whole

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 42800

Cpte : B E-1

M

ORSTOM Documentation



010000733

enrichment area. This surprising result cannot be entirely explained by seasonal variations of the hydrological structures, and raises the question of the effect of nutrient input on primary production. These observations agree with Walsh (1976)'s theory concerning the "paradox of nutrients", according to which the lack of nutrient utilization may be explained by zooplankton grazing on phytoplankton when the variability of controlling parameters of primary production is of a low enough frequency to permit the balance of zooplankton and phytoplankton standing crops.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 3, 301-314.

INTRODUCTION

Les variations de l'upwelling équatorial, qui dans l'Atlantique, fait remonter des eaux froides vers la surface, sont à l'origine de la grande amplitude du signal thermique annuel que l'on observe à l'équateur principalement dans la partie est où cet upwelling est le plus intense, comme le montrent divers atlas (Mazcika, 1968; Merle, 1978; Hastenrath, Lamb, 1977). Cependant, l'impact réel de l'upwelling équatorial de l'Atlantique Est sur les températures de surface et les conditions trophiques a été quelque peu sous-estimé car les campagnes du programme international Equalant de 1963-1964 (Austin, 1963), qui ont fourni la première description physique et biologique de l'Atlantique, se sont déroulées à une époque caractérisée par une anormale faiblesse de l'upwelling équatorial que Hisard (1980) compare au phénomène « El Niño » qui, certaines années, occulte l'upwelling équatorial du Pacifique Est. Les campagnes faites le long de 4°W par le N/O « Capricorne », et notamment celles du programme Ciproa consacré à l'étude de l'upwelling équatorial en 1978-1980 incluant la période de l'Expérience Météorologique Mondiale (tableau 1), ont permis d'étudier les mécanismes physiques de l'upwelling équatorial, ses variations saisonnières et ses conséquences sur les productions primaire et secondaire dans l'Atlantique tropical Est.

LES VARIATIONS SAISONNIÈRES DE L'UPWELLING ÉQUATORIAL

Les variations saisonnières de l'upwelling apparaissent nettement sur l'évolution annuelle de la température et

de la teneur en nitrate de surface le long du méridien 4°W (fig. 1). L'amplitude thermique observée sur cette figure entre saison chaude (hiver boréal) et saison froide (été boréal) est de 8°C. En 1963, pendant les campagnes Equalant, elle était seulement de 4°C, ce qui illustre bien l'anomalie de l'année 1963 par rapport aux observations faites ensuite dans les années 1970 (Voituriez, 1981; Voituriez, Herbland, 1981). Parallèlement, la teneur en nitrate passe en surface de 0 mmol.m⁻³ en hiver à 6 mmol.m⁻³ en été, alors qu'en 1963 aucun enrichissement de la surface en nitrate et en phosphate n'avait été décelé, même en été (Kolesnikov, 1976; Okuda, 1966). Le contraste entre le mois d'août et le mois d'avril qui sont, sensiblement, les extrêmes saisonniers, est illustré sur la figure 2 qui représente les structures observées le long de 4°W en 1978-1979. En août 1978, les eaux froides, dont la température est inférieure à 22°C, riches en sels nutritifs, apparaissent à l'équateur jusqu'à 5°S alors qu'en avril une couche uniformément chaude (T° > 28°C), et complètement épuisée en nitrate, s'étend sur près de 50 m d'épaisseur jusqu'à 6-7°S.

LES MÉCANISMES DE L'UPWELLING ÉQUATORIAL

Traditionnellement, le refroidissement équatorial est expliqué par la divergence induite le long de l'équateur par les alizés (Cromwell, 1953). Ce schéma simple fut remis en cause du fait de la relative faiblesse des tensions de vent et de leurs variations saisonnières observées le long de l'équateur dans l'Atlantique Est où, justement, le refroidissement de la surface est le plus intense (Voituriez, Herbland, 1977; Moore *et al.*, 1978).

Tableau I

Les campagnes du « Capricorne » à 4°W.
Cruises of R/V "Capricorne" at 4°W.

Campagnes	Dates	Intervalle de latitude	Mesures de courant	
			Aanderaa en profileur	Autres
CAP 7107 (Sainte-Hélène)	Novembre 1971	5°N-24°S		×
CAP 7213	Septembre 1972	3°N-1°30'S		×
CAP 7302	Janvier 1973	1°N-1°S		×
CAP 7315	Novembre 1973	2°N-2°S		×
CAP 7405 (Gate 2)	Juillet-août 1974	4°30'N-1°S		
CAP 7501	Janvier 1975	4°N-15°S		×
CAP 7506	Juillet-août 1975	4°N-15°S		×
CAP 7701	Janvier 1977	5°N-5°S	×	
CAP 7706	Juillet 1977	5°N-5°S	×	
CAP 7802 (Ciproa 1)	Août-septembre 1978	5°N-10°S	×	
CAP 7902 (SOP1-PEMG)	Janvier-février 1979	5°N-2°30'S	×	
CAP 7906 (Ciproa 2)	Avril 1979	5°N-12°S	×	
CAP 7907 (SOP2-PEMG)	Juin 1979	4°30'N-1°S	×	
CAP 7910 (Ciproa 3)	Juin 1980	3°N-5°S	×	
CAP 7912 (Ciproa 4)	Octobre-novembre 1979	3°N-5°S	×	
CAP 8001 (Ciproa 5)	Janvier 1980	5°N-5°S	×	

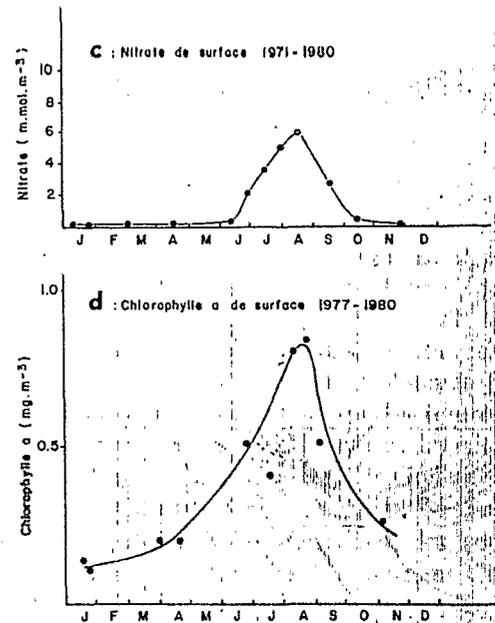
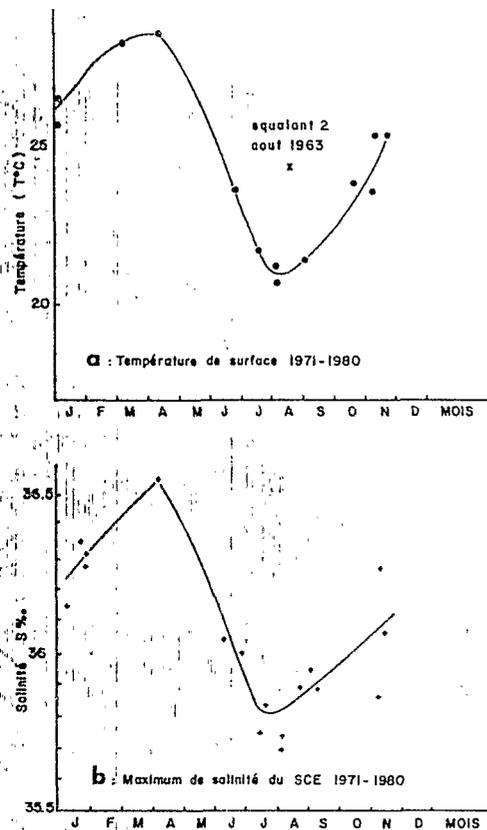


Figure 1

Variations saisonnières de l'upwelling équatorial à 4°W. a) température de surface minimale mesurée entre 0° et 5°S; b) valeur du maximum de salinité du Sous-Courant Équatorial; c) teneur maximale en nitrate de la surface entre 0° et 5°S; d) valeur maximale de la chlorophylle a en surface entre 0° et 5°S.

Seasonal variations of the equatorial upwelling at 4°W. a) minimum sea surface temperature between 0° and 5°S; b) value of the high salinity core of the Equatorial Undercurrent; c) maximum surface nitrate concentration between 0° and 5°S; d) maximum surface chlorophyll a concentration between 0° and 5°S.

D'autres explications ont alors été proposées : 1) les mélanges verticaux turbulents induits par le cisaillement entre le Courant Équatorial Sud portant à l'Ouest en surface et le Sous-Courant Équatorial portant à l'Est (fig. 2) (Hisard, 1973; Voituriez, Herbland, 1977; Kaiser, Postel, 1979; Cornus, Meincke, 1979); 2) la réponse de l'ensemble de l'Atlantique équatorial au renforcement des alizés dans l'Atlantique Ouest qui provoque une remontée de la thermocline dans l'Est, soit par l'intermédiaire d'une onde de Kelvin si l'accroissement du vent est brutal (Moore *et al.*, 1978; O'Brien *et al.*, 1978; Adamec, O'Brien, 1978), soit en maintenant un équilibre entre le gradient zonal de pression et les tensions de vent si cet accroissement est progressif; 3) l'advection par le Courant Équatorial Sud

d'eaux froides issues, *via* le courant de Benguela, des upwellings du Sud-Ouest africain. Cette advection peut être induite au sud de l'équateur par le renforcement de la composante méridienne du vent dans l'Atlantique Est (Philander, Pacanowski, 1981). Ces différentes hypothèses entrent vraisemblablement chacune pour une part dans l'explication des processus de refroidissement équatorial et les observations faites dans le Golfe de Guinée par le « Capricorne » entre 1971 et 1980 permettent, à partir notamment des propriétés du Sous-Courant Équatorial (SCE) et du Courant Équatorial Sud (CES), de préciser le rôle respectif de ces différents mécanismes.

Tableau 2

Profondeur en mètres du SCE à 4°W et nombre de Richardson calculé entre le CES et le SCE dans la couche présentant un gradient vertical de vitesse $du/dz > 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}/\text{m}$, à la station où le SCE atteint sa vitesse maximale (les valeurs soulignées correspondent à la saison d'upwelling).
 Depth in meters of the Equatorial Undercurrent at 4°W and Richardson number (R_i) calculated between the South Equatorial Current and the Equatorial Undercurrent in the layer showing a vertical shear of the zonal component $du/dz > 1 \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}/\text{m}$ at the station where the Undercurrent has its maximum speed (the underlined values correspond to the upwelling season).

