

UNIVERSITÉ PIERRE & MARIE CURIE (PARIS VI)
SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT DE L'ILE DE FRANCE

Thèse de Doctorat
Spécialité: Océanographie et Environnement Marin
présentée par

Vamara KONE

**Modélisation de la production primaire et secondaire
de l'écosystème du Benguela sud.
Influence des conditions trophiques sur le
recrutement des larves d'anchois.**

Soutenue le 01 Juin 2006 devant le jury composé de

Valérie ANDERSEN	Directeur
Pierre FREON	Directeur
Manuel BARANGE	Rapporteur
Laurent MEMERY	Rapporteur
Véronique GARÇON	Examinateur
Christian MULLON	Examinateur
Paul NIVAL	Examinateur

UR 097 ECO-UP (Ecosystème d'Upwelling) IRD
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV, UMR 7093)

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement Pierre FREON pour avoir cru en moi et pour m'avoir donné l'opportunité de faire cette thèse très enrichissante. Merci Pierre pour ta patience, ton soutien tant scientifique que personnel et pour tes conseils avisés qui m'ont éclairé sur le sentier difficile de la thèse.

J'ai une pensée spéciale pour Valérie ANDERSEN qui a accepté de co-encadrer cette thèse, et qui a toujours été disponible lorsque j'ai eu besoin d'elle. Merci de ton aide et de tes conseils précieux pour l'aboutissement de cette thèse. Je tiens à te renouveler ma compation pour l'épreuve que tu traverses...

Je remercie les deux rapporteurs de ce manuscrit Manuel BARANGE et Laurent MEMERY d'avoir accepté de juger ce travail, et pour leurs commentaires et leurs critiques constructives. J'ai conscience que ce fut une tâche astreignante vu le délai qu'ils ont eu pour le faire. Je n'oublie pas également tous les autres membres du jury, notamment Véronique GARÇON, Christian MULLON et Paul NIVAL d'avoir évalué ce travail. Je vous adresse ici ma profonde gratitude...

J'adresse mes sincères remerciements à Eric MACHU et à Christophe LETT sans lesquels ma tâche n'aurait été que plus ardue. Merci pour vos contributions respectives à l'aboutissement de ce travail, et pour le soutien et l'amitié que vous m'avez manifestée tout au long de cette thèse. Merci pour tous ces bons moments depuis le Cap jusqu'en France.

Je n'oublie pas tous ceux qui de près ou de loin m'ont aidé dans les différents laboratoires dans lesquels je suis passé durant ma thèse; de l'Observatoire Océanographique de Villefrance en passant par l'Université du Cap (UCT, CAPE TOWN) en Afrique du Sud jusqu'au Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale (CRHMT, Sète). Je n'énumérerai pas de noms de peur d'en oublier. J'ai beaucoup appris de tous ces laboratoires. Merci pour votre accueil et pour tout le reste...

J'ai une pensée profonde pour toute ma famille qui n'a cessé de me soutenir et de m'encourager dans les moments difficiles. Merci également à tous mes amis qui m'ont accompagné depuis "l'aube des temps"...

A M. Sanogo pour tous les sacrifices consentis...

"Bien qu'on ait du cœur à l'ouvrage, l'art est long le temps est court..." Charles Baudelaire.

Table des matières

Table des Matières	iv
Introduction	1
0.1 Contexte général	1
0.2 Objectifs et plan de thèse	6
1 L'écosystème du Benguela	9
1.1 Introduction	9
1.2 Processus physiques	10
1.2.1 La bathymétrie	10
1.2.2 Les vents	10
1.2.3 Upwelling et température de surface	13
1.2.4 Circulation générale dans le sud Benguela	15
1.2.5 Les frontières du système	18
1.3 Processus biogéochimiques	20
1.3.1 Les nutriments	20
1.3.2 Plancton et réseau trophique	21
1.4 Conclusion	24
2 Approches et méthodes de modélisation	25
2.1 Introduction	25
2.2 Modèle Hydrodynamique	26
2.3 Modèles biogéochimiques	27
2.3.1 Modèle à un compartiment: modèle NPZD	28
2.3.2 Modèle à double compartiments: modèle N ₂ P ₂ Z ₂ D ₂	33
2.3.3 Conditions initiales et conditions aux frontières, implémentation numérique	41
2.4 Modèle IBM	42
2.4.1 Le stade œufs	44
2.4.2 Stade larvaire avec sac vitellin	49
2.4.3 Stade larvaire sans sac vitellin	50
2.4.4 Critère de recrutement	51
2.5 Données de terrain	51

3 Etude comparative de l'application des deux modèles biogéochimiques à l'écosystème du Benguela	55
3.1 Introduction	55
3.2 Validation du modèle hydrodynamique	56
3.3 Analyse de la convergence et de la stabilité des modèles biogéochimiques	56
3.4 Distribution annuelle de la chlorophylle de surface dans l'écosystème du Benguela	58
3.5 Variabilité mensuelle de la chlorophylle <i>a</i>	60
3.6 Distribution saisonnière de la chlorophylle <i>a</i>	62
3.6.1 Distribution horizontale	62
3.6.2 Distribution verticale de la chlorophylle <i>a</i> dans l'écosystème du Benguela sud: Côte Ouest - Banc des Aiguilles	67
3.7 Production primaire	81
3.7.1 Production primaire annuelle	81
3.7.2 Production primaire saisonnière	84
3.7.3 Evolution temporelle de la production primaire intégrée sur le domaine	88
3.8 Distribution spatio-temporelle du zooplancton	90
3.8.1 Distribution horizontale	90
3.8.2 Cycles saisonniers de la biomasse intégrée du zooplancton	91
3.9 Implications pour la survie des larves des petits pélagiques	94
3.10 Conclusion	95
4 Analyse des flux et de quelques propriétés du modèle biogéochimique à double compartiment	99
4.1 Introduction	99
4.2 Contribution du nano- et du microphytoplancton à la production primaire du système d'upwelling du Benguela	101
4.2.1 Production primaire annuelle et facteur <i>f</i>	101
4.2.2 Production primaire saisonnière et facteur <i>f</i>	103
4.2.3 Contribution des diatomées et des flagellés en périodes d'upwelling et de relaxation	109
4.3 Processus et flux de matière	111
4.3.1 Evolution mensuelle des flux de matière	112
4.3.2 Réseau trophique et flux à l'échelle saisonnière	115
4.4 Influence des forçages haute fréquence sur la dynamique de l'écosystème du Benguela	119
4.4.1 Distribution annuelle de la chlorophylle <i>a</i> : comparaison entre forçage climatologique et forçage haute fréquence	119
4.4.2 Distribution horizontale saisonnière de la chlorophylle <i>a</i>	123
4.4.3 Variabilité à haute fréquence de la chlorophylle, de la température et des nitrates	127
4.5 Résultats du modèle haute résolution	133
4.5.1 Distribution annuelle de la chlorophylle de surface	133

4.5.2	Dynamique saisonnière de la chlorophylle de surface	135
4.6	Conclusion	137
5	Couplage du modèle hydrodynamique-biogéochimique avec le modèle IBM	139
5.1	Introduction	139
5.2	Champs verticaux issus du modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique dans les zones de pontes	140
5.2.1	Température	140
5.2.2	Proies phytoplanctoniques (diatomées)	142
5.2.3	Ciliés	144
5.2.4	Copépodes	144
5.3	Régime alimentaire des anchois de l'écosystème du Benguela sud	147
5.4	Résultats du modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique avec le modèle IBM	148
5.4.1	Influence de la température sur la mortalité des œufs	148
5.4.2	Simulation de référence: succès du transport des larves en absence de limitation par la nourriture	151
5.4.3	Variabilité du succès du transport en fonction des proies potentielles des larves	154
5.5	Discussion	166
5.6	Conclusion	171
Conclusions et perspectives	173	
Bibliographie	179	
A Profondeur d'atténuation de SeaWiFS	195	
B Distribution verticale de la température dans les zones de ponte	196	
C Biomasse intégrée des proies potentielles des larves sur la côte ouest et sur le banc des Aiguilles	199	
D Article: Koné <i>et al.</i>, 2005, Global Biog. Cycles	202	

Introduction

0.1 Contexte général

L'écosystème du Benguela situé le long de la côte sud-ouest de l'Afrique est l'un des quatre systèmes de courants qui existent aux frontières orientales des océans. L'océanographie de la région est en plusieurs points similaire à celle du Courant du Humboldt au large du Pérou et du Chili, du courant de Californie, et du système d'upwelling Nord Africain (Courant des Canaries). Ces courants de bord Est sont caractérisés par des upwellings (remontées d'eaux profondes riches en nutriments) le long des côtes. Bien que représentant seulement 0.1% de la surface totale des océans, ces systèmes contribuent à hauteur de 30% à la prise totale de poissons dans le monde (Durant *et al.* 1998). Ce sont des systèmes très dynamiques et très productifs qui renferment d'importantes biomasses de plancton à la base de toute la chaîne alimentaire inhérente à ces systèmes allant des petits pélagiques (sardines et anchois) aux niveaux trophiques supérieurs (maquereaux, oiseaux marins, mammifères marins, etc.).

Les fluctuations annuelles de ces systèmes expliquent la plupart des variabilités inter-annuelles observées dans la pêche dans ces régions. Ces fluctuations montrent des années de fortes abondances et des années d'effondrement des pêcheries du fait de la variabilité dans le recrutement des juvéniles et des événements climatiques. En Afrique du Sud, les données historiques sur les pêcheries montrent un effondrement des stocks de petits pélagiques (essentiellement des sardines) à la fin des années 60, alors qu'en Namibie une dimunition identique n'a été observée qu'à la fin des années 80. Dans le courant

du Humboldt, de fortes fluctuations dues au phénomène climatique El Niño ont été observées notamment dans les pêcheries d'anchois. Les ressources affectées représentent le tiers des 90 millions de tonnes produites annuellement, et sont les ressources les plus exploitées dans les pays en voie de développement, elles sont donc d'un enjeu fondamental dans la sécurité alimentaire et dans l'activité économique de ces pays. Plusieurs études réalisées dans les régions d'upwelling montrent que les fortes fluctuations observées dans les biomasses d'espèces exploitées sont liées aux taux élevés d'exploitation et aux changements environnementaux (Pauly *et al.*, 1989; Pauly, 1998; Mullon *et al.*, 2005; Fréon *et al.*, 2005).

Les variations dans le recrutement des pêcheries sont sensibles aux fluctuations liées aux taux de mortalité des premiers stades larvaires des espèces exploitées notamment les petits pélagiques. La survie de ces stades est fortement liée aux structures hydrodynamiques qui, dans certaines fenêtres spatio-temporelles favorisent la rétention, l'enrichissement et la concentration du plancton et de l'ichthyoplankton. Bakun (1996) définit ces processus environnementaux comme suit:

- Les processus d'enrichissement, qui sont à la base du dynamisme des premiers niveaux trophiques avec l'apport de nutriments. Ils impliquent les upwellings et les mélanges verticaux.
- Les processus de concentration, qui agrègent la nourriture, les oeufs et les larves dans une même aire géographique. Ils se produisent dans les zones de convergence comme les fronts ou lorsque la stratification empêche le mélange vertical.
- Les processus de rétention, qui empêchent l'advection au large des oeufs, des larves et des juvéniles, et les maintiennent dans des zones favorables à leur survie.

Dans les écosystèmes d'upwelling, l'existence de facteurs multiples et de relations non-linéaires entre le recrutement et l'intensité des upwellings est une caractéristique récurrente résultant des interactions entre plusieurs processus environnementaux (Cury

and Roy, 1989; Cury *et al.*, 1995). La compétition entre ces différents processus (enrichissement, mélange, dispersion, etc) conduit à une "Fenêtre Environnementale Optimale" dans laquelle le succès du recrutement pour les poissons pélagiques est maximal. Dans ces écosystèmes d'upwelling, notamment dans le sud Benguela, les sardines et les anchois ainsi que bien d'autres espèces pélagiques ont adapté leurs stratégies de reproduction aux contraintes environnementales. Le mélange turbulent induit par le vent et le transport au large créent un environnement défavorable à la reproduction. Pour bien comprendre les liens entre les processus écologiques et physiques, et quantifier leurs dynamiques, il est important d'identifier les fenêtres spatio-temporelles favorables à la reproduction. Pour se reproduire, les anchois (*Engraulis capensis*) de l'écosystème du Benguela migrent vers le banc des Aiguilles où les eaux chaudes du courant des Aguiilles créent un environnement fortement stratifié. Les oeufs et les larves sont alors transportés vers le nord par le jet côtier. Après quelques jours, ils atteignent la zone d'upwelling le long de la côte ouest, d'où ils sont transportés vers le large par le transport d'Eckman résultant de l'upwelling (Figure 1). Les capacités natatoires des larves ne sont pas suffisamment développées pour leur permettre de nager à contre courant. Il doit y avoir des mécanismes de transport et de rétention qui concentrent les larves dans les eaux côtières. La baie de St Helène au nord de Cape Colombine est considérée comme la nourricerie la plus importante de la côte ouest de l'Afrique du Sud (Hutchings 1992). La mortalité des larves due au transport au large est un des principaux facteurs affectant le recrutement; la localisation de ces zones de rétention ainsi que les processus physiques inhérents ne sont pas toujours bien compris (Hutchings *et al.*, 1998).

Les fluctuations de l'abondance des poissons pélagiques peuvent altérer leurs structures d'aggrégations à différentes échelles spatiales bien qu'elles n'aient pas encore été quantifiées. A grande échelle, les champs de distributions ainsi que les densités moyennes pourraient être affectés (Barange *et al.*, 1999; Barange *et al.*, 2005). A moyenne échelle, les fluctuations des biomasses pourraient être associées aux changements dans les bancs ou dans les classes de taille, ou dans le comportement des poissons. A petite échelle, les

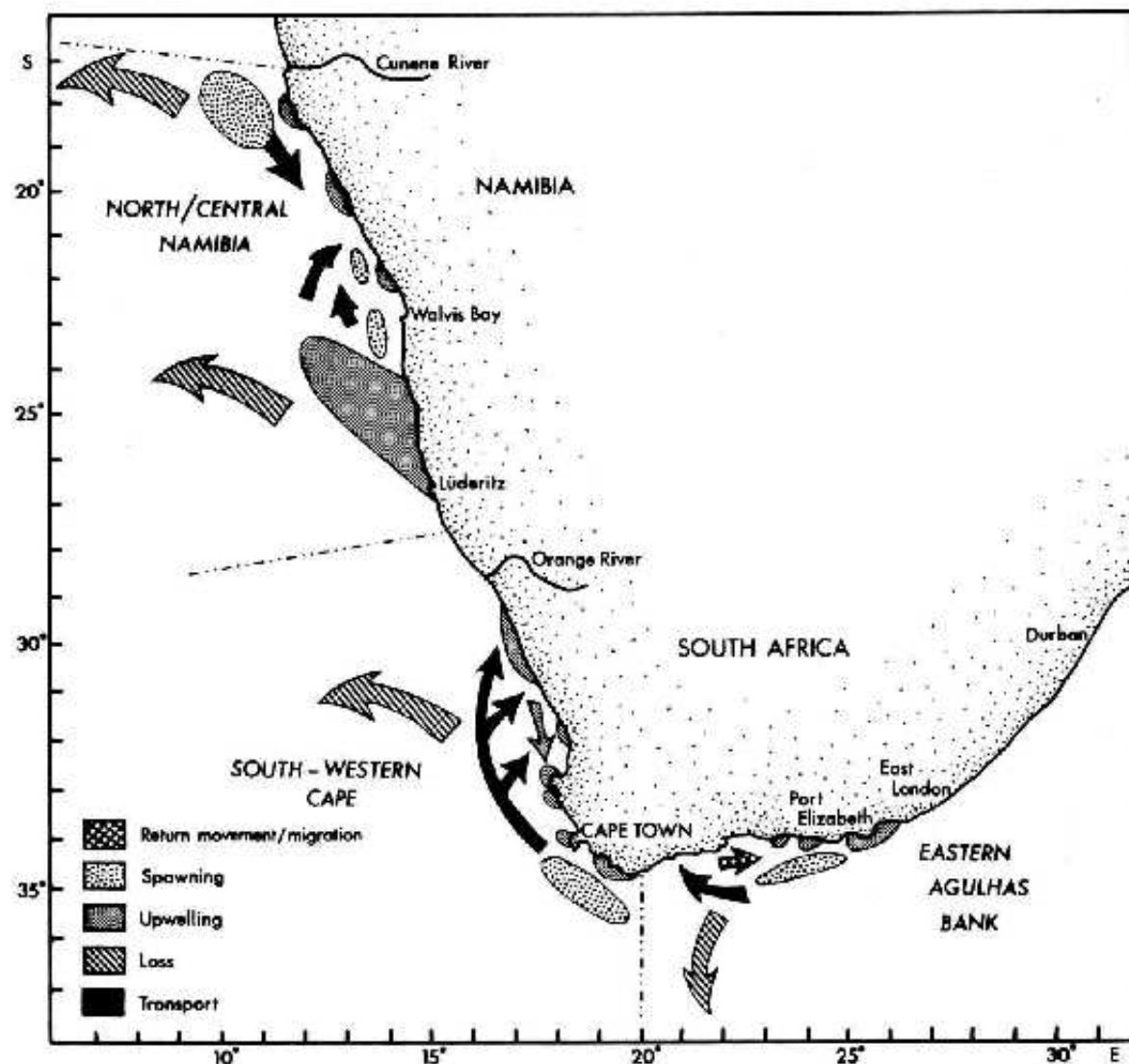


Figure 1: Schéma conceptuel des zones productives de l'upwelling, du transport et de l'advection vers le large des oeufs et des larves dans l'écosystème du Benguela, (d'après Hutchings 1992).

espèces elles-mêmes pourraient être affectées à travers des changements dans les bancs ou dans la composition des espèces (Bakun and Cury 1999). Trouver des réponses à ces questions est essentiel dans l'aménagement et la gestion des pêcheries. Les changements majeurs dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes s'accompagnent de changements dans la biomasse des poissons pélagiques. Des mortalités importantes ont été observées dans certains niveaux trophiques élevés (oiseaux marins, mammifères marins, poissons prédateurs, etc ...). Certains effets sur les niveaux trophiques moins élevés peuvent aussi être liés aux interactions entre ces derniers et les premiers niveaux trophiques, qui à terme affecteront toute la chaîne alimentaire. Par exemple, le recent événement El Niño à été associé au changement dans l'abondance relative de deux espèces d'anchois. Aussi des alternances à long terme des espèces dominantes ont elles été observées dans la plupart des écosystèmes d'upwelling, comme l'alternence entre les sardines et les anchois dans les courants du Humboldt, du Benguela et du Kuroshio.

L'influence des facteurs météorologiques, ainsi que les effets des variations environnementales sur les variations des populations d'espèces exploitées sont difficiles à aborder directement par des mesures, compte tenu de l'action de ces forçages externes à la fois sur la circulation et sur le réseau trophique. Les propriétés hydrodynamiques, l'abondance et la disponibilité des proies des petits pélagiques influencent chaque étape de leur cycle de vie. Dans un tel contexte, pour une meilleure compréhension de la dynamique spatio-temporelle de ces ressources pélagiques marines, nous avons besoin de bien comprendre le fonctionnement des premiers niveaux trophiques qui constituent les proies des sardines et des anchois. En effet, les fluctuations des stocks des petits pélagiques (anchois, sardines) paraissent liées aux variations des conditions nutritives et des conditions de circulations dans les différentes régions où se déroulent leurs cycles de vie. Ces fluctuations proviennent probablement des non-linéarités inhérentes à la structure d'un écosystème, en particulier de la combinaison des relations entre physique, chimie et biologie.

Dans leurs travaux de modélisation couplée physique-biologie, Huggett *et al.* (2003); Mullon *et al.*, (2003); Parada *et al.*, (2003) ont montré que le transport des oeufs et des larves était un facteur essentiel, mais qu'il interagissait au niveau de la survie des larves avec les conditions trophiques. Cette interaction n'a pu être quantifiée précisément faute d'un modèle d'abondance des proies dont se nourrissent les larves. Caractériser les dynamiques de structures spatio-temporelles à méso-échelle avec un modèle 3-D est devenu l'une des méthodes les plus utilisées dans l'étude de l'environnement marin, en ce sens qu'il est difficile de collecter en trois dimensions *in situ* toutes les informations pertinentes qui influencent ces structures.

0.2 Objectifs et plan de thèse

Le présent travail s'inscrit dans le cadre de la thématique de l'unité de recherche IDYLE (Interactions et dynamiques spatiales des ressources renouvelables dans les écosystèmes d' upwelling) de l'IRD, en collaboration avec le Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-mer (LOV), l'Université du Cap (UCT) et le MCM (Marine and Coastal Management) en Afrique du Sud. Un des objectifs scientifiques de ce travail, est d'améliorer notre compréhension des dynamiques spatiales des ressources marines pélagiques, et de leur environnement par la modélisation. Il s'agit, en outre, de simuler le fonctionnement des premiers maillons de la chaîne trophique qui représentent les proies des petits pélagiques, à travers une approche couplée physique-biologique.

Afin de représenter la disponibilité de nourriture (dynamique spatio-temporelle) pour les premiers stades larvaires des anchois, nous avons développé deux modèles biogéochimiques, allant du plus simple (modèle NPZD) à une version plus complexe (avec le dédoublement de chaque compartiment du premier modèle). Cette démarche a pour but de mieux intégrer la complexité inhérente à l'écosystème, et aussi de tenir compte de la spécifité d'ingestion des larves, qui n'ont pas le même type de proies selon leur stade de développement. Il est important de noter que l'orientation que nous avons donnée aux

modèles de biomasse est de simuler de façon assez réaliste les caractéristiques essentielles observées *in situ* (gradient côte-large, hétérogénéité spatiale des champs de phytoplancton et zooplancton). Dans les modèles de biomasse, l'accent est mis sur la production primaire et secondaire qui serviront de forçages au modèle basé sur les individus (modèle IBM). Dans le modèle IBM, nous nous sommes intéressés aux premiers stades de développement des anchois (oeufs et larves) qui sont transportés passivement de la zone de ponte sur le banc des Aiguilles à la zone de nourricerie sur la côte ouest. Il s'agit de montrer l'influence des conditions trophiques sur le recrutement des larves. En effet, durant leur transport, les larves sont soumises à différents facteurs biotiques (disponibilité des proies) et abiotiques (température, salinité, courant, turbulence, etc) qui déterminent leur survie. Nous essayerons dans ce manuscrit d'identifier et de quantifier ces facteurs clefs de la survie et du recrutement des larves.

Dans la suite de ce manuscrit, nous décrivons d'abord les caractéristiques générales de l'écosystème du Benguela sud à travers une synthèse des différents travaux tant sur la physique que la biologie du système, et nous identifions les processus majeurs qui déterminent le fonctionnement de l'écosystème (chapitre 1). Puis nous présentons les différents modèles numériques utilisés et justifions le choix des différentes variables d'état de ces modèles à la lumière des caractéristiques de fonctionnement du système décrites (chapitre 2). Nous exposons ensuite les résultats des simulations des modèles biogéochimiques à travers une approche comparative des deux modèles (chapitre 3). Nous faisons par la suite une analyse détaillée des flux biogéochimiques et de quelques propriétés du modèle biogéochimique à double compartiment (chapitre 4). Les résultats du couplage du modèle hydrodynamique-biogéochimique avec le modèle IBM sont présentés au chapitre 5. En conclusion, nous reprenons l'ensemble des résultats importants et discutons de l'originalité de ce travail et des perspectives d'amélioration du modèle.

Chapitre 1

L'écosystème du Benguela

1.1 Introduction

La région d'upwelling côtier de l'écosystème du Benguela s'étend du sud de l'Angola (17°S), le long de la côte ouest de la Namibie et de l'Afrique du Sud, jusqu'à la partie la plus au sud du continent (plus de détails sur la frontière sud du système sont donnés plus loin dans ce manuscrit). Bien que partageant plusieurs caractéristiques génériques avec les autres systèmes de courants de bord Est, l'écosystème du Benguela est unique en ce sens qu'il est bordé en ses frontières nord et sud par deux systèmes de courants chauds respectivement le courant de l'Angola et le courant des Aiguilles (Shannon and Nelson 1996; Shillington 1998). Ces frontières équatoriale (courant de l'Angola) et polaire (courant des Aiguilles) sont très dynamiques et ont des impacts sur tout l'écosystème et ses ressources; en effet, l'intrusion d'eau chaude du courant des Aiguilles provenant de l'océan Indien pourrait contrôler la thermocline de tout le système Benguela (Weijer *et al.*, 1999).

Les pêcheries le long de la côte ouest de l'Afrique du Sud étant d'une importance économique majeure, d'importants moyens scientifiques ont été déployés par les instituts de recherches marines Sud-africains pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème du Benguela. Ces efforts ont conduit à des études des processus tant physiques que biogéochimiques durant les trois dernières décennies, comprenant pour la physique: des échantillonnages hydrologiques, le déploiement de courantomètres, des mesures de forçages atmosphériques, l'analyse d'images satellites, ..., et pour la partie biogéochimique, des mesures *in situ* de sels nutritifs, de chlorophylle, de zooplancton. Il résulte de ces études une description détaillée du système, et des avancées significatives ont été réalisées dans la compréhension des principaux processus qui le caractérisent.

Il s'agira dans ce chapitre de donner une description générale de l'écosystème du Benguela à travers la description des caractéristiques générales qui résultent des processus

hydrodynamiques et biologiques, afin d'identifier les processus clefs pouvant affecter le recrutement des petits pélagiques, notamment les sardines et les anchois. Ceci nous conduira à la compréhension des processus pertinents pour cette étude.

1.2 Processus physiques

1.2.1 La bathymétrie

Le plateau continental de la Côte Ouest de l'Afrique du Sud est variable aussi bien en largeur qu'en profondeur. Il est très étroit au sud de l'Angola (20 km), autour de la région de Lüderitz (75 km) et de Cape Peninsula (40 km), mais large autour de la région de Orange River (180 km). Sur le Banc des Aiguilles, le plateau continental est très large et s'étend au-delà de 200 km vers le large (Shannon and O'Toole 1999). La différence la plus marquante entre la région du Benguela et les autres systèmes de courants de bord Est est la terminaison de la dorsale continentale à une latitude relativement basse (Figure 1.1). Cette topographie particulière permet le déplacement sans obstacle de cyclones d'Est dans la partie sud du continent (Nelson and Hutchings 1983), et l'intrusion du courant chaud des Aiguilles jusqu'à la Côte Ouest sous certaines conditions, notamment en été et au début de l'automne (Shannon 1966). La limite du plateau continental est généralement liée aux isobathes 200-500 m (Shannon and O'Toole 1999).

La topographie du fond est caractérisée par une double pente au niveau du talus continental, avec de forts gradients au voisinage des isobathes 100-200 m, et au delà de l'isobathe 500 m (Figure 1.1). Sur le Banc des Aiguilles cette double pente du plateau continental disparaît. Autour de Cape Columbine et de Cape Peninsula, l'accentuation de la pente du plateau continental donne suite respectivement au canyon du Cap et à la vallée de Cape Point.

La circulation générale dans le Benguela est très influencée par la topographie (Nelson and Hutchings 1983), avec des régions qui favorisent la circulation résultant des courants jet baroclines associés aux régions dont la pente du plateau continental est accentuée (Bang and Andrews 1974).

1.2.2 Les vents

Les vents influencent significativement l'océanographie de toute la région du Benguela à différentes échelles spatio-temporelles, allant de la grande échelle pour les processus à longue période et à petite échelle pour les événements locaux de seulement quelques heures. Les champs de vent le long de la côte ouest de l'Afrique du Sud sont induits par le système de haute pression (champs anticycloniques) de l'Atlantique Sud, les champs de basse pression au-dessus des terres, et les mouvements cycloniques d'Est

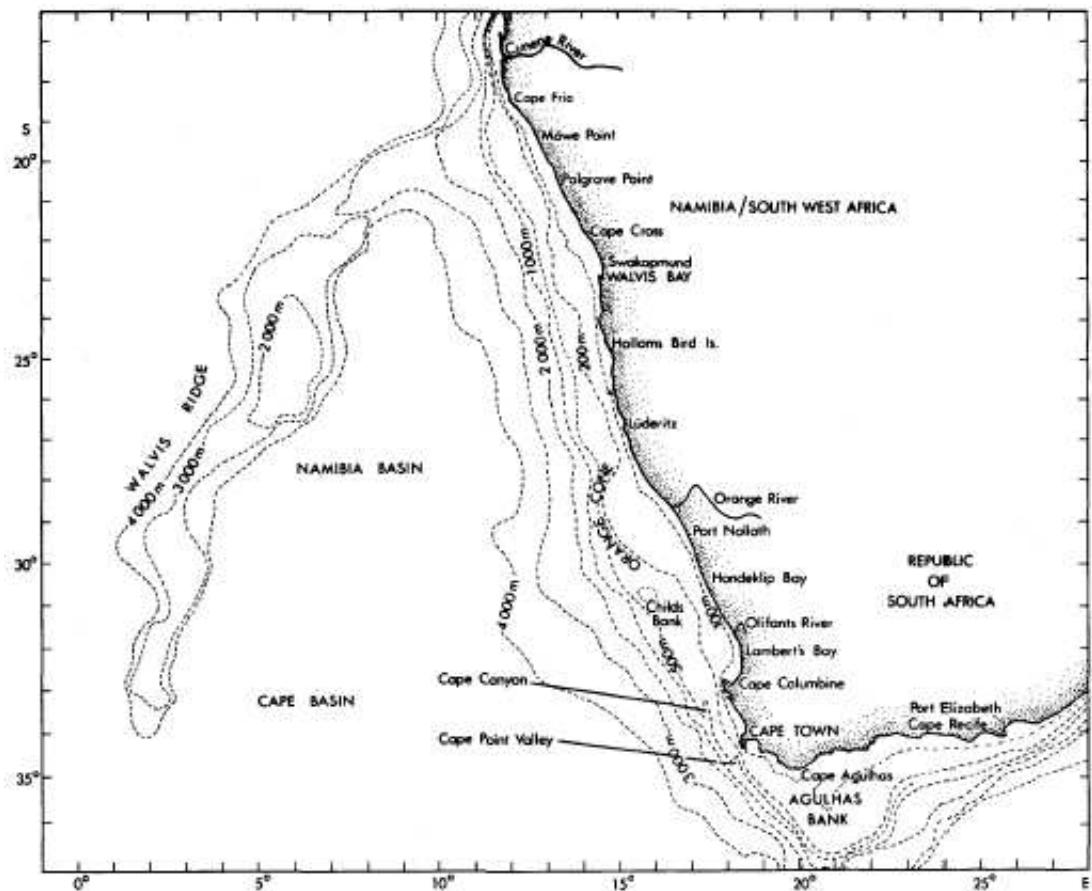


Figure 1.1: Bathymétrie de la région de courant de bord est du Benguela; (d'après Nelson and Hutchings 1983).

qui traversent la partie sud du continent (Shannon and O'Toole 1999; Penven 2000). L'anticyclone de l'Atlantique Sud fait partie de la ceinture discontinue de haute pression qui entoure tout l'hémisphère sud, et qui est maintenue toute l'année. Ces champs de haute pression génèrent des vents favorables aux upwelling côtiers durant toute l'année dans le Benguela Nord et essentiellement durant l'été dans le Benguela Sud. La pression au-dessus du continent alterne entre basse et haute pression en été, ce qui crée par conséquent un fort gradient de pression atmosphérique qui favorise les vents. La plaine côtière pour la plupart aride, agit comme une barrière thermique qui induit des vents dominants en provenance du Sud sur toute la région Benguela, qui sont contrôlés par la bathymétrie le long des côtes. Ces vents côtiers sont à l'origine des upwellings le long de la côte qui donnent au système Benguela toutes ses caractéristiques d'eaux froides de surface. La saison d'upwelling se situe entre septembre et mars dans le Sud Benguela. Les maxima de vents sont enregistrés au large dans cette région du Benguela, induisant une tension cyclonique à la côte (Shannon and Nelson 1996). La principale zone sous l'influence des vents du sud se situe autour de la région de Lüderitz (27° S) avec une zone secondaire autour de Cape Frio (28° S). En hiver, le changement des systèmes de pression vers le nord a une forte influence au sud de 31° S, où il se produit une relaxation dans les vents du sud. Autour de la région centrale de la Namibie, les vitesses de vent sont généralement faibles en moyenne, et montrent une faible saisonnalité. Au nord de la Namibie, en revanche, les vents sont forts durant l'automne et le printemps. Plus au nord, aux environs de 15° S au sud de l'Angola, les vents sont beaucoup moins forts que ceux enregistrés en Namibie et en Afrique du Sud, ils atteignent leurs maxima en hiver.

Les champs de vent caractéristiques de l'automne et l'hiver sont appelés "Berg winds" (Shannon and Nelson 1996); ils se produisent lorsqu'il y a une très forte pression atmosphérique au dessus du continent. Cette forte pression s'atténue du plateau central et de la plaine côtière vers l'océan. Ces vents secs et chauds sont chargés de fines particules de poussières qui sont souvent visibles sur les images satellites et ont un effet physique direct sur la circulation de l'océan.

Les changements journaliers aussi bien dans l'intensité et la direction des vents sont assez fréquents dans la plupart des régions au nord de la baie de St Hélène (33° S). Ces changements sont associés aux gradients de chaleur entre l'océan et le continent adjacent, typiques de l'effet de brise entre le continent et l'océan.

1.2.3 Upwelling et température de surface

Les upwellings côtiers se caractérisent par des remontées d'eaux froides profondes le long des côtes sous l'influence des vents côtiers soufflant vers l'équateur. Les processus essentiels à la base de cette remontée d'eau sont illustrés dans la Figure 1.2. Du fait de la rotation de la terre, ces vents côtiers de direction nord engendrent un déplacement vers le large des masses d'eaux chaudes de surface. Il en résulte une diminution du niveau de la mer à la côte qui sert de frontière fermée au système. Pour compenser ce déplacement des masses d'eaux vers le large, il se produit une remontée des eaux profondes riches en nutriments (nitrates et phosphate en particulier) à la côte; des circulations de compensation et des courants sur le plateau continental et les zones adjacentes s'y déroulent également. A l'échelle d'une cellule, l'upwelling se traduit par une remontée de la thermocline (couche d'eau avec un fort gradient de température). Il pourrait en résulter la création d'une zone frontale entre les masses d'eaux chaudes du large et celles d'eaux froides de la zone côtière, avec un déplacement vertical vers la surface à la côte et vers le fond au niveau du front. Cette description est en fait très simplifiée; deux ou trois zones frontales peuvent se développer en parallèle (Figure 1.3) avec les circulations complexes inhérentes en fonction de la durée de l'upwelling. La direction et l'intensité des courants sur le plateau continental peuvent être influencées par le type d'onde interne à l'intérieur de l'océan (Shannon and O'Toole 1999). En général, la côte ouest de l'Afrique du Sud, où les vents du Sud sont très prononcés, est la région où les upwellings sont assez marqués. En revanche, l'upwelling côtier de la région du Benguela n'est jamais uniforme dans le temps et dans l'espace.

Les forçages atmosphériques, la bathymétrie, et l'orientation de la côte influencent la formation de bon nombre de zones où l'intensité de l'upwelling est intense. La principale cellule d'upwelling se situe au niveau de la région centrale du Benguela, au voisinage de Lüderitz (27°S). Des événements d'upwelling assez prononcés s'y déroulent durant toute l'année (Stander 1964), avec des relaxations en automne. La zone intensive d'upwelling est caractérisée par des eaux froides en surface, une faible stratification, et une forte turbulence dont les conséquences sont très déterminantes pour la biologie du système, divisant le système Benguela en deux sous-systèmes quasi indépendants (Shannon and O'Toole 1999). A côté des cellules principales, il y a également plusieurs cellules secondaires, notamment celles du centre et du nord de la Namibie (à environ 18° , 20° et 24°S), de Namaqua, de Cape Columbine, et de la péninsule du Cap, respectivement à 31° , 33° et 34°S . Dans les deux dernières zones citées, l'upwelling est saisonnier, avec un maximum de septembre à mars, alors que plus au nord du domaine, notamment au centre et au nord de la Namibie, l'upwelling est permanent avec un maximum local en hiver (Shannon and O'Toole 1999).