Campagne	Date	Profondeur du maximum de vitesse du SCE	Profondeur où la composante E-W s'annule ($U=0$) entre le CES et le SCE	Nombre de Richardson (R_i)
7701	Janvier 1977	65	15	0,90
<u>7706</u>	<u>Juillet 1977</u>	<u>50</u>	<u>27</u>	<u>0,54</u>
<u>7802</u>	<u>Août 1978</u>	<u>65</u>	<u>28</u>	<u>0,70</u>
7902	Janvier 1979	65	34	0,68
7906	Avril 1979	55	30	0,76
<u>7910</u>	<u>Juin 1979</u>	<u>60</u>	<u>35</u>	<u>0,64</u>
7912	Novembre 1979	70	39	0,50
8001	Janvier 1980	65	25	0,83
		Upwelling	Saison chaude	
	Profondeur moyenne du maximum de vitesse du SCE	58	64	
	Profondeur moyenne de l'inversion de courant ($U=0$)	30	28	
	Valeur moyenne de R_i	<u>0,62</u>	<u>0,73</u>	

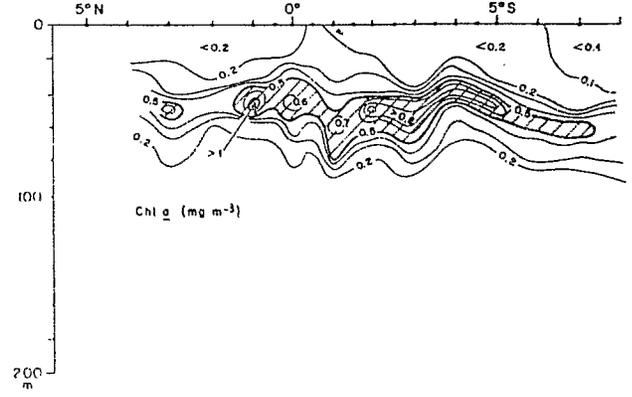
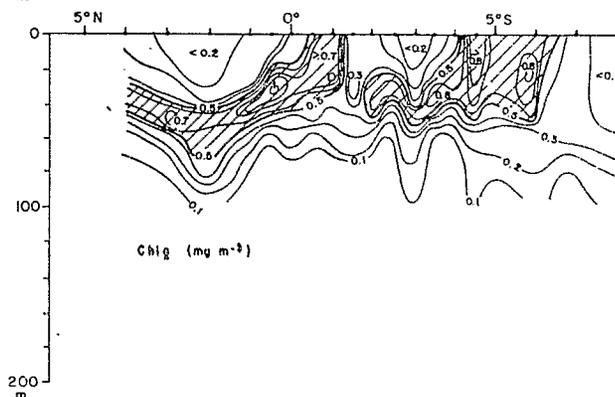
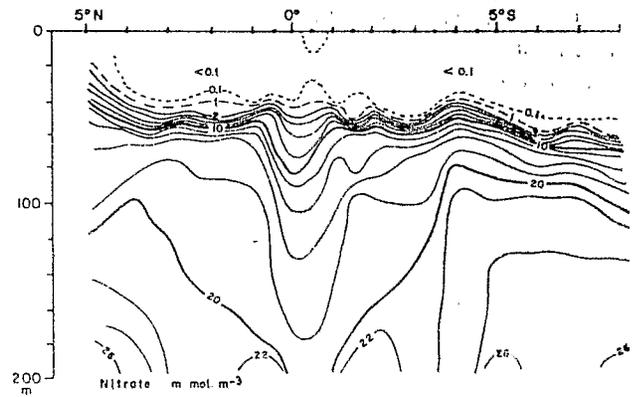
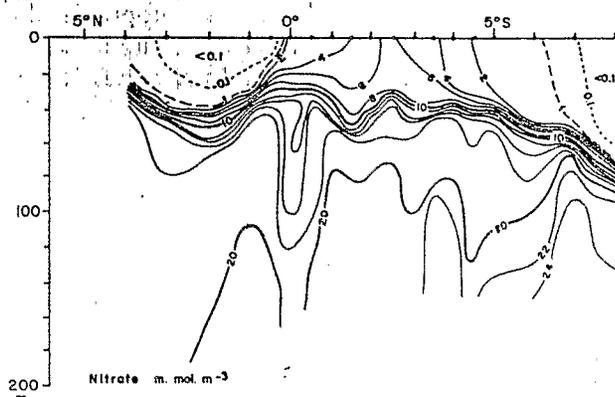
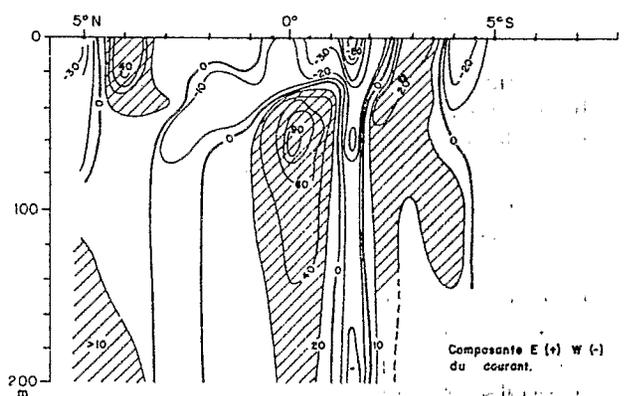
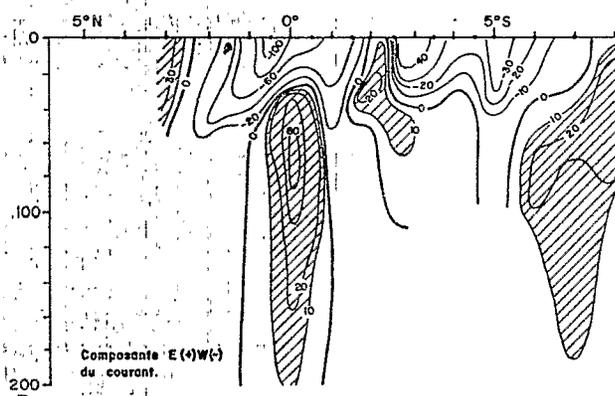
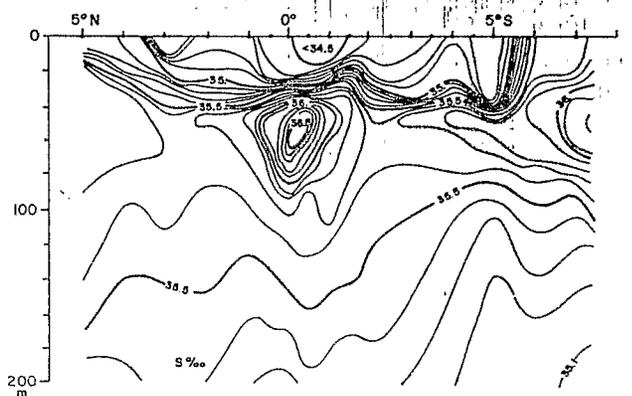
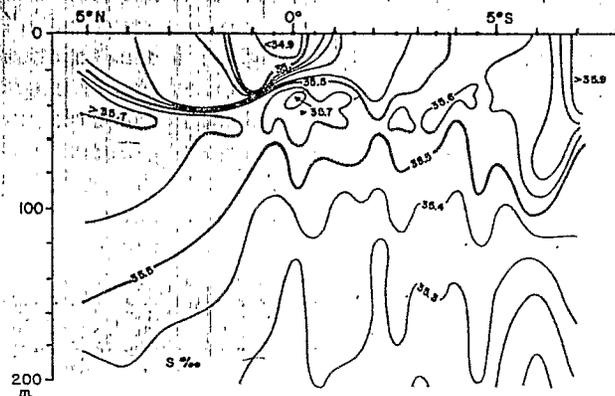
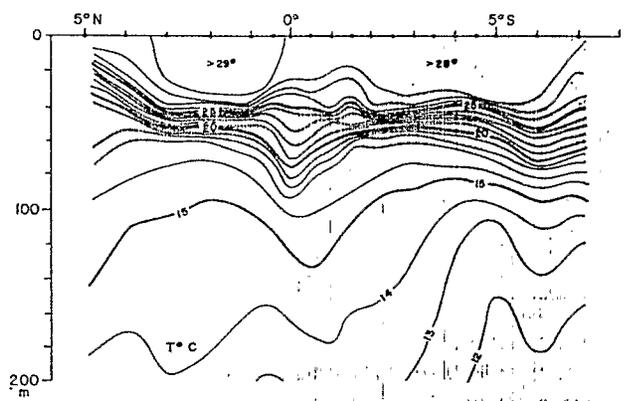
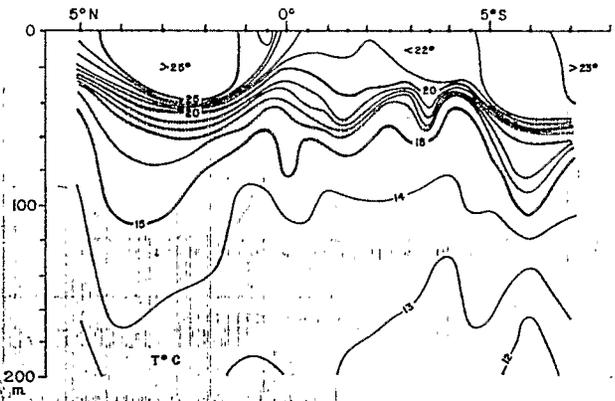


Figure 2

Sections transéquatoriales à 4°W. A gauche : Ciprea 1 : 3-11 août 1978; à droite : Ciprea 2 : 2-10 avril 1979; les courants portant à l'Est et les valeurs de chlorophylle supérieures à 0,50 mg. m⁻³ sont hachurées. Sections along 4°W. Left: Ciprea 1: 3-11 August 1978; right: Ciprea 2: 2-10 April 1979; Eastward currents and chlorophyll values higher than 0.50 mg. m⁻³ are hatched.

Les propriétés du Sous-Courant Équatorial et les mélanges verticaux

Sedikh et Loutchikina (1971), Voituriez et Herbland (1977) avaient suggéré que le renforcement du CES et la remontée du SCE en été provoquaient un accroissement du gradient vertical de vitesse et par conséquent des mélanges verticaux susceptibles d'expliquer le refroidissement de la surface. L'évolution et la quasi-disparition en août du maximum de salinité associé au SCE (fig. 2) semblait corroborer cette idée. L'étude qui suit de l'évolution saisonnière des propriétés physico-chimiques du SCE montre qu'en fait, les variations saisonnières des mélanges verticaux ne peuvent expliquer le refroidissement et l'enrichissement en sels nutritifs du Golfe de Guinée à l'équateur en été.

Le cisaillement entre le Courant Équatorial Sud et le Sous-Courant Équatorial

Le tableau 2 montre que, contrairement à ce qui avait été dit auparavant, il n'y a pas eu dans la période 1977-1980 de variations significatives de la profondeur du SCE le long de 4°W, que ce soit au niveau du maximum de vitesse ou à celui de la renverse de la composante est-ouest ($U=0$) entre le CES et le SCE. Cette différence avec les conclusions antérieures tient vraisemblablement à ce que l'on a pris l'habitude de repérer le SCE par le maximum de salinité qui lui est généralement associé (fig. 2). Or dans le Golfe de Guinée, comme on le verra plus loin, cette association n'est pas permanente. Sur le tableau 2, on remarque également que le nombre de Richardson moyen (R_i), calculé sur la couche d'eau où le gradient vertical de vitesse zonale est supérieur à 1 cm. s⁻¹/m, ne manifeste aucune variation significative. Ceci est aussi en contradiction avec les résultats présentés pour l'année 1975 par Voituriez et Herbland (1977). Cet écart peut s'expliquer par la différence des méthodes de mesure de courant. En 1975, les courants avaient été mesurés soit avec un courantomètre Ekman, soit avec un courantomètre Leric monté en profileur sans enregistrement de température. En revanche, les mesures faites de 1977 à 1980 forment un lot homogène : elles ont toutes été faites à l'aide de courantomètres Aanderaa montés en profileurs et enregistrant la température. Dans le premier cas, la diversité des mesures et la nécessité de combiner les profils de courants à ceux de densité déduits de la sonde STD0 rendent suspecte l'évaluation du nombre de Richardson, alors que dans le second cas, les profils de température donnés à la fois par le courantomètre et la sonde permettent d'ajuster au mieux les profils de courant et de densité et de fournir une bien meilleure évaluation du nombre de Richardson.

Par conséquent, les variations saisonnières du mélange vertical turbulent dans le cisaillement entre le CES et le SCE ne seraient pas significatives et ne pourraient donc

rendre compte par elles-mêmes du refroidissement équatorial de surface en été.

Les variations des propriétés physico-chimiques du Sous-Courant Équatorial

L'association d'un noyau à forte salinité avec le Sous-Courant Équatorial est une chose connue et bien visible sur la figure 2. On a même pensé que l'absence de ce noyau de salinité dans le Golfe de Guinée en été 1963 (Équalant 2) correspondait à une absence de Sous-Courant Équatorial (Neumann, 1969). En fait, la valeur du maximum de salinité du Sous-Courant Équatorial varie énormément dans le Golfe de Guinée (Hisard, 1973). Les variations présentées sur les figures 1 et 2 sont telles qu'en été, le noyau isolé de salinité élevée peut complètement disparaître dans le Golfe de Guinée sans que disparaisse pour autant le Sous-Courant Équatorial (voir dans Voituriez, 1980 les coupes de salinité et de courant faites à 1°E pendant Ciprea en juillet 1978). Cette forte diminution de la salinité a été interprétée comme le signe d'un accroissement du mélange vertical en été (Hisard, 1973; Voituriez, Herbland, 1977). Voituriez et Herbland (1979) ont utilisé cette propriété pour évaluer l'enrichissement en sels nutritifs et la production primaire à l'équateur à partir de la valeur du maximum de salinité du Sous-Courant Équatorial.

L'évolution saisonnière des caractéristiques TS du Sous-Courant Équatorial contredit cette interprétation. Le diagramme TS de l'ensemble des stations faites entre 1°N et 5°S dans la région concernée par l'upwelling équatorial à 4°W (fig. 3) montre que les points représentatifs des couches superficielles sont inclus dans un diagramme de mélange entre trois types d'eau : l'eau de surface chaude et peu salée (A), l'eau des valeurs maximum du noyau de salinité du SCE (B) et l'eau C

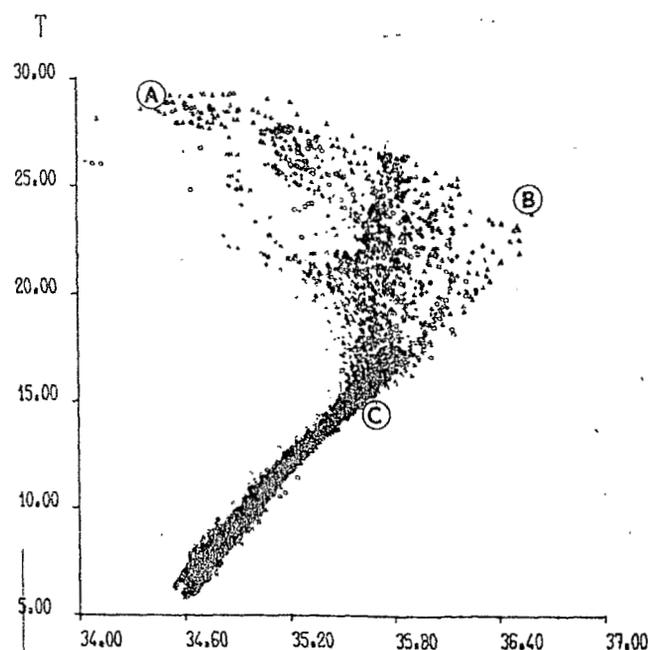


Figure 3

Diagramme TS des stations du N/O « Capricorne » faites de 1971 à 1980 le long de 4°W entre 1°N et 5°S (campagnes 7107, 7501, 7506, 7701, 7706, 7802, 7906, 7910, 7912, 8001).

TS diagrams of the stations of RV « Capricorne » along 4°W between 1°N and 5°S from 1971 to 1980 (cruises 7107, 7501, 7506, 7701, 7706, 7802, 7906, 7910, 7912, 8001).

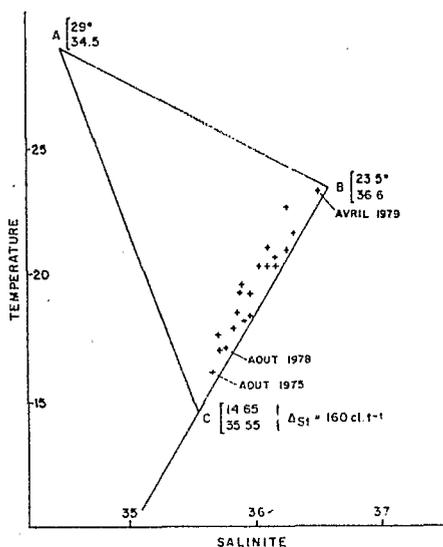


Figure 4
Évolution du point TS représentatif du maximum de salinité du Sous-Courant Équatorial dans le diagramme de mélange déduit du diagramme TS de la figure 3.
Evolution of the TS point of the high salinity core of the Equatorial Undercurrent in the mixing diagram inferred from Figure 3.

sous laquelle la courbe TS reste à peu près invariante. Le point TS du noyau de salinité du SCE évolue en s'éloignant très peu de la droite BC (fig. 4) et se rapproche du point C en période d'upwelling. Ceci montre que les eaux de surface sont pratiquement sans influence sur la composition de l'eau du SCE et que la diminution de la salinité du noyau en été est due à une influence croissante des eaux de la couche subthermoclinale. Une telle évolution ne peut évidemment pas s'expliquer par un mélange avec les eaux de surface. L'étude des teneurs du SCE en oxygène et sels nutritifs conduit à la même conclusion. La diminution de la température et de la valeur du maximum de salinité s'accompagnent d'une diminution de la teneur en oxygène et d'un accroissement important des concentrations en sels nutritifs (tableau 3). Ceci ne peut non plus s'expliquer par un mélange avec les eaux de surface plus chaudes, mieux oxygénées et pauvres en sels nutritifs, mais signifie qu'il y a en été, intrusion d'eaux sous-jacentes dans le SCE.

L'ensemble de ces remarques montre que les mélanges verticaux entre le CES et le SCE ne peuvent rendre compte du refroidissement équatorial et de l'enrichissement en sels nutritifs observés en été dans le Golfe de Guinée. Ce résultat est très important, non seulement pour l'analyse des mécanismes physiques d'enrichissement mais aussi pour l'étude de la production primaire qui dépend, pour une large part, de l'intensité des mélanges verticaux (Huntsman, Barber, 1977; Sorokin et al., 1975; Voituriez, Herbland, 1982).

Tableau 3

Propriétés moyennes du noyau du Sous-Courant Équatorial (vitesse > 50 cm.s⁻¹) à 4°W.

Mean properties of the core of the Equatorial Undercurrent (speed > 50 cm.sec.⁻¹) at 4°W.

Campagne	Date	T (°C)	Salinité (‰)	Oxygène (ml.l ⁻¹)	Nitrate (mmol.m ⁻³)	Phosphate (mmol.m ⁻³)
7802	6 août 1978	15°7	35,61	3,50	14	1,12
7906	5 avril 1979	20°4	35,11	3,95	7,5	0,7
Différence entre août 1978 et avril 1979		-4,7	-0,50	-0,45	5,5	0,42

Les mouvements verticaux à l'équateur

L'eau C (T=14,65°C, S=35,55‰, Δst=160 cl.t⁻¹) des figures 3 et 4 représente la limite supérieure de ce que Khanaichenko (1974) appelle l'eau troposphérique subtropicale de l'Atlantique Sud. Elle est à l'abri des modifications saisonnières qui perturbent la couche de surface. C'est la raison pour laquelle la profondeur du niveau 160 cl.t⁻¹ a été choisie pour déterminer l'amplitude des mouvements verticaux entre saison chaude et saison froide. La figure 5 montre clairement que l'amplitude de ces mouvements est maximum à l'équateur et les variations saisonnières de la profondeur moyenne du niveau 160 cl.t⁻¹ à l'équateur sur la même figure correspondent aux variations saisonnières de la température de surface de la figure 1. Cette remontée d'eau se fait à travers le Sous-Courant Équatorial qui reste à la même profondeur et explique les variations de ses propriétés physico-chimiques. On remarque également sur la figure 5 que l'amplitude des mouvements verticaux devient très faible à 2°S au niveau de la crête thermique mise en évidence par Voituriez et Herbland (1977) et visible, ici, en saison chaude.

Le Courant Équatorial Sud et la divergence équatoriale

La remontée de la structure hydrologique à l'équateur en été dans le Golfe de Guinée peut être la réponse de

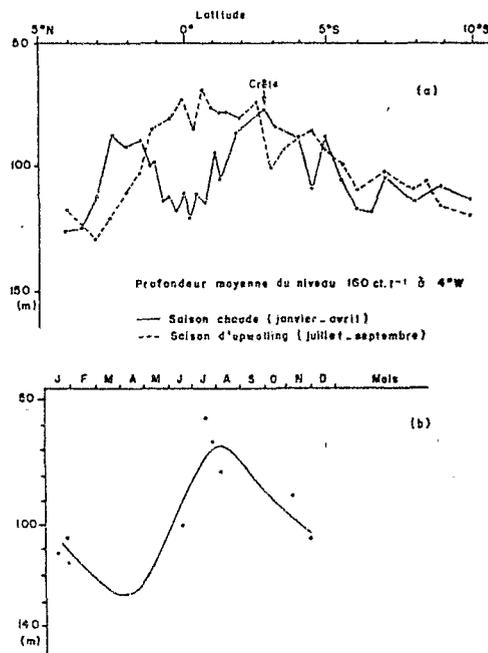


Figure 5
a) profondeur moyenne du niveau 160 cl.t⁻¹ à 4°W pendant la saison chaude (janvier-avril) et pendant la saison d'upwelling (juillet-septembre). b) variations saisonnières de la profondeur moyenne du niveau 160 cl.t⁻¹ entre 0°30N et 0°30S à 4°W.
a) average depth of the level 160 cl.t⁻¹ along 4°W during the warm (January-April) and the upwelling (July-September) season. b) seasonal variations of the average depth of the 160 cl.t⁻¹ level between 0°30N and 0°30S at 4°W.