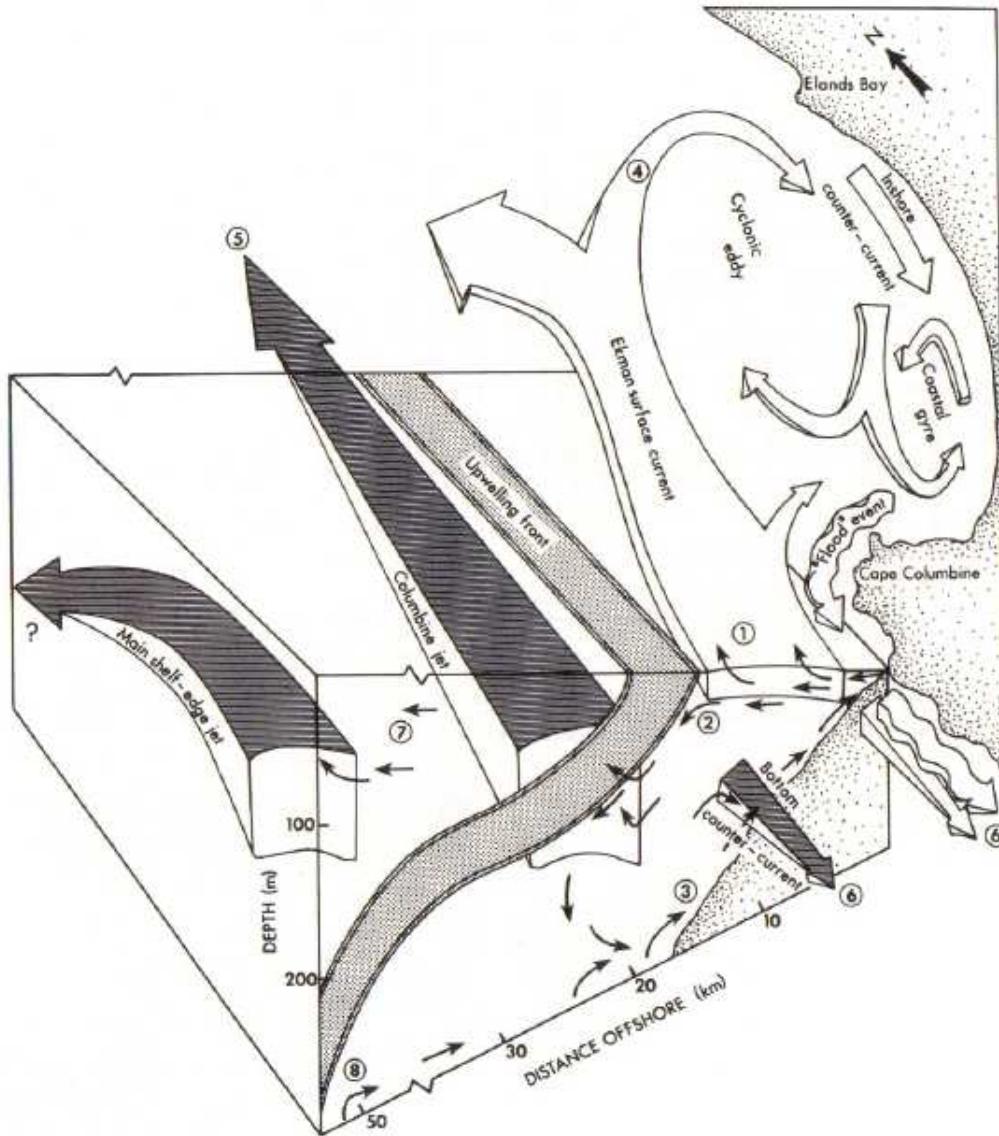


Figure 1.2: Modèle conceptuel du système de circulation dans la région de Cape Columbine et de la baie de St Hélène illustrant les mécanismes d'upwelling. Les flèches foncées représentent les courants de subsurface, les flèches claires indiquent les courants de surface. Les chiffres: (1) transport d'Eckman induit par le vent, (2) concentration et sédimentation dans le front, (3) retour de courants de subsurface à la côte, (4) entraînement dans la baie de St Hélène, (5) transport vers le nord, (6) réapprovisionnement de surface et de subsurface vers le sud, (7) advection vers le large sous l'influence de forts vents et transport vers le nord, (8) remontée vers la côte des eaux agées; (d'après Verheye et al. 1992).

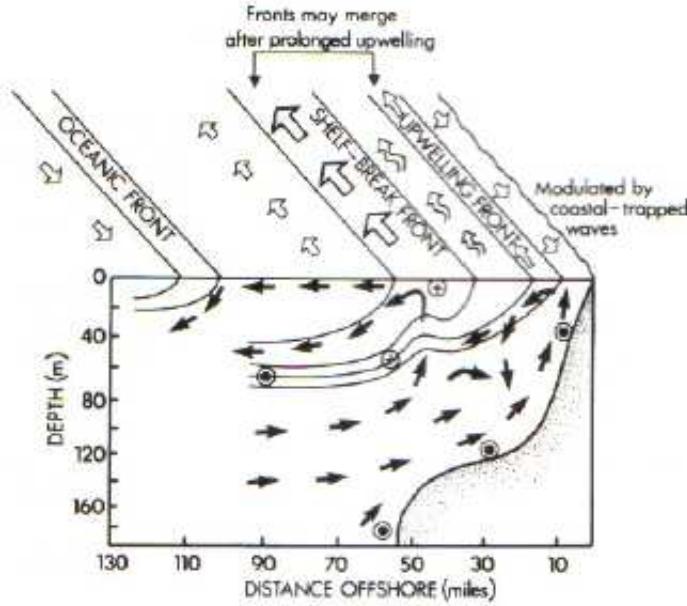


Figure 1.3: Schéma 3-D d'une coupe transversale de la circulation sur le plateau continental pendant un événement d'upwelling; (d'après Barange and Pillar 1992).

Au nord du domaine Benguela (Angola-Namibie), le pic de l'upwelling et de l'insolation sont en déphasage, et la température de surface au dessus du plateau continental montre une saisonnalité distincte. Au sud de la péninsule du Cap, le maximum de l'insolation coincide avec la saison d'upwelling, ce qui aura une importance significative sur la dynamique biologique des deux régions. Dans l'écosystème du Benguela, les zones d'enrichissement (décrisées comme étant les zones où il y a un apport nouveau de sels nutritifs dans la zone euphotique) se situent essentiellement le long des côtes. Cet enrichissement déterminera la distribution spatio-temporelle des composantes biologiques.

1.2.4 Circulation générale dans le sud Benguela

La circulation au-dessus du plateau continental et de la zone océanique adjacente a fait l'objet d'études intensives durant ces deux dernières décennies, avec un effort particulier pour la région du Benguela Sud. Les différentes observations qui ont découlé de ces études sont synthétisées par Shannon et Nelson (1996) (Figure 1.4).

Les courants de surface sont largement influencés par les vents sur presque tout le plateau continental du Benguela. Au sud du domaine Benguela, il y a une convergence générale du courant de surface en provenance du banc des Aiguilles vers l'ouest et vers le nord aux environs du Cap de Bonne Espérance, qui se consolide en jet frontal à l'ouest de la péninsule du Cap en suivant les isobathes 200-300 m (Strub et al. 1998). Les vitesses typiques de ce jet frontal sont de l'ordre de $25-75 \text{ cm.s}^{-1}$ (Boyd and Shillington 1994;

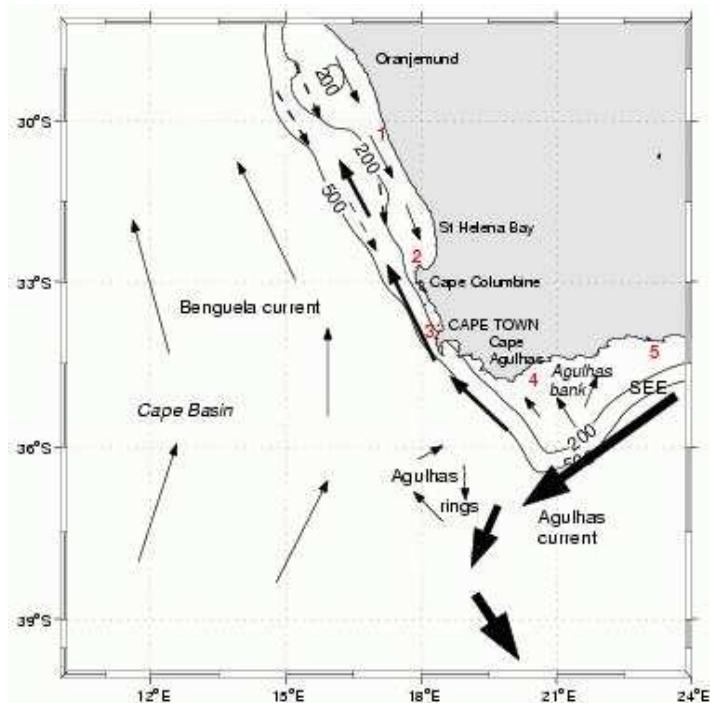


Figure 1.4: Représentation schématique de la circulation dans l'écosystème du Benguela. Les chiffres 1-5 correspondent aux cellules d'upwelling, respectivement dans la région de Namaqualend, Cape Columbine, Cape Peninsula, Agulhas, et Plettenberg, d'après Shannon and Nelson (1996). Les lignes pleines représentent les courants de surface, les pointillés les sous-courants, et le sigle SEE pour Shear Edge Eddies.

Shannon and O'Toole 1999). Au nord de Cape Columbine (33°S), ce jet frontal se divise en deux branches: la première avec une forte intensité se propage vers le large, et l'autre branche s'écoule vers le nord le long de la côte notamment dans la baie de St Hélène. Un courant de subsurface de direction sud est souvent observé sur le plateau dans l'ensemble du domaine Benguela, avec des vitesses moyennes de $4.5\text{-}6 \text{ cm.s}^{-1}$ (Boyd and Oberholster 1994; Nelson 1989), particulièrement en hiver et aussi périodiquement tout le reste de l'année lorsqu'il y a des changements de régimes des vents à l'échelle de plusieurs jours.

Dans le Benguela nord, sur le plateau continental de la Namibie, les courants de surface sont généralement de direction nord et alignés sur la direction du vent. Cependant des changements épisodiques et périodiques des courants de surface peuvent se produire, les changements les plus importants et les plus prononcés ont lieu lors des Benguela Niños. Le courant le plus important, qui caractérise la circulation de cette région, est le courant de l'Angola. Ce courant, dont la saisonnalité n'est pas très nette, est permanent. C'est un courant côtier, généralement décrit comme s'écoulant vers le sud, de la surface à environ 200 m de profondeur. La littérature sur la question est très éparsse. Selon Dias (1983) les vitesses de courants les plus importantes s'observent durant l'été au mois de Mars, avec des vitesses de plus de 70 cm.s^{-1} en surface et de l'ordre de 80 cm.s^{-1} en subsurface. Les dynamiques du dôme et du courant de l'Angola se conjuguent aux systèmes de courants de l'équateur et du Benguela, ainsi qu'aux processus d'upwelling.

L'existence dans le Benguela sud, en particulier au large de la péninsule du Cap et de Cape Columbine du courant jet semi-permanent en direction de l'Equateur a été mise en évidence pour la première fois par Bang and Andrews (1974). Ce jet, comme nous l'avons décrit précédemment, est très important biologiquement, en ce sens qu'il transporte les oeufs et les larves de différentes espèces de poissons de la zone de ponte sur le banc des Aiguilles à la zone de nourricerie le long de la côte ouest. Exceptés les courants jets côtiers, l'une des plus importantes découvertes durant ces deux dernières décennies à été la mise en évidence des sous-courants en direction du Pôle Sud. Hart *et al.* (1960) dans leur étude sur les systèmes de courant du Benguela, décrivent ces courants comme étant des courants de compensation aux masses d'eaux advectées vers le large du fait des processus d'upwelling. La circulation dans le système Benguela peut être résumée ainsi:

- Les courants de surface sur le plateau continental régis par les vents,
- Les courants de subsurface vers le pôle sur le plateau et dans les régions adjacentes ($4\text{-}5 \text{ km j}^{-1}$),
- Les courants jets associés au système d'upwelling, et localisés sur le plateau continental dans le sud Benguela,

- Les pièges à ondes côtiers caractéristiques du plateau continental (avec une périodicité de 3-8 jours).

1.2.5 Les frontières du système

La frontière physique nord du système d'upwelling côtier est marquée par la zone frontale thermohaline entre l'Angola et le Benguela. Ce front est identifiable jusqu'à environ 200 m de profondeur et est permanent toute l'année dans une bande de latitude très étroite entre 14°et 17°S. Ce front, généralement de direction Ouest-Est, est maintenu par une combinaison de facteurs incluant la bathymétrie, l'orientation de la ligne de côte, la stratification, les vents, et la convergence des courants du Benguela et de l'Angola. Le déplacement de ce front vers le sud est plus prononcé durant l'été, lorsque les vents côtiers deviennent faibles et l'upwelling modéré. La situation à la frontière nord du Benguela est à certains égards analogue à celle se déroulant dans le Pacifique au large du Pérou lors du phénomène El Niño. Cette situation est connue dans le système Benguela sous le nom du Benguela Niños décrit par Shannon et al. (1986), et elle apparaît tous les 10 ans.

La frontière sud du système Benguela est marquée par la zone de rétroflexion du courant chaud des Aiguilles en provenance de l'Océan Indien. Ce système de courant des Aiguilles comporte trois parties: la région source, le courant des Aiguilles et la rétroflexion (Figure 1.5). Chacune de ces trois parties participe à la manière dont le système contribue à la circulation thermohaline globale de la région concernée. Le courant des Aiguilles est un courant intense avec des vitesses de surface atteignant 1.8 m.s^{-1} en son centre (Park *et al.*, 2000). Son influence à méso-échelle dans la dynamique du Benguela sud est très importante en ce sens qu'il pourrait contrôler la circulation thermohaline de tout l'Atlantique sud (Weijer *et al.*, 1999).

En outre, les tourbillons et les filaments qui se détachent du courant des Aiguilles et de sa rétroflexion ont un impact important sur la dynamique du système à méso-échelle. Suivant les années, des anneaux chauds (tourbillons dont les diamètres varient entre 100 et 200 km) se détachent de la rétroflexion à une fréquence de 4 à 8 par an, et se propagent vers le nord-ouest, au voisinage de la dorsale de Walvis (Lutjeharms and Ballegooien, 1988; Rau *et al.*, 2002). La formation et la propagation de ces tourbillons sont illustrées sur la Figure 1.5.

La frontière ouest du domaine Benguela se situe généralement au niveau du méridien 0°. Elle est caractérisée par les eaux du large de l'Atlantique sud.

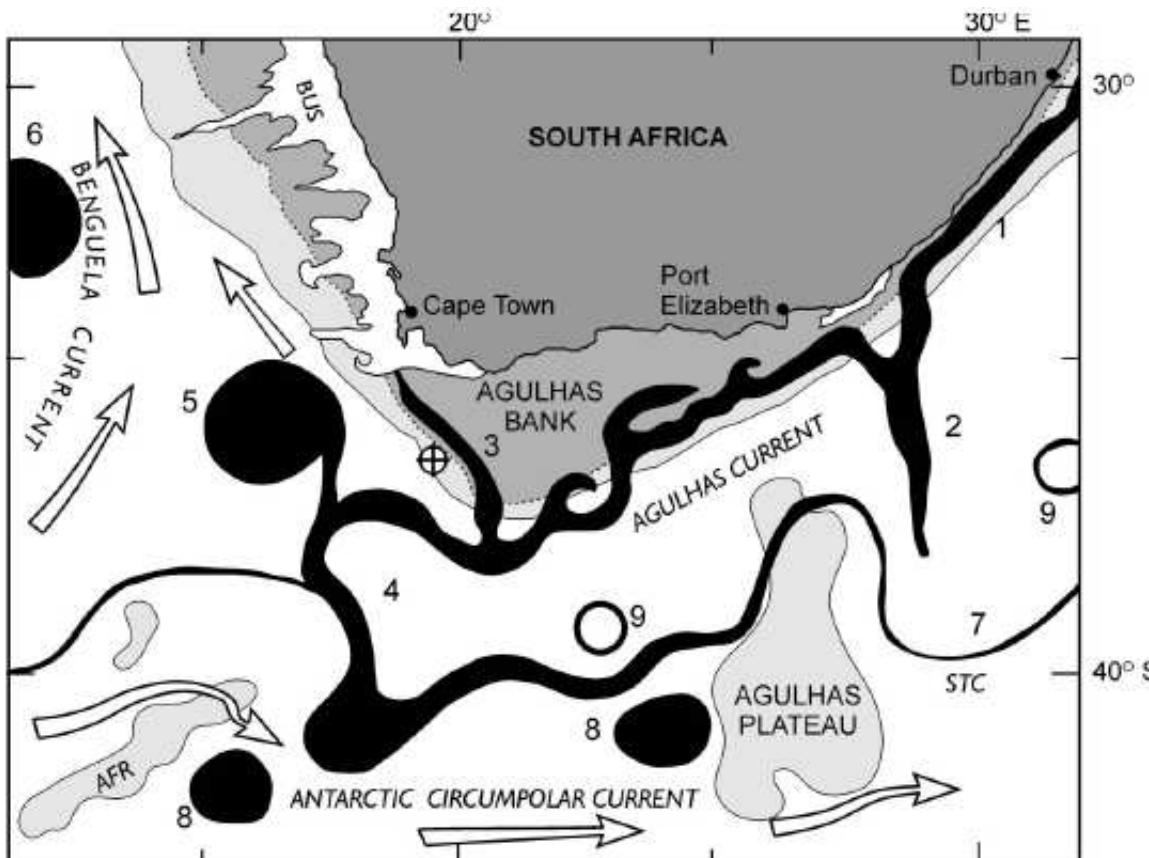


Figure 1.5: Schéma conceptuel de la circulation associée au système des Aiguilles. La région (1) est dominée par le courant des Aiguilles qui suit la pente du plateau continental, sauf si sa trajectoire est perturbée par les vibrations de la région du Natal (2) qui engendrent un courant de direction est par rapport au plateau continental. Au sud du banc des Aiguilles la circulation se fait le long de la pente du plateau continental, il s'en détache des filaments qui coulent vers l'équateur (3). La rétroflexion du courant des Aiguilles (4) engendre des tourbillons (5), qui se dirigent vers l'Atlantique sud (6) sous l'influence du courant du Benguela. Après la rétroflexion, les masses d'eaux s'écoulent vers l'est (7), ce qui engendre de part et d'autre de ce courant des tourbillons de masses d'eaux chaudes (8) et de masses d'eaux froides (9). BUS= Benguela Upwelling System, AFR= Agulhas Fracture Ridge (d'après Rau et al. 2002).

1.3 Processus biogéochimiques

1.3.1 Les nutriments

Les caractéristiques de distribution des nutriments dans l'écosystème du Benguela sont très similaires à celles observées dans les autres systèmes d'upwelling. Les eaux d'upwelling sont très enrichies en nutriments par rapport aux couches de surface, et durant les phases actives d'upwelling, ces eaux riches en nutriments sont propulsées près de la côte dans la couche euphotique (couche de surface biologiquement productive où pénètrent les radiations solaires jusqu'à 1% des radiations incidentes). Suivant l'établissement et la localisation de la thermocline, la production phytoplanctonique consomme les nutriments dans les couches de surface, provoquant du coup un déficit en ces nutriments dans ces couches en fonction du déroulement des processus photosynthétiques. Chapman et Shannon (1985) ont montré la difficulté de discuter du devenir des nutriments dans tout le Benguela; du fait que la chimie soit très spécifique au site considéré, il n'est pas aisément généraliser.

Le plateau continental du Benguela est caractérisé par des concentrations élevées en nutriments en comparaison aux régions adjacentes du large. Par exemple, les concentrations de phosphate sont de l'ordre de 0.8-1.5 mM dans les eaux de la thermocline de l'Atlantique sud, mais de 1.5-2.5 mM sur le plateau continental adjacent (Shannon and O'Toole 1999). Les processus locaux de régénération sont importants dans le Benguela. Par rapport aux systèmes d'upwelling du Pacifique, les eaux sources du Benguela ont des niveaux faibles en nutriments inorganiques et, par conséquent, un faible potentiel de production nouvelle. L'ordre de grandeur des macronutriments (nitrates, phosphate, silicate) proposé par Shannon et O'Toole (1999) est donné dans le Tableau 1.1.

Le banc des Aiguilles, du fait de l'intrusion de masses d'eau du sud de l'océan Indien par le biais du courant des Aiguilles, peut être divisé en différentes provinces avec des concentrations spécifiques en nutriments (Lutjeharms *et al.*, 1996). La partie Est du banc est dominée par des eaux subtropicales de surface pauvres en nutriments et les régions côtières sont influencées par les eaux de la thermocline sud Atlantique. Bien que l'upwelling se produise dans la zone côtière, le système du banc des Aiguilles est fortement stratifié en été, particulièrement dans la partie Est. Par conséquent, les concentrations de nutriments tendent vers leurs maxima en hiver avec la disparition de la thermocline du fait du brassage hivernal qui induit une homogénéisation de la colonne d'eau.

Des travaux ont suggéré que les silicates étaient limitants dans le Benguela nord, alors que dans le Benguela sud, les nutriments limitants sont les nitrates (Moloney and Field 1991; Moloney *et al.* 1991; Shannon and O'Toole 1999). Durant ces dernières

Table 1.1: Concentrations des nutriments (mM) dans différentes zones de l'écosystème du Benguela: (a) au large de l'upwelling, (b) plateau continental et (c) eaux océaniques de surface; d'après Shannon et O'Toole (1999).

Area		Nitrate	Phosphate	Silicate
Cape Peninsula	(a)	20	1.5	16
	(b)	23	1.5	19
	(c)	<1	0.5	5
St Helena Bay - Orange River	(a)	25	2	10-20
	(b)	25	2.5-3	20-40
	(c)	<1	0.5-1	8
Namibia	(a)	15-25	1.5-2.5	5-20
	(b)	10-30	2-3	20-50
	(c)	<5	<2	<1

décennies, des avancées majeures ont été réalisées dans la compréhension de la dynamique des nutriments. Ces avancées portent sur une meilleure compréhension de l'assimilation de l'ammonium et des nitrates par le phytoplancton grâce à l'utilisation de la méthode d'incubation des isotopes stables de l'azote par plusieurs auteurs tels que Probyn *et al.* (1990), Probyn (1992), et Waldron et Probyn (1992). En outre, le programme d'écologie du Benguela (Benguela Ecology Programme, 1987-1992) a permis de mettre en relief l'importance de la boucle microbienne et les techniques isotopiques de l'azote pour faire la distinction entre la production nouvelle (assimilation de $\text{NO}_3\text{-N}$ ou N_2) et la production de régénération (assimilation de $\text{NH}_4\text{-N}$ ou de l'azote organique dissous).

1.3.2 Plancton et réseau trophique

Phytoplancton et production primaire

Comme tous les végétaux, le phytoplancton nécessite les radiations solaires pour la photosynthèse. Cette photosynthèse a lieu dans la couche euphotique dans le milieu marin. Pour simplifier, la communauté phytoplanctonique pourrait être divisée en deux grandes catégories: les diatomées qui disposent d'un frustule siliceux et qui sont dépourvues de toutes capacités de mouvements, les flagellés qui, comme leur nom l'indique, sont pourvus de flagelles qui leur permettent d'avoir des mouvements de petites amplitudes, inférieures à celles des masses d'eaux qui les contiennent. Ces derniers sont généralement plus adaptés aux masses d'eaux stratifiées et à faible turbulence que les diatomées qui, au contraire sont caractéristiques des masses d'eaux froides riches en nutriments (nitrates notamment) et très turbulentes. Dans les systèmes d'upwelling, la biomasse des diatomées est généralement plus importante que celle des flagellés.

L'écosystème du Benguela est généralement dominé par les diatomées. Cette perception a été en quelque sorte biaisée par les campagnes d'échantillonnage dans le passé, qui sous-estimaient les biomasses des cellules phytoplanctoniques de petite taille comme le nanoplancton (Shannon and O'Toole 1999). Les provinces du nord et du sud Benguela ont en commun plusieurs assemblages d'espèces phytoplanctoniques, à savoir des diatomées des genres *Chaetoceros*, *Nitzschia*, *Thalassiosira*, et *Rhizosolenia* qui sont endémiques aux deux systèmes. Il existe cependant des différences majeures entre les deux systèmes, dont certaines sont liées aux dynamiques océan/atmosphère (c'est à dire aux apports de nutriments, à la turbulence et à la stratification). L'espèce *Delphineis kartenii* se limite au Benguela nord, tandis que l'espèce *Skeletonema costatum* est prédominante dans le Benguela sud. Les grandes cellules phytoplanctoniques du genre *Coscinodiscus* sp. sont communes dans les zones à fortes turbulences. Les assemblages d'espèces sont plus cosmopolites sur le banc des Aiguilles que le long de la côte ouest.

Dans le sud Benguela, la dynamique du phytoplancton est déterminée par le cycle du vent avec une saisonnalité assez marquée. Les concentrations maximales en chlorophylle s'étendent entre 20 et 80 km de la côte; les blooms suivant les phases actives d'upwelling peuvent s'étendre jusqu'à 100 km de la côte. Les concentrations de chlorophylle dans les masses d'eaux jeunes, matures et âgées d'upwelling sont respectivement de l'ordre de 1, 1-20 et 5-30 mg Chla m⁻³ (Shannon and O'Toole 1999). La production phytoplanctonique est largement contrôlée par la dynamique de la thermocline/nitricline sur le banc des Aiguilles, et elle est caractérisée par un maximum profond à environ 40 m, alors que sur la côte ouest, le maximum de chlorophylle est de surface (0-20 m).

La production primaire du Benguela est approximativement la même que celle du système du Humboldt, elle est en revanche plus importante que celle du système de Californie. L'ordre de grandeur de cette production primaire selon Brown *et al.* (1991) est de: 1.2 g C m⁻² j⁻¹ dans le Nord Benguela (15°-28°S), 2.0 g C m⁻² j⁻¹ dans le Sud Benguela (28°-34°S) et de 1.9 g C m⁻² j⁻¹ sur la côte Sud-Ouest (34°S-30°E). Des avancées majeures ont été réalisées dans la compréhension des dynamiques phytoplancton-blooms et plancton-écologie en général dans le Sud Benguela. Ainsi donc, ces dernières décennies, la bonne compréhension de la structure et de la variabilité des communautés a conduit à mettre en évidence une tendance systématique dans la succession des espèces dominantes de diatomées, dinoflagellés et microflagellés en relation avec l'upwelling, le mélange vertical, la turbulence et la stratification.

Il se produit souvent dans l'écosystème du Benguela des événements de marées rouges pendant les phases de relaxation qui suivent les upwellings, ou pendant le phénomène

El Niño dans le Pacifique. Ces marées rouges sont généralement causées par la prolifération des dinoflagellés et parfois des ciliés et, contrairement aux idées reçues, la plupart des espèces à l'origine des marées rouges sont non toxiques (Horstman 1981). Dans le sud Benguela, l'espèce communément associée aux marées rouges est *Noctiluca scintillans* (Pitcher and Boyd 1996).

Zooplancton

Le zooplancton de l'écosystème du Benguela est dominé par les petits crustacés, dont les groupes les plus importants sont les copépodes et les euphausiacés. Ces organismes zooplanctoniques sont regroupés en ensembles fonctionnels de taille caractéristique, tant pour des raisons trophiques que pour des raisons d'échelle. Les copépodes représentent le groupe le plus important numériquement et le plus diversifié. La diversité spécifique des organismes est très grande aux frontières d'eaux chaudes de l'écosystème c'est-à-dire au voisinage de la confluence entre les courants de Benguela et de l'Angola, à l'ouest du front entre le plateau continental et le large, et aussi dans la partie ouest du banc des Aiguilles adjacente à la zone de rétroflexion du courant des Aiguilles. Sur le plateau continental, dans les régions où l'intensité des upwellings est importante, la diversité spécifique est moins élevée. Dans ces régions, les communautés zooplanctoniques sont dominées par les assemblages de petits (*Paracalanus*, *Ctenocalanus*, *Oithona*, *Clausocalanus*), de moyens (*Centropages*, *Metridia*), et de grands (*Calanoides*, *Rhincalanus*) copépodes (Shannon and O'Toole 1999). Sur la côte ouest, les espèces les plus communes sont *Calanoides carinatus*, espèce dominante, *Centropages brachiatus* et *Metridia lucens*, et sur le banc des Aiguilles, la biomasse du zooplancton est dominée par une seule espèce de copépodes de grande taille, *Calanus agulhensis*, principalement répartie dans les parties centrale et Est du banc des Aiguilles. Les copépodes jouent un rôle très important dans le fonctionnement du réseau trophique du Benguela en ce sens qu'ils sont les proies principales des anchois et, par conséquent, constituent le groupe zooplanctonique le plus étudié.

A côté des copépodes, on distingue plus de 40 espèces d'euphausiacés, dont les plus importantes sont *Euphausia lucens* au sud et *Nyctiphanes capensis* au nord. Ces euphausiacés constituent également des proies pour les petits poissons pélagiques tels que les anchois, sardines, maquereaux, ... La composition des communautés zooplanctoniques dans l'écosystème du Benguela s'étend également à des groupes qui jouent un rôle secondaire dans le fonctionnement du réseau trophique, telles que les thaliacés (salpes, dolioles et autres organismes gélatineux). Ces organismes sont souvent des indicateurs d'intrusions d'eaux chaudes, particulièrement dans le sud Benguela. L'impact des thaliacés sur le zooplancton et l'ichthyoplankton (oeufs et larves de poissons) n'a pas vraiment été quantifié, mais il pourrait être très important à long terme.

Dans le sud Benguela, de par diverses études, nous avons une bonne estimation de l'abondance et de la distribution du zooplancton. Les biomasses de zooplancton estimées dans la zone d'upwelling au large de la péninsule du Cap montrent une saisonnalité bien marquée, associée au cycle de l'upwelling, avec un minimum hivernal et un maximum estival (Andrews and Hutchings 1980). Superposé au cycle saisonnier, nous avons la variabilité rapide du zooplancton déterminée par l'upwelling, la dynamique du phytoplancton et le cycle de vie de différents groupes zooplanctoniques. Différentes campagnes d'échantillonnage du zooplankton, suivant les phases d'upwelling dans les années 80, ont permis d'estimer la production secondaire du zooplankton à $80 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Hutchings et al. 1995; Shannon and O'Toole 1999).

1.4 Conclusion

A l'issue de cette étude descriptive, il apparaît que le système Benguela diffère en plusieurs points des autres systèmes d'upwelling. Il est limité en ses frontières nord et sud par des fronts et des régimes de courants chauds qui leur sont associés. L'hydrodynamisme du système est fortement régi par le vent. Les forts vents côtiers induisent des remontées d'eaux profondes le long des côtes, séparées du large par des fronts océaniques assez bien développés et qui suivent rigoureusement la pente du plateau continental. Ces fronts sont associés au puissant jet barocline de surface qui part de la péninsule du Cap à Cape Columbine. Au niveau de Cape Columbine, après s'être scindé en deux, une branche de ce jet de direction nord est trouvée au large.

Sur le banc des Aiguilles, la rétroflexion du courant des Aiguilles résulte du grand degré de complexité et de variabilité qui n'ont d'équivalents dans aucun autre système d'upwelling. Cette rétroflexion résulte du mouvement des flux de chaleur dans le Sud-Est Atlantique en direction de l'Equateur et conduit à lier le Benguela à l'Indo-Pacifique. Les activités à méso-échelle sont les caractéristiques majeures du système. Ces activités comprennent les plumes et les filaments d'upwelling, les courants associés à l'upwelling qui entraînent au large les produits côtiers, les filaments du courant des Aiguilles qui, interagissent parfois avec les zones frontales, les tourbillons (les fameux "Agulhas rings") qui se détachent du courant des Aiguilles et se propagent dans le système.

Ces caractéristiques physiques contrôlent toute la biologie du Benguela à travers les mécanismes d'enrichissement, de turbulence, de stratification, d'advection, etc.

L'impact de l'environnement physique sur la biologie se voit en premier lieu sur les premiers maillons du réseau trophique (le plancton et l'itchyoplancton). Dans le sud Benguela, la communauté phytoplanctonique est dominée par les cellules de grande taille (diatomées) dans les zones intensives d'upwelling où la diversité des communautés est assez restreinte. Les sardines et les anchois ont adaptés leurs stratégies de reproduction aux particularités et à la complexité du système Benguela.

Chapitre 2

Approches et méthodes de modélisation

2.1 Introduction

Classiquement, la méthode appliquée par les biologistes et les naturalistes est la description des organismes et des systèmes à travers une série d'observations judicieuses et d'expérimentations. Dès lors que l'on approche les systèmes marins naturels, et l'écosystème planctonique océanique en particulier, les échelles d'espace et de temps associées aux processus sont tellement diverses et les processus tellement complexes que la modélisation s'est avérée un outil complémentaire indispensable.

Les écosystèmes planctoniques marins sont soumis à des contraintes internes et externes au système. Celles-ci vont agir au niveau des processus écophysiologiques, biogéochimiques et comportementaux des organismes. L'intégration de ces processus sous forme de systèmes d'équations différentielles aboutit à des modèles permettant la simulation de la dynamique et du comportement global de l'écosystème considéré. Les écosystèmes sont également et surtout contrôlés par les contraintes hydrodynamiques. Leur approche se fera grâce à des modèles couplés physique/biologie. L'utilisation d'un modèle couplé qui prend en compte à la fois les processus dynamiques de la circulation océanique et les bases de l'activité biologique, permet une description quantitative des contributions respectives des différents processus modélisés.

Nous présentons ici les différents modèles utilisés dans le cadre de ce travail. Les modèles biogéochimiques sont couplés en temps réel au modèle hydrodynamique avec la même discrétisation spatiale et temporelle. Les sorties du modèle de biomasse forcent à leur tour le modèle IBM. Il est à noter qu'il n'y a pas de rétroaction de ce dernier sur le premier, c'est-à-dire que le modèle IBM n'influence pas les évolutions spatio-temporelles des variables d'état du modèle de biomasse; par contre, le modèle de biomasse influence la dynamique du modèle IBM.

2.2 Modèle Hydrodynamique

Le modèle hydrodynamique est basé sur le modèle ROMS (Regional Ocean Modelling Systems) développé à Rutgers University (USA) et à l'Université de Californie Los Angeles (UCLA, USA). Pour plus d'informations sur ce modèle, les lecteurs sont orientés vers les travaux de Shchepetkin et McWilliams (2003), et de Shchepetkin et McWilliams (2005). Ce modèle a été adapté au système d'upwelling du Benguela Sud dans sa configuration PLUME par Penven (2000) et Penven *et al.* (2001). Il appartient à la hiérarchie des modèles en coordonnées sigma (modèles dont la structure verticale est fonction de la topographie) provenant du modèle à équation primitive semi-spectrale (SPEM, Haidvogel et al. 1991). Dans ce modèle, les équations hydrostatiques primitives sont résolues avec une interface rigide à la surface de l'océan, et couplées aux équations d'advection/diffusion pour la température potentielle et la salinité, et à l'équation d'état non-linéaire sur une topographie variable.

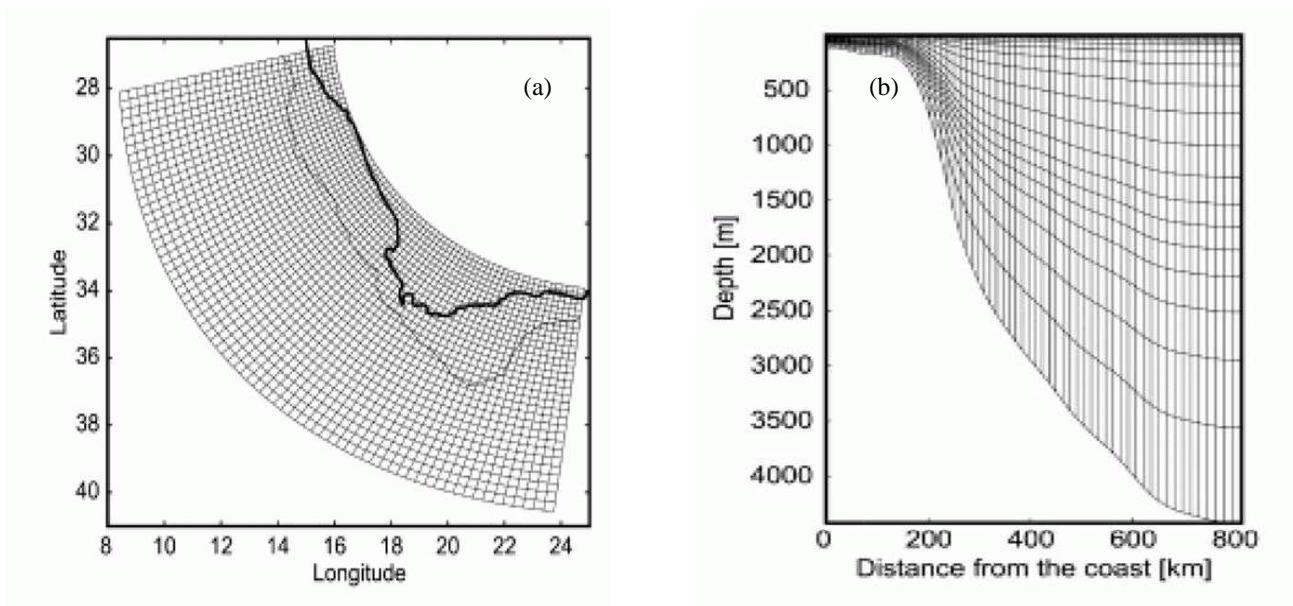


Figure 2.1: (a) Grille horizontale du modèle hydrodynamique. La ligne foncée représentant la ligne de côte et l'isobathe 500 m est un indicateur de la position de la rupture du plateau continental. (b) Système vertical de coordonnées sigma du modèle hydrodynamique suivant la topographie.