l'Atlantique équatorial au renforcement du vent dans la partie Ouest de l'océan. Cependant, il est surprenant de constater (fig. 2) qu'en dépit de cette remontée, les températures de surface les plus basses et les teneurs en sels nutritifs les plus élevées s'observent au sud de l'équateur vers 2°30 S (Voituriez, 1981), juste à la latitude de la crête thermique observée en saison chaude (fig. 5). Les mouvements verticaux de la structure hydrologique à l'équateur sont donc insuffisants pour expliquer le refroidissement et l'enrichissement en sels nutritifs de la surface. Voituriez et Herbland (1977) ont émis l'hypothèse que cette crête thermique pouvait être le résultat d'une divergence induite au sud de l'équateur par les alizés qui ont dans le Golfe de Guinée une importante composante vers le nord, suivant le schéma qualitatif de Cromwell (1953). Voituriez (1981) déduit de la bonne relation observée entre les variations de température de surface au sud de l'équateur et celles de la vitesse du vent mesurée le long de 4°W lors des campagnes océanographiques, que cette divergence est permanente et que c'est son renforcement en été qui explique le minimum thermique de surface au sud de l'équateur. Le modèle de Philander (1979) basé sur l'accélération de la composante méridienne du vent dans la région équatoriale du Golfe de Guinée aboutit aussi à un upwelling au sud de l'équateur en été. On ne peut donc pas éliminer l'influence du vent local sur la structure thermique superficielle et l'enrichissement en sels nutritifs de l'upwelling équatorial dans le Golfe de Guinée. La réalité de cette divergence au sud de l'équateur peut tirer argument de la structure du Courant Équatorial Sud tel qu'il a été mesuré pendant la campagne Ciprea I d'août 1978. On voit sur la figure 2 que le CES était alors formé de deux branches distinctes séparées entre 2° et 2°30 S par un noyau de courant Est assez faible qui coïncidait avec la température de surface la plus basse et les teneurs en nitrate les plus fortes ($>6 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$). On peut penser que cette coïncidence n'est pas fortuite et que si le minimum thermique et le maximum de nitrate de surface sont la trace d'une divergence, celle-ci est associée au noyau de courant Est qui sépare les deux branches du CES. La coupe de la composante méridienne du courant à 4°W (fig. 6) montre une cohérence remarquable pour des courants qui sont essentiellement zonaux. On note qu'elle est pratiquement nulle entre 2° et 2°30 S au niveau du noyau Est entre les deux branches du CES, que la branche sud du CES a une composante méridienne bien marquée vers le sud jusqu'à 7-8°S et qu'il y a convergence dans la branche nord du CES entre l'équateur et 1°S. Ceci suppose, par continuité, une divergence entre 2° et 2°30 S. La coupe de salinité (fig. 2) concorde avec ce schéma : la branche nord du CES transporte un minimum de salinité limité entre l'équateur et 1°S, par un front thermohalin au niveau de la convergence. La branche Sud du CES est limitée à 7-8°S par une autre convergence (fig. 6), qui correspond à la limite sud du minimum thermique équatorial et à un front halin qui sépare l'upwelling équatorial du maximum de salinité subtropical sud. La cohérence de cet ensemble d'observations rend vraisemblable le schéma de circulation méridienne suivant : divergence à 2°-2°30 S qui sépare le CES en deux

branches, convergence des eaux froides à l'équateur sous les eaux dessalées de la branche nord du CES, entraînement vers le sud et vers l'ouest des eaux froides et riches en sels nutritifs dans la branche sud du CES. Des considérations biologiques avaient conduit Herbland et Voituriez (1977 a) à un schéma analogue pour l'été 1975.

Il semble donc, en conclusion, que deux phénomènes dominant dans l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée : 1) la remontée de la structure hydrologique limitée à la bande équatoriale et qui peut être la réponse de l'ensemble de l'Atlantique équatorial à un accroissement du vent surtout sensible dans l'ouest; 2) la divergence induite localement au sud de l'équateur par les alizés de Sud-Est et qui se renforce en été, amenant en surface des eaux froides et riches en sels nutritifs.

LA PRODUCTION PRIMAIRE ET LA BIOMASSE VÉGÉTALE

Variations saisonnières

Le contraste hydrologique qui vient d'être décrit se reflète dans la distribution du phytoplancton exprimée ici par les valeurs de chlorophylle *a*. Ainsi, en surface (fig. 1), observe-t-on le long de 4°W des valeurs nettement plus élevées ($>0,5 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) entre juin et septembre que pendant le reste de l'année où les valeurs de surface restent très faibles. Toutefois, les valeurs de surface ne peuvent être considérées comme représentatives de la richesse en phytoplancton de la colonne d'eau. On sait en effet qu'il existe dans les régions tropicales un maximum subsuperficiel de chlorophylle *a* (Anderson, 1969; Venrick *et al.*, 1973; Dandonneau, 1977; Cullen, Eppley, 1981) qui constitue une part essentielle de la biomasse végétale. Ce maximum de chlorophylle situé dans la thermocline est souvent associé au gradient vertical de nitrate (nitracline) et sa valeur est négativement corrélée à sa profondeur dans les situations tropicales typiques où la couche homogène est dépourvue de nitrate (Herbland, Voituriez, 1979; Cullen, Eppley, 1981). Les distributions de nitrate et de chlorophylle pendant les campagnes Ciprea, le long de 4°W, confirment l'existence du maximum de chlorophylle et son association avec le sommet de la nitracline :

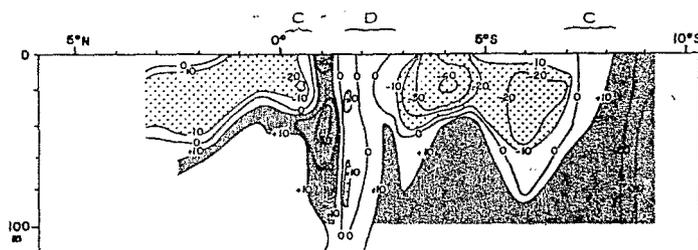


Figure 6

Composante méridienne des courants mesurés au profileur le long de 4°W pendant Ciprea 1: 3-11 août 1978. La composante nord est positive, la composante sud est négative. Les valeurs supérieures à $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ sont ombrées en clair pour la composante sud et en sombre pour la composante nord (C = convergence; D = divergence). Voir la composante zonale et les autres paramètres sur la figure 2.

Meridional component of currents measured with a current profiler along 4°W during Ciprea 1: 3-11 August 1978. Northward components are positive, southward components are negative. Values higher than $10 \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}$ are shaded (clear for southward component and dark for northward component). C = Convergence, D = Divergence.

pendant la saison chaude (avril 1979), le maximum de chlorophylle (dont les valeurs atteignent $0,8 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ entre 0 et 5°S) est localisé à une profondeur voisine de 50 m. La valeur moyenne du nitrate à son niveau est $4,3 \mu\text{atg}\cdot\text{l}^{-1}$, ce qui montre bien son association avec la nitracline (fig. 2). Pendant la saison d'upwelling (août 1978), le maximum de chlorophylle atteint la surface aux mêmes endroits que la nitracline (1°S et 5°S), et ses valeurs sont du même ordre que celles du maximum de la saison chaude. On observe donc de grandes différences dans les distributions verticales des pigments photosynthétiques d'une saison à l'autre.

La distribution méridienne de la chlorophylle (fig. 2) pendant l'upwelling le long de 4°W s'accorde bien avec le schéma de circulation proposé plus haut : faible teneur en chlorophylle dans la zone de divergence autour de 2° - $2^{\circ}30$ S et forte concentration à la périphérie (1°S et entre 4 et 6°S) lorsque les teneurs en sels nutritifs décroissent vers les deux zones de convergence qui limitent la zone de remontée d'eaux froides. Comme dans les upwellings côtiers, il y a opposition de phase entre l'abondance du phytoplancton et celle des sels nutritifs, puisque le premier ne peut être abondant qu'après avoir consommé les seconds. Les valeurs extrêmes mesurées pendant la période froide sont significativement supérieures aux valeurs maximales de la saison chaude (fig. 7), mais elles ne traduisent pas nécessairement un accroissement de la biomasse pour l'ensemble de la zone. Entre l'équateur et 5°S , le long de 4°W , la valeur moyenne obtenue sur 35 stations pendant la saison d'upwelling en août 1978 ($\bar{m}=33,3 \text{ mg Chl } a \cdot \text{m}^{-2}$, écart-type=7,5) n'était pas significativement différente de la valeur moyenne obtenue sur 16 stations de saison chaude en avril 1979 ($\bar{m}=30,2 \text{ mg Chl } a \cdot \text{m}^{-2}$, écart-type=6,3).

Pendant les campagnes Ciproa d'août 1978 à janvier

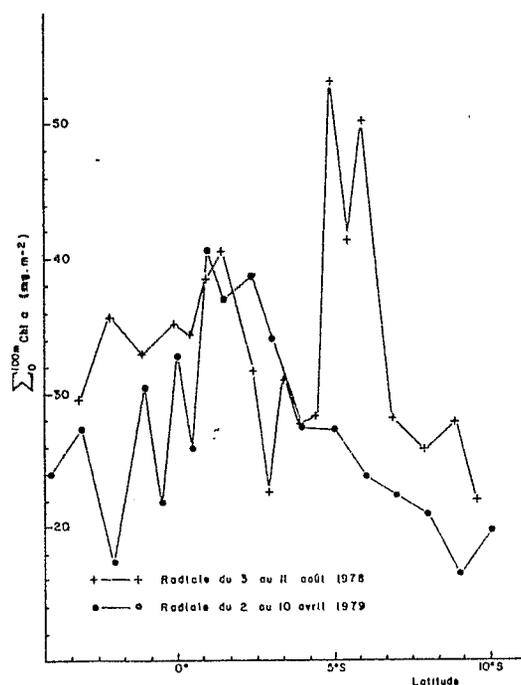


Figure 7

Évolution des valeurs intégrées de chlorophylle *a* (0-100 m) entre 4°N et 10°S à 4°W : Ciproa 1 : 3-11 août 1978 ; Ciproa 2 : 2-10 avril 1979.
Evolution of the integrated chlorophyll *a* values (0-100 m) between 4°N and 10°S along 4°W : Ciproa 1 : 3-11 August 1978 ; Ciproa 2 : 2-10 April 1979.

1980, la fixation photosynthétique du carbone organique a été mesurée *in situ* au cours de 66 stations par la méthode du carbone-14 (Steemann Nielsen, 1952), dont les détails méthodologiques sont donnés par Herbrand et Le Bouteiller (1982). C'est un effort sans précédent dans le Golfe de Guinée puisque les mesures *in situ* exigent l'immobilisation du navire pendant la durée de l'incubation. Elles permettent de se rapprocher au mieux des conditions naturelles alors que les conditions artificielles des autres méthodes influent nécessairement sur les résultats, dans un sens qui n'est pas toujours le même (Peterson, 1980).

Comme celles de la chlorophylle, les distributions verticales de la production primaire sont différentes pendant la saison froide et la saison chaude. En saison froide, il y a typiquement un maximum de production proche de la surface, avec des valeurs élevées en surface (fig. 8 a). En saison chaude, lorsque la structure tropicale existe, le profil « normal » de production primaire ressemble aussi à celui de la chlorophylle : valeurs faibles dans la couche homogène et maximum dans la thermocline, au sommet de la nitracline (fig. 8 b). Cependant la similitude entre les profils de chlorophylle et de production primaire n'est pas constante car le rôle de la lumière devient primordial pour ces derniers. On a pu le mettre en évidence lors d'un point fixe de 14 jours à l'équateur à 4°W en février 1979. Pendant cette station le rayonnement global journalier (RG) était quasi-constant ($\text{RG}=2143 \text{ J}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$, écart-type=76) à l'exception de 2 jours, le 11^e et le 12^e, pendant lesquels RG a respectivement atteint les valeurs 965 et $247 \text{ J}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ (stations 11 et 12 de la figure 9). L'évolution comparée des profils de production primaire, de chlorophylle et de nitrate, montre que pour une même distribution du nitrate, la forme des profils de production évolue quand l'éclairement diminue : au cours du 12^e jour le soleil est resté totalement invisible, le maximum de production primaire nitraclinal avait complètement disparu et les valeurs dans la couche homogène ont diminué, alors que la distribution de la chlorophylle a peu évolué (fig. 9) et que la structure hydrologique était conservée. Cette observation mérite une attention particulière parce qu'elle met en évidence l'une des difficultés rencontrées lors de la comparaison des valeurs de production primaire en l'absence de mesures de lumière. Le problème se pose d'autant plus que dans les situations tropicales typiques, lorsque les journées sont « normalement » ensoleillées ($\approx 2000 \text{ J}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$), le maximum de production se situe déjà dans une couche peu éclairée (6,6% de l'éclairement de surface avec un écart-type de 2% lors du point fixe de 14 jours). Si RG diminue, malgré la vraisemblable adaptation des cellules phytoplanctoniques à un faible éclairement (Falkowski, 1980), le maximum nitraclinal disparaît complètement et la production totale de la colonne d'eau diminue fortement (cas de la station 12). Au contraire, en saison froide, l'effet d'une journée sans soleil est moins spectaculaire parce que la population phytoplanctonique, localisée en majorité dans la couche superficielle (0-20 m), reçoit encore suffisamment de lumière pour que la photosynthèse continue. Dans ce cas, le maximum atteint la surface (cas de la courbe 3 de la figure 6 a).

diffèrent pas significativement et sont peu affectées par la présence ou l'absence d'upwelling. La permanence d'une zone de forte production dans la région équatoriale dans l'est de l'Atlantique a déjà été signalée (Voituriez, Herbland, 1977). Elle a été attribuée à la permanence en saison chaude de la crête thermique vers 2°-3°S signalée dans le chapitre précédent, et qui pourrait être le résultat de la permanence de la divergence induite au sud de l'équateur par les vents de Sud-Est. Ainsi trouverait-on dans la région équatoriale deux systèmes productifs différents dépendant simplement de l'intensité de cette divergence : l'un de saison chaude (d'octobre à mai, divergence faible) s'apparente aux situations tropicales typiques définies par Herbland et Voituriez (1977b; 1979) comme celles où la couche homogène est complètement dépourvue de nitrate; l'autre correspond à l'upwelling (divergence forte) avec du nitrate en surface.

Dans le premier cas, la forte production de la zone équatoriale s'expliquerait par la faible profondeur de la « nitracline » associée à la crête thermique de 2°-3°S comme on vient de le voir. La différence entre ces deux systèmes serait donc plutôt d'ordre qualitatif que quantitatif puisqu'elle ne porte que sur les distributions verticales de la chlorophylle et de la production primaire, non sur les valeurs intégrées. Cette analyse n'est cependant pas suffisante. En effet, la figure 2 montre qu'en avril 1979, la biomasse végétale était maximale entre l'équateur et 5°S, alors que la nitracline se maintenait à un niveau assez profond dans cette région et ne montrait aucune évidence de crête vers 2-3°S, contrairement aux observations antérieures. Ceci appelle deux questions : 1) comment se situait l'année 1979 par rapport aux conditions normales?; 2) comment expliquer la forte biomasse et les fortes productions mesurées alors que la situation ne correspondait à aucun des deux systèmes d'enrichissement? Hisard *et al.* (1981) ont souligné le très fort contraste observé dans le Golfe de Guinée dans les températures de surface entre l'année 1978 et l'année 1979, aussi bien en saison chaude qu'en saison froide. Ils ont noté que les températures de 1979 étaient plus élevées que celles de 1978 et que l'upwelling de 1979 était beaucoup moins intense et s'étendait sur une période beaucoup plus courte qu'en 1978.

La comparaison avec l'ensemble des campagnes le long de 4°W montre que l'année 1979 apparaît effectivement comme une année anormalement chaude, comparable aux années 1963 et 1968 dont les anomalies sont décrites par Hisard (1980). Cette anomalie se retrouve au niveau de la profondeur de la nitracline (fig. 2) par l'absence de crête, mais n'a pas d'influence sensible sur la production primaire qui reste élevée dans la région équatoriale.

Comme il n'y a pas, *a priori*, de raison de soupçonner les valeurs de production primaire et de chlorophylle, il semble donc qu'il y ait un phénomène spécifiquement équatorial qui maintienne un haut degré de production indépendamment des fluctuations de l'upwelling équatorial et que l'on ne peut, vis-à-vis de la production, ramener l'enrichissement équatorial à un upwelling de saison froide et à une crête thermique de saison chaude. Ce phénomène reste à élucider.

Comparaison avec les résultats d'Équalant

La comparaison des valeurs mesurées pendant Ciproa avec celles d'Équalant (tableau 4) soulève deux questions : 1) pourquoi les productions mesurées en 1978-1980 sont-elles plus élevées que celles mesurées en 1963-1965?; 2) pourquoi n'observe-t-on pas de variations saisonnières en 1978-1980 alors qu'il semblait y en avoir en 1963-1965 (Corcoran, Mahnken, 1969; Tchmir, 1971)?

Tableau 4

Valeurs de production primaire mesurées entre 1°N et 5°S pendant les campagnes Équalant (Tchmir, 1971) et pendant les campagnes Ciproa (présente étude) en $\text{mgCm}^{-2}\text{j}^{-1}$. Les valeurs entre parenthèses sont les écarts-type.

Measured values of primary production between 1°N and 5°S during the Equalant cruises (Tchmir, 1971) and the Ciproa cruises ($\text{mgCm}^{-2}\text{j}^{-1}$). Values in brackets are standard deviations.

	D'après Tchmir (1971) à 5°W en 1963	Ciproa à 4°W (1978-1979)
Période d'upwelling (juin-septembre)	581 (104)	1069 (298)
Saison chaude (février-avril)	204 (?)	1094 (413)

La première question trouve sans doute une réponse dans l'utilisation de la méthode au ^{14}C qui a beaucoup évolué en 15 ans, en particulier au niveau des pertes possibles de radioactivité dans les manipulations, la filtration et la conservation des échantillons et à celui des techniques de comptage. Il est vraisemblable que cet écart méthodologique, ajouté au fait que pendant Équalant on faisait sur 24 heures des mesures en *in situ* simulé, peut expliquer la différence observée.

La solution de la deuxième question réside probablement dans les différences de stratégie et d'échantillonnage. Un plan rigide d'échantillonnage avait été établi pour les campagnes Équalant : 5 prélèvements aux niveaux 100, 50, 25, 10 et 1 % de l'éclaircissement de surface quelle que soit la structure hydrologique ou la saison. Cela revenait à échantillonner très différemment le maximum de production en fonction de la profondeur de la thermocline et de la nitracline. Pendant la saison chaude (février-mars 1963, Équalant 1), la thermocline et la nitracline assez profondes étaient mal éclairées et 3 échantillons sur 5 (2 en surface et 1 en profondeur) se situaient dans la couche peu productive par manque de sels nutritifs ou de lumière : le maximum a été le plus souvent mal échantillonné, d'où la possibilité d'une sous-estimation de la production. Pendant la saison froide (août 1963, Équalant 2), exceptionnellement il n'y eut pas de remontée de nitrate jusqu'en surface (Voituriez, Herbland, 1981), mais la nitracline s'est quand même rapprochée de la surface et s'est trouvée dans une couche mieux éclairée et donc mieux échantillonnée. En revanche, pendant les campagnes Ciproa, le nombre de prélèvements était plus important et l'échantillonnage était adapté aux diverses structures hydrologiques, de manière à cerner au mieux les maxima de chlorophylle et de production primaire quelle que soit la saison.

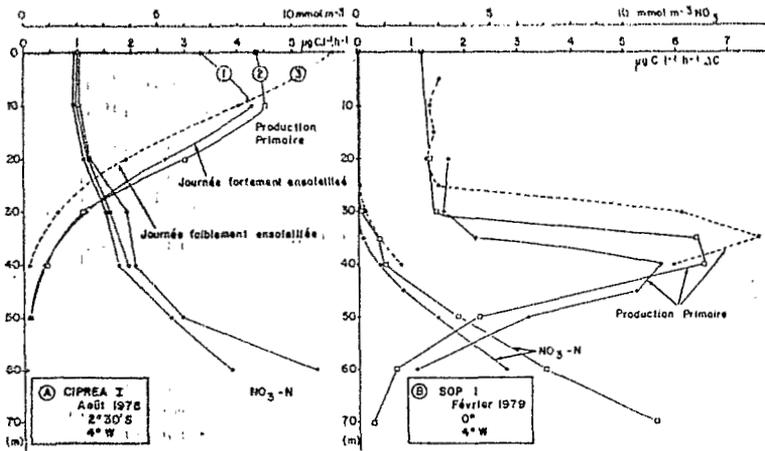


Figure 8
Distributions verticales de la production primaire et du nitrate au cours des 2 saisons dans la zone équatoriale; A : saison de l'upwelling; B : saison chaude (se référer au texte pour la numérotation des profils 1, 2, 3).
Vertical distributions of primary production and nitrate concentration in the equatorial area at 4°W. A: upwelling season; B: warm season (see text for the numbers of the profiles 1, 2, 3).

Or, le Golfe de Guinée est une région où la couverture nuageuse est importante (USDC et USAF, 1971). Il est donc probable que cette observation, malheureusement unique, ne soit pas une exception et que la production primaire journalière varie davantage que le seul examen de la structure hydrologique pourrait le faire penser.

Les valeurs intégrées de la production primaire obtenues pendant CIPREA sur 4°W sont représentées sur la figure 10. Les valeurs dépassent souvent 1 g C. m⁻².j⁻¹ entre 0 et 4°S. Au sud de 5°S, les valeurs diminuent pour atteindre 0,225 g C. m⁻².j⁻¹ à 10°S. Le contraste saisonnier très visible sur les structures hydrologiques et les distributions verticales n'apparaît pas de façon nette sur la production primaire intégrée. A l'équateur proprement dit (0-4°W), les nombreuses mesures réalisées en deux points fixes de 14 et 13 jours, respectivement en février et octobre-novembre 1979, permettent d'affirmer que la production y est élevée toute l'année. C'est même à l'équateur en saison chaude que l'on a mesuré les valeurs de production les plus élevées (fig. 10). On retrouve donc avec la production primaire, le résultat observé pour la chlorophylle : fortes variations de la distribution verticale et faibles variations des valeurs intégrées (à éclaircissement constant).