La structure horizontale du modèle ROMS (configuration PLUME) est curvilinéaire avec des coordonnées orthogonales, elle est modelée de sorte à épouser parfaitement la ligne de côte. Dans le plan vertical, la structure est en coordonnées sigma. Le domaine du modèle comporte toute la partie sud et sud-ouest des côtes de l'Afrique du Sud de Lüderitz à Cape St. Francis (Figure 2.1 a). Pour faciliter la connection avec le large,

les frontières Nord et Est coupent le plateau continental en ses parties les plus étroites respectivement 27.5°S et 24.5°E. La frontière Est coupe le courant des Aiguilles en des endroits de grandes vitesses de courant. Pour mieux prendre en compte cette propriété, un schéma spécifique de frontière ouverte a été intégré au modèle. La topographie a été lissée pour prévenir toute instabilité dans le modèle (Penven 2000). La résolution horizontale du modèle est de 18 km à la côte et 31 km au large pour la version basse résolution, de 9 km à la côte et 16 km au large pour la version haute résolution. Ces résolutions horizontales sont consistantes avec les échelles locales de la dynamique, notamment avec le rayon de déformation de Rossby. Chelton *et al.*, (1998) ont montré que les premiers rayons baroclines de déformation de Rossby diminuaient de 50 à 30 km entre 20°S et 40°S dans le système d'upwelling du Benguela sud. La résolution verticale est de 20 couches. La profondeur minimale est de 30 m et la profondeur maximale est de 5000 m. Cette structure verticale comporte plus de couches dans les eaux superficielles où ont lieu les plus grandes variabilités et aussi pour garder une bonne résolution pour les compartiments biologiques (Figure 2.1 b).

2.3 Modèles biogéochimiques

Dans cette étude, deux versions de modèles biogéochimiques ont été développées pour simuler le fonctionnement des premiers niveaux trophiques de l'écosystème du Benguela. Ces modèles ont été adaptés à partir de la version du modèle ROMS développée à l'Université de Californie de Los Angeles (UCLA) (Gruber *et al.* 2006). La première version (modèle NPZD) est des plus simples, ensuite nous avons augmenté la complexité en dédoublant chaque compartiment du modèle NPZD. Ce dédoublement s'est fait à travers la prise en compte des principales communautés planctoniques de l'écosystème du Benguela sud, afin d'en reproduire la dynamique telle qu'observée *in situ*. Pour ce faire, le modèle à double compartiment intègre différentes classes de taille tout en restant suffisamment simple de manière à ce qu'il puisse être couplé au modèle hydrodynamique couvrant un large bassin océanique.

L'évolution de la concentration C_i de tous les traceurs biologiques est déterminée par l'équation d'advection-diffusion suivante:

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = -\nabla \cdot (uC_i) - A_\rho \nabla^2 C_i + \frac{\partial}{\partial z} (K_\rho \frac{\partial C_i}{\partial z}) + sms(C_i) \quad (2.3.1)$$

où le premier terme à partir de la droite représente l'advection, le second la diffusion horizontale (avec A_ρ le coefficient de diffusion horizontal), et le troisième terme représente le mélange vertical avec le coefficient de diffusion turbulente K_ρ . Le dernier terme représente le terme "source moins pertes" (sms) dû à l'activité biologique.

Table 2.1: Variables d'état des deux modèles biogéochimiques.
Toutes les concentrations sont exprimées en mmolN m^{-3} .

Symboles	Variables
Modèle NPZD	
N	azote inorganique dissous (N)
P	phytoplancton
Z	zooplancton
D	détritus
Modèle $\text{N}_2\text{P}_2\text{Z}_2\text{D}_2$	
NH_4	Ammonium
NO_3	Nitrate
P_s	nanophytoplancton (flagellés)
P_l	microphytoplancton (diatomées)
Z_s	microzooplankton (ciliés)
Z_l	mésozooplankton (copépodes)
D_s	petit détritus
D_l	gros détritus

2.3.1 Modèle à un compartiment: modèle NPZD

Le modèle NPZD est un modèle pélagique simple basé sur l'azote, où phytoplancton et zooplancton sont considérés comme des compartiments uniques (Andersen et al. 1987; Oschlies and Garçon 1999; Machu 2000). Il comprend quatre variables d'état (Tableau 2.1): l'azote inorganique dissous (N), le phytoplancton (P), le zooplancton (Z) et les détritus (D). Les interactions entre les différents compartiments sont schématisées sur la Figure 2.2. Toutes les variables prognostiques du système sont exprimées en mmolN m^{-3} . La chlorophylle a en mg Chla m^{-3} est dérivée de la concentration du phytoplancton en utilisant un rapport Carbone/Chlorophylle constant de 50, valeur couramment utilisée dans les modèles (Fasham et al. 1990; Radach and Moll 1993; Lacroix and Nival 1998; Tian et al. 2000).

Phytoplancton

La croissance du phytoplancton est limitée par l'intensité lumineuse disponible pour la photosynthèse (PAR: Photosynthetically Available Radiation), la température et la concentration en azote inorganique dissous (N). Le PAR est calculé à chaque pas de temps, en interpolant linéairement les valeurs mensuelles climatologiques de l'intensité lumineuse. Pour plus de détails sur les conditions de radiations solaires du modèle ROMS, les lecteurs sont orientés vers les travaux de Marchesiello *et al.*, (2003).

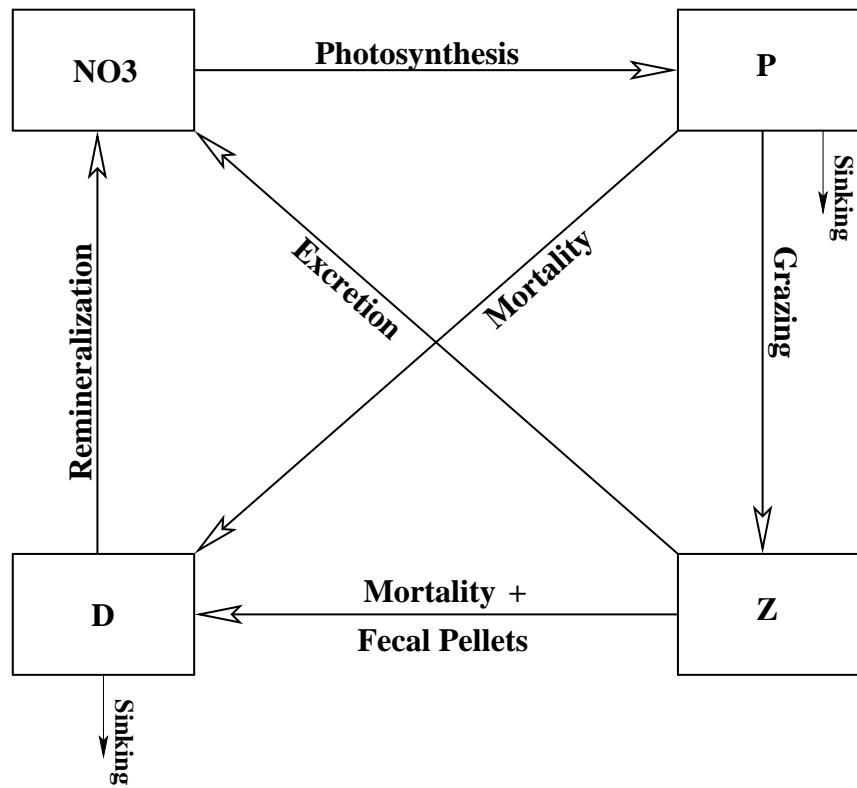


Figure 2.2: Schéma conceptuel du modèle NPZD: représentation des flux d'azote entre les quatre compartiments.

La formulation mathématique du PAR est donnée par:

$$PAR = PAR_0 \cdot \exp(k_w + k_{chl} \cdot \theta \cdot r_{C/N,phyto} \cdot [P] \cdot \Delta z) \quad (2.3.2)$$

où PAR_0 est la radiation incidente à la surface, k_w et k_{chl} sont respectivement les coefficients d'atténuation de la lumière par l'eau pure et par la chlorophylle, θ est le rapport chlorophylle/carbone, $r_{C/N,phyto}$ est le rapport carbone/azote de Redfield pour le phytoplancton, $[P]$ est la concentration de phytoplancton, Δz est le pas de profondeur. Le coefficient d'atténuation varie en fonction des concentrations en chlorophylle dans la colonne d'eau.

La limitation de la croissance du phytoplancton par le PAR et la température est celle qui a été proposée par Smith (1936) et utilisée dans bon nombre d'études (Oschlies and Garçon, 1999; Machu, Machu.2000; Popova *et al.*, 2002). Cette limitation est donnée par la formulation suivante:

$$\mu_p(PAR, T) = \frac{V_p \cdot \alpha \cdot PAR}{\sqrt{V_p^2 + \alpha^2 \cdot PAR^2}}; \quad V_p = a \cdot b^T \quad (2.3.3)$$

où $\mu_p(PAR, T)$ est le taux de croissance limité par la température et l'éclairement (d^{-1}), α est la pente de la courbe photosynthèse-éclairement, V_p correspond au taux de croissance non limité par la lumière (lumière saturée) (Oschlies and Garçon 1999). La limitation de la croissance par l'azote inorganique dissous est donnée par une fonction de type Michaelis-Menten (Parker 1993):

$$\mu_p(N) = \frac{[N]}{K_N + [N]} \quad (2.3.4)$$

où $\mu_p(N)$ est le taux de croissance relatif du phytoplancton limité par l'azote inorganique dissous, K_N est la constante de demi-saturation pour la prise de l'azote inorganique dissous par le phytoplancton.

Dans cette étude, comme dans les modèles de Andersen and Nival (1988); Andersen and Rassoulzadegan (1991); Fasham *et al.*, Fasham.1990, nous faisons l'hypothèse que le taux de croissance effectif du phytoplancton est le produit de tous les termes de limitation donnés dans les équations (2.3.3, 2.3.4); il s'écrit comme suit:

$$\mu_p = \mu_p(PAR, T) \cdot \mu_p(N) \quad (2.3.5)$$

Le taux de mortalité du phytoplancton a été pris constant. Le compartiment phytoplanctonique que nous assimilons au microphytoplancton est affecté par la sédimentation. En effet, Bienfang and Harrison (1984) et Boyd *et al.*, (2000) ont montré que la vitesse de sédimentation des diatomées pouvait atteindre jusqu'à 1 m j^{-1} . Pour simplifier, la

vitesse de sédimentation du phytoplancton est prise constante, même si elle peut varier en fonction des concentrations en sels nutritifs dans la colonne d'eau (Andersen and Nival 1989).

Zooplancton

L'ingestion du phytoplancton par le zooplancton est décrite par une fonction de type Michaelis-Menten (Fasham *et al.*, 1999; Tian *et al.*, 2001). La formulation du broutage du zooplancton est donnée comme suit:

$$g_z = g_{max} \cdot \frac{[P]}{K_p + [P]} \quad (2.3.6)$$

où g_{max} est le taux de broutage maximum du zooplancton (d^{-1}), $[P]$ est la concentration du phytoplancton, K_p est la constante de demi-saturation pour l'ingestion du zooplancton. Seule une fraction de la ration ingérée sert à l'augmentation du stock de zooplancton, avec un coefficient d'assimilation constant. Le reste, composé de pelotes fécales constitue la fraction du phytoplancton non digérée. L'excrétion du zooplancton alimente directement le compartiment sel nutritif. Pour simplifier, nous avons pris un taux constant pour l'excrétion, même si l'excrétion du zooplancton peut être une fonction de la température (Andersen and Nival 1988).

Matière organique particulaire

Les détritus sont un mélange des pelotes fécales du zooplancton, des organismes morts du phytoplancton et du zooplancton. Une fraction de la matière organique particulière alimente le compartiment de l'azote inorganique dissous par le processus de reminéralisation. Le taux de reminéralisation de la matière organique particulière est pris constant. Le processus de sédimentation affecte également les détritus. L'algorithme utilisé pour la sédimentation est basé sur la méthode parabolique de (Colella and Woodward 1984).

Tous les paramètres du modèle NPZD sont données dans le Tableau 2.2. Les termes sources et puits de tous les traceurs biogéochimiques sont définis par le système d'équations (2.3.7, 2.3.10), où L_{vs} représente le terme de sédimentation. Ce terme comporte les vitesses de sédimentation des différentes variables concernées.

$$sms(NO_3) = -\mu_p.[P] + \mu_{DN}.[D] + \mu_{ZN}[Z] \quad (2.3.7)$$

$$sms(P) = \mu_p.[P] - g_z.[Z] - m_{PD}.[P] + L_{vs} \quad (2.3.8)$$

$$sms(Z) = \beta.g_z.[Z] - m_{ZD}.[Z] - \mu_{ZN}[Z] \quad (2.3.9)$$

$$sms(D) = m_{PD}.[P] + m_{ZD}.[Z] + (1 - \beta).g_z.[Z] - \mu_{DN}.[D] + L_{vs} \quad (2.3.10)$$

Table 2.2: Valeurs des paramètres du modèle biogéochimique NPZD

Paramètres	Description	Valeurs	Unités
k_{water}	coefficients d'atténuation de la lumière par l'eau	0.04 ^{a,b,c,d,e}	m^{-1}
k_{Chla}	coefficients d'atténuation de la lumière par la chlorophylle	0.024 ^f	$(\text{m}^2 \text{mgChla})^{-1}$
α	pente initiale de la courbe de photo-inhibition $P - I$	0.04 ^g	$\text{mgC}(\text{mgChlaWm}^{-2}\text{d})^{-1}$
a	taux de croissance maximum du phytoplancton à 0°C	0.8356 ^h	d^{-1}
b		1.066 ^{j,k}	n.d.
$r_{C/N,phyto}$	rapport C/N du phytoplankton	6.625 ⁱ	$\text{molC}(\text{molN})^{-1}$
θ	rapport chlorophyll/C	0.020 ^{a,c,e}	$\text{mgChla}(\text{mgC})^{-1}$
K_N	constante de demi-saturation du phytoplankton pour NO_3	2.0 ^{j,k}	mmolNm^{-3}
K_p	constante de demi-saturation pour l'ingestion du zooplancton	1.0 ^f	mmolNm^{-3}
g_{max}	taux de croissance maximum du zoo.	0.9 ^h	d^{-1}
β	coefficients d'assimilation du zoo.	0.70 ^{j,k}	n.d.
m_{PD}	taux de mortalité du phytoplancton	0.03 ^{c,d}	d^{-1}
m_{ZD}	taux de mortalité du zooplancton	0.1 ^k	d^{-1}
μ_{ZN}	taux d'excrétion du zooplancton	0.10 ^f	d^{-1}
μ_{DN}	taux de reminéralisation des détritus	0.05 ^d	d^{-1}
w_P	vitesse de sédimentation du phytoplancton	0.5 ^f	m.d^{-1}
w_D	vitesse de sédimentation des détritus	5.0 ^d	m.d^{-1}

^aFasham *et al.* (1990); ^bHurt et Armstrong (1996); ^cLacroix et Nival 1998; ^dOschlies et Garçon (1999); ^eTian *et al.* 2000; ^fOlivieri et Chavez 2000; ^gPopova *et al.* (2002); ^h valeur prise entre la gamme trouvée dans la littérature; ⁱRedfield C/N ratio (106/16); ^jAndersen et Rassouzadegan 1991; ^kChifflet *et al.* 2001.

2.3.2 Modèle à double compartiments: modèle N₂P₂Z₂D₂

Le modèle N₂P₂Z₂D₂ est basé sur les critères de classes de taille afin de représenter au mieux les principales communautés planctoniques observées dans l'écosystème du Benguela Sud, et aussi pour faire la lumière sur les processus clés de la dynamique du réseau trophique pélagique. Dans la formulation de ce modèle, nous avions pour objectif de prendre en compte les principales communautés planctoniques avec leur spécificité, afin d'avoir un modèle qui soit le plus réaliste et le plus simple possible, et en même temps qui soit le plus proche de l'écosystème du Benguela sud comme décrit dans le chapitre 1. Des modèles basés sur les critères de classes de taille ont été développés dans le Benguela sud par Moloney et Field (1991); Moloney *et al* (1991) et Painting *et al* (1993). Ces modèles, rendaient compte de la contribution des différentes communautés à la dynamique planctonique, mais ils n'intégraient pas la dimension spatiale et comprenaient trois classe de taille d'autotrophes et quatre d'hétérophes. Le modèle développé ici est un bon compromis entre la prise en compte des différentes classes de taille des communautés planctoniques et le souci de rester suffisamment simple pour le couplage en trois dimensions spatiales avec le modèle hydrodynamique ROMS. En outre, un des objectifs majeurs de ce modèle, dans l'optique du couplage avec le modèle IBM, était la prise en compte de la spécificité de l'ingestion des larves d'anchois qui, selon le stade de développement, n'ont pas les mêmes types de proies.

Ce modèle comprend huit variables d'état (*cf.* Tableau 2.1): le compartiment nutriment basé sur l'azote est représenté par l'ammonium (NH_4) et les nitrates (NO_3). Les silicates et les phosphates ne sont pas pris en compte, parce que le nutriment limitant dans l'écosystème du Benguela est le nitrate (Moloney et al. 1991; Shannon and O'Toole 1999). Les organismes phytoplanctoniques sont représentés par deux classes de taille (nano et microphytoplancton), respectivement assimilés aux flagellés et aux diatomées. Deux groupes fonctionnels ont aussi été considérés pour le zooplancton: le micro- et le mésozooplancton correspondant respectivement aux ciliés et aux copépodes. La différenciation entre les flagellés/diatomées d'une part et ciliés/copépodes d'autre part répond à la description des organismes phytoplanctoniques et zooplanctoniques présents dans l'écosystème du Benguela sud (Shannon and O'Toole 1999). Deux compartiments détritus à faible et à grande vitesse de sédimentation sont considérés en fonction de cette subdivision en classes de taille. Les interactions entre les différents compartiments du modèle sont illustrés sur la Figure 2.3.

Compartiments phytoplanctoniques

Les organismes autotrophes (le nano- et le microphytoplancton), considérés dans ce modèle, constituent la majeure partie des communautés phytoplanctoniques observées

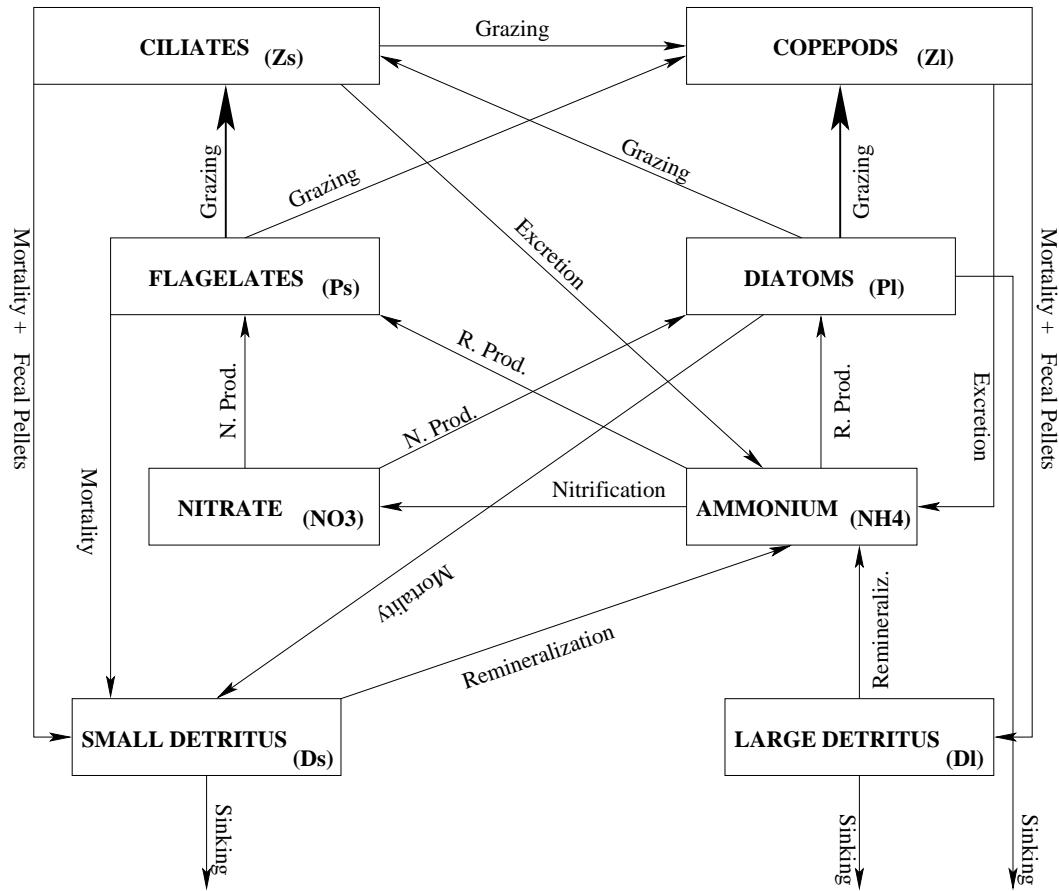


Figure 2.3: Schéma conceptuel du modèle $N_2P_2Z_2D_2$: représentation des flux d'azote entre les huit compartiments biogéochimiques.

dans l'écosystème du Benguela (Shannon and O'Toole 1999). Ces deux groupes de phytoplancton représentent l'essentiel des communautés de phytoplancton dans le système marin en général. Par exemple, les diatomées et les flagellés constituent 80% à 99% de la chlorophylle *a* observée sur les sites POMME et Almofront-2, respectivement situés en Atlantique Nord et en Méditerranée (Devey 2004; Claustre et al. 2005). En outre, dans leur étude de modélisation de la production primaire dans le système d'upwelling Ibérique au large du Portugal, Slagstad et Wassmann (2001) ont représenté la communauté phytoplanctonique par ces deux groupes.

Afin de ne pas accroître davantage la complexité du modèle, le picoplancton qui représente une faible part de la production primaire dans le Benguela sud (Moloney et al. 1991; Paiting et al. 1993) n'est pas pris en compte. En outre ce groupe ne présente aucun intérêt pour les larves d'anchois dans l'optique du couplage avec le modèle IBM. En prenant en compte seulement les flagellés et les diatomées, nous devions reproduire l'essentiel de la dynamique des autotrophes de l'écosystème du Benguela Sud.

Le taux de croissance des diatomées et des flagellés est limité d'une part par les deux sels nutritifs en présence (ammonium et nitrate), et d'autre part par la température et l'éclairement. La décroissance exponentielle de l'intensité lumineuse est calculée suivant la formulation de l'équation (2.3.2) où la concentration [P] du phytoplancton est remplacée par la somme des concentrations du nano et du microphytoplancton. L'expression de la photo- et de la thermo-inhibition spécifiques aux diatomées et aux flagellés est donnée par la même formulation que dans le modèle NPZD (cf. équation 2.3.3).

Dans le terme de limitation du taux de croissance des diatomées et des flagellés par les nitrates et l'ammonium, nous avons tenu compte de la préférence de l'ammonium par les deux organismes phytoplanctoniques (Dugdale and Goering 1967) à travers les constantes de demi-saturation pour la prise de l'ammonium. Le processus d'inhibition de l'assimilation des nitrates par l'ammonium est bien connu dans la littérature, où l'on décrit un seuil de 1 μM de concentration en NH_4 à partir duquel l'ammonium exerce une inhibition totale sur la prise des nitrates (Dortch 1990; Lomas and Glibert 1999). Ce processus d'inhibition de l'assimilation des nitrates par l'ammonium a été pris en compte dans plusieurs études ménées par ailleurs (Wroblewski 1977; Andersen and Heibig 1998; Gruber et al. 2006). Nous avons choisi d'utiliser la formulation de Parker (1993) pour représenter la limitation de la croissance du phytoplancton par les nutriments. Cette limitation est donnée par l'expression suivante:

$$\mu_{px}(\text{NH}_4) = \frac{[\text{NH}_4]}{K_{\text{NH}_4}^X + [\text{NH}_4]}, \quad \mu_{px}(\text{NO}_3) = \frac{[\text{NO}_3]}{K_{\text{NO}_3}^X + [\text{NO}_3]} \cdot \frac{K_{\text{NH}_4}^X}{K_{\text{NH}_4}^X + [\text{NH}_4]} \quad (2.3.11)$$

$$\mu_{p_X}(N) = \mu_{p_X}(NH_4) + \mu_{p_X}(NO_3) \quad (2.3.12)$$

où X représente les flagellés ou les diatomées, $\mu_{p_X}(NH_4)$ et $\mu_{p_X}(NO_3)$ sont les taux de croissance des diatomées ou des flagellés limités par l'ammonium et les nitrates. La limitation totale du taux de croissance des deux organismes phytoplanctoniques par l'azote inorganique dissous est la somme des limitations par l'ammonium et le nitrate. $K_{NH_4}^X$ et $K_{NO_3}^X$ sont les constantes de demi-saturation des diatomées ou des flagellés pour la prise de NH_4 et NO_3 . Les petites cellules phytoplanctoniques sont plus adaptées aux conditions oligotrophes que les grandes cellules (Takahashi et al. 1982). De façon classique, les constantes de demi-saturation pour les nitrates sont supérieures à celles pour l'ammonium, aussi bien pour les diatomées que pour les flagellés (Eppley et al. 1969; Caperon and Meyer 1972). En outre, du fait d'un rapport surface/volume plus élevé, les cellules de petite taille ont une meilleure efficacité d'assimilation que les grandes cellules (Nalewajko and Garside 1983). Par conséquent, les constantes de demi-saturation sont plus faibles pour les flagellés (Tableau 2.3).

Le taux de croissance des diatomées et des flagellés est finalement le produit de tous les termes de limitation (Andersen and Heibig 1998; Parker 1993), comme dans le modèle NPZD (cf. équation 2.3.5). Le taux de mortalité des autotrophes est constant (Tableau 2.3). La sédimentation n'affecte que les diatomées, avec une vitesse constante.

Compartiments zooplanctoniques

Deux groupes de zooplancton (ciliés et copépodes) ont été considérés dans le modèle N₂P₂Z₂D₂ en rapport avec les classes de taille des autotrophes. En effet, les copépodes représentent le groupe zooplanctonique dominant dans l'écosystème du Benguela sud (Shannon and O'Toole 1999). A côté de ce groupe dominant, la prise en compte des ciliés répond à l'intégration de la dynamique du groupe fonctionnel des autotrophes de petite taille (flagellés). Avec ces deux groupes de zooplancton, nous considérons l'essentiel de la pression de broutage des hétérotrophes sur les autotrophes.

Dans ce modèle, nous considérons que les copépodes consomment les diatomées, les flagellés et les ciliés avec différentes efficacités de capture. Harris (1982) a montré que l'efficacité de capture des copépodes augmentait avec la taille des proies. Dans leurs travaux de modélisation, Andersen et Rassoulzadegan (1991); Chifflet *et al.* (2001) ont considéré que les copépodes capturaient les diatomées avec une meilleure efficacité que les flagellés. Les ciliés se nourrissent des deux organismes phytoplanctoniques avec une meilleure efficacité de capture pour les flagellés par rapport aux diatomées.

Le taux d'ingestion spécifique du prédateur j sur la proie i est calculée selon la formulation suivante (Fasham et al. 1999; Tian et al. 2000; Tian et al. 2001). :

$$g_{z_j}^i = g_{max_j} \cdot \frac{e_{ji} \cdot [F_i]}{k_{zj} + F_t}, \text{ avec } F_t = \sum e_{ji} \cdot F_i \quad (2.3.13)$$

où g_{max_j} est le taux d'ingestion maximum du prédateur j (j représentant les ciliés ou les copépodes), e_{ji} est la préférence (ou l'efficacité de capture) du prédateur j pour la proie i , $[F_i]$ est la concentration de la proie i , k_{zj} est la constante de demi-saturation du prédateur j pour l'ingestion, F_t est la biomasse totale de proies disponibles pour le prédateur j . Un exemple de calcul de $g_{z_j}^i$ où j représente les ciliés, et i les flagellés et les diatomées:

$$g_{zs}^{Ps} = g_{max_s} \cdot \frac{e_{zsps} \cdot [Ps]}{k_{zs} + e_{zsps} [Ps] + e_{zspl} [Pl]}, \quad g_{zs}^{Pl} = g_{max_s} \cdot \frac{e_{zspl} \cdot [Pl]}{k_{zs} + e_{zsps} [Ps] + e_{zspl} [Pl]} \quad (2.3.14)$$

Le taux de d'ingestion du prédateur j est donné par: $g_{z_j} = \sum g_{z_j}^i$.

Seule une partie de la ration ingérée sert à la croissance du prédateur, l'autre partie, constituée de pelotes fécales, enrichit le compartiment petit détritus pour les ciliés et le compartiment gros détritus pour les copépodes. Le taux d'assimilation est de 75% pour les ciliés et de 70% pour les copépodes.

Contrairement au modèle NPZD où l'excrétion du zooplancton alimentait directement le compartiment N , ici l'excrétion des deux organismes hétérotrophes alimente le compartiment NH_4 , étant donné que l'ammonium est la principale forme azotée de l'excrétion du zooplancton (Mayzaud and Dallot 1973; Kremer 1977). Le taux d'excrétion est pris constant pour les deux organismes zooplanctoniques conformément aux valeurs utilisées dans d'autres modèles trophiques développés par ailleurs (Olivieri and Chavez 2000). Le taux de mortalité des copépodes et des ciliés a été pris constant (Tableau 2.3).

Détritus et régénération des sels nutritifs

Dans cette version du modèle, nous avons distingué deux classes de taille de détritus: un compartiment petits détritus (D_s), à faible vitesse de sédimentation, alimenté par les cellules phytoplanctoniques mortes, les pelotes fécales et les cadavres du microzooplancton, et un compartiment gros détritus (D_l), à forte vitesse de sédimentation, alimenté par les organismes morts et les pelotes fécales des copépodes. Cette distinction en deux compartiments détritiques est indispensable à une bonne représentation de l'exportation de la matière organique particulaire de la couche euphotique vers les sédiments, même si ce n'est pas le propos de notre étude.

Tout comme pour le phytoplancton, l'algorithme utilisé pour le schéma de sédimentation est basé sur la méthode parabolique de Colella et Woodward (1984). La vitesse de sédimentation des deux classes de taille de détritus est prise constante conformément aux valeurs trouvées dans la littérature (Tableau 2.3). La reminéralisation de la matière

organique particulaire en ammonium se fait à un taux constant, plus élevé pour les petits détritus que pour les grands. Pour simplifier, ce processus de reminéralisation ne prend pas en compte l'action des bactéries nitrifiantes, malgré leur rôle dans ce processus. Après reminéralisation des détritus en NH_4 , l'ammonium est transformé en nitrate par le processus de nitrification, lui aussi à taux constant.

Tous les paramètres du modèle biogéochimiques $N_2P_2Z_2D_2$ sont listés dans le Tableau 2.3. Les termes sources et puits de tous les traceurs biogéochimiques sont définis par le système d'équations (2.3.15, 2.3.22), où L_{vs} représente le terme de sédimentation.

$$sms(NO_3) = -\mu_{ps}(NO_3)[P_s] - \mu_{pl}(NO_3)[P_l] + \mu_{AN}[NH_4] \quad (2.3.15)$$

$$\begin{aligned} sms(NH_4) = & -\mu_{ps}(NH_4)[P_s] - \mu_{pl}(NH_4)[P_l] + \mu_{Z_{sA}}[Z_s] + \mu_{Z_{lA}}[Z_l] + \mu_{D_{sA}}[D_s] \\ & + \mu_{D_{lA}}[D_l] - \mu_{AN}[NH_4] \end{aligned} \quad (2.3.16)$$

$$sms(P_s) = \mu_{ps}(N)[P_s] - g_{zs}^{P_s}[Z_s] - g_{zl}^{P_s}[Z_l] - m_{PsD}[P_s] \quad (2.3.17)$$

$$sms(P_l) = \mu_{pl}(N)[P_l] - g_{zs}^{P_l}[Z_s] - g_{zl}^{P_l}[Z_l] - m_{PlD}[P_l] + L_{vs} \quad (2.3.18)$$

$$sms(Z_s) = \beta_s \cdot g_{zs}[Z_s] - g_{zl}^{Z_s}[Z_s] - m_{ZsD}[Z_s] - \mu_{Z_{sA}}[Z_s] \quad (2.3.19)$$

$$sms(Z_l) = \beta_l \cdot g_{zl}[Z_l] - m_{ZlD}[Z_l] - \mu_{Z_{lA}}[Z_l] \quad (2.3.20)$$

$$\begin{aligned} sms(D_s) = & (1 - \beta_s)g_{zs}[Z_s] + m_{PsD}[P_s] + m_{PlD}[P_l] + m_{ZsD}[Z_s] \\ & - \mu_{D_{sA}}[D_s] + L_{vs} \end{aligned} \quad (2.3.21)$$

$$sms(D_l) = (1 - \beta_l)g_{zl}[Z_l] + m_{ZlD}[Z_l] - \mu_{D_{lA}}[D_l] + L_{vs} \quad (2.3.22)$$

Table 2.3: Valeurs des paramètres du modèle biogéochimique
 $N_2P_2Z_2D_2$

Paramètres	Description	Valeurs	Unités
Croissance et mortalité du phytoplancton			
k_{water}	coefficient d'atténuation de la lumière par l'eau	0.04 ^{a,b,c,d,e}	m^{-1}
k_{Chla}	coefficient d'atténuation de la lumière par la chlorophylle	0.024 ^f	$(\text{m}^2 \text{mgChla})^{-1}$
α_s	pente initiale de la courbe de photo-inhibition $P - I$ des flag.	0.025 ^d	$\text{mgC}(\text{mgChlaWm}^{-2})^{-1j}$
α_l	pente initiale de la courbe de photo-inhibition $P - I$ des diat.	0.04 ^g	$\text{mgC}(\text{mgChlaWm}^{-2}\text{j})^{-1}$
a_s	taux de croissance maximum des flagellés à 0°C	0.557 ^h	j^{-1}
a_l	taux de croissance maximum des diatomées à 0°C	0.8356 ^h	j^{-1}
b		1.066 ^{d,g}	n.d.
$r_{C/N,phyto}$	rapport C/N pour le phytoplancton	6.625 ⁱ	$\text{molC}(\text{molN})^{-1}$
θ	rapport chlorophylle/C	0.020 ^{a,c,e}	$\text{mgChla}(\text{mgC})^{-1}$
$K_{NO_3}^s$	constante de demi-saturation des flagellés pour NO_3	1.0 ^j	mmolNm^{-3}
$K_{NO_3}^l$	constante de demi-saturation des diatomées pour NO_3	2.0 ^j	mmolNm^{-3}
$K_{NH_4}^s$	constante de demi-saturation des flagellés pour NH_4	0.5 ^{e,f}	mmolNm^{-3}
$K_{NH_4}^l$	constante de demi-saturation des flagellés pour NH_4	0.7 ^{k,c}	mmolNm^{-3}
$m_{P_{sD}}$	taux de mortalité des flagellés	0.027 ^h	j^{-1}
$m_{P_{lD}}$	taux de mortalité des diatomées	0.03 ^{c,d}	j^{-1}
Croissance et mortalité du zooplancton			
K_{zl}	constante de demi-saturation pour		

suite à la page suivante

Table 2.3 –Suite

Paramètres	Description	Valeurs	Unités
K_{zs}	l'ingestion des copépodes constante de demi-saturation pour l'ingestion des ciliés	2.0 ^h 1.0 ^h	mmolNm ⁻³ mmolNm ⁻³
g_{max_l}	taux d'ingestion maximum des copépodes	0.96 ^c	j ⁻¹
g_{max_s}	taux d'ingestion maximum des ciliés	1.2 ^{j,k}	j ⁻¹
β_l	coefficient d'assimilation des copépodes	0.70 ^{a,c}	n.d.
β_s	coefficient d'assimilation des ciliés	0.75 ^{d,f}	n.d.
e_{zsps}	efficacité de capture des flag. par les ciliés	1.0 ^j	n.d.
e_{zsp_l}	efficacité de capture des diat. par les ciliés	0.4 ^h	n.d.
e_{zips}	efficacité de capture des flag. par les copép.	0.5 ^c	n.d.
e_{zlp_l}	efficacité de capture des diat. par les copép.	1.0 ^j	n.d.
e_{zls}	efficacité de capture des ciliés par les copép.	0.4 ^h	n.d.
$m_{Z_{sD}}$	taux de mortalité des ciliés	0.025 ^h	d ⁻¹
$m_{Z_{lD}}$	taux de mortalité des copépodes	0.05 ^f	d ⁻¹
Excration du zooplancton			
$\mu_{Z_{sA}}$	taux d'excration des ciliés	0.10 ^f	d ⁻¹
$\mu_{Z_{lA}}$	taux d'excration des copépodes	0.05 ^h	d ⁻¹
Reminéralisation et nitrification			
$\mu_{D_{sA}}$	taux de reminéralisation des petits détritus	0.1 ^{m,n}	d ⁻¹
$\mu_{D_{lA}}$	taux de reminéralisation des gros détritus	0.05 ^d	d ⁻¹
μ_{AN}	taux de nitrification	0.05 ^h	d ⁻¹
Sédimentation des diatomées et des détritus			
w_{P_l}	vitesse de sédimentation des diatomées	0.5 ^{b,f,j}	m.d ⁻¹
w_{D_s}	vitesse de sédimentation des petits détritus	1.0 ^h	m.d ⁻¹
w_{D_l}	vitesse de sédimentation des gros détritus	5.0 ^d	m.d ⁻¹

^aFasham *et al.* (1990); ^bHurt et Armstrong (1996); ^cLacroix et Nival (1998);^dOschlies et Garçon (1999); ^eTian *et al.* (2000); ^fOlivieri et Chavez (2000);^gPopova *et al.* (2002); ^h valeur prise entre la gamme trouvée dans la littérature;ⁱRedfield C/N ratio (106/16); ^jChifflet *et al.* (2001); ^kBahamón et Cruzado (2003);^lAndersen et Rassouzadegan (1991); ^mDoney *et al.* (1996); ⁿLiu *et al.* (2002)

2.3.3 Conditions initiales et conditions aux frontières, implémentation numérique

Les modèles côtiers à trois dimensions spatiales requièrent des solutions à long terme pour les configurations avec des frontières ouvertes. Le schéma numérique devrait permettre une solution intérieure qui s'étendrait aux frontières sans réflexion et empêcherait l'entrée dans le domaine du modèle des informations de l'environnement le plus proche. Le schéma actif de frontière ouverte implémenté dans le modèle hydrodynamique ROMS calcule deux dimensions horizontales de phase de vitesses au voisinage des frontières Marchesiello *et al.* (2001). Ces phases d'advection pour chaque variable sont données par la formulation de Raymond et Kuo (1984). Les propagations à l'intérieur des frontières et au large sont entièrement décrites par Penven (2000). Le modèle hydrodynamique comprend également des termes de relaxation τ choisis empiriquement pour éviter les dérives à long terme et les sur-spécifications.

- $\tau_{out} = 360$ jours pour toutes les variables (pour les flux sortants)
- $\tau_{in} = 10$ jours pour les vitesses (pour les flux entrants)
- $\tau_{in} = 3$ jours pour les traceurs (pour les flux entrants)

Un schéma simple est appliqué aux conditions aux frontières de l'élévation de la surface libre tant que les valeurs aux frontières de cette surface libre n'affectent pas la grille du modèle. Les flux entrants du courant des Aiguilles (très énergétique) à la frontière est créent des instabilités dans le modèle. Un schéma spécifique de frontière ouverte, initialement proposé par Flather (1976), a été implémenté au code pour les composantes barotropes des vitesses (perpendiculaires aux frontières) afin d'obtenir une solution stable à long terme.

Les conditions initiales et aux frontières du modèle hydrodynamique dérivent des sorties de la version 2 du modèle MOM (Modular Ocean Model) du GFDL (Geophysical Fluid Dynamics Laboratory), implémenté dans sa configuration climatologique. Les frontières du modèle sont forcées par des moyennes saisonnières des sorties du modèle de bassin océanique AGAPE (Biastoch and Krauß 1999), et connectées à l'environnement adjacent. Ces sorties saisonnières donnent une information annuelle cyclique pour les variables suivantes: les deux composantes (u, v) du courant, les courants moyens (\bar{u}, \bar{v}), la température (T), la salinité (S), et l'élévation de la surface (ζ). Pour éviter les discontinuités dans la climatologie et les champs de forçages, le modèle interpole linéairement les données dans le temps pour obtenir un champ à chaque pas de temps.

Table 2.4: Valeurs initiales des variables d'état des deux modèles biogéochimiques (mmolN m^{-3})

Symbol	Variables	Valeurs
modèle NPZD		
P	Phytoplancton	0.1
Z	Zooplancton	0.06
D	Détritus	0.02
modèle $N_2P_2Z_2D_2$		
NH_4	Ammonium	0.1
P_s	Flagellés	0.04
P_l	Diatomées	0.06
Z_s	Ciliés	0.04
Z_l	Copépodes	0.04
D_s	Petits détritus	0.02
D_l	Gros détritus	0.02

Dans les deux versions des modèles biogéochimiques, la distribution initiale des nitrates (NO_3) est donnée par un profil analytique provenant de Conkright *et al.* (1994). Les conditions initiales pour toutes les autres variables sont prises constantes (Tableau 2.4); le modèle ajuste ces valeurs au bout de quelques pas de temps.

2.4 Modèle IBM

Le modèle IBM utilisé dans le cadre de cette étude est basé sur le modèle développé par Mullon *et al.* (2003). Ce modèle a été utilisé pour étudier l'influence des facteurs physiques sur la dynamique des œufs et des larves d'anchois dans l'écosystème du Benguela à travers le transport lagrangien des particules (œufs et larves) de la zone de ponte sur le banc des Aiguilles à la zone de nourricerie le long de la côte ouest (Huggett *et al.*, 2003; Parada *et al.*, 2003). Les détails sur la formulation du modèle IBM sont donnés par Parada (2003).

Le modèle IBM comprend les trois premiers stades du cycle de vie des anchois: œufs, larves avec sac vitellin, larve sans sac vitellin (Figure 2.4). Les processus de mortalité et de croissance de chaque stade du cycle de développement considéré dans ce modèle sont décrits dans les sections suivantes. Les formulations mathématiques des processus et les valeurs des paramètres qui leur sont associées sont basées pour la plupart sur les travaux de Mullon *et al.* (2003) et de Parada (2003), et sur les données et les observations au laboratoire de King *et al.* (1978), Brownell (1983) et Thomas (1986).

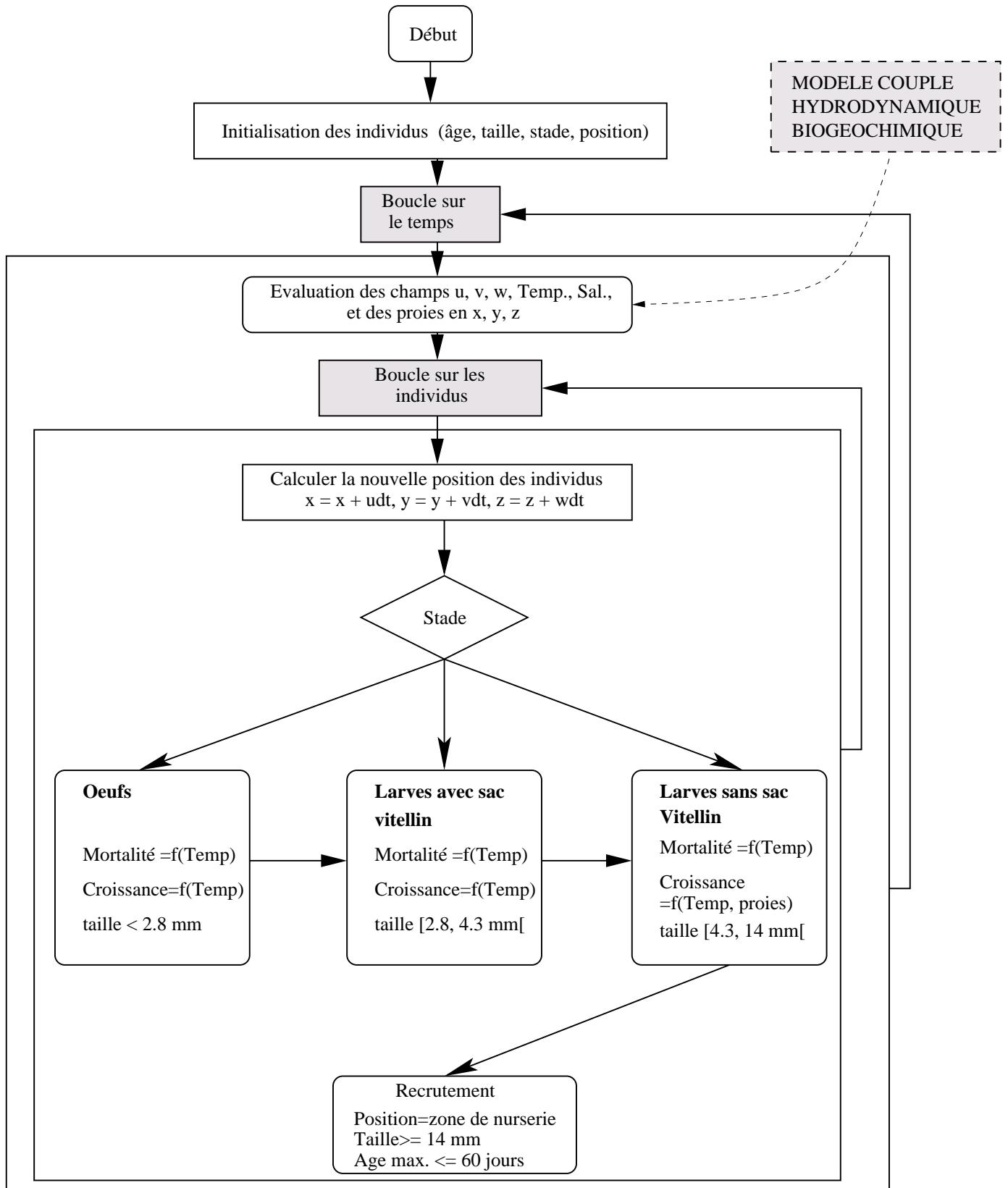


Figure 2.4: Modèle individu-centré des premiers stades de développement de l'anchois.

2.4.1 Le stade œufs

Le modèle IBM comprend initialement 5 000 particules (représentant les œufs) relâchées aléatoirement dans les différentes zones de ponte sur le banc des Aiguilles (Figure 2.5). Le banc des Aiguilles a été subdivisé en cinq zones de ponte par Mullon *et al.* (2003) et Huggett *et al.* (2003):

- (1) La région ouest du banc des Aiguilles (Western Agulhas Bank - WAB): qui s'étend de Cape Point à Cape Agulhas de la côte jusqu'à l'isobathe 500 m.
- (2) La région centrale du banc des Aiguilles (Central Augulhas Bank inshore - CABin): qui s'étend de Cape Agulhas à Mossel Bay entre la côte et l'isobathe 100 m.
- (3) Au large de la région centrale du banc des Aiguilles (Central Augulhas Bank offshore - CABoff): entre les isobathes 100 et 500 m.
- (4) La région est du banc des Aiguilles (Eastern Agulhas Bank inshore - EABin): qui s'étend de Mossel Bay jusqu'à la frontière est du modèle entre la côte et l'isobathe 100 m.
- (5) Au large de la région est du banc des Aiguilles (Eastern Agulhas Bank offshore - EABoff): qui s'étend de Mossel Bay jusqu'à la frontière est du modèle entre les isobathes 100 et 500 m.

Cette subdivision des différentes zones de ponte a été faite en tenant compte de la distribution des œufs d'anchois collectés durant différentes campagnes de 1983-1999 dans l'écosystème du Benguela sud (Figure 2.6).

Les œufs sont relâchés à différentes profondeurs (0-25 m, 25-50 m, 50-75 m) et transportés passivement vers la zone de nourricerie le long de la côte ouest. Durant ce transport, ils sont soumis à différentes conditions biotiques et abiotiques qui influencent leur cycle de vie.

Mortalité

Comme dans les études de Huggett *et al.* (2003), Mullon *et al.* (2003) et de Parada *et al.* (2003), nous avons testé trois valeurs de seuil de température létale pour les œufs (13, 14 et 15°C). Plusieurs études ont montré que la survie des œufs des petits pélagiques comme l'anchois était dépendante de la température (King *et al.* 1978).

Croissance

Le modèle de croissance des œufs est basé sur la formulation de Gompertz développée par Zweifel and Lasker (1976) qui prend en compte l'effet de la température. La formulation originale de Gompertz (Zweifel and Lasker 1976) est donnée par:

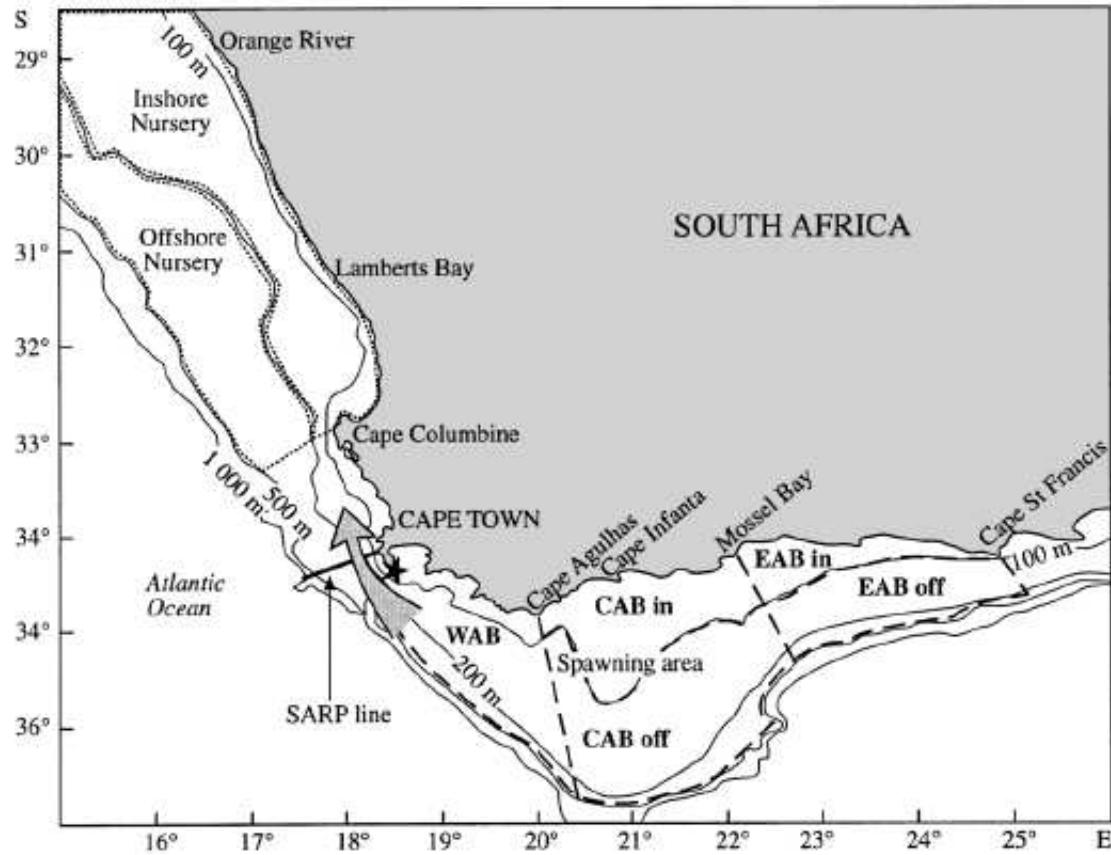


Figure 2.5: Carte montrant les différentes zones de ponte de l'ancois *Engraulis encrasicolus* sur le banc des Aiguilles et les deux zones de nourricerie le long de la côte ouest considérées dans le modèle IBM. Western Agulhas Bank (WAB), Central Agulhas Bank inshore and offshore (CABin and CABoff), Eastern Agulhas Bank inshore and offshore (EABin and EABoff). La flèche indique la localisation approximative du courant côtier et l'étoile indique Cape Point (d'après Huggett et al., 2003).

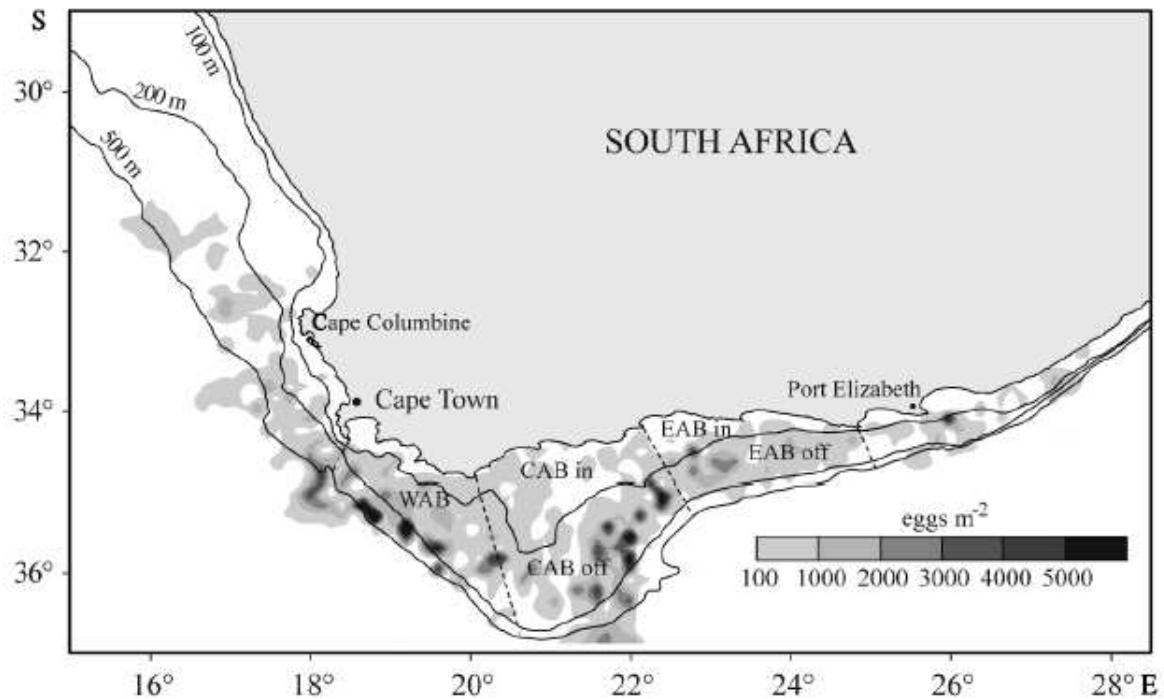


Figure 2.6: Distribution des œufs d'anchois (no. m^{-2}) collectés avec le filet vertical tracté CalVET (California Vertical Egg Tow-CalVET) durant les campagnes annuelles (novembre) de suivi de la biomasse des reproducteurs de 1983-1999 dans l'écosystème du Benguela sud (d'après Van der Lingen pers. com. in Huggett *et al.*, 2003).

$$L_t = L_0 \exp[k(1 - e^{\alpha_T} t)] \quad \text{avec} \quad \alpha_T = \alpha_0 e^{m(1 - e^{-\beta T})} \quad (2.4.1)$$

où t représente l'âge (j) et T la température ($^{\circ}\text{C}$). Pour simplifier, l'expression de α_T a été remplacée par une relation linéaire simple de la forme (Mullon et al. 2003; Parada 2003):

$$\alpha_T = (nT - c) \quad (2.4.2)$$

Les paramètres L_0 , k , n et c ont été déterminés à partir des données expérimentales de King et al. (1978) comme le montre la Figure 2.7. Le temps d'incubation des œufs est inversement proportionnel à la température. La taille initiale (L_0) est de 0.025 mm et le paramètre k est de 5.1493 (Parada 2003). Les paramètres n et c de l'équation 2.4.2 sont respectivement de 0.2041 et de 2.0833 avec un coefficient de détermination de $R^2 = 0.95$. La pente de la courbe de croissance (α_T) augmente linéairement avec la température (Figure 2.8).

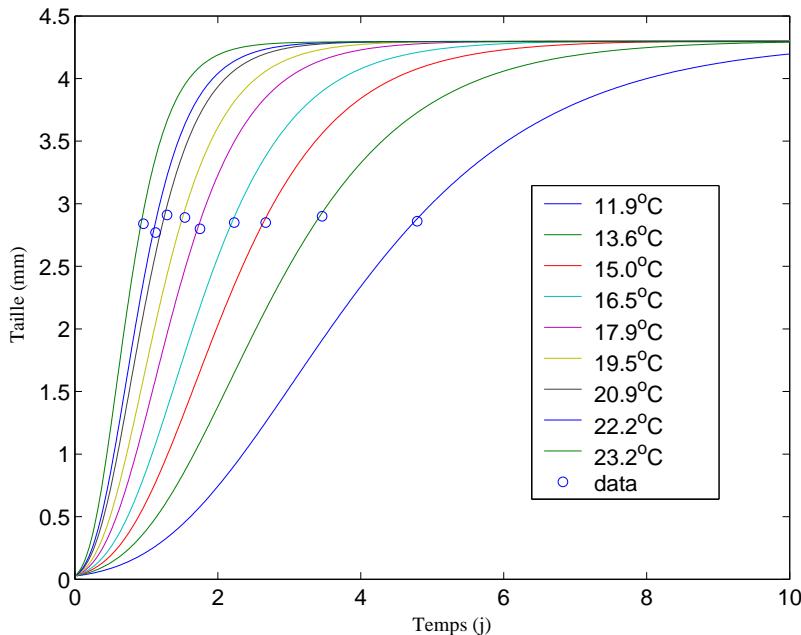


Figure 2.7: Modèle de croissance (Gompertz) des premiers stades de vie de l'anchois du Cap en fonction de la température. Les cercles indiquent les tailles à l'éclosion en fonction du temps d'incubation sous différentes conditions de température (d'après les expériences de King et al. 1978).

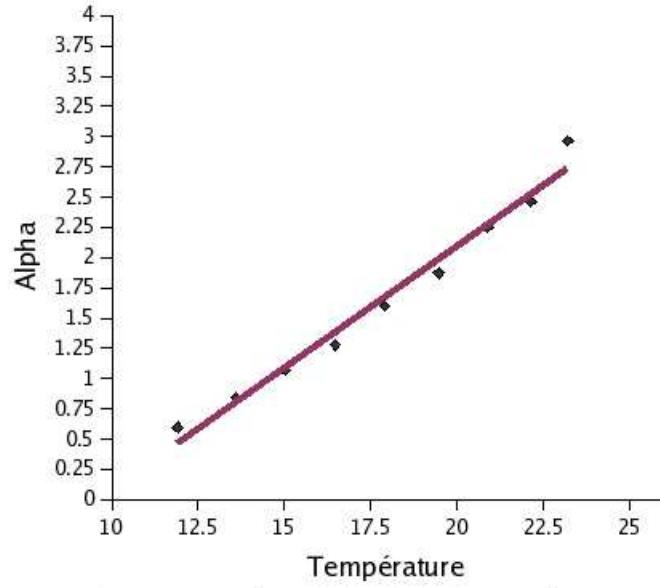


Figure 2.8: Linéarisation du paramètre α_T en fonction de la température. Les points indiquent le paramètre α_T à différentes conditions de température d'après les expériences de King et al. (1978).

La taille des individus à un instant donné et à une température donnée est calculée selon l'approximation d'Euler de la manière suivante:

$$L_{(t+\Delta t)} = L_{(t)} + \frac{\partial L_t}{\partial t} \Delta t + \frac{\partial^2 L_t}{\partial t^2} \Delta t^2 \quad (2.4.3)$$

$$\frac{\partial L_t}{\partial t} = L_0 \alpha_T k e^{k(1-e^{-\alpha_T t}) - \alpha_T t} \quad (2.4.4)$$

$$\frac{\partial^2 L_t}{\partial t^2} = L_0 \alpha_T^2 k e^{k(1-e^{-\alpha_T t}) - \alpha_T t} (k e^{-\alpha_T t} - 1) \quad (2.4.5)$$

Comme dans toutes les approximations d'Euler, la stabilité de la solution du système d'équations 2.4.3 à 2.4.5 est très dépendante du pas de temps ($\Delta t = 2$ j).

Le passage du stade œuf au stade larvaire avec sac vitellin se produit lorsque la taille des individus (œufs) est supérieure ou égale 2.8 mm. Cette valeur utilisée par Mullon et al. (2003) et Parada (2003) correspond à la taille moyenne à l'éclosion de l'anchois du Cap (King et al. 1978) et elle est proche de celle de l'anchois dans le système d'upwelling de la Californie, 2.5 à 3 mm (Stephen and Kucas 1986).

2.4.2 Stade larvaire avec sac vitellin

Mortalité

La mortalité des larves pourvues de sac vitellin est également dépendante de la température; nous faisons l'hypothèse qu'au cours de leur cycle de vie, lorsque les larves rencontrent des températures inférieures à un seuil de température donné, elles meurent. Les températures critiques pour la mortalité des larves testées dans ce modèle sont de 11, 12, et 13°C, comme dans les modèles de Mullon et al. (2003) et de Parada et al. (2003).

Croissance

La croissance des larves pourvues de sac vitellin est donnée par l'expression linéaire suivante:

$$L(t) = gt + b \quad (2.4.6)$$

où g est le taux de croissance (j^{-1}), t le temps (j), et la constante b la taille à l'éclosion des œufs. Le taux de croissance g comprend le terme de limitation de la croissance par la température. A chaque pas de temps Δt , la taille des larves augmente de $\Delta L = g\Delta t$. Pour simplifier, nous avons choisi de prendre une formulation linéaire pour le taux de croissance dépendant de la température:

$$g = a_1 + a_2 T \quad (2.4.7)$$

où $a_1=0.02 (j^{-1})$, $a_2=0.03 (j^{-1} °C^{-1})$, T est la température en °C. Les paramètres a_1 et a_2 ont été déterminés de manière à trouver le meilleur compromis possible entre le taux de croissance simulé et les estimations de Brownell (1983) et Thomas (1986) comme le montre la Figure 2.9. Le taux de croissance de ces larves est indépendant de la concentration des proies potentielles, car à ce stade, la bouche n'est pas encore fonctionnelle et la maintenance des larves repose sur le vitellus (Blaxter and Hunter 1982). Nous faisons l'hypothèse que le passage du stade larvaire pourvu de sac vitellin au stade larvaire où le sac vitellin est complètement résorbé se fait à la taille critique de 4.3 mm (Parada 2003).

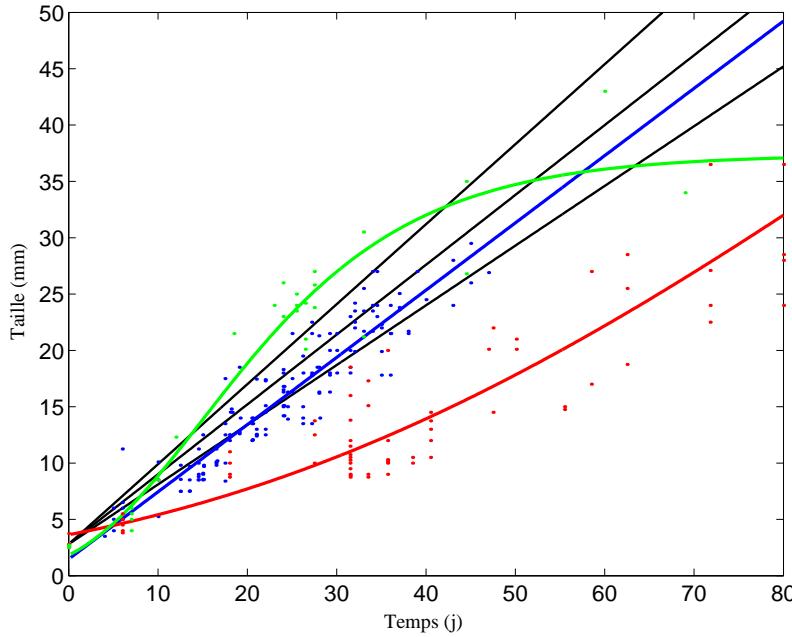


Figure 2.9: Courbes de croissance des larves et post-larves de l’anchois du Cap.
En rouge et en vert: données et courbes de tendance respectivement à 18.5-19.5° C et à 20-23 °C (Brownell 1983); en bleu données et courbe de tendance (Thomas 1986); en noir croissance simulée à différentes température (18.5, 20, 23°C).

2.4.3 Stade larvaire sans sac vitellin

Après la résorption totale du sac vitellin, la bouche devient fonctionnelle et les larves commencent à se nourrir. La mortalité des larves dépourvues de sac vitellin a lieu dans les mêmes conditions que celles décrites pour les larves pourvues de sac vitellin; les individus meurent lorsqu’ils rencontrent des températures inférieures aux températures critiques mentionnées.

La formulation de la croissance des larves dépourvues de sac vitellin est similaire à celle des larves pourvues de sac vitellin, à la différence qu’en plus de la limitation par la température, il y a une limitation par la nourriture. A chaque pas de temps Δt , la taille des individus augmente de $\Delta L = gf\Delta t$, où f est le terme de limitation de la croissance par la nourriture. Cette limitation est une fonction de type de Michaelis-Menten $f = Food/(ks + Food)$. $Food$ est la concentration (mmolN m^{-3}) des proies potentielles, ks est la constante de demi-saturation dont la valeur est de 0.5. L’expression de $Food$ est donnée par: $Food = \sum e_j C_j$, où e_j est la préférence pour la proie j et C_j la concentration de la proie j . La valeur de e_j est de 1 dans les simulations où la nutrition se fait sur un seul type de proie; dans la simulation où la nutrition se fait simultanément sur les trois types de proies (diatomées, cliés ou copépodes), e_j prend respectivement les valeurs de 1, 0.8 et 0.6. Cette formulation a été adaptée de celle de Rilling and Houde (1999) pour

l'étude de la croissance et de la mortalité des larves d'ancois dans la baie de Chesapeake.

2.4.4 Critère de recrutement

Dans les travaux de Mullon et al. (2003) et de Parada (2003), le critère de recrutement était défini par rapport à l'âge: les individus dont l'âge était compris entre 14 et 60 jours et qui étaient dans la zone de nourricerie le long de la côte ouest (cf. Figure 2.5) étaient recrutés. Dans notre étude, l'effet de la limitation de la croissance par la température et par la nourriture étant sur la taille (ou le poids), nous avons changé ce critère d'âge en critère de taille. Nous avons fait l'hypothèse que les individus dont la taille était supérieure ou égale à 14 mm et qui atteignaient la zone de nourricerie sur la côte ouest au bout de 60 jours étaient considérés comme recrutés. La taille seuil de 14 mm correspond approximativement à la taille à 14 j (seuil mentionné ci-dessus) donnée par le modèle de croissance que nous utilisons dans cette étude.

2.5 Données de terrain

Les résultats des deux modèles biogéochimiques sont comparés aux données satellitales et aux observations *in situ* des biomasses de phytoplancton et de zooplancton. Les concentrations de la chlorophylle *a* de surface dérivent des produits GAC (Global Area Coverage) acquis par le satellite SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field of View Sensor) avec une résolution de 4.5 km. Le capteur SeaWiFS possède au total huit canaux, dont six dans le domaine du visible et deux dans le proche infra-rouge (PIR). La description de ces différents canaux est donnée dans le Tableau 2.5.

L'algorithme OC4v4 (Ocean Chlorophyll 4-band algorithm version 4) à quatre bandes, utilisé actuellement, est basé sur trois rapports, 443/555 (R_{555}^443), 490/555 (R_{555}^490), 510/555 (R_{555}^510) (O'Reilly et al. 2000), et fournit de meilleures estimations de concentrations en chlorophylle *a* que ces prédecesseurs. Les données de chlorophylle *a* dont nous disposons pour cette étude dérivent du produit spatial composite journalier de cet algorithme qui intègre les données à partir de différentes orbites (entre 2-3 dans la région du Benguela) (Demarcq et al. 2003).

La résolution de 4.5 km couvrant bien le domaine du modèle est assez bonne pour décrire la variabilité spatio-temporelle de la chlorophylle *a* de surface. L'estimation de la chlorophylle *a* par SeaWiFS est fonction du signal (kd) émis. L'atténuation de ce signal est fonction de la concentration de chlorophylle dans la colonne d'eau (O'Reilly et al. 2000; Barnes et al. 1994). Les sorties des modèles biogéochimiques sont comparées à des moyennes climatologiques sur plusieurs années (Septembre 1997-Avril 2002) (Demarcq

Table 2.5: Description des canaux pour le capteur SeaWiFS.

N°. des bandes spectrales	longueur d'onde centrale	largeur de bande (nm)	Signal/Bruit	Utilisation des canaux
1	412 (violet)	20	499	Substance jaune/pigments
2	443 (bleu)	20	674	Chlorophylle
3	490 (bleu-vert)	20	667	Chlorophylle (eaux de type 2), K(490)
4	510 (bleu-vert)	20	616	Chlorophylle, turbidité
5	555 (vert)	20	581	Pigments, propriétés optiques, sédiments
6	670 (rouge)	20	447	Correction atmosphérique
7	765 (PIR)	40	455	Correction atmosphérique: oxygène
8	865 (PIR)	40	467	Correction atmosphérique: aérosols

et al. 2003).

Les données de zooplancton sont issues de campagnes régulières sur plusieurs années, depuis 1988 jusqu'à l'année 2000. Deux campagnes ont été ménées chaque année, une en Novembre pour estimer la biomasse des reproducteurs, et l'autre en Juin pour estimer le succès du recrutement. Cette dernière campagne annuelle couvre une surface restreinte à la partie cotière du fait de l'absence échos acoustiques dans des stations consécutives au large. La position géographique de toutes les stations échantillonnées est sur la Figure 2.10. Des échantillonnages de ces campagnes, nous avons extrait les biomasses de copépodes pour la validation de la production secondaire des modèles biogéochimiques. Des moyennes du poids sec par mètre carré des espèces dominantes (*Calanoides carinatus* et *Calanus agulhensis*) de copépodes ont été obtenues en utilisant le matériel vivant (Peterson et al. 1993; Paiting et al. 1993). Les poids secs ont été convertis en unité d'azote en utilisant l'expression suivante: mg N = 10% mg de poids sec. Ces données de zooplancton incluent les stades copepodites et adultes de copépodes obtenus avec des filets à plancton sur des colonnes d'eau de 100 m en moyenne (Verheye 1991). Plus de détails sur ces données sont donnés par Huggett (2003).

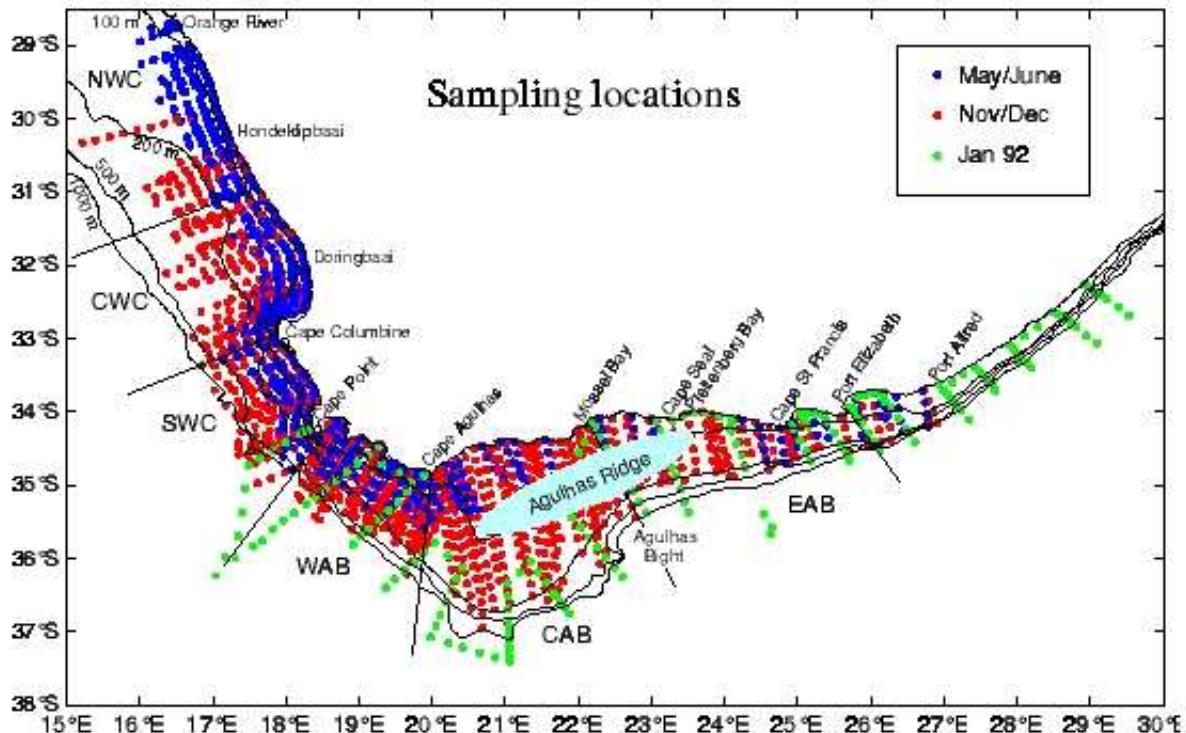


Figure 2.10: Localisation géographique des différentes stations échantillonnées pour le zooplankton de 1988 à 2000 (d'après Huggett 2003).

Chapitre 3

Etude comparative de l'application des deux modèles biogéochimiques à l'écosystème du Benguela

3.1 Introduction

Nous présentons dans ce chapitre, la dynamique planctonique de l'écosystème du Benguela sud à travers une étude comparative des deux modèles biogéochimiques décrits dans le chapitre précédent. Il s'agit, d'une part, d'analyser la variabilité spatiale et temporelle de la distribution de la chlorophylle *a* simulée, et, d'autre part, de la comparer à la distribution donnée par le satellite SeaWiFS et aux observations *in situ*. L'accent est mis sur la variabilité annuelle et saisonnière de la chlorophylle dans les trois principales régions de l'écosystème du Benguela sud qui sont, de par leur fonctionnement (cf. chapitre 1): la Côte Ouest, le banc des Aiguilles et le large. Nous nous intéresserons ensuite à la distribution verticale de la chlorophylle le long de la Côte Ouest et sur le banc des Aiguilles afin d'étudier la dynamique verticale et de comprendre les processus biogéochimiques qui la déterminent.

Parallèlement à la distribution de la chlorophylle, nous mettons également l'accent sur la production primaire annuelle et saisonnière simulée, qui reste très liée aux événements épisodiques d'enrichissement de la couche euphotique comme dans tous les systèmes d'upwelling. En effet, dans ces types de systèmes, l'apport de nutriments nouveaux dans la couche euphotique détermine la composition et la variabilité temporelle du réseau trophique pélagique (Slagstad and Wassmann 2001), et affecte donc, de façon qualitative et quantitative, les flux de carbone exportés, et séquestrés dans les sédiments. En outre, nous présentons la variabilité spatiale et temporelle du zooplancton, notamment celle des copépodes en comparaison avec les données *in situ*.