Les indices de productivité, intégrés sur la colonne d'eau (production primaire intégrée/chlorophylle a intégrée) ont des valeurs élevées toute l'année. Ils ont cependant une valeur significativement moindre pendant la saison froide :

$$m = 37 \text{ mg C. mg Chl } a^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$$

que pendant la saison chaude :

$$m = 74 \text{ mg C. mg Chl } a^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$$

Les raisons pour lesquelles les indices de productivité restent élevés en absence de nitrate, c'est-à-dire pendant la saison chaude, ont été discutées en détail par Herbland et Le Bouteiller (1982). Elles font partie des problèmes que pose actuellement le fonctionnement des écosystèmes pélagiques oligotrophes (voir Eppley, 1980) et dépassent le cadre de cette étude.

Systèmes productifs de la zone équatoriale

Ces résultats sont surprenants. Ils s'opposent à l'idée généralement admise que dans l'océan tropical, les sels nutritifs constituent les éléments limitants de la production primaire et que leur apparition en abondance

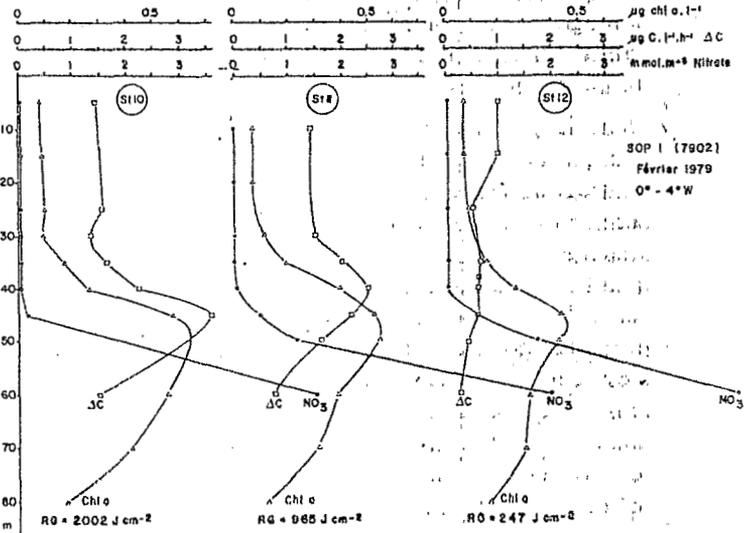


Figure 9
Influence du rayonnement global (RG) sur la distribution verticale de la production primaire à l'équateur (0°-4°W).
Influence of the total irradiance on the vertical distribution of the primary production at the Equator (4°W).

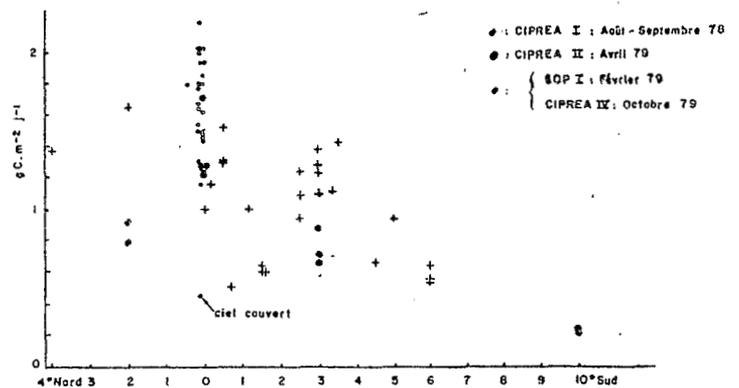


Figure 10
Valeurs de la production primaire entre 4°N et 10°S mesurées pendant les campagnes CIPREA et la campagne Sop I (février 1979).
Primary production between 4°N and 10°S measured during the CIPREA cruises and the first Sop of FGGE (February 1979).

dans la couche de surface, s'accompagne d'un accroissement important de la biomasse et de la production. Tel ne semble pas être le cas dans l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée. La zone 0-5°S apparaît comme une zone d'enrichissement permanent où les valeurs de biomasse chlorophyllienne et de production primaire ne

La localisation de la zone d'enrichissement équatorial correspond à celle de Gruzov (1971) pour des traits de 0 à 100 m réalisés au cours de 10 radiales transéquatoriales de 1963 à 1965 le long de 5°W et 10°W. Il est d'ailleurs remarquable que la limite inférieure des valeurs de biomasses, fixée par Gruzov (1971), pour limiter la zone d'enrichissement, soit de 200 mg de poids humide par mètre cube, ce qui est voisin de notre valeur de 2000 mg.m⁻² (si l'on estime que la matière organique représente environ 10% du poids humide d'un plancton dominé par les Crustacés). Les données du présent article confirment aussi l'observation de Le Borgne (1977) pour la radiale transéquatoriale de juillet 1975 à 4°W (enrichissement de 1°N à 7°S) ainsi que les valeurs de la radiale de juillet 1977 à 4°W (enrichissement de 0° à 6°S, fig. 13). La zone d'enrichissement apparaît cependant décalée vers le Nord (2°N-4°S) lors d'Équalant 2, en juillet-septembre 1963 (Corcoran, Mahnken, 1969; Kinzer, 1969) ou décalée vers le Sud en novembre 1971 (2°-7°S) sur les résultats de Dufour et Stretta (1973), les valeurs élevées de zooplancton (> 500 µm) coïncidant alors avec celles de la chlorophylle *a*. Notons enfin qu'aucun enrichissement n'apparaît en février-mars d'après les figures de Corcoran et Mahnken (1969), ce qui peut s'expliquer de la même façon que pour la chlorophylle : le zooplancton a été échantillonné en traits suprathermo-clinaux alors que la couche homogène de la région équatoriale ne renferme que de 27 à 33% de la biomasse des 100 premiers mètres (observations non publiées).

Problème du contraste entre saison chaude et saison d'upwelling

Lorsque l'on compare les valeurs maximales de poids sec sans cendre observées en août et en avril, on observe que la première (4130 mg. m⁻²) est 1,25 fois plus élevée que la seconde (3296 mg. m⁻²). Mais cette différence disparaît lorsque l'on considère les valeurs moyennes des deux périodes, calculées toutes deux sur 5° et demi de latitude : le rapport n'est plus que de 1,01 (fig. 12). L'upwelling équatorial peut donc engendrer des valeurs plus élevées qu'en saison chaude, mais également des valeurs plus faibles (ce que traduit le coefficient de variation du poids sec sans cendre, de 25,3% en août et 14,4% en avril), le bilan aboutissant à l'absence de différences dans la richesse de la zone. Ce résultat est paradoxal car on admet souvent qu'un système d'upwelling peut induire des niveaux de biomasses supérieurs à ceux d'un système à deux couches (système tropical typique), ce qui apparaît nettement sur la figure 8 de Tchmir (1971) où sont représentées les seules valeurs d'abondance de zooplancton dont nous disposons aux différentes périodes de l'année (si l'on excepte celles de Corcoran et Mahnken (1969) pour la seule couche homogène, et donc fortement sous-estimées en saison chaude, comme nous l'avons vu précédemment) : à 10°W et entre 2°N et 5°S, le rapport des biomasses est de 2,6 entre juillet et février-mars et atteint 13 entre septembre et avril, périodes considérées dans cette étude. Un tel écart, 3 fois supérieur à celui existant entre l'upwelling mauritanien et les eaux oligotrophes (fig. 12) est peu probable et difficilement explicable.

L'absence de contraste au niveau des biomasses malgré la présence de deux systèmes hydrologiques différents pose le problème de la structure de l'écosystème planctonique aux deux périodes. Ceci a pu être étudié lors de 10 points fixes de plusieurs jours en août-septembre 1978 et de 4 en avril 1979. Les caractéristiques suivantes apparaissent : a) la zone d'enrichissement présente aux deux périodes une structure des tailles du zooplancton identique : la fraction 50-200 µm représente 8,9 et 8,2% des animaux de 50 à 5000 µm, en avril et août respectivement. Elle se distingue des zones adjacentes où le zooplancton de petite taille représente une part plus importante de la biomasse (16,0 et 9,8%, respectivement); b) les populations zooplanctoniques du mois d'août ont une teneur en matière organique plus élevée qu'au mois d'avril, ce qui laisse supposer qu'il y a moins d'organismes gélatineux ou à exosquelette calcifié en période d'upwelling. Cette observation confirme celle de Le Borgne (1977) sur d'autres données concernant la même zone; c) toutefois, la productivité (rapport production/biomasse) du zooplancton (valeurs de Le Borgne, 1982) n'est pas significativement différente aux deux saisons, ce qui permet d'affirmer que la production totale de la zone d'enrichissement était la même en août 1978 et avril 1979 puisque les biomasses étaient elles aussi égales. On peut donc penser que le zooplancton de cette région maintient une productivité égale en dépit de populations et de facteurs du milieu (température, essentiellement) différents.

On retrouve donc au niveau de la biomasse et de la production zooplanctonique des résultats analogues à ceux de la production primaire. Ils appellent la question suivante : les observations réalisées lors de Cyprea en août 1978 et avril 1979 correspondent-elles à des situations exceptionnelles, masquant ainsi des différences saisonnières qui pourraient s'observer habituellement ? Les valeurs du mois d'août sont comparables à celles du mois de juillet des années 1975 et 1977 sur le méridien 4°W (fig. 12 et 13). On ne dispose malheureusement pas d'autres valeurs pour la saison chaude qui aurait pu être anormalement riche en zooplancton en 1979, entraînant ainsi l'absence de contraste saisonnier constatée. Toutefois, ce résultat se retrouve aussi pour la

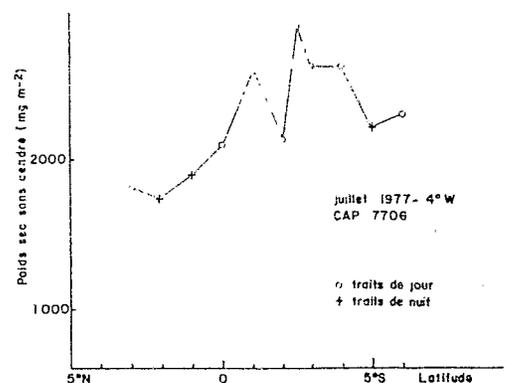


Figure 13

Valeurs de poids sec sans cendre du zooplancton de 200 à 5000 µm récolté lors de la radiale transéquatoriale de juillet 1977, le long de 4°W (Campagne CAP 7706 du N/O « Capricorne »).

Zooplankton (200-5000 µm) ash-free dry weights during R/V « Capricorne » transect on 4°W in July 1977 (cruise CAP 7706).

LE ZOOPLANCTON ET SA PRODUCTION

Comme pour le phytoplancton se pose le problème de l'existence et de la localisation de la zone d'enrichissement en zooplancton et du contraste éventuel de son abondance aux deux périodes étudiées : août-septembre 1978, avril 1979. La fraction du zooplancton considérée ici, comprend des organismes prélevés avec un filet de 200 μm de vide de maille (filet WP-2: Unesco, 1968) et tamisés sur 5000 μm , lors de traits verticaux de 500 m à la surface. La profondeur de 500 m a été choisie comme niveau de référence afin d'éliminer les variations nyctémérales de la biomasse du zooplancton. La figure 11 montre que l'on y est parvenu lors de la radiale du mois d'avril, mais non lors de celle d'août 1978. Ceci est confirmé par des séries de coups de filets répétés pendant plusieurs jours : il n'y a pas de différence significative entre les valeurs de biomasses nocturnes et celles de jour à 3°S et 0° au mois d'avril, alors qu'elles apparaissent en août à 0°30 S (mais pas à 2°30 S ni 6°S). L'abondance du zooplancton sera exprimée en milligrammes de poids sec sans cendre, unité proche de la matière organique et qui permet de réduire les variations liées à la composition du plancton (présence importante de gélatine ou d'organismes à exosquelette calcifié dans certains coups de filet).