Pour conclure, nous discuterons de l'aptitude des deux modèles biogéochimiques à reproduire la dynamique de l'écosystème du Benguela en mettant en relief leurs forces et faiblesses.

3.2 Validation du modèle hydrodynamique

Les solutions du modèle physique ont été analysées en détails dans des études ménées par ailleurs et ont fait l'object de plusieurs publications (Penven 2000; Penven et al. 2001; Blanke et al. 2002; Lutjeharms et al. 2003). Une description détaillée et une validation générale du modèle hydrodynamique est donnée par Penven (2000). Nous ne nous étendrons donc pas sur les solutions du modèle physique dans cette section. Pour plus d'informations sur la dynamique représentée par le modèle et sur son degré de réalisme, les lecteurs sont orientés vers les travaux ci-dessus mentionnés.

3.3 Analyse de la convergence et de la stabilité des modèles biogéochimiques

Dans cette section, nous avons fait une simulation sur quatre ans pour étudier l'équilibre et la convergence dans le temps du modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique. Les deux versions du modèle biogéochimique se stabilisent après la deuxième année de simulation. L'illustration de la convergence dans le temps de ces modèles biogéochimiques après l'initialisation des variables d'état est donnée par la Figure 3.1. Les concentrations moyennes des variables du modèle NPZD (nitrate, phytoplancton, zooplancton, et détritus), de l'azote inorganique dissous (nitrate + ammonium), du phytoplancton et du zooplancton total, et des deux types de détritus pour le modèle à double compartiment ont été calculées dans tout le domaine du modèle sur la colonne d'eau 0-100 m.

Les concentrations moyennes de l'azote inorganique dissous données par les deux versions du modèle biogéochimique suivent un cycle annuel au bout de la deuxième année de simulation (Figure 3.1a,b). Ces concentrations montrent une fluctuation sinusoïdale avec deux pics récurrents en début et en fin d'année, correspondant respectivement à l'été et au printemps. Les fortes concentrations observées en début de simulation dans les deux modèles correspondent aux conditions initiales pour la première année; au fil du temps, le cycle annuel s'installe, avec des concentrations pratiquement identiques d'année en année. Dans le modèle à double compartiment, le cycle annuel de l'azote inorganique dissous est essentiellement imposé par le cycle des nitrates. En revanche, les concentrations d'ammonium, faibles par rapport à celles des nitrates, se stabilisent assez rapidement et restent quasiment constantes au cours des quatre années de simulation.

Les fluctuations des concentrations moyennes de phytoplancton sont calquées sur celles des nitrates comme le montre les Figures 3.1c et d. En début de simulation, les concentrations de phytoplancton augmentent très vite avec les fortes valeurs de nitrate.

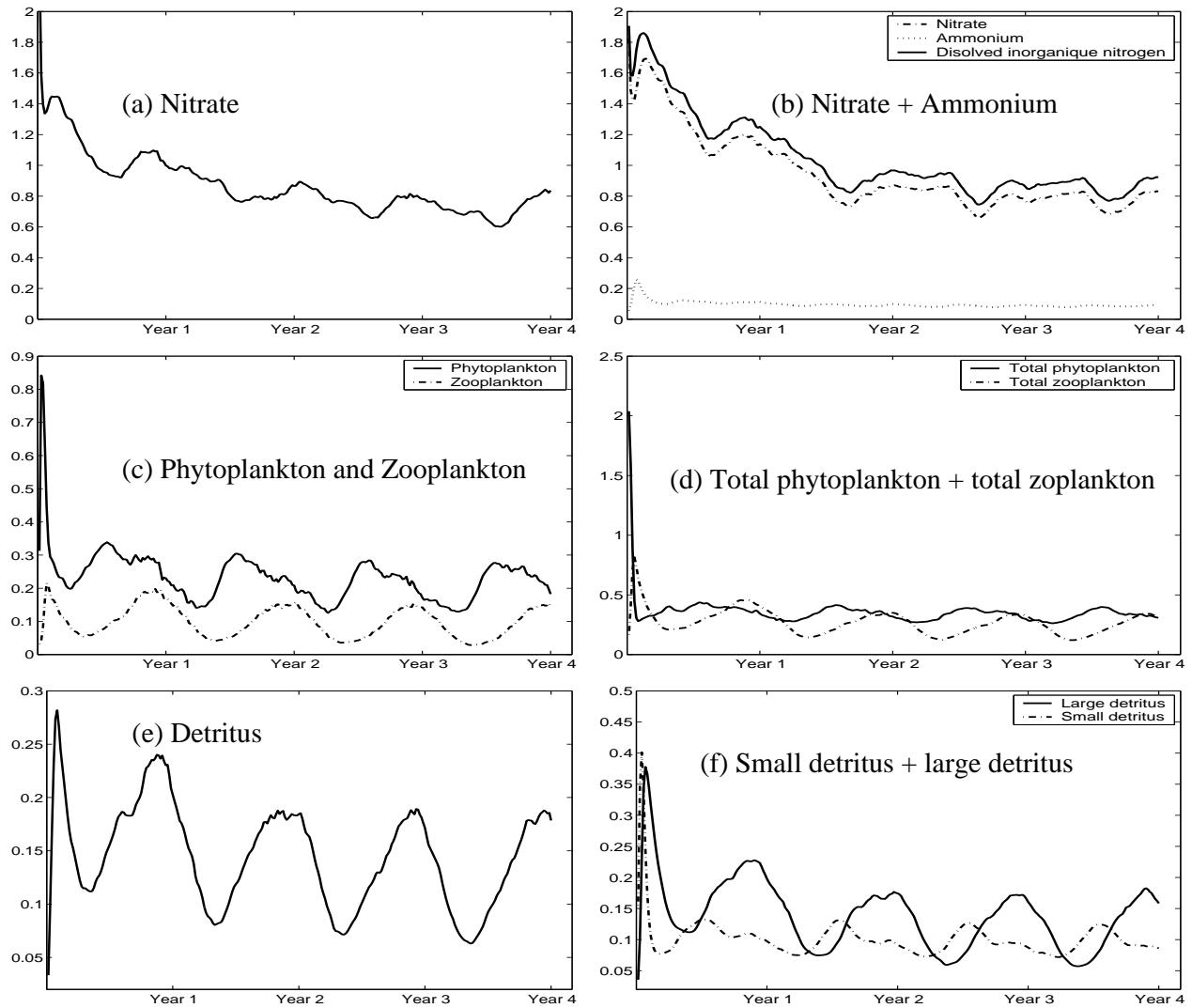


Figure 3.1: Concentrations moyennes des variables biogéochimiques (mmolN m^{-3}) dans tout le domaine et sur la colonne d'eau 0-100 m pour les deux modèles biogéochimiques (NPZD à gauche, $N_2P_2Z_2D_2$ à droite).

Les pics de concentration du phytoplancton et des sels nutritifs sont déphasés dans le temps. Tout comme pour les sels nutritifs, les compartiments phytoplanctoniques des deux modèles se stabilisent dans le temps, avec un cycle annuel régulier. Les autres variables biogéochimiques suivent les mêmes tendances que celles décrites avec un cycle sinusoïdal assez prononcé pour le zooplancton, et les détritus (Figure 3.1e,f). Dans la version du modèle à double compartiment, les pics des petits détritus (composés d'organismes morts du phytoplancton et du microzooplancton et des pelotes fécales de ces derniers) sont en déphasage par rapport aux pics des gros détritus (organismes morts et pelotes fécales du mésozooplancton). Ce déphasage est surtout dû au fait que les organismes dont sont issus ces détritus n'ont pas le même cycle annuel.

Les concentrations des variables biogéochimiques modélisées montrent une dérive inter-annuelle assez mineure superposée au cycle annuel répétitif. Nous avons choisi d'illustrer les caractéristiques essentielles qui émergent de nos modèles avec les sorties de la quatrième année de simulation. Ces sorties seront analysées et comparées aux données disponibles sur le domaine afin de valider le modèle et d'en comprendre la dynamique.

3.4 Distribution annuelle de la chlorophylle de surface dans l'écosystème du Benguela

La distribution annuelle de la chlorophylle *a* (Chla) de surface dans l'écosystème du Benguela sud simulée par les deux versions du modèle biogéochimique (NPZD et N₂P₂Z₂D₂) montre, en plusieurs points, une grande similarité avec les données du satellite SeaWiFS (Figure 3.2). Les résultats simulés montrent que les deux versions du modèle biogéochimique sont capables de reproduire les caractéristiques générales de la distribution horizontale de la Chla dérivant des données du satellite SeaWiFS, à savoir de fortes concentrations de chlorophylle le long de la côte ouest, et des concentrations modérées sur le banc des Aiguilles. Ces fortes concentrations restent confinées sur le plateau continental, où les valeurs maximales simulées sont supérieures à 5 mg Chla m⁻³ dans la zone de rétention de St Hélène, aussi bien pour la version NPZD que pour la version à double compartiment, et elles ne s'étendent pas au-delà de l'isobathe 200 m (Figure 3.2a et b). Le gradient de Chla entre la côte et le large est plus marqué dans le modèle NPZD que dans le modèle à double compartiment, en ce sens que l'extension au large de la Chla semble plus importante dans ce dernier. En effet, les concentrations au large (au-delà de l'isobathe 500 m) simulées par le modèle NPZD sont faibles (<0.2 mg Chla m⁻³) par rapport à la côte et par rapport aux valeurs données par le modèle à double compartiment. Au niveau de l'isobathe 500 m, qui marque la deuxième rupture du plateau continental, les concentrations en chlorophylle n'excèdent pas 1 mg Chla m⁻³ dans le modèle NPZD, contrairement au modèle à double compartiment. Ces concentrations diminuent sensiblement

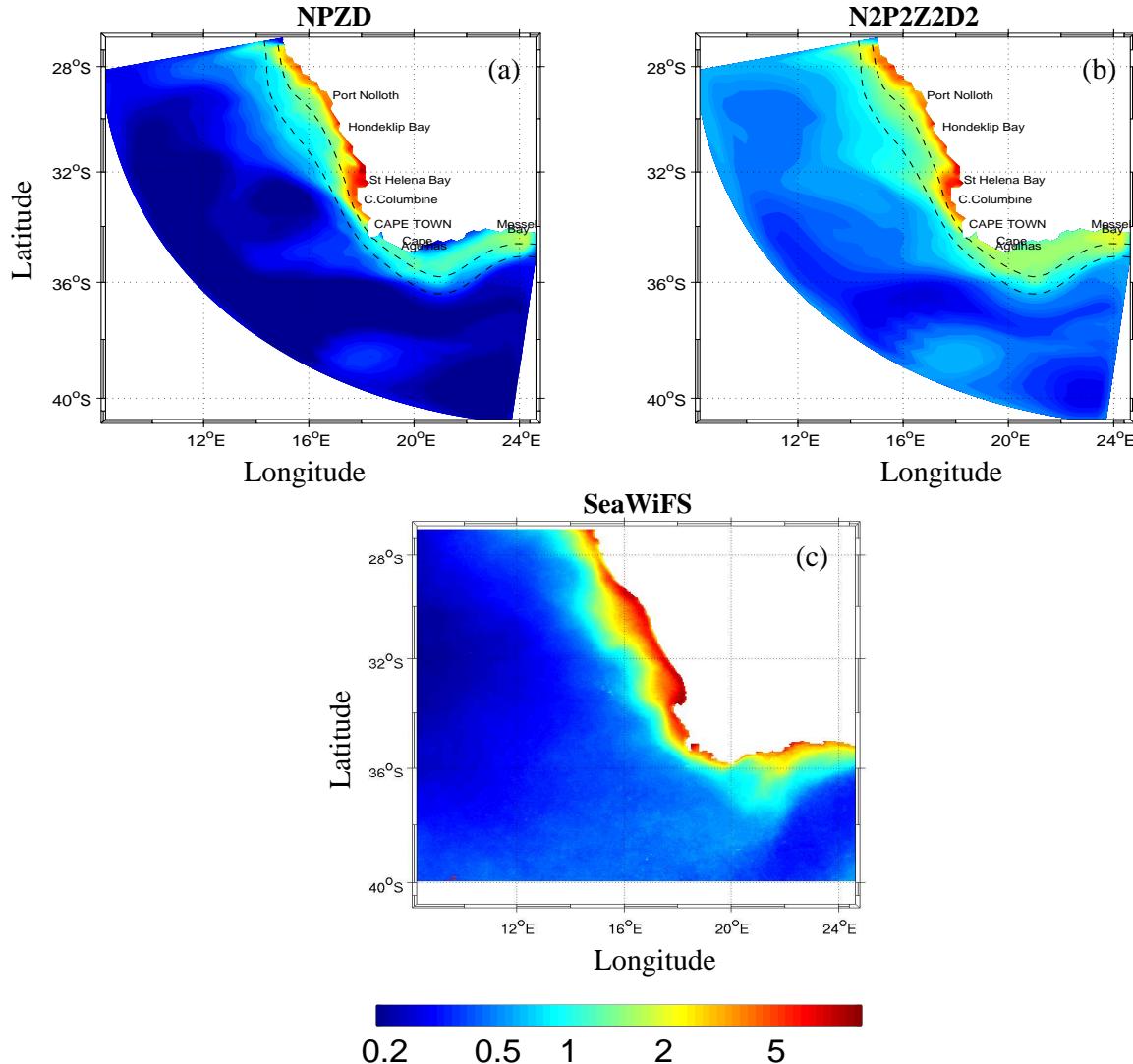


Figure 3.2: Distribution annuelle de la chlorophylle a de surface (mg Chla m^{-3}) dans le système d'upwelling du Benguela sud: (a) concentration simulée par le modèle NPZD; (b) concentration simulée par le modèle $N_2P_2Z_2D_2$. Ces concentrations ont été moyennées sur la profondeur d'atténuation de SeaWiFS (cf. Annexe A); les lignes en pointillés représentent les isobathes 200 et 500 m; (c) Champs de chlorophylle du satellite SeaWiFS (Septembre 1997-Avril 2002).

à mesure que l'on s'éloigne de la côte. Le fait que le gradient de Chla soit beaucoup plus marqué dans le modèle NPZD est en partie dû à l'absence dans ce modèle d'organismes phytoplanctoniques de petite taille (nanoplancton), capables de se développer dans les eaux oligotrophes du large (Booth and Smith 1997).

Sur le banc des Aiguilles (entre 34.5°-37°S et 18°E-24°E), les deux versions du modèle sous-estiment les concentrations en chlorophylle *a* par rapport aux données SeaWiFS (Figure 3.2c). Des valeurs d'environ 2 mg Chla m⁻³ sont simulées par les deux modèles, tandis que les valeurs maximales des champs de chlorophylle dérivés des données SeaWiFS sont de 3-4 mg Chla m⁻³. Cette sous-estimation est plus forte avec le modèle NPZD. Dans la partie Ouest du banc des Aiguilles (autour de Cape Agulhas), les concentrations en chlorophylle sont plus faibles que dans la partie Est (Mossel Bay). En outre, le contraste entre la côte ouest et le banc des Aiguilles est très net avec de faibles concentrations sur le banc des Aiguilles par rapport à la côte ouest. Ce contraste qui est également visible dans les données SeaWiFS traduit l'enrichissement de la côte ouest, où se trouvent les principales cellules d'upwelling, par rapport au banc des Aiguilles.

3.5 Variabilité mensuelle de la chlorophylle *a*

Nous analysons ici la variabilité mensuelle de la chlorophylle de l'écosystème du Benguela sud afin de déterminer les régions où la dynamique phytoplanctonique est importante, c'est-à-dire les régions où l'écart entre les moyennes mensuelles et annuelles de la chlorophylle est important. Cette analyse est faite à travers la comparaison des valeurs simulées et des données du satellite SeaWiFS.

La variabilité mensuelle de la chlorophylle *a* est calculée suivant la formule suivante: $var = \sqrt{\frac{1}{N} \sum (X_i - X_y)^2}$ où X_i représente la moyenne mensuelle de la concentration en chlorophylle, X_y la moyenne annuelle.

De façon générale, les deux versions du modèle reproduisent assez bien la variabilité de la chlorophylle le long de la côte ouest, avec une variance relativement élevée (>2) notamment dans la baie de St Hélène (Figure 3.3a,b) en bon accord avec les données SeaWiFS (Figure 3.3c). En revanche, les résultats du modèle à double compartiment montrent une variance nettement plus importante que ceux du modèle NPZD, et apparaissent plus proches des observations. Cette variabilité élevée le long de la côte ouest s'explique par le fait que l'enrichissement (apport de nutriments dans la couche euphotique) n'est pas uniforme dans le temps (Shannon and O'Toole 1999) comme nous l'avons décrit dans le chapitre 1. La variabilité de la chlorophylle est d'autant plus importante que la saisonnalité de l'upwelling est prononcée.

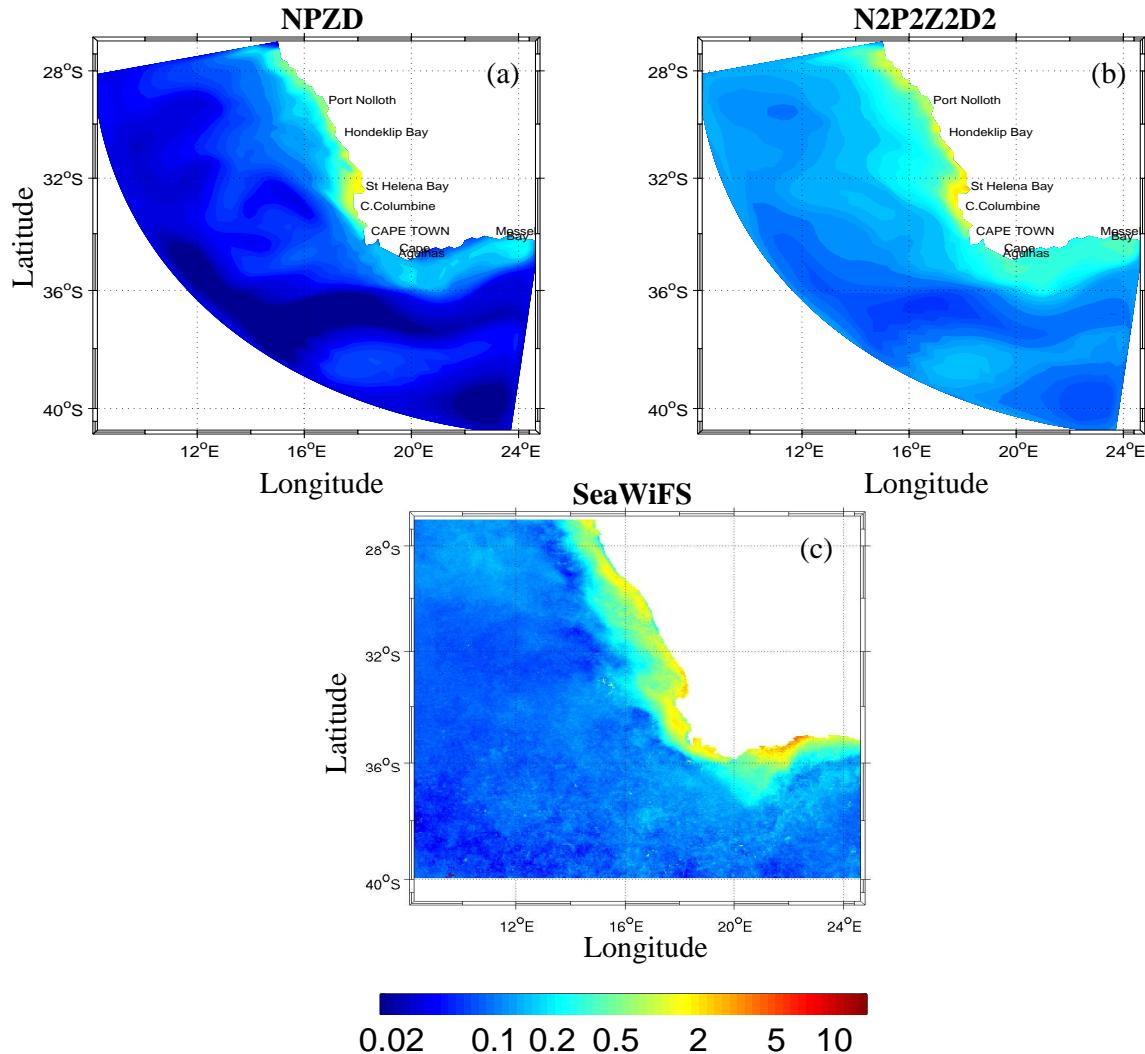


Figure 3.3: Variabilité mensuelle de la chlorophylle *a* dans l'écosystème du Benguela sud: (a) modèle NPZD; (b) modèle $N_2P_2Z_2D_2$ (moyenne sur la profondeur d'atténuation de SeaWiFS), (c) SeaWiFS.

La variance présente une forte diminution de la côte vers le large, avec un gradient côte/large moins marqué dans le modèle à double compartiment que dans le modèle NPZD. Ces résultats vont dans le sens de l'étude menée par Demarcq *et al.* (2003) qui décrivent également un gradient entre la côte et les eaux oligotrophes du large. En effet, dans ces eaux oligotrophes où l'enrichissement de la couche euphotique en nutriments est limité, la variabilité de la chlorophylle est très faible.

La variance donnée par le modèle à double compartiment sur le banc des Aiguilles est plus grande que celle du modèle NPZD, même si les valeurs simulées par les deux modèles restent sous-estimées par rapport aux observations. En effet, la forte variabilité (~ 10) observée dans la zone comprise entre 20°E et 23°E n'est reproduite par aucune des deux versions du modèle biogéochimique. Cette région correspond, en effet, à la localisation d'une cellule d'upwelling (Shannon and Nelson 1996) qui n'est pas bien reproduite par le modèle hydrodynamique.

3.6 Distribution saisonnière de la chlorophylle *a*

3.6.1 Distribution horizontale

La distribution saisonnière de la Chla de surface simulée par les deux versions du modèle biogéochimique présente les mêmes tendances que celles décrites pour la distribution annuelle. **En été** (Janvier-Février-Mars), de fortes concentrations en Chla ($>10 \text{ mg Chla m}^{-3}$) sont simulées le long de la côte ouest (Figure 3.4a,e). La localisation spatiale des structures simulées par les deux modèles durant cette période le long de la côte est en bon accord avec les observations satellites (Figure 3.4i). Les pics simulés sont pratiquement deux fois plus faibles que ceux des données SeaWiFS ($20 \text{ mg Chla m}^{-3}$), mais sont assez proches des $16 \text{ mg Chla m}^{-3}$ dérivant des mesures *in situ* de Brown (1992). En outre, il faut noter que l'erreur relative aux données du satellite SeaWiFS est de l'ordre de 35% dans les eaux côtières (Dall'Olmo *et al.* 2005), et que l'algorithme de traitement associé au Satellite SeaWiFS utilisé par la NASA n'est optimal que pour des concentrations en chlorophylle comprises entre 0.1 et 1 mg Chla m^{-3} . Les fortes concentrations en chlorophylle le long de la côte ouest, notamment dans la zone de rétention de la baie de St Hélène, sont dues aux événements d'upwelling qui s'y produisent entre 19°S - 33°S (Bakun 1996). En effet, la baie de St Hélène a été décrite dans bon nombre d'études comme une zone très productive (Andrews and Hutchings 1980; Touratier *et al.* 2003), où le recrutement des anchois, et partiellement celui des sardines, se produisent entre Mai et Juin (Barange *et al.* 1999; Huggett *et al.* 2003).

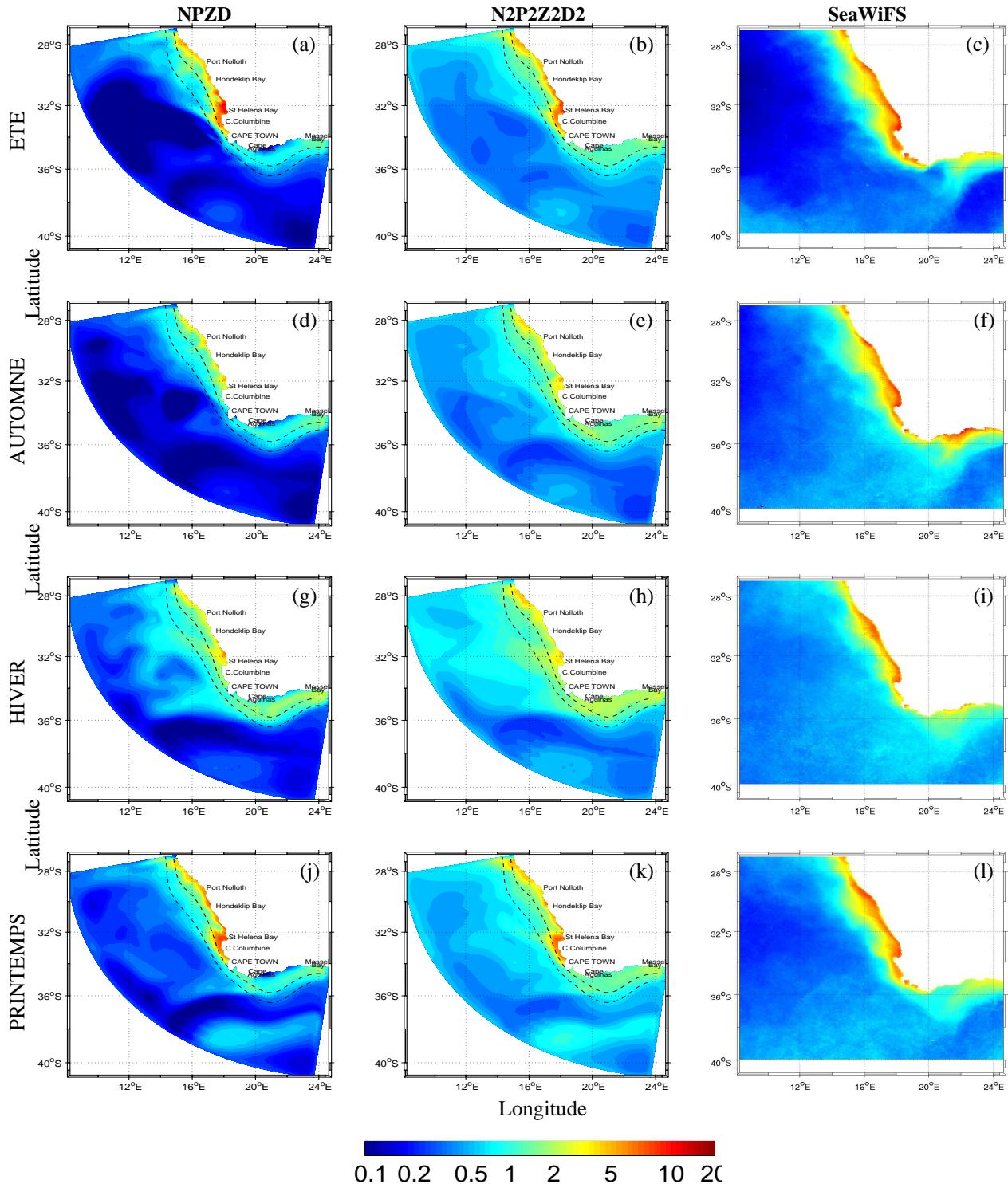


Figure 3.4: Distribution saisonnière de la chlorophylle *a* de surface (mg Chla m^{-3}) dans le système d'upwelling du Benguela sud: (a, b, c, d) concentration simulée par le modèle NPZD; (e, f, g, h) concentration simulée par le modèle $N_2P_2Z_2D_2$; les concentrations sont moyennées sur la profondeur d'atténuation de SeaWiFS, les lignes en pointillés représentent les isobathes 200 et 500 m; (i, j, k, l) SeaWiFS.

Entre Cape Town et Cape Agulhas, les concentrations en chlorophylle simulées sont inférieures à celles dérivées des observations satellitales. En effet, dans cette zone, l'intensité de l'upwelling modélisé n'est pas suffisamment forte pour engendrer un enrichissement dans la couche euphotique. Ceci est probablement dû au lissage des forçages climatologiques utilisés. Les fortes concentrations en chlorophylle restent confinées à la côte et ne s'étendent pas au-delà de l'isobathe 200 m, sauf dans la région de Cape Columbine où le plateau continental est très étroit. Penven *et al.* (2001) ont montré qu'en été la température de surface (SST) modélisée le long de la côte était plus froide que les mesures satellites. D'après ces auteurs, le lissage de la variabilité haute fréquence des vents a pour effet d'induire un upwelling continu et persistant durant tout l'été. Ceci a pour conséquence de modifier le gradient côte/large de la SST et d'augmenter l'impact sur la distribution des nutriments et de la chlorophylle dans les deux versions du modèle biogéochimique, et cela expliquerait le confinement relatif de la chlorophylle sur une bande étroite du plateau continental. En effet, Waldron et Probyn (1992); Olivieri et Chavez (2000); Demarcq *et al.* (2003) ont mis en relief une forte corrélation entre la température de surface et l'apport de nutriments dans les couches de surface, et l'enrichissement phytoplanctonique correspondant dans le système d'upwelling du Benguela; les SST froides traduisent les remontées d'eaux froides profondes riches en nutriments à la surface qui s'accompagnent d'une forte productivité.

Sur le banc des Aiguilles (entre 34.5°-37°S et 18°E-24°E), les concentrations simulées en été sont inférieures aux concentrations données par le satellite SeaWiFS (0.5-1 et 1-2 mg Chla m⁻³ contre 3-4 mg Chla m⁻³). L'essentiel de la chlorophylle reste localisé sur le plateau continental et ne s'étend pas au-delà de l'isobathe 500 m comme sur la côte ouest. En revanche, le contraste entre la côte ouest et le banc des Aiguilles est aussi bien marqué dans les deux versions du modèle que dans les observations, avec des concentrations plus fortes sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles.

La différence notable entre les deux versions du modèle est le faible gradient de chlorophylle entre la côte et le large donné par le modèle à double compartiment. Comme nous l'avons mentionné pour la distribution annuelle, la prise en compte du nanophytoplancton (représenté par les flagellés) dans le modèle à double compartiment, plus adapté aux régimes oligotrophes, permet un développement modéré du phytoplancton (donc de la chlorophylle) au large. Ceci aurait pour effet d'atténuer le gradient de chlorophylle entre la côte et le large.

En automne (Avril-Mai-Juin), les concentrations en chlorophylle *a* simulées montrent une diminution très nette par rapport à l'été (Figure 3.4b,f). Le long de la côte ouest, elles sont de l'ordre de ∼ 5 mg Chla m⁻³, soit deux fois plus faibles que les maxima

d'été. Cette diminution s'explique par le fait qu'en automne, pendant la période de relaxation de l'upwelling, l'intensité de l'upwelling est limitée spatialement et temporellement (Andrews and Hutchings 1980), ce qui a pour effet d'inhiber l'enrichissement de la couche euphotique. Les maxima de chlorophylle restent localisés dans la baie de St Hélène aux environs de 32°S, et entre la région de Hondeklip Bay et Port Nolloth. En outre, la bande du maximum de chlorophylle se réduit considérablement du nord au sud (entre 28°S et 33°S). Dans la région entre Cape Columbine et Cape Town (33°-34°S), les fortes valeurs de chlorophylle simulées en été disparaissent dans le modèle NPZD pour laisser place à des concentrations de $\sim 1 \text{ mg Chla m}^{-3}$, tandis que dans le modèle à double compartiment, elles persistent tout comme dans les observations *in situ* (Figure 3.4j).

Sur le banc des Aiguilles, les concentrations en chlorophylle simulées par le modèle à double compartiment en automne sont nettement supérieures à celles de l'été, et aux concentrations données par le modèle NPZD. Cette augmentation est bien visible dans les observations satellitales (Figure 3.4i,j) où les concentrations sont de l'ordre de 3-4 mg Chla m^{-3} en été contre 5 mg Chla m^{-3} en automne. Cependant, les deux modèles sous-estiment les concentrations en chlorophylle par rapport aux données SeaWiFS. En effet, les modèles simulent des concentrations de l'ordre 0.5-1 mg Chla m^{-3} pour le modèle NPZD (même si dans sa partie Est, notamment la zone comprise entre 22°E-24°E, les concentrations atteignent 2 mg Chla m^{-3}), contre des concentrations de l'ordre de 1-2 mg Chla m^{-3} pour le modèle à double compartiment. Le gradient côte/large est toujours présent dans tout le domaine, mais est plus diffus par rapport à l'été, surtout dans le modèle à double compartiment.

En hiver (Juillet-Août-Septembre), les résultats des modèles montrent pratiquement les mêmes caractéristiques spatiales que ceux simulés en automne à quelques différences près (Figure 3.4c,g,k). Les concentrations simulées le long de la côte ouest sont du même ordre de grandeur que celles simulées en automne, avec notamment des concentrations relativement élevées ($\sim 5 \text{ mg Chla m}^{-3}$) dans la baie de St Hélène et au nord de Port Nolloth. Comme en automne, ces concentrations sont deux fois plus faibles que celles simulées en été. Ces faibles concentrations en chlorophylle en hiver sont également liées à l'intensité minimale de l'upwelling à cette saison, lorsque les vents d'ouest deviennent dominants (Shannon et al. 1984). Cette diminution, combinée au brassage profond de la colonne d'eau et aux conditions d'insolation, limite fortement la production primaire (Brown 1992). Le contraste de distribution de la chlorophylle entre l'été, l'automne et l'hiver est dû à la saisonnalité de l'upwelling et aux faibles conditions d'insolation en automne-hiver. D'après Shannon et O'Toole (1999), l'insolation et la saison d'upwelling coïncident en été sur la côte ouest, ce qui rend cette zone plus productive par rapport à l'hiver.

Sur le banc des Aiguilles, les tendances sont également les mêmes qu'en automne, avec notamment des concentrations simulées de l'ordre de 2-3 mg Chla m⁻³ contre 4-5 mg Chla m⁻³ dans les données. Une différence notable, par rapport aux saisons précédentes sur l'ensemble du domaine, est que le gradient de chlorophylle entre la côte et le large est plus diffus et moins marqué aussi bien dans les deux versions du modèle que dans les données.

Au printemps (Octobre-Novembre-Décembre), les champs de chlorophylle simulés sont similaires à ceux de l'été, avec le doublement des valeurs de chlorophylle *a*, de ~ 5 à 10 mg Chla m⁻³, le long de la côte ouest (Figure 3.4d,h,l) par rapport aux saisons d'automne et d'hiver. Aussi bien sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles, les structures simulées sont les mêmes conformément aux observations. En effet, le printemps annonce le retour des vents de direction sud-est qui favorisent les upwellings le long de la côte.

Le fonctionnement des deux provinces biogéochimiques (Côte Ouest et banc des Aiguilles) diffère, et le contraste entre les deux provinces est bien prononcé. Dans leur comparaison de la dynamique du plancton de la côte ouest, du banc des Aiguilles et des régions océaniques, Moloney *et al.* (1991) ont fait des observations similaires à celles dérivant des résultats de nos modèles. Le banc des Aiguilles est fortement stratifié en été, ce qui a pour conséquence de limiter l'enrichissement en nutriments de la couche euphotique (Shannon and O'Toole 1999) et d'engendrer de faibles concentrations en chlorophylle. Les deux versions du modèle simulent différentes distributions de chlorophylle entre 18 et 23°E sur le banc des Aiguilles. Nous attribuons cette différence à la structure des modèles biogéochimiques, en particulier à la différenciation en classes de taille du compartiment phytoplanctonique. La version du modèle à double compartiment qui distingue deux classes de phytoplancton (nano- et microphytoplancton), permet une estimation plus réaliste des biomasses. D'après Moloney *et al.* (1991a, 1991b), la communauté phytoplanctonique sur le banc des Aiguilles est caractérisée par différents groupes, avec des physiologies différentes. Les travaux de Moloney *et al.* (1991b), ont été validés par des études détaillées de McMurray *et al.* (1993) qui montrent que les communautés phytoplanctoniques du banc des Aiguilles ne sont pas stables, comme on le pense généralement, mais composées de différentes classes de taille.

3.6.2 Distribution verticale de la chlorophylle *a* dans l'écosystème du Benguela sud: Côte Ouest - Banc des Aiguilles

La distribution verticale simulée de la chlorophylle *a* a été analysée à travers deux sections verticales dans les deux principales provinces (Côte Ouest et banc des Aiguilles) de l'écosystème du Benguela sud. Ces transects ont été réalisés durant différentes périodes de l'année afin de mettre en relief la saisonnalité qui caractérise la distribution verticale de la chlorophylle dans ces différentes provinces océaniques. Le choix de ces deux provinces a été guidé par leur fonctionnement très différent qui conduit à une distribution différente de la Chla; la côte ouest est un système sous l'influence de l'upwelling, le banc des Aiguilles est un système fortement stratifié sous l'influence du courant chaud des Aiguilles (Shannon and O'Toole 1999).

Dans cette section, nous présentons la distribution verticale saisonnière simulée pour les deux sections, dont la localisation géographique est illustrée sur la Figure 3.5. Nous comparons ensuite les différentes caractéristiques de la distribution saisonnière simulées en Août et Janvier avec les données *in situ* de Shannon *et al.* (1984). En effet, les sections sélectionnées correspondent à des transects effectués dans le cadre du programme CELP (Cape Egg and Larva Programme) de Août 1977 à Janvier 1978.