Extension de la zone d'enrichissement

Le long des deux radiales effectuées sur le méridien 4°W en août 1978 et avril 1979 (fig. 11), on distingue une zone présentant des valeurs de poids sec sans cendre supérieures à 2000 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$ et qui s'individualise nettement des régions situées plus au nord ou plus au sud. Cette zone d'enrichissement, dissymétrique par rapport à l'équateur, s'étend de 0°30 S à 6°S en août, de 0°30 N à 5°S en avril, ce qui représente un étalement de 5° et demi en latitude aux deux saisons, valeur à rapprocher de celle de la chlorophylle (5 degrés).

Par rapport aux régions plus méridionales, le contraste des biomasses est bien marqué : le rapport entre les valeurs de la zone d'enrichissement et celles situées entre 6-7°S et 10°S est ainsi de 2,1 en août (2 592 : 1 230) et 2,6 en avril (2 570 : 1 000); toutefois la distinction avec la zone septentrionale est moins nette au mois d'août (fig. 12) où, du fait de mécanismes d'enrichissements différents, on observe des niveaux élevés de biomasses de 5°N à 0°30 N.

La richesse de la zone équatoriale à 4°W peut être comparée à celle d'autres régions de la zone intertropicale pour lesquelles les techniques utilisées (filets, profondeur des traits) et l'expression de la biomasse étaient identiques (fig. 12). Il peut paraître surprenant de constater que les biomasses rapportées au mètre carré sont voisines pour la zone équatoriale en 1978-1979 et les upwellings de Mauritanie (Cap Blanc et Cap Timiris). Cette représentation est cependant trompeuse car la colonne d'eau considérée ne dépassait guère 50 m en Mauritanie, tandis qu'elle était de 200 à 500 m pour les eaux du large du Golfe de Guinée. La considération des 50 premiers mètres dans ce dernier cas rend mieux compte de la réalité : la biomasse de la zone équatoriale est environ deux fois plus faible que celle des upwellings

de Mauritanie. A son tour, cette observation doit être nuancée par la prise en considération de la durée d'action des phénomènes d'enrichissement : en dépit des variations de structure, il y a toujours enrichissement à l'équateur alors que l'upwelling du Cap Timiris est un phénomène saisonnier. Une remarque analogue peut être faite pour les dômes, phénomènes saisonniers eux aussi, dont la biomasse zooplanctonique est plus faible que celle de la zone équatoriale (fig. 12), l'écart étant surtout marqué pour la colonne 0-200 m ou 0-500 m.

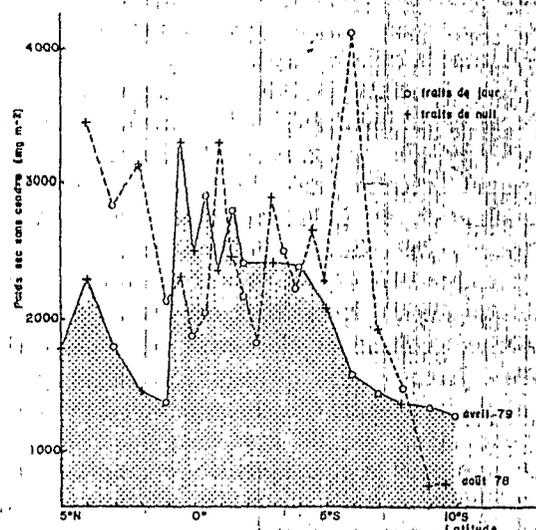


Figure 11
Valeurs de poids sec sans cendre du zooplancton de 200-5000 μm dans les 500 premiers mètres le long de 4°W. 3-11 août 1978 (Ciprea 1); 2-10 avril 1979 (Ciprea 2).

200-5000 μm zooplankton ash-free dry weights for the 0-500 m water column along the 4°W transects of August 1978 (Ciprea 1) and April 1979 (Ciprea 2).

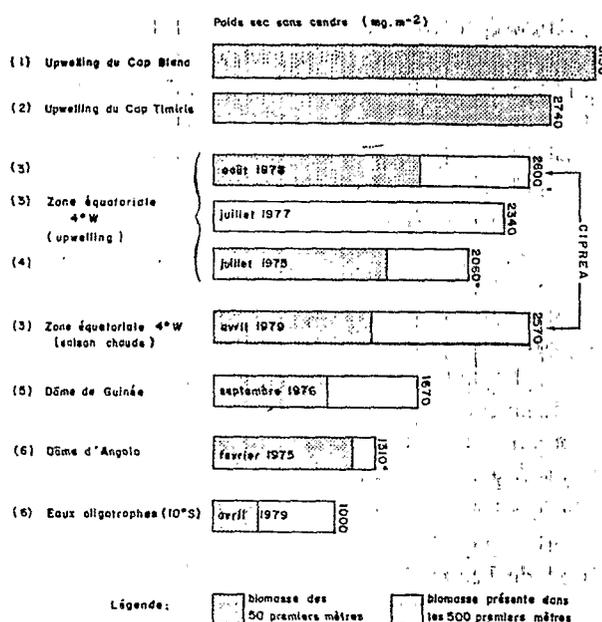


Figure 12
Comparaison de la richesse en zooplancton (200-5000 μm) de la zone équatoriale avec celles d'autres régions. Origine des données : (1) Groupe Medipro, 1976; (2) Le Borgne, 1978; (3) présent article; (4) Le Borgne, 1977; (5) Groupe Medipro, 1977; poids sec de 0-600 m multipliés par 0,8; (6) Le Borgne, valeurs non publiées. *: valeurs pour les 200 premiers mètres.

Comparison of 200-5000 μm zooplankton ash-free dry weights in the Atlantic equatorial area and other areas. Data sources are: (1) Groupe Medipro, 1976; (2) Le Borgne, 1978; (3) present paper; (4) Le Borgne, 1977; (5) Groupe Medipro, 1977; 0-600 m dry weights are multiplied by 0.3 to obtain the a.f. dry weight.; (6) unpublished data from Le Borgne. *: values for the 0-200 m column.

chlorophylle intégrée pour laquelle le nombre de situations étudiées est plus important. L'excellente corrélation qui existe entre ce paramètre et le poids sec sans cendre pour les zones du large du Golfe de Guinée (Le Borgne, 1981), conduit à penser qu'il n'y a pas non plus de contraste saisonnier pour les biomasses zooplanctoniques et que les valeurs d'avril 1979 sont probablement « normales » pour la saison.

CONCLUSIONS

L'upwelling équatorial de l'Atlantique Est, qui se manifeste en été, amène en surface une quantité importante de sels nutritifs qui contraste énormément avec la pauvreté de la couche homogène observée le reste de l'année. Les mécanismes physiques de cet enrichissement sont complexes et les observations semblent montrer que la distribution des sels nutritifs en surface dans l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée est le résultat d'une remontée de la thermocline le long de l'équateur, d'une divergence induite au sud de l'équateur par le vent local et d'un transport vers l'ouest et le sud dans la branche Sud du Courant Equatorial Sud.

Ce contraste saisonnier avait précédemment permis de définir deux types d'écosystèmes : upwelling d'une part et situation tropicale typique d'autre part (Voituriez, Herbland, 1977) dont les différences se retrouvent dans les distributions verticales de la biomasse phytoplanktonique et de la production primaire et dans les populations zooplanctoniques. En dépit de ce contraste et de l'enrichissement en sels nutritifs en été, il n'apparaît de différences significatives entre les deux systèmes ni au niveau des biomasses totales de phytoplankton et de zooplancton ni à celui des productions primaire et secondaire. La zone équatoriale reste en toute saison une région à production élevée : même en l'absence de crête thermique lorsque la nitracline est profonde, comme ce fut le cas en avril 1979, on n'observe pas de diminution sensible des biomasses et des productions. Le Borgne (1981) a d'ailleurs montré que la relation entre chlorophylle et profondeur de la nitracline caractéristique des situations tropicales typiques selon Herbland et Voituriez (1979), n'était pas vérifiée en avril 1979. Il semble donc exister une spécificité équatoriale qui maintient des biomasses importantes et un niveau de production élevé indépendamment des phénomènes d'enrichissement précédemment évoqués : upwelling ou crête thermique. Cette particularité pourrait être liée aux mélanges verticaux qui sont beaucoup plus importants dans le système équatorial que dans le reste de l'océan tropical où l'on ne rencontre pas de cisaillement comparable à celui provoqué à l'équateur par le gradient vertical de vitesse entre le CES et le SCE. C'est la conclusion de Kaiser et Postel (1979).

L'absence d'impact de l'enrichissement en sels nutritifs sur la production est à rapprocher des conclusions de Sorokin *et al.* (1975) et de Thomas (1979) qui s'étonnent de la faible consommation en sels nutritifs dans l'upwelling équatorial du Pacifique et que Walsh (1976)

a appelé « Paradox of the nutrients ». Trois idées ont été avancées pour l'expliquer : 1) l'intensité des mélanges verticaux dans l'upwelling équatorial (Sorokin *et al.*, 1975); 2) le conditionnement des eaux par des substances organiques complexantes (chélateurs) (Barber, Ryther, 1969); 3) la pression du broutage par les herbivores (Walsh, 1976). L'absence de variations saisonnières des mélanges verticaux à l'équateur mise en évidence ici permet sans doute d'éliminer la première hypothèse. Les valeurs élevées de l'indice de productivité pendant la saison froide permettent aussi d'éliminer la seconde, comme Thomas (1979). L'existence de la relation linéaire positive entre les biomasses phyto- et zooplanctoniques (Le Borgne, 1981) est en faveur de la troisième. En effet, cette relation indiquant un certain équilibre entre les deux biomasses, n'est possible que si les variations des paramètres physico-chimiques qui contrôlent la production primaire sont de basse fréquence et de faible amplitude, laissant ainsi au zooplancton le temps de se développer après un accroissement de la population phytoplanktonique (Walsh, 1976). La conséquence est que le zooplancton est en mesure de limiter par son broutage tout développement de faible amplitude du phytoplankton et la consommation de sels nutritifs, ce qui permet le maintien en surface de fortes concentrations de nitrate dans les zones équatoriales de l'Est de l'Atlantique et du Pacifique. L'invariance constatée de la relation nitrate/température en toute saison dans la zone équatoriale du Golfe de Guinée (données non publiées) est aussi un argument en faveur de cette thèse. En effet, selon Strickland (1972) il n'y a aucune raison, *a priori*, pour que les processus faisant varier la température de l'eau soient compensés exactement par une activité photosynthétique de manière à conserver cette relation. On doit donc supposer que sa permanence reflète une activité biologique remarquablement constante et uniforme dans les masses d'eau considérées; en d'autres termes qu'il n'y a pas de modification sensible de la structure biologique entre saison chaude et période d'upwelling.