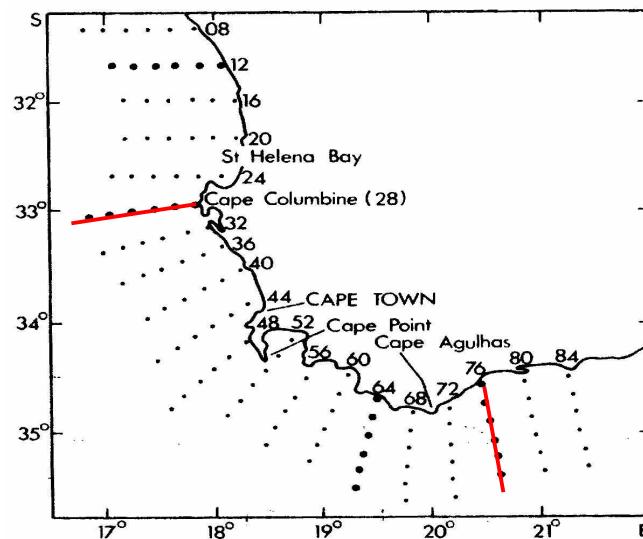


Figure 3.5: Localisation géographique des différentes stations échantillonnées mensuellement entre Août 1977 et Janvier 1978 lors du programme CELP (Cape Egg and Larva Programme), (Shannon, Hutchings, Bailey, and Shelton 1984). En rouge, les sections verticales effectuées sur la côte ouest et le banc des Aiguilles.

Distribution verticale de la chlorophylle sur la côte ouest

Nous analysons ici la distribution verticale de la chlorophylle simulée le long de la côte ouest, en présentant les résultats le long du transect entre 32.8°S-17.8°E et 33°S-15.9°E (transect 28, cf. Figure 3.5). Nous analysons également la distribution de la chlorophylle dérivée des deux organismes phytoplanctoniques décrits dans le modèle à double compartiment, afin de mettre en relief l'extension offshore de la chlorophylle évoquée précédemment. Nous présentons également la distribution verticale des nitrates.

En été, les modèles NPZD et N₂P₂Z₂D₂ simulent respectivement un fort gradient côte/large dans les premières couches de la colonne d'eau 0-80 m et un gradient modéré dans la couche 0-60 m (Figures 3.6a et b). Les fortes concentrations de $\sim 20 \text{ mg Chla m}^{-3}$ à la côte décroissent à mesure que l'on s'éloigne vers le large, pour devenir à 120 km au large inférieures à 1 mg Chla m^{-3} pour le modèle NPZD et inférieures à 2 mg Chla m^{-3} pour le modèle à double compartiment. Ce gradient plus modéré est dû à l'extension vers le large des organismes phytoplanctoniques de petite taille (flagellés). En effet, la chlorophylle dérivée des flagellés montre une extension vers le large plus importante dans les couches superficielles que la chlorophylle dérivée des diatomées, avec des concentrations comprises entre $1\text{-}2 \text{ mg Chla m}^{-3}$ de 80 jusqu'à 160 km au large, contre $0.2\text{-}1 \text{ mg Chla m}^{-3}$ pour la chlorophylle dérivant des diatomées (Figures 3.7a et b).

Dans la zone côtière, le maximum de la chlorophylle est en surface, notamment dans la couche 0-20 m, jusqu'à 30 km de la côte. Puis ce maximum s'approfondit et s'établit entre 20-80 m pour le modèle NPZD, et 20-60 m pour le modèle à double compartiment (maximum de sub-surface) à mesure que l'on approche des eaux oligotrophes du large. A partir de 120 km au large, les eaux de surface (0-20 m) sont pauvres en chlorophylle, avec des concentrations inférieures à $0.05 \text{ mg Chla m}^{-3}$ dans le modèle NPZD, et des concentrations modérées ($\sim 0.5\text{-}1 \text{ mg Chla m}^{-3}$) dans le modèle à double compartiment.

En automne, la distribution verticale de la chlorophylle est nettement différente de celle simulée en été, avec notamment un approfondissement du maximum à la côte (20-40 m) pour le modèle NPZD. Ce maximum est toujours en surface (0-20 m) pour le modèle à double compartiment. L'approfondissement du pic se confirme à mesure que l'on s'éloigne de la côte dans le modèle NPZD. Le gradient côte/large est moins marqué en automne, surtout dans le modèle à double compartiment où, au-delà de 40 km vers le large, la distribution de la chlorophylle devient homogène, avec des concentrations inférieures à 5 mg Chla m^{-3} . La chlorophylle dérivée des deux organismes phytoplanctoniques (Figures 3.7c,d) montre les mêmes tendances qu'en été. L'homogénéisation de la

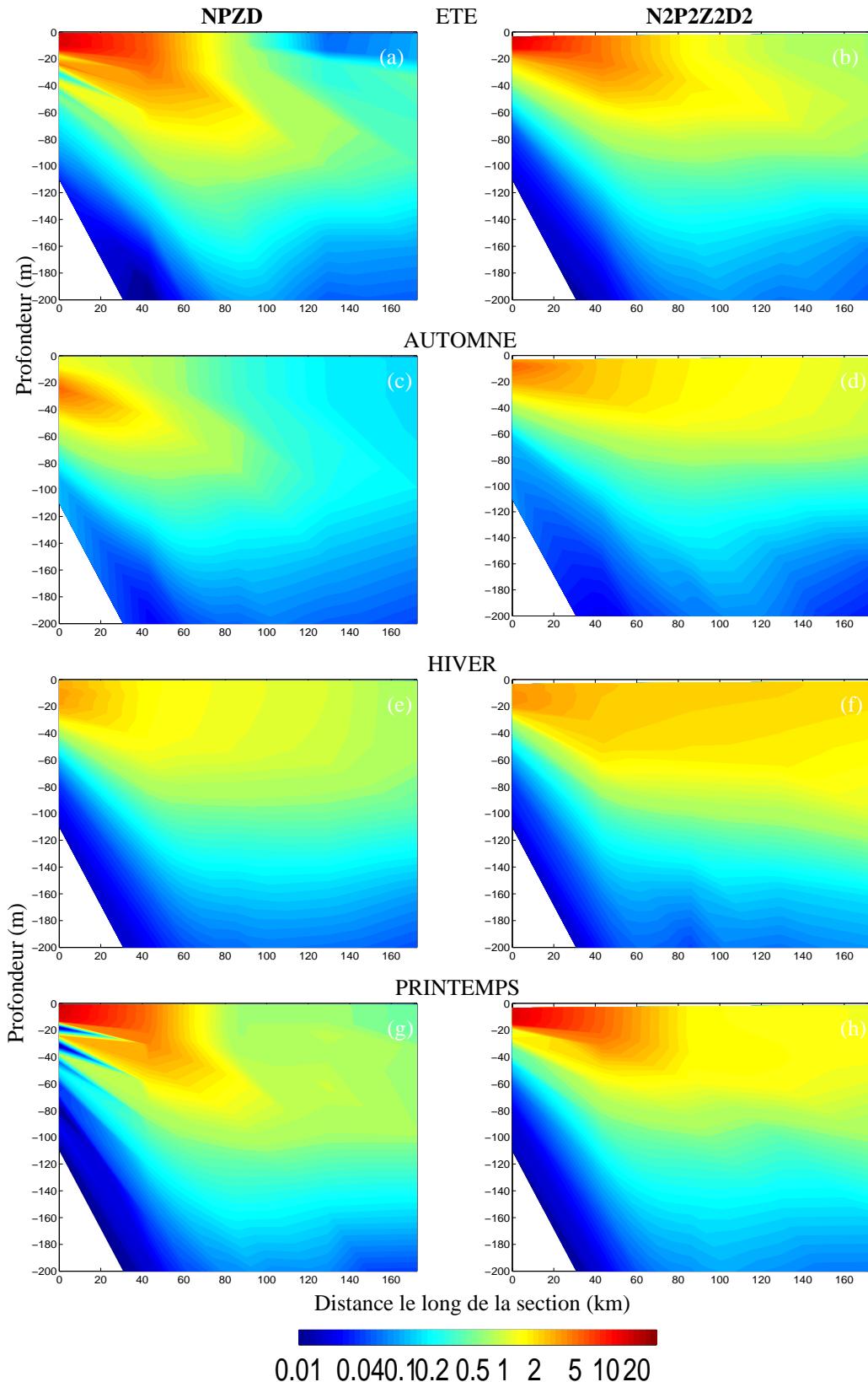


Figure 3.6: Section verticale saisonnière de la chlorophylle *a* simulée (mg Chla m^{-3}) le long de la côte ouest de l'écosystème d'upwelling du Benguela sud: (a,c,e,g) modèle NPZD, (b,d,f,h) modèle à double compartiment.

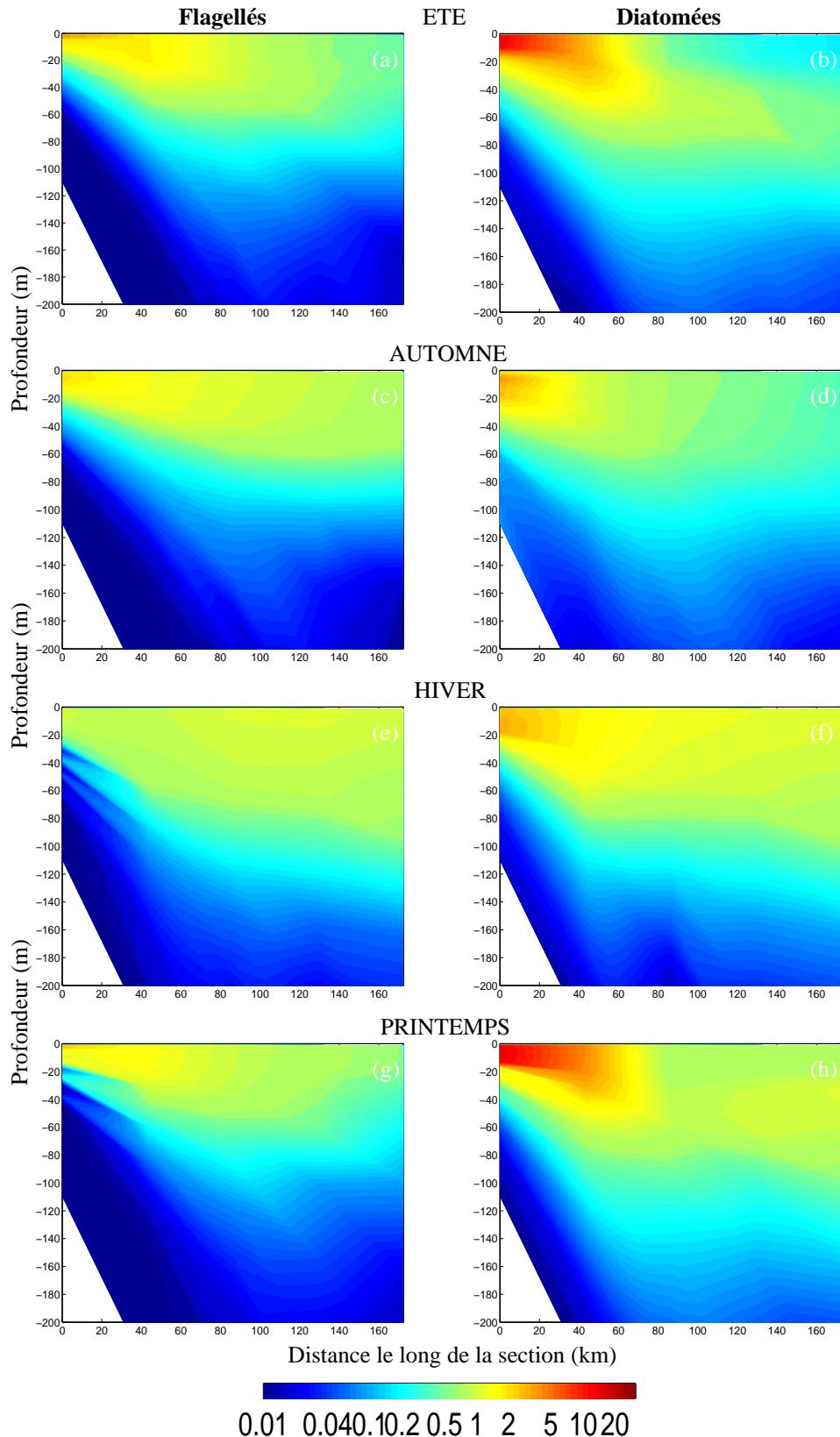


Figure 3.7: Section verticale saisonnière simulée des deux compartiments phytoplanctoniques (mg Chla m^{-3}) du modèle à double compartiment le long du transect 28 dans le système d'upwelling du Benguela sud: (a, c, e, g) nanophytoplancton (flagellés); (b,d,f,h) microphytoplancton (diatomées).

colonne d'eau commence à partir de 100 km au large pour le modèle NPZD, où les concentrations restent comprises entre 0.1-0.5 mg Chla m⁻² contrairement à la situation estivale.

L'homogénéisation de la chlorophylle dans la colonne d'eau se confirme et s'accentue **en hiver**. En effet, le gradient de chlorophylle entre la côte et le large devient moins marqué, même si les fortes concentrations restent localisées dans la zone côtière entre 0-20 m de profondeur (Figures 3.6e,f). L'homogénéisation de la chlorophylle dans la colonne d'eau en hiver est plus importante qu'en automne (jusqu'à 120 m de profondeur, contre 100 m en automne). Cette homogénéisation est aussi visible sur la distribution verticale des deux classes de phytoplancton (Figures 3.7e,f). Ces figures illustrent bien l'extension offshore de la chlorophylle due au nanophytoplancton, le pic du nanophytoplancton ayant lieu entre 60 et 160 km au large dans la couche superficielle 0-20 m.

Au printemps, la distribution verticale de la chlorophylle simulée par les deux modèles est sensiblement la même qu'en été, à la différence que les concentrations simulées dans la couche 0-20 m à partir de 100 km au large sont légèrement plus élevées, de ~1 mg Chla m⁻³ pour le modèle NPZD, et de 2-3 mg Chla m⁻³ pour le modèle à double compartiment.

Les résultats des modèles biogéochimiques montrent une saisonnalité bien prononcée le long du transect sélectionné. Pour toutes les saisons, la structure verticale de la chlorophylle dérivée des diatomées est rigoureusement similaire à celle du modèle NPZD (Figures 3.7b,d,f,h). Ce qui indique que la différence entre les deux modèles vient de la différenciation en classes de taille.

Pour mieux comprendre la distribution verticale de la chlorophylle, nous présentons également des **sections verticales de sels nutritifs (nitrate)** le long du même transect. Les sections saisonnières de nitrate simulées par les deux modèles montrent qu'en été, la nitracline remonte très près de la surface à la côte, engendrant un enrichissement des couches superficielles (Figures 3.8a,b). Les concentrations en nitrate de ces couches superficielles (0-20 m) varient alors de 10 mmolN m⁻³ tout près de la côte à 0.5 mmolN m⁻³ (à 30 km de la côte), aussi bien dans le modèle NPZD que dans le modèle à double compartiment. A mesure que l'on s'éloigne de la côte, la pente de la nitracline s'accentue, et la nitracline devient de plus en plus profonde (elle s'établit entre 20 et 80 m pour le modèle NPZD, et entre 20 et 60 m pour le modèle à double compartiment), tout comme la distribution de la chlorophylle pendant cette période. Au-delà de 30 km de la côte, les eaux de surface restent relativement pauvres en nitrate avec des concentrations entre 0.01 et 0.04 mmol N m⁻³, et un déficit en nitrate plus important dans le modèle NPZD. Ce déficit sera discuté ultérieurement.

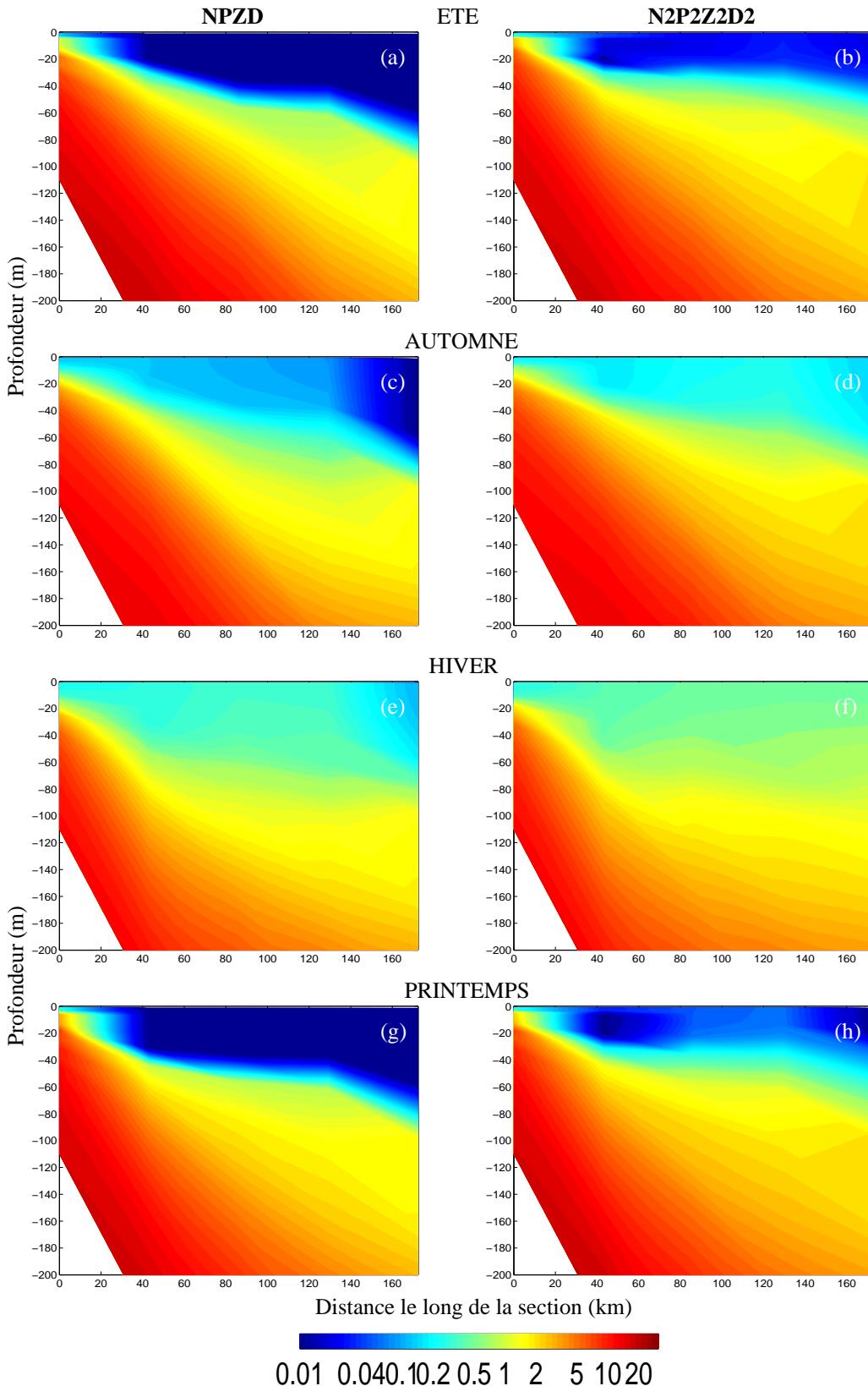


Figure 3.8: Section verticale saisonnière simulée des nitrates (mmolN m^{-3}) le long de la côte ouest de l'écosystème d'upwelling du Benguela sud: (à gauche) modèle NPZD; (à droite) modèle à double compartiment.

En automne, la pente de la nitracline montre un adoucissement relatif par rapport à la saison précédente (Figures 3.8c,d). Ceci se traduit par un approfondissement de la nitracline qui s'établit désormais entre 20-60 m, et qui s'accompagne de l'enrichissement des couches 0-40 m avec le début de l'homogénéisation de la colonne d'eau. Les concentrations en nitrate dans ces couches passent de $<0.04 \text{ mmolN m}^{-3}$ (voire $0.01 \text{ mmolN m}^{-3}$ dans le modèle NPZD) à des concentrations comprises entre $0.1\text{-}0.5 \text{ mmolN m}^{-3}$. La pente de la nitracline devient moins abrupte à la côte, et l'enrichissement dans la couche 0-20 m s'estompe, avec la diminution des concentrations en nitrate qui passent de $\sim 10 \text{ mmolN m}^{-3}$ en été à des concentrations inférieures à 2 mmolN m^{-3} au voisinage de la côte.

En hiver, l'homogénéisation de la colonne d'eau se confirme et s'accentue avec l'approfondissement de la nitracline jusqu'à 120 m de profondeur (au large), ce qui engendre un enrichissement plus important des couches superficielles par rapport aux saisons précédentes (Figures 3.8e,f). Au fil du temps, la nitracline réapparaît pour s'établir au printemps (Figures 3.8g,h) avec les mêmes tendances que celles décrites en été. En effet, nous avons une remontée de la nitracline jusqu'à 60 m contre 120 m pour la saison précédente. Cette remontée de la nitracline s'accompagne d'un appauvrissement des couches superficielles en nitrate tout comme en été. En effet, la stratification de la colonne d'eau limite l'apport de nutriments des couches profondes vers les couches de surface. L'enrichissement côtier simulé en été réapparaît au printemps avec le retour de l'upwelling.

En toute saison, les concentrations en nitrate simulées par le modèle NPZD dans les couches superficielles sont inférieures à celles du modèle à double compartiment. Cela vient du fait que dans le dernier modèle cité, le processus de nitrification absent du modèle NPZD augmente le pool de nitrate. En effet, après la reminéralisation des détritus, notamment des petits détritus à faible vitesse de sédimentation qui a lieu dans ces couches superficielles, l'ammonium est transformé en nitrate. En outre, l'excrétion du zooplancton qui se déroule essentiellement dans la couche euphotique participe aussi à l'augmentation du pool d'ammonium et indirectement au processus de nitrification via l'ammonium.

Les résultats de nos modèles montrent que la distribution verticale saisonnière de la chlorophylle est tributaire de celle des sels nutritifs, notamment des nitrates, même s'il ne faut pas oublier que dans le modèle à double compartiment, l'ammonium influence également la dynamique planctonique.

Comparaison avec les données *in situ*

Nous comparons ici les sections verticales de la chlorophylle simulées par les deux versions du modèle biogéochimique en Août (hiver) et en Janvier (été) à des sections réalisées *in situ* en Août 1977 et en Janvier 1978 autour de Cape Columbine jusqu'à environ 110 km de la côte (cf. Figure 3.5 Shannon et al. 1984).

En Août (hiver), les modèles NPZD et N₂P₂Z₂D₂ simulent des concentrations modérées dans la colonne d'eau 0-20 m, avec des maxima près de la côte de ~3 et 5 mg Chla m⁻³ respectivement (Figures 3.9a,c). A partir de 40 km de la côte, la distribution de la chlorophylle dans la colonne d'eau 0-80m est relativement homogène conformément aux données *in situ* qui montrent une colonne d'eau homogénéisée jusqu'à environ 75 m de profondeur avec des concentrations de l'ordre de 1 mg Chla m⁻³. Shannon *et al.* (1984) décrivent pour ce transect une colonne d'eau bien mélangée avec de faibles concentrations en chlorophylle sur le plateau continental et de faibles gradients frontaux. Dans les premières couches (0-40 m) des eaux du large, les concentrations simulées par le modèle NPZD sont inférieures à celles simulées par le modèle à double compartiment. Comme nous l'avons déjà discuté dans la section précédente, cela vient surtout de la présence du nanophytoplancton qui présente de fortes concentrations au large.

En Janvier, les modèles simulent un gradient côte/large très marqué dans les premiers mètres de la colonne d'eau (Figures 3.9b,d), avec des concentrations diminuant de ~20 mg Chla m⁻³ à la côte à moins de 0.5 mg Chla m⁻³ au large. A noter qu'à partir de 120 km au large, les résultats du modèle NPZD montrent une colonne d'eau 0-20 m relativement pauvre en chlorophylle par rapport au modèle à double compartiment. L'approfondissement du maximum de chlorophylle à mesure que l'on s'éloigne de la côte, déjà mentionné dans la distribution verticale saisonnière de la chlorophylle, est ici confirmé par les données *in situ*. Cet approfondissement de la chlorophylle observé par Shannon *et al.* (1984) et confirmé par Mitchell-Innes *et al.* (2000) est bien reproduit par les modèles. Les caractéristiques principales de la distribution verticale de la chlorophylle décrites aussi bien en Août qu'en Janvier viennent confirmer les différentes caractéristiques saisonnières déjà décrites.

Distribution verticale de la chlorophylle sur le banc des Aiguilles

Nous présentons ici la distribution verticale de la chlorophylle simulée le long du transect 76 entre 34.6°S-20.6°E et 36.4°S-20.6°E (cf. localisation géographique sur la Figure 3.5). En été, le modèle NPZD simule des concentrations relativement faibles dans les couches de surface entre 0-30 m (<0.4 mg Chla m⁻³), alors que le modèle à double compartiment simule des concentrations modérées (de l'ordre de 1 mg Chla m⁻³) dans ces mêmes couches (Figures 3.10a,b). Les maxima de subsurface supérieurs à 2 mg Chla

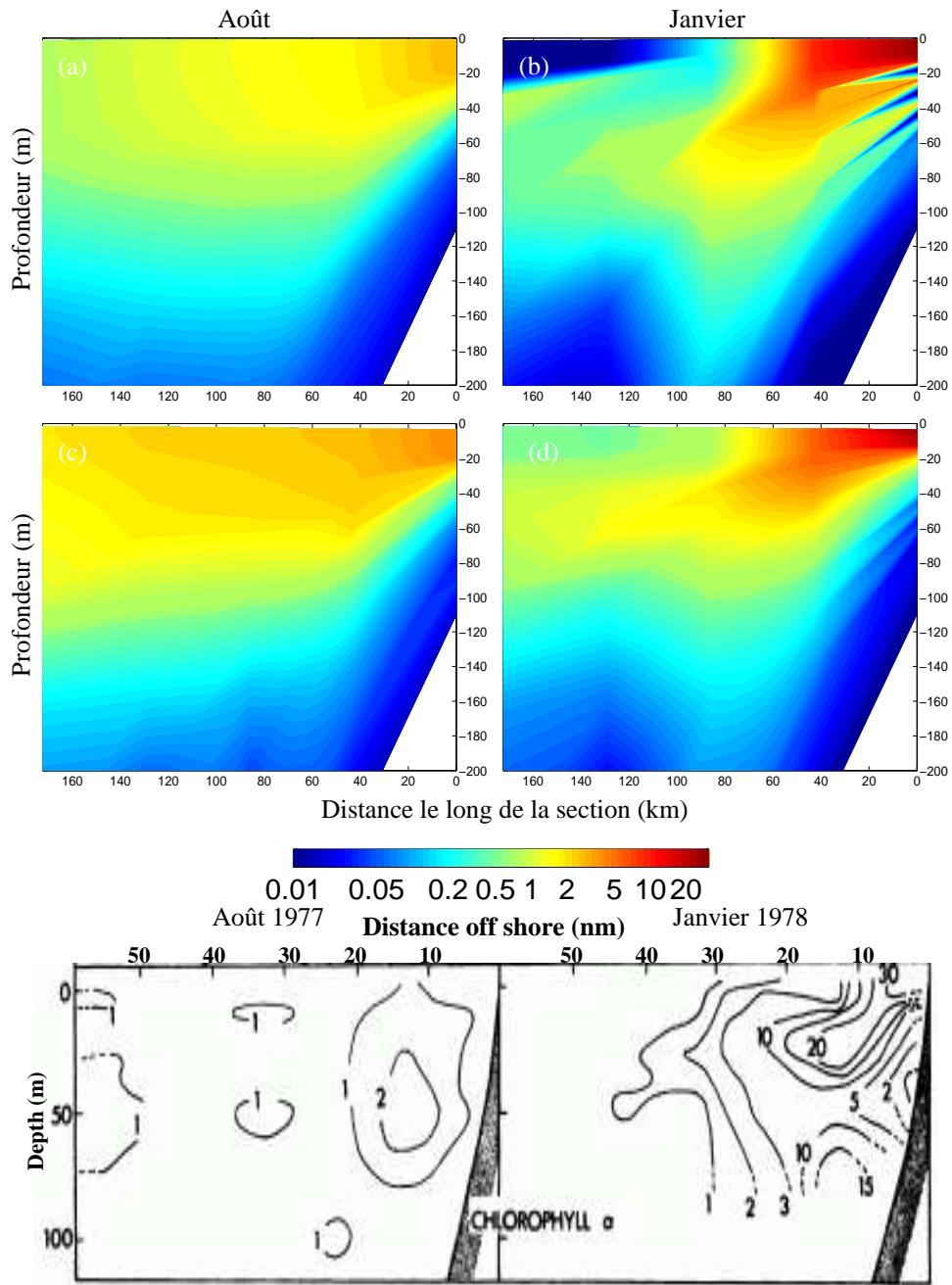


Figure 3.9: Distribution verticale de la chlorophylle (mg Chla m^{-3}) le long du transect 28: (a,b) modèle NPZD; (c,d) modèle à double compartiment. Les graphes inférieurs représentent les données *in situ* de (Shannon et al. 1984).

m^{-3} s'établissent entre 40 et 80 m pour le modèle NPZD et entre 40-50 m pour le modèle à double compartiment. Au-dessous on observe une diminution assez nette des concentrations avec la profondeur. Dans le modèle à double compartiment, l'enrichissement des couches superficielles en chlorophylle par rapport au modèle NPZD est essentiellement dû aux organismes phytoplanctoniques de petite taille, comme le montrent les sections des flagellés et des diatomées (Figures 3.11a,b).

En automne, les concentrations simulées par le modèle NPZD de 0-40 km le long de la section restent relativement faibles par rapport au modèle à double compartiment, avec des concentrations $<0.2 \text{ mg Chla m}^{-3}$ contre $\sim 1 \text{ mg Chla m}^{-3}$ dans la colonne d'eau 0-60 m (Figure 3.10c,d). Plus au large on observe une remontée des fortes valeurs de chlorophylle vers les couches de surface, et la mise en place de l'homogénéisation de la colonne d'eau par rapport à l'été. Le maximum de sub-surface ($>2 \text{ mg Chla m}^{-3}$) s'établit entre 40 et 60 m pour le modèle NPZD. Cette remontée vers la surface est beaucoup plus prononcée dans le modèle à double compartiment où la distribution de la chlorophylle apparaît beaucoup plus homogène. La distribution de la chlorophylle dérivée des deux organismes phytoplanctoniques (Figures 3.11c,d) confirme les résultats décrits pour l'été.

En hiver, la remontée du maximum de chlorophylle vers les couches supérieures s'accentue (Figures 3.10e,f). Contrairement à l'été, la distribution de la chlorophylle en hiver est pratiquement uniforme dans les 60 premiers mètres de la colonne d'eau avec des concentrations d'environ 2 mg Chla m^{-3} . La section de la chlorophylle dérivée des flagellés montre des couches superficielles enrichies dont le maximum se situe entre 80 et 180 km au large, tandis que le maximum dérivée des diatomées reste localisé entre 60 et 80 km de la côte (Figures 3.11e,f).

Au printemps, le maximum de sub-surface simulé en été se rétablit entre 60-80 m pour le modèle NPZD, et entre 40-60 m pour le modèle à double compartiment (Figures 3.10g,h). Les tendances de la distribution verticale de la chlorophylle sont les mêmes qu'en été. A cette saison, il apparaît clairement que l'enrichissement des couches de surface en chlorophylle simulé par le modèle à double compartiment est essentiellement dû à la distribution des flagellés, les diatomées montrent des concentrations relativement faibles dans les couches de surface 0-20 m (Figures 3.11g,h).

Pour compléter cette analyse de la distribution verticale de la chlorophylle sur le banc des Aiguilles, nous présentons également *les sections verticales de nitrate le long du même transect*. En été, les couches de surface (0-40 m) sont très pauvres en nitrate aussi bien dans le modèle NPZD que dans le modèle à double compartiment, avec des concentrations inférieures à $0.02\text{-}0.04 \text{ mmol N m}^{-3}$ (Figure 3.12a,b). La nitracline s'établit

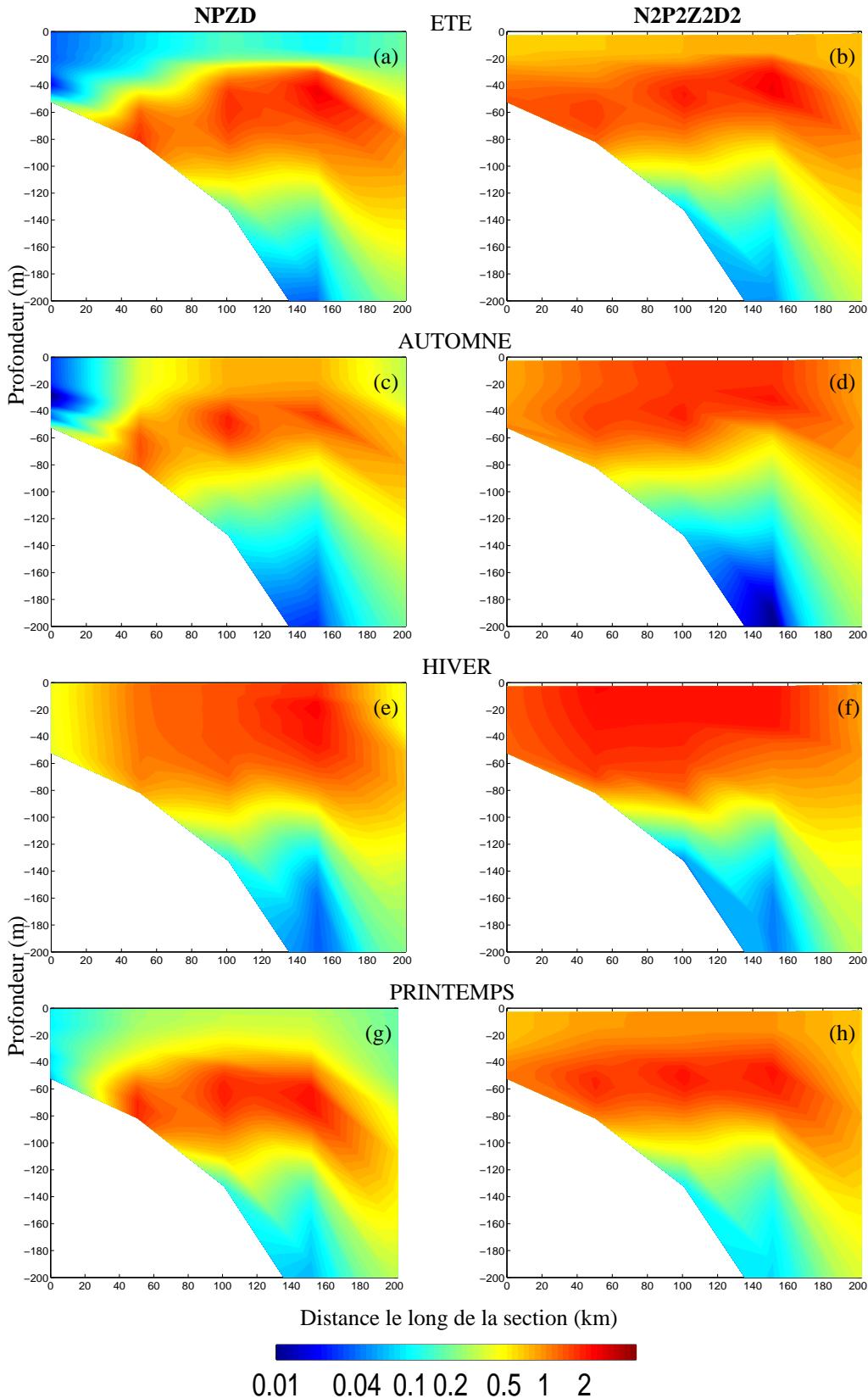


Figure 3.10: Section verticale saisonnière de la chlorophylle *a* (mg Chla m^{-3}) sur le banc des Aiguilles de l'écosystème d'upwelling du Benguela sud: (à gauche) modèle NPZD; (à droite) modèle à double compartiment.

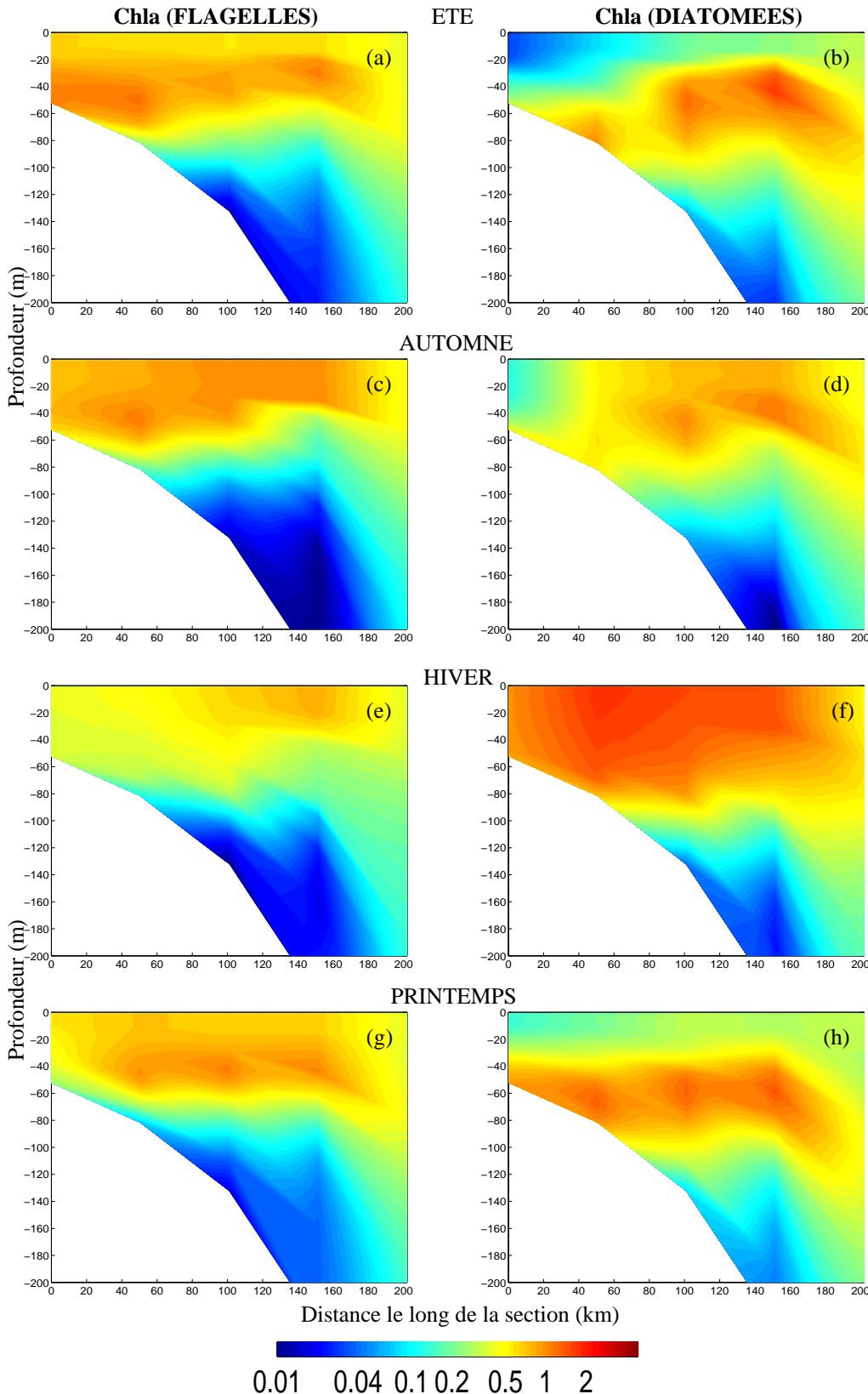


Figure 3.11: Section verticale saisonnière simulée des deux compartiments phytoplanctoniques (mg Chla m^{-3}) le long du transect 76 sur le banc des Aiguilles de l'écosystème du Benguela sud: (à gauche) nanophytoplancton (flagellés); (à droite) microphytoplancton (diatomées).

en-dessous de 60 m à la côte, puis elle remonte à 40 m de profondeur entre 40 et 160 km au large, et enfin s'approfondit jusqu'à 80 m. Le gradient de nitrate surface/profondeur est très marqué en été. En effet, du fait de la forte stratification de la colonne d'eau sur le banc des Aiguilles, l'apport de nutriments des couches profondes est limité, voire inexistant. D'après Brown (1992), la stabilité de la colonne d'eau est liée aux dynamiques physiques qui contrôlent la distribution de la chlorophylle.

En automne, les modèles simulent une nette remontée de la nitracline vers les couches de surface, ce qui se traduit par un net enrichissement de la couche 0-40 m en nitrate (Figures 3.12c,d). Cet enrichissement est particulièrement visible entre 50 et 180 km au large où les concentrations avoisinent 0.5 mmolN m^{-3} en automne contre $0.01 \text{ mmolN m}^{-3}$ en été. A partir de 180 km au large, nous observons à nouveau un approfondissement de la nitracline jusqu'à environ 60 m de profondeur. L'automne marque surtout le début d'homogénéisation de la colonne sur le banc des Aiguilles (Shannon and O'Toole 1999).

Cette tendance à la remontée de la nitracline s'accentue en hiver, avec une nitracline moins marquée vers les couches de surface et un apport très net de nitrate dans la colonne d'eau 0-60 m (Figures 3.12e,f). Le gradient de nitrate est plus diffus avec l'homogénéisation de la colonne d'eau, surtout dans le modèle à double compartiment où le processus de nitrification contribue à augmenter les concentrations en nitrate dans la couche euphotique.

Au printemps, la distribution de nitrate simulée dans la colonne d'eau montre les mêmes caractéristiques qu'en été, avec des couches de surface relativement pauvres en nitrate et le renforcement du gradient de nitrate entre la surface et la profondeur (Figures 3.12g,h).

Durant toutes les saisons, nous avons remarqué que les concentrations en nitrate simulées par le modèle à double compartiment dans les couches superficielles étaient supérieures à celles du modèle NPZD. Cela vient directement de la nitrification, et indirectement des processus biogéochimiques tels que l'excrétion du zooplancton, et la reminéralisation de la matière organique particulaire, surtout la reminéralisation des particules à faible vitesse de sédimentation qui restent dans la couche euphotique.

Comparaison avec les données *in situ*

Nous avons effectué deux sections verticales de chlorophylle le long du transect 76, en Août et en Janvier, afin de comparer les résultats des modèles aux observations *in situ* de Shannon *et al.* (1984) lors du programme CELP. En Août (hiver), les modèles simulent une distribution homogène de la chlorophylle dans la colonne d'eau 0-60 m, avec

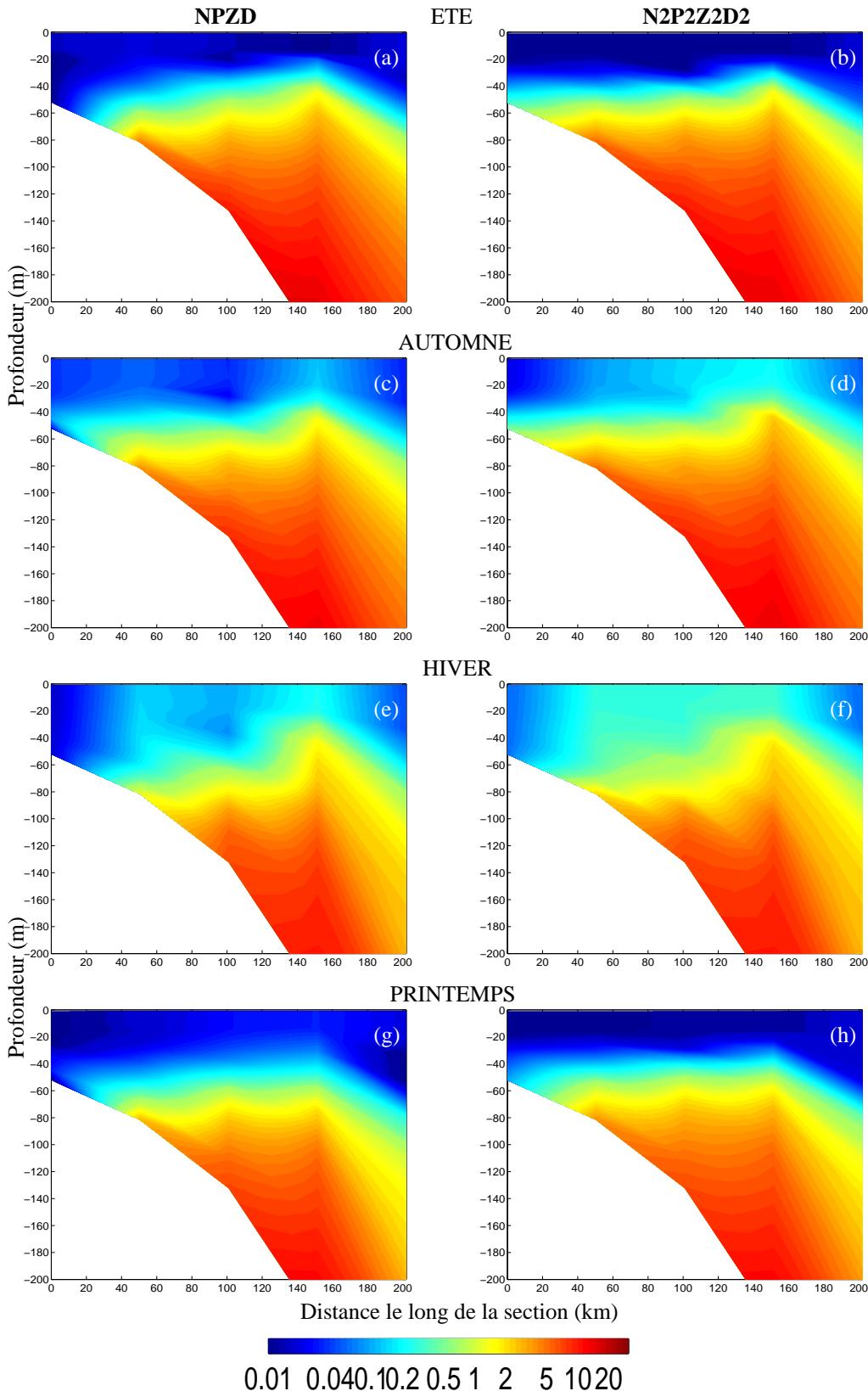


Figure 3.12: Section verticale saisonnière simulée des nitrates (mmolN m^{-3}) sur le banc des Aiguilles de l'écosystème d'upwelling du Benguela sud: (à gauche) modèle NPZD; (à droite) modèle à double compartiment.

des concentrations de l'ordre de 0.5 à 2 mg Chla m⁻³ de la côte au large (Figures 3.13a,c) conformément aux observations où les concentrations varient de 3 à 1 mg Chla m⁻³ de la côte à 111 km au large. Cette distribution homogène de la chlorophylle est liée au brassage hivernal qui a lieu pendant cette période. En effet, Shannon *et al.* (1984) ont montré que le gradient de température était inférieur à 0.6°C entre la surface et le fond le long de cette section, ce qui indique un mélange vertical important. Ce mélange vertical permet aux nutriments accumulés dans les couches profondes d'atteindre les couches superficielles et induit des concentrations en chlorophylle relativement élevées dans la couche 0-50 m (0-60 m pour les modèles).

En Janvier (été), les résultats du modèle NPZD montrent une couche de surface (0-20 m) relativement pauvre en chlorophylle (<0.2 mg Chla m⁻³) par rapport au modèle à double compartiment (0.5-1 mg Chla m⁻³) (Figures 3.13b,d). Le déficit en chlorophylle dans le modèle NPZD est accentué dans la zone côtière. Shannon *et al.* (1984) ont également observé des concentrations en chlorophylle modérées de l'ordre de 1 mg Chla m⁻³ dans la couche 0-20 m. Les modèles NPZD et à double compartiment simulent un maximum de sub-surface (>2 mg Chla m⁻³) assez net entre 40-80 m et 40-60 m de profondeur respectivement. Ces résultats sont en accord avec les observations *in situ* où un maximum de sub-surface (2 mg Chla m⁻³) s'établit entre 50-70 m. Il en résulte un gradient de chlorophylle surface/profondeur bien marqué. Ce gradient surface/profondeur est surtout lié à la forte stratification de la colonne d'eau en été. Shannon *et al.* (1999) rapportent que la production du phytoplancton sur le banc des Aiguilles serait contrôlée par la dynamique thermocline/nitracline. Ils ont également décrit en été un maximum de subsurface qui se situe à 40 m de profondeur, ce qui conforte nos résultats.

3.7 Production primaire

3.7.1 Production primaire annuelle

La production primaire (exprimée en gC m⁻² j⁻¹) est calculée en utilisant le taux de croissance du phytoplancton (équation 2.3.5 pour le modèle NPZD et l'équation équivalente pour le modèle à double compartiment) et le rapport conventionnel de Redfield C/N de 6.625. La production primaire ainsi simulée est calculée tous les cinq jours et intégrée sur la colonne d'eau 0-65 m, 65 m correspondant généralement à la profondeur de la couche euphotique. Dans le modèle à double compartiment, la production primaire est la somme de la production nouvelle basée sur l'assimilation des nitrates (Dugdale and Goering 1967) et de la production de régénération basée sur l'assimilation de l'ammonium pour les deux organismes phytoplanctoniques.

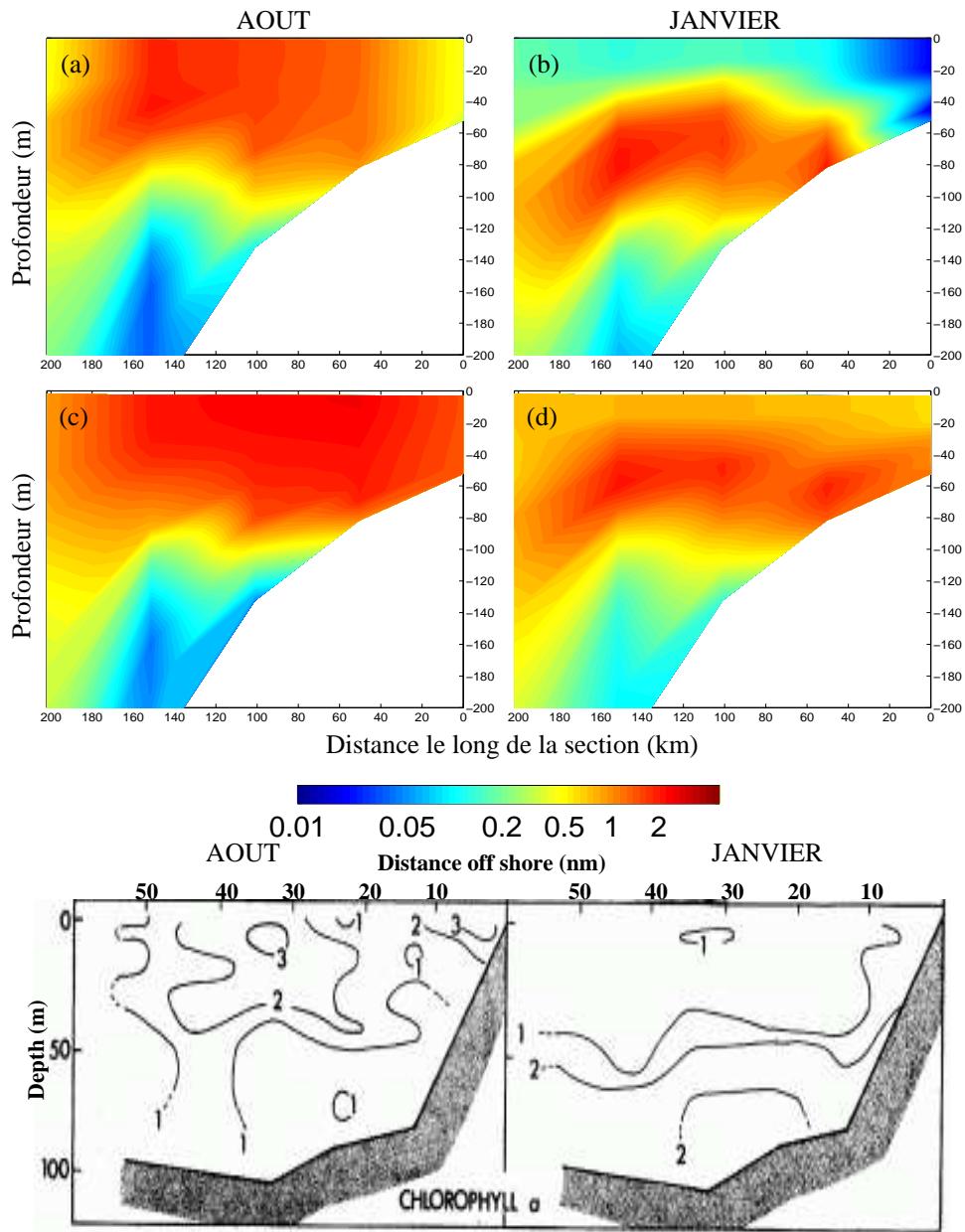


Figure 3.13: Section verticale de la chlorophylle simulée (mg Chla m^{-3}) le long du transect 76 du banc des Aiguilles: (a,b) modèle NPZD; (c,d) modèle à double compartiment; données *in situ* de Shannon et al. (1984).

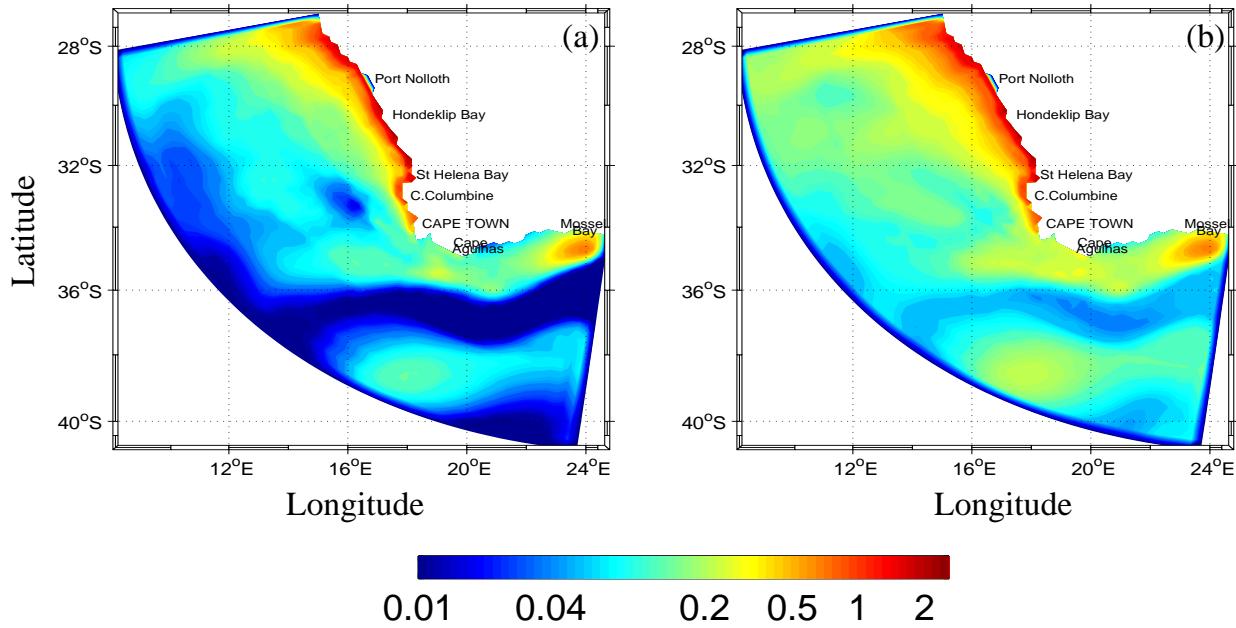


Figure 3.14: Production primaire annuelle simulée ($\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$) dans l'écosystème du Benguela sud, intégrée sur la colonne d'eau 0-65 m; (a) modèle NPZD; (b) modèle à double compartiment.

La production primaire annuelle simulée par les deux modèles varie entre 1 et 2 $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ le long de la côte ouest entre 28°S et 35°S (Figure 3.14). Le maximum simulé est de l'ordre de 2.6 $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ dans les zones où l'upwelling est le plus intense (baie de St Hélène et autour de Oranjemund). Cette valeur est similaire à l'estimation de 2.5 $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ faite dans la couche euphotique par Carr (2002). Dans le système d'upwelling du Benguela sud (31°S-36°S), Shannon et Field (1985) ont obtenu une production annuelle moyenne de 2.8 $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ dans la couche 0-40 m. Ware (1992) a calculé dans l'écosystème du Benguela entre 20°S-35°S, une production primaire annuelle de 2 $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$; Shannon et O'Toole (1999) ont trouvé une valeur similaire dans la zone comprise entre 28°S-34°S. Pitcher et Boyd (1996) ont estimé un taux annuel de production primaire compris entre 2.1 et 3.9 $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$. Ces résultats montrent que les deux modèles sont capables de simuler correctement la production primaire mesurée et/ou dérivée des satellites dans la région d'upwelling du Benguela.

Les modèles simulent une diminution de la production primaire de la côte vers le large avec des valeurs inférieures à 0.05 $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$, voire 0.01 $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ dans les eaux oligotrophes à la limite du domaine du modèle. Tout comme pour la distribution horizontale de la chlorophylle, l'extension offshore de la production primaire est plus importante dans le modèle à double compartiment que dans la version NPZD, d'où un gradient côte/large moins marqué dans le modèle à double compartiment.

Sur le banc des Aiguilles, la production primaire annuelle simulée par les deux modèles est relativement faible comparée aux valeurs de la côte ouest, exceptée pour la zone comprise entre 22°E et 24°E où elle atteint $0.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour les deux versions du modèle. Néanmoins dans les autres zones, le modèle à double compartiment simule des valeurs de production primaire nettement supérieures à celles du modèle NPZD ($0.2\text{-}0.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ comparés à $0.05\text{-}0.2 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$).

Au large du banc des Aiguilles, la production primaire simulée présente des valeurs modestes tout comme dans les eaux oligotrophes du large le long de la côte ouest. Notons que dans la région comprise entre 37°S et 40°S d'une part, et 16°E et 24°E, d'autre part, la production primaire montre un net regain, même si elle reste relativement modérée. Néanmoins, dans cette zone, les valeurs de production primaire simulées par le modèle NPZD sont nettement inférieures à celles du modèle à double compartiment. De façon générale, la production primaire simulée montre les mêmes tendances que celles décrites pour la distribution horizontale de la chlorophylle *a* avec un contraste persistant entre la côte ouest (région très productive) et le banc des Aiguilles (région à production modérée) d'une part, et entre la côte et le large d'autre part.

3.7.2 Production primaire saisonnière

Nous présentons ici l'évolution saisonnière de la production primaire simulée par les deux modèles biogéochimiques (Figure 3.15). En été, l'essentiel de la production primaire reste confiné à la côte, avec notamment de très fortes valeurs dans les zones où l'upwelling est le plus intense. Ces fortes productions sont essentiellement simulées le long de la côte ouest, notamment dans la baie de St Hélène et dans les régions autour de Hondeklip Bay et au nord de Port Nolloth, avec des valeurs comprises entre $2\text{-}5 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Figures 3.15a,b). Ces résultats sont en accord avec les estimations de la production primaire de Demarcq *et al.* (2005) réalisées à partir de la distribution de la Chla de surface donnée par le satellite SeaWiFS, et de profils analytiques de la chlorophylle à partir de variables environnementales (Hastie *et al.* 1990; Richardson *et al.* 2002). En effet, Demarcq *et al.* ont estimé un maximum de production primaire intégrée sur la couche euphotique de l'ordre de $5\text{-}6 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ le long de la côte ouest. Dans le modèle NPZD l'isobathe 200 m délimite parfaitement la limite de $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ le long de la côte ouest, tandis qu'au nord du domaine du modèle à double compartiment, cette limite s'étend un peu au-delà de l'isobathe 500 m. De la côte au large, les modèles simulent une diminution très nette de la production primaire, jusqu'à des valeurs très faibles ($<0.05 \text{ gC.m}^{-2}.j^{-1}$) dans les eaux oligotrophes du large. Il en résulte un gradient côte/large assez marqué. Ce gradient est aussi bien visible dans les estimations de Demarcq *et al.* (2005).

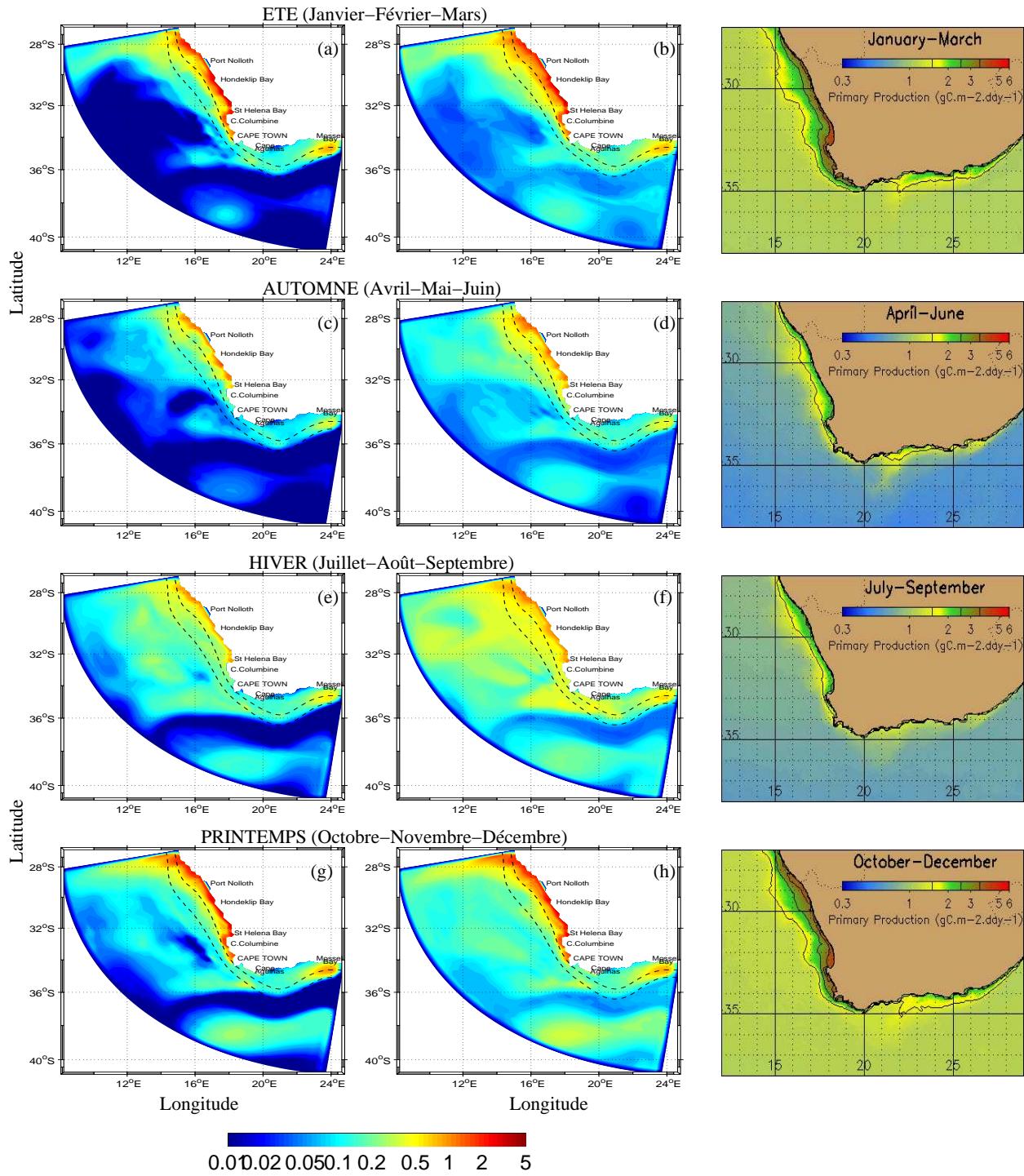


Figure 3.15: *Production primaire saisonnière simulée ($\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$) dans l'écosystème du Benguela sud, intégrée sur la colonne d'eau 0-65 m: (a,c,e,g) modèle NPZD; (b,d,f,h) modèle à double compartiment. La dernière colonne représente les estimations de production primaire faites par Demarcq *et al.* (2005) à partir de la Chla de surface donnée par SeaWiFS et de profils analytiques de la chlorophylle dans la couche euphotique.*

La production primaire est modérée sur le banc des Aiguilles, avec des valeurs inférieures à $0.2 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ sur le plateau continental, même si dans sa partie orientale, elle atteint des valeurs de l'ordre de $0.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ aussi bien dans le modèle NPZD que dans le modèle à double compartiment, contre $2-2.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ donné par Demarcq *et al.* (2005). Au-delà de l'isobathe 500 m, la production simulée est très faible avec des concentrations inférieures à $0.02 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

En automne, la production primaire simulée est en nette diminution par rapport aux valeurs simulées en été; en effet, le long de la côte ouest elle passe de $5 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en été à près de $2 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en automne, soit un facteur d'ordre 2 entre les deux saisons (Figures 3.15c,d). En outre, les fortes valeurs simulées entre Cape Columbine et Cape Town disparaissent pour laisser place à des concentrations modérées de l'ordre de $0.2-0.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. La diminution des valeurs de production primaire est aussi visible dans le nord du domaine du modèle, au-delà de 28°S . Les résultats de Demarcq *et al.* (2005) soulignent également cette diminution de la production entre l'été et l'automne. En outre, leurs résultats montrent également une atténuation du gradient côte/large avec une extension de la production primaire vers le large, même si les valeurs restent modérées par rapport à la côte. Le contraste entre la côte ouest le banc des Aiguilles persiste avec une faible production sur le banc des Aiguilles.

En hiver, les tendances décrites en automne se confirment avec notamment la persistance de la disparité entre la côte ouest et le banc des Aiguilles d'une part, et l'atténuation du gradient côte/large d'autre part (Figures 3.15e,f). Sur l'ensemble du domaine du modèle, les valeurs de production primaire simulées par le modèle à double compartiment sont nettement supérieures à celles du modèle NPZD. Dans la corne du continent, entre Cape Columbine et la partie centrale du banc des Aiguilles, la production primaire simulée est nettement plus forte qu'en automne, surtout dans le modèle à double compartiment.

Au printemps, l'essentiel de la production primaire se confine le long de la côte ouest et ne s'étend pratiquement pas au-delà de l'isobathe 200 m, sauf dans le nord du domaine (au-dessus de 28°S) où le plateau continental est très étroit. Les caractéristiques de la distribution spatiale sont sensiblement les mêmes qu'en été, à la différence qu'au printemps, le gradient entre la côte et le large est moins marqué. Les valeurs de production primaire sont du même ordre de grandeur qu'en été (Figures 3.15g,h).

De façon générale, la distribution de la production primaire suit les mêmes tendances que celles de la chlorophylle *a*, avec une saisonnalité bien marquée au cours de l'année, un gradient côte/large plus ou moins développé selon les saisons, et un contraste prononcé entre la côte ouest et le banc des Aiguilles.

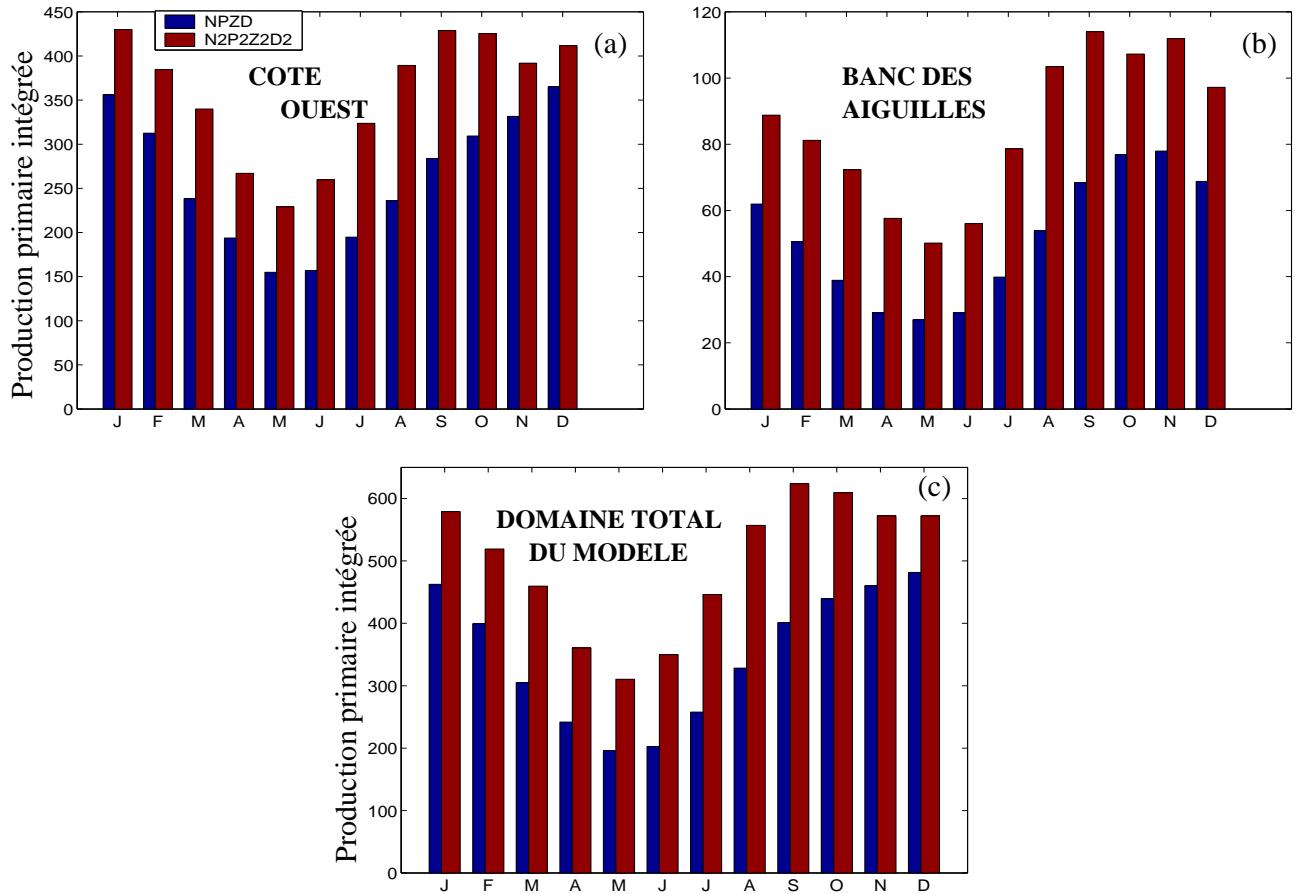


Figure 3.16: Evolution temporelle de la production primaire intégrée ($\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$) sur la colonne d'eau 0-65 m.

3.7.3 Evolution temporelle de la production primaire intégrée sur le domaine

Dans cette section, nous avons fait la distinction entre la côte ouest et le banc des Aiguilles en raison de leur fonctionnement différent. Sur la côte ouest, la production primaire intégrée montre un maximum en été (Décembre-Janvier) de 350 et 430 gC m⁻² j⁻¹ dans les modèles NPZD et à double compartiment respectivement (Figure 3.16a). Après Janvier, la production diminue progressivement et atteint son minimum en automne (Mai-Juin) avec des valeurs de 150-230 gC m⁻² j⁻¹. Puis, la production augmente de nouveau, progressivement jusqu'à un second maximum au printemps (Septembre-Octobre). A noter que ce second maximum n'est pas simulé par le modèle NPZD.

Sur le banc des Aiguilles, l'évolution temporelle de la production primaire intégrée montre des tendances différentes de celles décrites pour la côte ouest, avec notamment un pic au printemps (Novembre) de l'ordre de 80 gC m⁻² j⁻¹ pour le modèle NPZD, et un maximum à cheval entre la fin de l'hiver (Septembre) et le début du printemps (Novembre) pour le modèle à double compartiment (Figure 3.16b). En revanche, les deux modèles simulent un minimum bien marqué en automne, au mois de Mai.

Le contraste entre la côte ouest et le banc des Aiguilles, décrit dans les sections précédentes aussi bien pour la distribution de la chlorophylle *a* que pour la production primaire, se renforce avec notamment une différence d'ordre 5 entre les deux provinces. Ces résultats sont conformes à ceux de Demarcq *et al.* (2005) qui décrivent des tendances similaires, avec notamment un minimum bien marqué en automne et un maximum au printemps et/ou en été. Demarcq *et al.* montrent également que le cycle de la production primaire intégrée est largement contrôlé par le PAR (Photosynthetical Active Radiation) comme nous l'avons déjà souligné.

Sur l'ensemble du domaine, le cycle de la production primaire intégrée reste largement calquée sur celui de la côte ouest, avec notamment un maximum en été au mois de Janvier et un second maximum persistant entre Septembre-Octobre (Figure 3.16c). De façon générale, il ressort de l'analyse de ces résultats que la production primaire intégrée simulée par le modèle à double compartiment est nettement supérieure à celle simulée par le modèle NPZD tout au long de l'année, et quelque soit la région considérée, côte ouest ou banc des Aiguilles.