Qu'on la compare aux systèmes tropicaux typiques ou aux upwellings côtiers, la zone équatoriale de l'Atlantique apparaît donc toujours comme un cas particulier dont la singularité est vraisemblablement liée à la dynamique équatoriale elle-même. C'est en relation avec elle qu'il faut envisager le développement des programmes sur l'upwelling équatorial de manière à connaître la réponse de la production biologique à la variabilité de l'upwelling équatorial à diverses échelles de temps.

RÉFÉRENCES

- Adamec D., O'Brien J. J., 1978. The seasonal upwelling in the Gulf of Guinea due to remote forcing, *J. Phys. Oceanogr.*, **8**, 1050-1060.
 Anderson G. C., 1969. Subsurface chlorophyll maximum in the North-East Pacific Ocean, *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 386-391.
 Austin T. S., 1963. Equalant, *Am. Inst. Biol. Sci. Bull.*, **13**, 5, 46-48.
 Barber R. T., Ryther J. H., 1969. Organic chelators: factors affecting primary production in the Cromwell current upwelling, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **3**, 191-199.

- Corcoran E. F., Mahnen C. V. W., 1969. Productivity of the tropical Atlantic ocean, in: *Actes Symposium Océanographie et Ressources halieutiques, Atlantique tropical, Abidjan, octobre 1968*, edited by UNESCO/FAO, Paris, 57-67.
- Cornus H. P., Meincke J., 1979. Observation of near surface layer changes related to the Atlantic Equatorial Undercurrent, *Deep-Sea Res.*, 26A, 1291-1299.
- Cromwell T., 1953. Circulation in a meridional plane in the central equatorial Pacific, *J. Mar. Res.*, 12, 196-213.
- Cullen J. J., Eppley R. W., 1981. Chlorophyll maximum layers of the southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance, *Oceanol. Acta*, 4, 1, 23-32.
- Dandonneau Y., 1977. Variations nyctémérales de la profondeur du maximum de chlorophylle dans le Dôme d'Angola (février-mars 1971), *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15, 27-37.
- Dufour Ph., Stretta J. M., 1973. Production primaire, biomasse du phytoplancton et du zooplancton dans l'Atlantique tropical Sud, le long du méridien 4°W, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 11, 4, 419-429.
- Eppley R. W., 1980. Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans, in: *Primary productivity in the sea*, edited by P. G. Falkowski, Plenum Press, New York, London, 531 p.
- Falkowski P. G., 1980. Light-shade adaptation in marine phytoplankton, in: *Primary productivity in the sea*, edited by P. G. Falkowski, Plenum Press, New York and London, 1980, 99-120.
- Groupe Medipro, 1976. Résultats de la campagne Cineca 5-J. Charcot-Capricorne 7403 (1^{er} mars au 20 avril 1974), *Publ. CNEXO, sér. Résultats campagnes à la mer*, 10.
- Groupe Médipro, 1977. Résultats de la campagne Guidôme-Jean Charcot (18 septembre-13 octobre 1976). *Publ. CNEXO, sér. Résultats campagnes à la mer*, 13, 2, 98 p.
- Gruzov L. N., 1971. La formation des accumulations de zooplancton dans la zone pélagique du Golfe de Guinée, *Trav. Atlant. NIRO, XXXVII*, 406-428 (en Russe, traduction Ph. Hisard, Centre Rech. Océanogr. Abidjan).
- Hastenrath S., Lamb P. J., 1977. *Climatic atlas of the tropical Atlantic and Eastern Pacific Ocean*, The University of Wisconsin Press, Madison, 113 p.
- Herbland A., Voituriez B., 1977 a. Relation chlorophylle a fluorescence *in vivo* dans l'Atlantique tropical, influence de la structure hydrologique, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15, 57-77.
- Herbland A., Voituriez B., 1977 b. Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. I. Distribution du nitrate et production primaire, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15, 47-55.
- Herbland A., Voituriez B., 1979. Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean, *J. Mar. Res.*, 37, 87-101.
- Herbland A., Le Bouteiller A., 1982. Dynamique du phytoplancton et matière organique particulaire dans la zone euphotique de l'Atlantique équatorial, *Mar. Biol.* (sous presse).
- Hisard Ph., 1973. Variations saisonnières à l'équateur dans le Golfe de Guinée, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 11, 3, 349-358.
- Hisard Ph., 1980. Observation de réponses de type « El Niño » dans l'Atlantique tropical oriental, Golfe de Guinée, *Oceanol. Acta*, 3, 1, 69-78.
- Hisard Ph., Voituriez B., Braun A., 1981. Monitoring equatorial SST in the Atlantic, *Tropic. Ocean Atmos. Newslett.*, n° 6.
- Huntsman S. A., Barber R. T., 1977. Primary production off Northwest Africa: the relationship to wind and nutrient conditions, *Deep-Sea Res.*, 24, 25-33.
- Kaiser W., Postel L., 1979. Importance of the vertical nutrient flux for biological production in the equatorial undercurrent region at 30°W, *Mar. Biol.*, 55, 23-27.
- Khanaichenko N. K., 1974. *Le système des contre-courants équatoriaux dans l'océan*, Guidrometeoizdat, Leningrad, traduction de Ph. Hisard et H. Rotschi, 157 p.
- Kinzer J., 1969. Quantitative distribution of zooplankton in surface waters of the Gulf of Guinea during August and September 1963, in: *Actes Symposium Océanographie et Ressources halieutiques Atlantique tropical, Abidjan, octobre 1968*, edited by UNESCO/FAO, Paris, 231-240.
- Kolesnikov A. G., 1976. *Equalant 1 and 2 oceanographic atlas*, 2. Chemical and biological oceanography, UNESCO, Paris.
- Le Borgne R., 1977. Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4°W. II. Biomasses et peuplements du zooplancton, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15, 4, 333-348.
- Le Borgne R., 1978. Ammonium formation in Cape Timiris (Mauritania) upwelling, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 31, 253-265.
- Le Borgne R., 1981. Relationships between the hydrological structure, chlorophyll and zooplankton biomasses in the Gulf of Guinea, *J. Plankton Res.*, 3, 4, 577-592.
- Le Borgne R., 1982. Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic ocean: net growth efficiency and P:B in terms of carbon, nitrogen and phosphorus, *Limnol. Oceanogr.* (in press).
- Mazeika P. A., 1968. *Mean monthly sea surface temperatures and zonal anomalies of the tropical Atlantic. Serial Atlas of the marine environment*, Folio 16, American Geographical Society.
- Merle J., 1978. Atlas hydrologique saisonnier de l'océan Atlantique intertropical, *Trav. Doc. ORSTOM*, 82, 184 p.
- Moore D., Hisard Ph., Mc Creary J., Merle J., O'Brien J., Picaut J., Verstraete J. M., Wunsch C., 1978. Equatorial adjustment in the eastern Atlantic, *Geophys. Res. Lett.*, 5, 637-640.
- Neumann G., 1969. The Equatorial Undercurrent in the Atlantic Ocean, in: *Actes Symposium Océanographie et Ressources halieutiques Atlantique tropical, Abidjan, octobre 1966*, edited by UNESCO/FAO, Paris, 33-34.
- O'Brien J. J., Adamec D., Moore D., 1978. A simple model of upwelling in the Gulf of Guinea, *Geophys. Res. Lett.*, 5, 641-644.
- Okuda T., 1966. Vertical distribution of inorganic nitrogen in the equatorial Atlantic Ocean, *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 5, 67-83.
- Peterson B. J., 1980. Aquatic primary productivity and the ¹⁴C-CO₂ method: a history of the productivity problem, *Ann. Rev. Ecol. System*, 11, 359-385.
- Philander S. G. H., 1979. Upwelling in the Gulf of Guinea, *J. Mar. Res.*, 37, 23-33.
- Philander S. G. H., Pacanowski R. C., 1981. The oceanic response to cross equatorial winds (with application to coastal upwelling in low latitudes), *Tellus*, 33, 201-210.
- Sedikh K. A., Loutchikina B. N., 1971. Aspects hydrologiques de la formation de la zone équatoriale productive du Golfe de Guinée, in: *Les zones productives de l'Océan Atlantique équatorial et les conditions de leur formation*, Travaux Atlantiro, Kaliningrad, 37, 31-80 (traduction de H. Rotschi).
- Sorokin Y. L., Sokhanova I. N., Konovaliva G. V., Pabelyeva F. V., 1975. Production primaire et phytoplancton de la divergence équatoriale du Pacifique oriental, in: *Travaux de l'Institut Océanologique Shirshov de l'Académie des Sciences de l'URSS*, tome 102, 108-122 (traduction de H. Rotschi).
- Stemann Nielsen E., 1952. The use of radioactive carbon (¹⁴C) for measuring organic production in the sea, *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 18, 117-140.
- Strickland J. D. H., 1972. Research on the marine planktonic food web at the Institute of Marine Resources: a review of the past seven years of work, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 10, 399-414.
- Tchmir V. D., 1971. Production primaire dans l'Atlantique équatorial, in: *Travaux de l'Atlantiro Kaliningrad*, 37, 175-190 (traduction de H. Rotschi).
- Thomas W. H., 1979. Anomalous nutrient-chlorophyll interrelationships in the offshore eastern tropical Pacific Ocean, *J. Mar. Res.*, 37, 327-335.
- UNESCO, 1968. Zooplankton sampling, *Monogr. Oceanogr.*, 2, 174 p.
- USDC and USAF, 1971. *Global atlas of relative cloud cover, 1967-1970*, Washington, DC.
- Venrick E. L., Mc Gowan J. A., Mantyla A. W., 1973. Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean, *Fish. Bull.*, 71, 41-52.
- Voituriez B., 1980. Campagnes Ciprea. L'upwelling équatorial du Golfe de Guinée, juin-septembre 1978, *Publ. CNEXO, sér. Résultats campagnes à la mer*, 19.
- Voituriez B., 1981. The equatorial upwelling in the eastern Atlantic: problems and paradoxes, in: *Coastal upwelling research*, edited by F. A. Richards, American Geophysical Union, 95-106.
- Voituriez B., Herbland A., 1977. Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4°W. I. Relations entre la structure hydrologique et la production primaire, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15, 4, 313-331.
- Voituriez B., Herbland A., 1979. The use of the salinity maximum of the equatorial Undercurrent for estimating nutrient enrichment and primary production in the Gulf of Guinea, *Deep-Sea Res.*, 24, 25-33.
- Voituriez B., Herbland A., 1981. The primary production in the Tropical Atlantic Ocean mapped from the oxygen values of Equalant 1 and 2 (1963), *Bull. Mar. Sci.*, 31, 4, 853-863.
- Voituriez B., Herbland A., 1982. Comparaison des systèmes productifs de l'Atlantique Tropical Est: dômes thermiques, upwellings côtiers, upwelling équatorial, in: *R.P.V. Cons. Int. Explor. Mer.*, 180 (sous presse).
- Walsh J. J., 1976. Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea, *Limnol. Oceanogr.*, 21, 1-13.