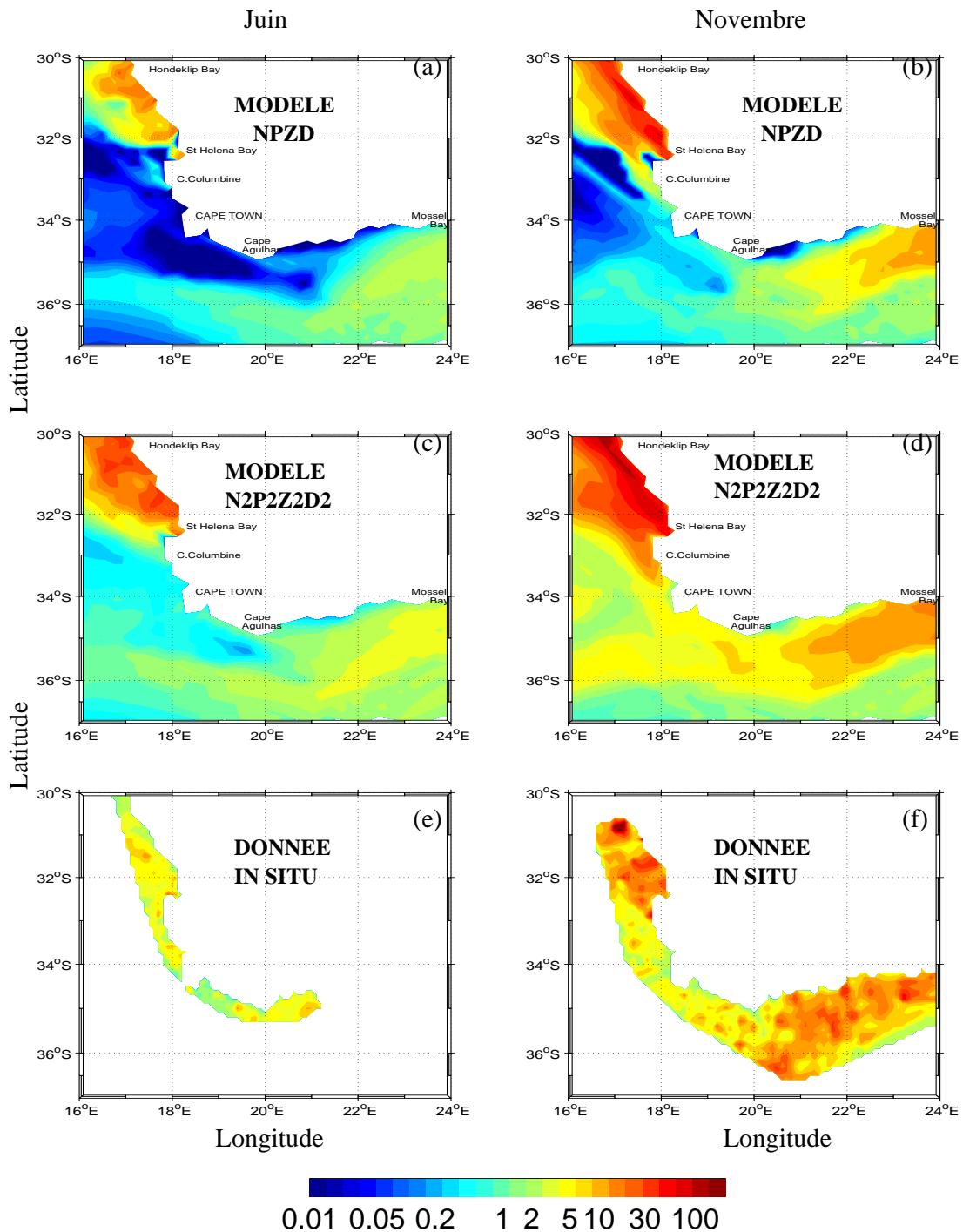


Figure 3.17: Distribution horizontale de la biomasse du mésozooplancton (mmolN m^{-2}) intégrée sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau.

3.8 Distribution spatio-temporelle du zooplancton

3.8.1 Distribution horizontale

Les copépodes jouent un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème du Benguela. Ils constituent les proies principales des anchois dans le sud Benguela et ont été de ce fait le groupe de zooplancton le plus étudié. Nous examinons ici la distribution horizontale de la biomasse simulée du mésozooplancton (copépodes), intégrée sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau, pour les mois de Juin et de Novembre, en comparaison aux observations climatologiques disponibles pour 1988-2000. Ces observations climatologiques représentent des moyennes inter-annuelles des biomasses des copépodes échantillonnés surtout sur le plateau continental du Benguela sud. Ces données ne couvrent pas tout le domaine du modèle et il y a très peu de données disponibles en automne (Juin) par rapport au printemps (Novembre). La distribution du microzooplancton (ciliés) du modèle à double compartiment n'est pas présentée ici, les données *in situ* disponibles dans le cadre de cette étude ne concernant que les copépodes.

En automne (Juin), la biomasse du mésozooplancton simulée par les deux modèles biogéochimiques le long de la côte ouest est sur-estimée par rapport aux observations *in situ* (Figures 3.17a,c,e). Les valeurs simulées atteignent $30\text{-}50 \text{ mmolN.m}^{-2}$ au nord de la baie de St Hélène, alors que les valeurs *in situ* sont plutôt de l'ordre de $5\text{ à }10 \text{ mmolN.m}^{-2}$. Cette sur-estimation des biomasses est beaucoup plus forte dans le cas du modèle à double compartiment. Cependant, en certains endroits de la côte ouest, notamment dans la baie de St Hélène et dans la zone comprise entre $31\text{-}31.7^\circ\text{S}$ et $17\text{-}17.5^\circ\text{E}$, les résultats des modèles apparaissent en bon accord avec les observations. Les deux modèles simulent une extension au large du zooplancton. Cette extension est beaucoup plus prononcée dans le modèle à double compartiment, probablement à cause de la distribution des proies de copépodes, en particulier des flagellés qui ont une extension très large dans le domaine. Cependant, il est difficile de discuter du réalisme de cette extension vers le large car la couverture des données est très limitée. L'absence de migration verticale dans nos modèles pourrait exacerber cette extension. En effet, en migrant verticalement dans le sous-courant de l'upwelling, le zooplancton pourrait limiter son advection offshore.

Durant le printemps austral (Novembre), tant la distribution spatiale que la biomasse des copépodes simulées par le modèle à double compartiment sont remarquablement similaires à celles des observations *in situ* (Figures 3.17d,f). Le modèle NPZD simule une distribution similaire, mais la biomasse est nettement sous-estimée par rapport aux données (Figure 3.17b). Les modèles simulent des concentrations élevées de copépodes, à 33°S au nord de la côte ouest (100 mmolN.m^{-2}) et sur le banc des Aiguilles entre $21\text{-}24^\circ\text{E}$ (50 mmolN.m^{-2}), en très bon accord avec les biomasses de zooplancton issues des données climatologiques *in situ*. Par contre, dans la zone située dans la corne du continent entre

la côte ouest et le banc des Aiguilles (de 33°S vers 21°E), le modèle NPZD sous-estime largement les biomasses de zooplancton observées.

Ces résultats montrent la saisonnalité bien prononcée de la distribution du mészooplancton, comme nous l'avons déjà décrite pour la chlorophylle. Cette saisonnalité est également décrite dans bon nombre d'études de l'écosystème du Benguela sud. En automne et en hiver, lorsque l'upwelling est minimum, les copépodes tendent à être concentrés à la côte (Hutchings 1981; Pillar 1986; Verheye and Field 1992). Durant la saison d'upwelling (Septembre-Mars), le transport d'Ekman entraîne les copépodes au large, ce qui donne des concentrations importantes au-delà du plateau continental, au voisinage de la zone frontale qui se forme après des événements d'upwelling prolongés (Hutchings et al. 1986).

3.8.2 Cycles saisonniers de la biomasse intégrée du zooplancton

Nous avons sélectionné différentes zones à travers le domaine du modèle pour l'analyse de l'évolution temporelle de la biomasse de zooplancton. La localisation géographique de ces zones est illustrée par la Figure 3.18a. Les zones 1 et 2 sont situées sur le plateau continental de la côte ouest, respectivement autour de la région de Hondeklip Bay (30°S-17°E), et entre Cape Town et Cape Columbine. La zone 3 se trouve au large de la côte ouest. La zone 4 est située dans une troisième région: sur le plateau continental, dans la partie centrale du banc des Aiguilles. Du fait du fonctionnement différent des trois régions sélectionnées (le plateau continental de la côte ouest, le large de la côte ouest, et le plateau continental du banc des Aiguilles) la variabilité spatiale sera assez prononcée.

La dynamique du zooplancton montre une variabilité bien marquée aussi bien dans l'espace que dans le temps. Quelques soient les zones sélectionnées, le modèle à double compartiment simule des biomasses plus élevées et plus réaliste que le modèle NPZD. Nous insisterons donc sur les résultats du modèle à double compartiment pour la suite de cette section.

Sur le plateau continental le long de la côte ouest, les cycles saisonniers de la biomasse du zooplancton diffèrent nettement entre les zones 1 et 2. Dans la zone 1, le maximum a lieu en été (Janvier-Février) avec des concentrations de l'ordre de 80 mmolN.m⁻² pour le modèle NPZD et 110 mmolN.m⁻² (copépodes) pour le modèle à double compartiment (Figure 3.18b). La biomasse diminue ensuite progressivement jusqu'à des valeurs minimales en hiver (Juillet-Septembre). Puis, au printemps, elle montre une reprise très nette avec des concentrations modérées de l'ordre de 50 et 90 mmolN.m⁻² (copépodes) dans le modèle NPZD et dans le modèle à double compartiment respectivement. Dans ce dernier modèle, l'évolution du microzooplancton (ciliés) est relativement modérée, et

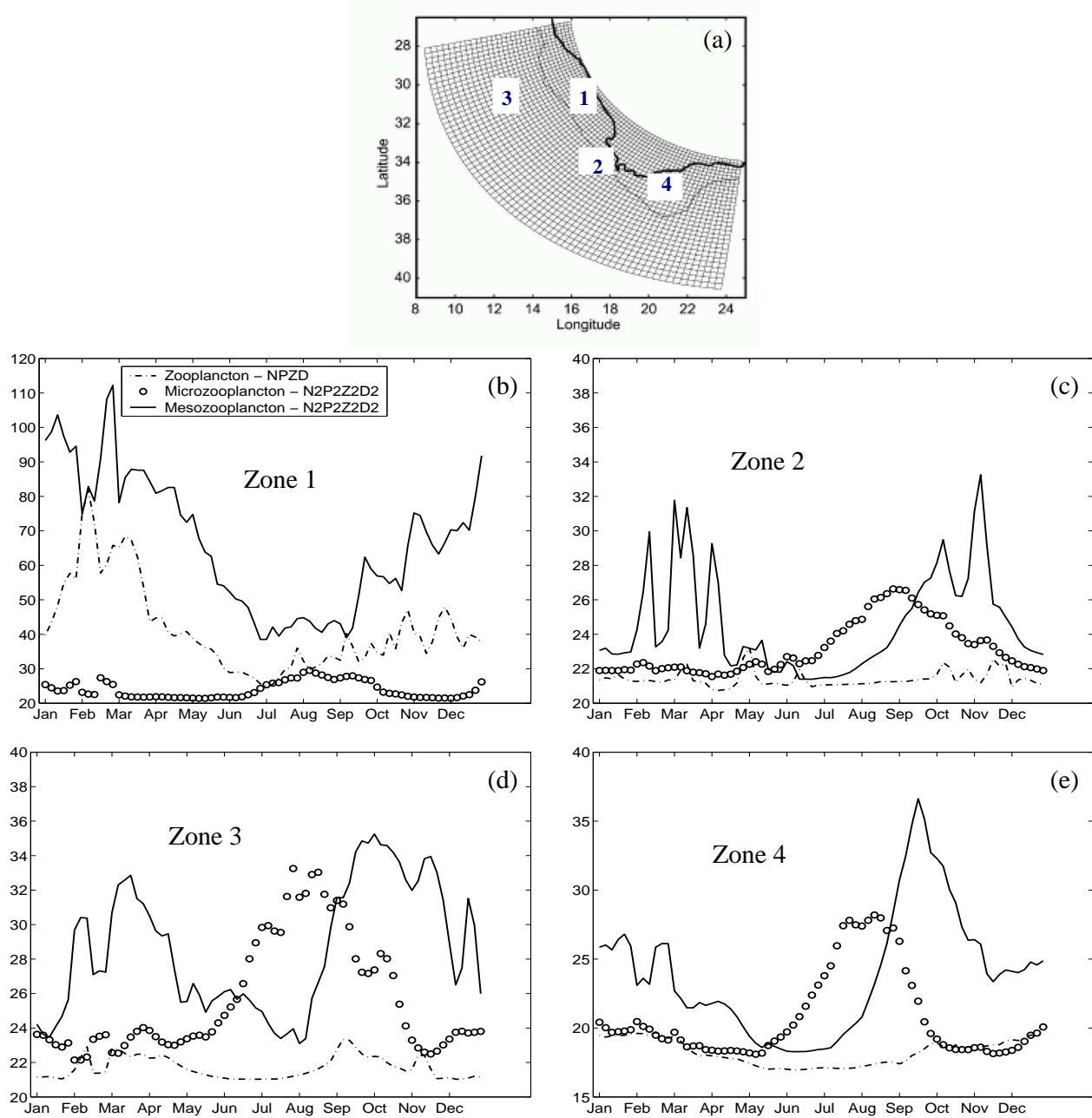


Figure 3.18: Cycle saisonnier de la biomasse du zooplancton intégrée (mmolN m^{-2}) sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. Ces correspondent aux concentrations moyennes simulées dans différentes zones à travers le domaine du Benguela sud dont la localisation géographique est sur le graphe (a). Noter la différence d'échelle de l'axe des biomasses pour le graphe (b).

en déphasage avec le cycle des copépodes. En effet, d'automne en hiver, nous avons une augmentation des concentrations de ciliés alors que celles des copépodes sont plus faibles.

Dans la zone 2, l'évolution temporelle de la biomasse des copépodes montre des pics bien distincts en été et au printemps, de $32\text{-}33 \text{ mmolN.m}^{-2}$ (Figure 3.18c). Les concentrations minimales de l'ordre de 21 mmolN.m^{-2} sont enregistrées en hiver au mois de Juillet. Ici aussi, l'évolution temporelle du microzooplancton est en déphasage par rapport à celle du mésozooplancton, avec notamment un pic bien marqué des ciliés à la fin de l'hiver qui précède le pic printannier des copépodes. Andrews et Hutchings (1980) ont mené une campagne d'échantillonnage d'Octobre 1970 à Mars 1973 dans la zone 2; ils ont observé les mêmes tendances bimodales que celles des copépodes simulées par le modèle à double compartiment. Les concentrations maximales simulées par ce modèle sont proches des valeurs trouvées par Andrews et Hutchings (1980), 4-5 g de poids sec m^{-2} (soit $28\text{-}36 \text{ mmolN m}^{-2}$), alors que le modèle NPZD sous-estime ces concentrations. Le zooplancton simulé par le modèle NPZD montre très peu de variations saisonnières; ceci est principalement dû à la faible biomasse de zooplancton simulée dans cette zone. Cette différence entre les deux configurations du modèle biogéochimique est importante en ce sens que la zone sud de la côte ouest correspond à la route des larves de poissons pélagiques entre la zone de ponte (Banc des Aiguilles) et la zone de nurserie (baie de St Hélène).

Dans la zone 3 située au large de la côte ouest, l'évolution temporelle de la biomasse du zooplancton est similaire à celle décrite dans la zone 1, avec deux pics distincts en été et au printemps, même si les concentrations restent relativement faibles par rapport à celles trouvées dans la zone côtière. A noter que les concentrations des copépodes et des ciliés sont du même ordre de grandeur dans cette zone.

Sur le banc des Aiguilles, dans la zone 4, la biomasse du mésozooplancton montre un pic en été, suivi d'une diminution très nette en automne-hiver (minimum entre juin-juillet), puis elle augmente progressivement jusqu'à un second pic au début du printemps (Octobre), plus important que le pic estival. La biomasse des ciliés diminue progressivement de l'été jusqu'à son minimum au mois de mai à partir duquel elle augmente pour atteindre son maximum en Août. Dans cette partie ouest du banc des Aiguilles, les tendances décrites précédemment se confirment, avec un pic printannier des copépodes, précédé du pic hivernal des ciliés. Verheye *et al.* (1992) décrivent un cycle annuel bien net de la biomasse des copépodes de l'écosystème du Benguela sud, avec des maxima d'été et des minima d'hiver qui sont des réponses au cycle saisonnier de la production primaire, qui est elle-même influencée par le cycle de fluctuations saisonnières de l'intensité de l'upwelling (Andrews and Hutchings 1980).

Ces résultats montrent que l'évolution de la biomasse du micro- et du mésozooplancton diffèrent dans le temps et dans l'espace. En outre les biomasses simulées sont généralement plus fortes pour les copépodes que pour les ciliés dans tout le domaine du modèle. Shannon et O'Toole (1999) ont décrit le système d'upwelling du Benguela comme étant un système dominé par les petits crustacés, notamment les copépodes et les euphausiacés.

3.9 Implications pour la survie des larves des petits pélagiques

Comme nous l'avons indiqué dans l'Introduction, l'objectif de la simulation de la distribution spatio-temporelle de la production primaire et secondaire était la représentation en trois dimensions spatiales de l'environnement trophique des larves de petits pélagiques dans l'écosystème du Benguela sud. Les deux versions du modèle biogéochimique couplées au modèle hydrodynamique ROMS simulent de façon réaliste la distribution spatio-temporelle de la chlorophylle dans l'écosystème du Benguela sud.

Sur le banc des Aiguilles, qui est la zone de ponte des sardines et des anchois, les modèles NPZD et à double compartiment donnent une structure verticale en bon accord avec les observations en hiver et en automne, lorsque la colonne d'eau est bien homogénéisée, et en été lorsque la stratification induit un maximum de chlorophylle de sub-surface entre 40-60 m, tout comme au printemps. Cependant les deux modèles sous-estiment les concentrations en chlorophylle en comparaison avec les données SeaWiFS. Les concentrations simulées par le modèle à double compartiment semblent cependant plus proches des observations. Blanke *et al.* (2002) ont montré que les forçages (vents) hebdomadaires engendrent une variabilité de la température de surface (SST) plus importante. L'échelle de temps caractéristique de l'upwelling dans l'écosystème du Benguela est de six jours (Nelson 1992), ce qui laisse supposer que le forçage climatologique utilisé dans cette étude n'est pas adéquat pour reproduire les apports de nutriments induits par les événements d'upwelling. Nous verrons dans le chapitre 4 un exemple de simulation avec les forçages haute fréquence.

La biomasse du zooplancton est bien reproduite par le modèle à double compartiment. Les différences entre les deux modèles pourraient venir du fait que les copépodes ne disposent pas de la même abondance et variété de proies. En effet, dans le modèle NPZD, le zooplancton se nourrit uniquement du phytoplancton, alors que dans le modèle à double compartiment, le mésozooplancton (copépodes) se nourrit de différents types de proies (flagellés, diatomées et ciliés) avec différentes efficacités de capture, et ces proies

n'ont pas la même variabilité spatio-temporelle. Dans un environnement fortement stratiifié comme le banc des Aiguilles, cela influencerait considérablement l'abondance et la distribution des prédateurs qui sont ici les copépodes. En terme de variabilité saisonnière, les deux modèles biogéochimiques reproduisent des conditions trophiques favorables pour les larves de poissons en été et au printemps en ce sens que les productions primaire et secondaire sont plus importantes durant ces deux saisons qu'en automne et en hiver. Le modèle à double compartiment offre de meilleures conditions trophiques aux premiers stades larvaires parce qu'il intègre différents types de proies potentielles, et aussi parce que le long du trajet de transport entre la zone de ponte et la zone de nurserie, il simule des concentrations de zooplancton supérieures à celles du modèle NPZD (Figure 3.17). En effet, après la ponte, les oeufs et les larves sont transportés du banc des Aiguilles vers la côte ouest. Certains individus sont transportés vers le large et meurent faute de nourriture, les autres atteignent la zone de nurserie le long de la côte ouest, notamment la baie de St Hélène (Hutchings et al. 1998; Plagányi et al. 2000). Le long du corridor "sanitaire", c'est-à-dire de la partie ouest du banc des Aiguilles à la zone de nurserie, le modèle à double compartiment fournit un continuum de nourriture pour les larves, en bon accord avec les observations, alors que le modèle NPZD présente une discontinuité de nourriture significative.

Une fois dans la zone de nurserie, les productions primaire et secondaire simulées procurent un environnement trophique optimal pour le développement des larves. Les deux modèles biogéochimiques reproduisent un environnement très productif le long de la côte ouest. De ce point de vue, le modèle à double compartiment présente un certain avantage par rapport au modèle NPZD, en simulant deux pics en été et au printemps (cf. Figure 3.17); quand on sait que les dynamiques temporelles des proies sont d'une grande importance pour les prédateurs.

3.10 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons mis en évidence la dynamique planctonique caractéristique des différentes provinces biogéochimiques de l'écosystème du Benguela sud à partir des résultats de simulations couplées physique-biologie. La variabilité saisonnière issue des simulations a été comparée aux mesures *in situ* provenant de diverses études de la littérature et aux observations climatologiques provenant du satellite SeaWiFS. Ces comparaisons nous ont permis de mettre en relief les performances des deux modèles biogéochimiques développés dans le cadre de cette étude, et aussi de comprendre la dynamique de fonctionnement du Benguela sud.

Les deux modèles biogéochimiques couplés au modèle hydrodynamique ROMS simulent de façon assez réaliste la distribution spatio-temporelle de la chlorophylle dans l'écosystème d'upwelling du Benguela sud. Les différents résultats de cette étude comparative sont synthétisés dans le Tableau 3.1. Les principales caractéristiques de la distribution de la chlorophylle issues de cette étude comparative peuvent être résumées comme suit:

- Les deux modèles simulent de fortes concentrations en Chla le long de la côte ouest dans la zone d'upwelling intense, en bon accord avec les données SeaWiFS, et des concentrations modérées sur le banc des Aiguilles.
- Un gradient de la Chla entre la côte et le large est aussi simulé, bien marqué dans le modèle NPZD et moins prononcé dans le modèle à double compartiment.
- Les sections verticales montrent un maximum de surface (0-20 m) le long de la côte ouest et un maximum de subsurface (40-60 m) sur le banc des Aiguilles. Ceci met en relief les différences de fonctionnement entre les deux provinces: une côte ouest très dynamique et très productive régie par les événements d'upwelling, et le banc des Aiguilles qui est un environnement très stratifié dont la dynamique est contrôlée par le courant chaud des Aiguilles.
- La saisonnalité de la distribution de la Chla est très prononcée, avec de fortes concentrations en été et au printemps, contre de faibles concentrations en hiver et en automne.
- Les simulations montrent que la production primaire reste confinée à la côte avec une saisonnalité également bien marquée, en accord avec les résultats de la littérature.
- La distribution spatio-temporelle du mésozooplancton simulée reflète les caractéristiques générales de la distribution de la Chla, avec des différences entre la côte ouest et le banc des Aiguilles, en bon accord avec les données, et un contraste saisonnier prononcé. Le modèle à double compartiment montre que les cycles saisonniers du micro- et du mésozooplancton sont bien distincts, ce qui permet une continuité de nourriture entre le banc des Aiguilles et la côte ouest pour les larves de poissons.

Cependant, les deux modèles sous-estiment les concentrations en Chla par rapport aux mesures SeaWiFS, et, en automne, les biomasses du mésozooplancton sont largement surestimées sur la côte ouest. De façon générale, les deux versions du modèle biogéochimique sont capables de simuler les caractéristiques générales de la dynamique de l'écosystème d'upwelling du Benguela sud, avec des fonctionnements différents pour les trois principales provinces biogéochimiques que sont la côte ouest, les eaux oligotrophes du large et le banc des Aiguilles. Le modèle NPZD est moins performant sur le banc des Aiguilles et dans les eaux oligotrophes du large. Dans ces environnements, les petits organismes autotrophes

Table 3.1: Tableau comparatif des résultats des deux modèles biogéochimiques

		Modèle NPZD	Modèle N ₂ P ₂ Z ₂ D ₂
Distribution annuelle chla	Côte Ouest	+++	+++
	Banc des Aiguilles	-	+
Varaibilité mensuelle chla	Côte Ouest	+++	+++
	Banc des Aiguilles	--	-
Distribution horiz. saisonnière chla	Côte Ouest	+++	+++
	Banc des Aiguilles	-	+
Distribution verticale chla	Côte Ouest	++	++
	Banc des Aiguilles	++	++
Production Primaire		++	++
Distribution horiz. du zooplancton	hiver Côte Ouest	+	-
	Banc Aguilles	-	++
	été Côte Ouest	+++	+++
	Banc Aguilles	+	+++
Implication pour les larves		++	+++
Bilan		+	++

+++ très satisfaisant ++ satisfaisant + assez satisfaisant - pas satisfaisant -- pas du tout satisfaisant

comme les flagellés (nanoplankton) sont des organismes clés dans le fonctionnement de l'écosystème. Le modèle à double compartiment donne des résultats plus réalistes en intégrant les processus majeurs liés au fonctionnement de ces régions (reminéralisation des détritus en ammonium qui supporte la production de régénération, différents types de proies pour le zooplancton, etc).

Chapitre 4

Analyse des flux et de quelques propriétés du modèle biogéochimique à double compartiment

4.1 Introduction

Nous avons montré dans le chapitre 3 que le modèle à double compartiment était mieux adapté à la simulation de la dynamique planctonique de l'écosystème du Benguela, et au couplage avec le modèle IBM. Dans ce chapitre, nous nous limiterons donc au modèle à double compartiment pour l'analyse de quelques propriétés du modèle et pour l'analyse des flux. Nous mettrons l'accent sur les contributions respectives à la production primaire totale des deux types d'organismes autotrophes considérés dans cette version du modèle et sur les processus à la base de la prédominance d'un type de phytoplancton par rapport à l'autre, ce qui nous amènera à discuter du facteur f . Nous nous intéresserons ensuite à l'influence des forçages atmosphériques haute fréquence sur la dynamique de l'écosystème du Benguela à travers la comparaison avec les forçages climatologiques. En effet, l'hydrodynamisme des systèmes d'upwelling côtiers est régi par le régime des vents. Nous mettrons également l'accent sur l'impact de la résolution spatiale dans la simulation de la dynamique planctonique de l'écosystème du Benguela.

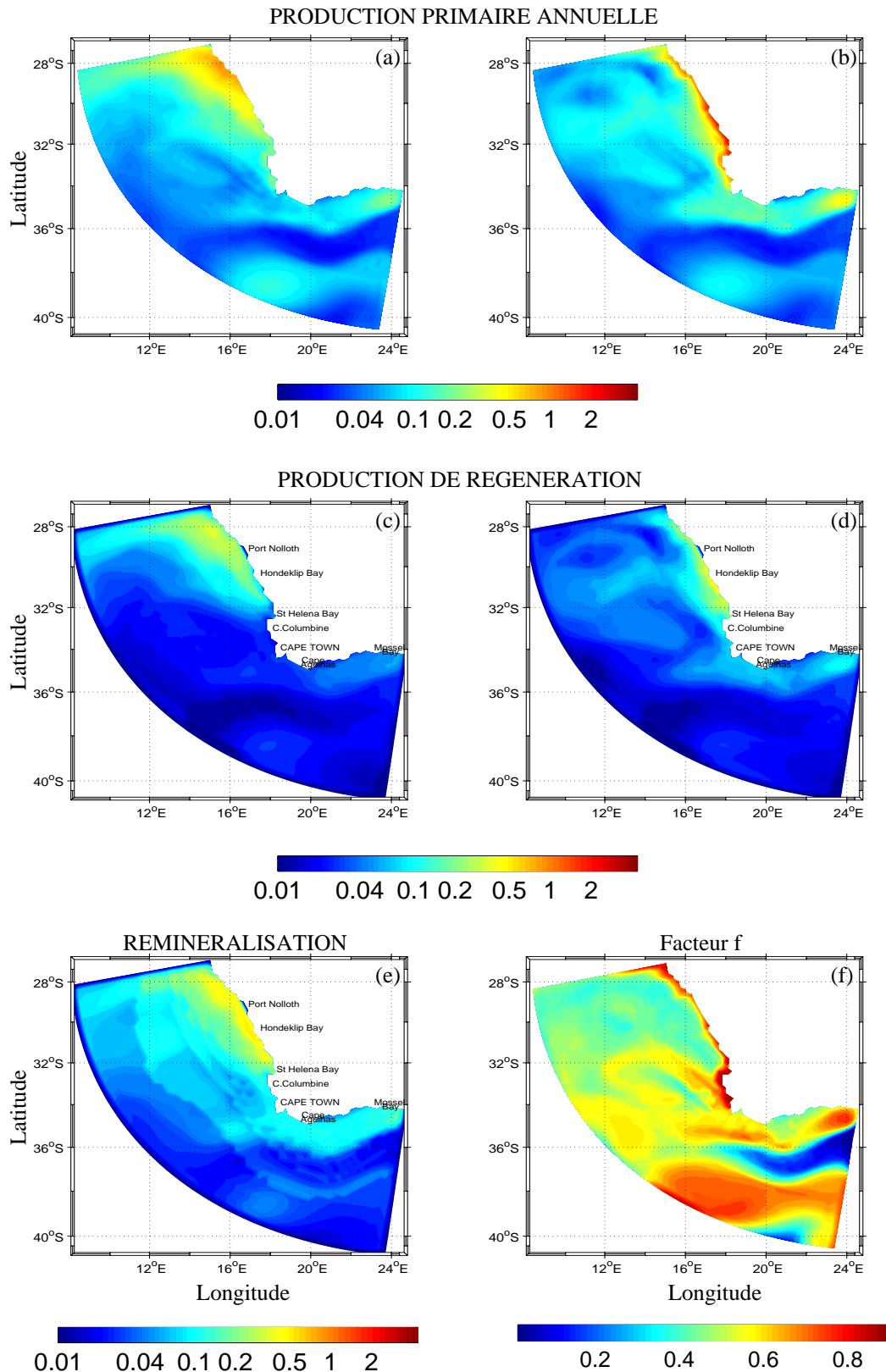


Figure 4.1: Production primaire, reminéralisation ($\text{gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) et facteur f annuels: (a,b) production primaire des flagellés (à gauche) et des diatomées (à droite); (c) et (d) production de régénération dérivée des flagellés et des diatomées; (e) processus de reminéralisation des détritus, (f) facteur f . La profondeur d'intégration est de 0-65 m.

4.2 Contribution du nano- et du microphytoplancton à la production primaire du système d’upwelling du Benguela

4.2.1 Production primaire annuelle et facteur f

La production primaire annuelle intégrée sur la colonne d'eau 0-65 m dérivée des flagellés et des diatomées est présentée sur les Figures 4.1a et b. L'essentiel de la production primaire simulée par les flagellés reste concentrée au nord du domaine (nord de Port Nolloth), avec des concentrations inférieures $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Cette production montre une extension vers le large avec un gradient côte/large peu marqué par rapport à celle des diatomées qui reste confinée sur une bande étroite le long de la côte ouest dans les zones où l'intensité de l'upwelling est forte, avec des concentrations de l'ordre $\sim 2 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Cependant dans la zone comprise entre 30°S et 32°S la production des diatomées montre une extension vers le large avec des valeurs modérées.

Sur le banc des Aiguilles, la production primaire dérivée des deux organismes phytoplanctoniques est modérée, avec des valeurs de l'ordre de $0.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour les diatomées et de $0.2 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour les flagellés, notamment dans la partie orientale ($22^{\circ}\text{E}-24^{\circ}\text{E}$).

Nous présentons également la production de régénération des deux organismes phytoplanctoniques et la reminéralisation des particules (Figures 4.1c, d et e). La distribution de la production primaire totale des flagellés est largement influencée par la distribution de la production de régénération de ces mêmes organismes. En effet, l'agrégat au nord de Port Nolloth et l'extension au large apparaissent liés à la production de régénération qui à son tour reste largement calquée sur le processus de reminéralisation (Figure 4.1e). La production de régénération des diatomées reste confinée à la côte, et ne s'étend pratiquement pas au large. Le processus de reminéralisation est important dans les zones productives, notamment le long de la côte ouest; il est fortement influencé par l'activité biologique dans ces zones. Plus l'activité biologique est importante, plus la production de matière organique (pelotes fécales et organismes morts) est élevée, et plus le processus de reminéralisation est important.

Nous avons également calculé le facteur f simulé par le modèle à double compartiment. Ce facteur représente le rapport entre la production nouvelle et la production primaire totale (production nouvelle et production de régénération). La base de la production nouvelle est le nitrate (qui traduit un apport nouveau de sels nutritifs dans la couche euphotique), alors que la base de la production de régénération est l'ammonium (production issue de la réminéralisation de la matière organique et de l'excrétion des

organismes zooplanctoniques).

Dans le cœur de l'upwelling le long de la côte ouest, les valeurs du facteur f sont autour de 0.8, traduisant que 80% de la production primaire totale dérivent de la production nouvelle (Figure 4.1f). Ces fortes valeurs du facteur f constituent une bande très fine confinée à la côte et sont en accord avec les valeurs de 0.72 et 0.73 estimées respectivement par Shannon et Field (1985) et Waldron *et al.* (1997). Pour le système d'upwelling de la baie de Monterey en Californie, Olivieri et Chavez (2000) ont indiqué des valeurs du facteur f de l'ordre de 0.84. Ainsi dans les systèmes d'upwelling le facteur f peut donc être très élevé. D'après Hutchings *et al.* (1995), les valeurs du facteur f supérieures à 0.5 sont caractéristiques des systèmes d'upwelling côtiers dominés par les diatomées, ce qui conforte nos résultats où la production primaire issue des diatomées est essentiellement confinée à la côte (cf. Figure 4.1b). La contribution de la production nouvelle à la production primaire totale passe de près de 80% à la côte à moins de 40% dans les eaux oligotrophes du large. Il est bien connu que, dans le système marin, les régimes oligotrophiques sont caractérisés par des valeurs du facteur f inférieures à 0.5 (Popova *et al.* 2002) et que le nanophytoplancton est généralement plus important que le microplancton dans les systèmes régénérés (Glibert *et al.* 1982; Probyn 1987).

Sur le banc des Aiguilles, le facteur f varie entre 0.5 et 0.7 sur le plateau continental. Dans la partie est du banc des Aiguilles (33°S, 22°E-24°E), les fortes valeurs du facteur f correspondent à l'enrichissement issu du mouvement de cisaillement sur le bord du plateau continental (Lutjeharms *et al.* 2003). Dans la partie centrale du banc des Aiguilles (34°S, 20°-23°E) le facteur f est faible (de l'ordre de 0.4), indiquant un régime de régénération. Dans la langue du courant chaud des Aiguilles, la production primaire est surtout dominée par la production de régénération avec un facteur f très faible de l'ordre de 0.01. En-dessous de cette langue d'eau chaude (zone de rétroflexion du courant des Aiguilles comprise entre 34°S-36°S et 11°E-16°E), la contribution de la production nouvelle à la production primaire totale atteint 60%, en contradiction avec les valeurs attendues pour un régime oligotrophe. En réalité, la rétroflexion du courant des Aiguilles génère des mouvements tourbillonnaires dans cette zone, qui induisent des mouvements verticaux entraînant un apport de sels nutritifs profonds vers les couches de surface (Penven *et al.* 2001). En outre, il faut également tenir compte du processus de nitrification qui pourrait augmenter le pool de nitrate dans ces régions. Les valeurs relativement élevées du facteur f en certains endroits au large sont certainement dues au processus de nitrification et aux mouvements tourbillonnaires qui s'y déroulent. Le nitrate provenant de ce processus de nitrification ne peut être considéré comme nouveau.

Les mesures de facteur f effectuées par Probyn (1992) dans l'écosystème du Benguela sont comprises entre <0.1 et 1, avec une valeur moyenne de seulement 0.39,

en accord avec les valeurs de 0.2-0.3 données par Shannon et O'Toole (1999). La valeur moyenne du facteur f simulée dans tout le domaine du modèle est de 0.51. Cette valeur semble sur-estimée par rapport aux mesures; cependant, le domaine du modèle ne correspond pas exactement aux zones considérées pour les mesures. Probyn (1992) a mesuré des valeurs du facteur f de l'ordre de 0.64 durant les phases de forte croissance dans l'écosystème du Benguela sud. D'après lui, ces fortes valeurs du facteur f sont la conséquence d'un bloom dominé par les cellules phytoplanctoniques de grande taille, comme c'est le cas pour notre modèle. La valeur de 0.64 est supérieure à l'ordre de 0.23-0.31 donné par Waldron et Probyn (1992), montrant qu'il est difficile de statuer une fois pour toute sur ce sujet. Les observations à grandes échelles montrent que l'écosystème du Benguela sud est dominé par les cellules phytoplanctoniques de petite taille (facteur f de l'ordre de 0.2-0.3; Probyn 1992; Shannon and O'Toole 1999). Cependant, à méso-échelle, lorsque le système est dominé par les grandes cellules phytoplanctoniques, la chaîne classique (c'est-à-dire NO_3 -diatomées-mésozooplancton) devient relativement important et le facteur f augmente (Touratier et al. 2003).

4.2.2 Production primaire saisonnière et facteur f

La production primaire saisonnière totale, dérivée des deux organismes phytoplanctoniques et intégrée sur la colonne d'eau 0-65 m, est présentée sur la Figure 4.2. En été, la production primaire des flagellés est confinée au nord de Port Nolloth, avec des valeurs inférieures à $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Figure 4.2a). Elle est très faible au sud de Port Nolloth, notamment dans la baie de St Hélène où se trouve l'une des principales cellules d'upwelling (Shannon and Nelson 1996). Son extension au large est bien prononcée, surtout au nord du domaine. Contrairement aux flagellés, la production primaire des diatomées est concentrée le long de la côte ouest, notamment dans la baie de St Hélène où les concentrations atteignent $5 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Figure 4.2b). L'extension au large est moins marquée, avec un gradient côte-large très fort par rapport aux flagellés. Sur le banc des Aiguilles, la production primaire des deux organismes phytoplanctoniques est modérée, avec cependant, une production des diatomées relativement importante par rapport à celle des flagellés dans la partie orientale (zone entre 23°E-24°E).

En automne, nous observons une diminution de la production primaire, aussi bien des flagellés que des diatomées, par rapport à l'été (Figures 4.2c,d). Cette diminution se traduit par la réduction de la taille de l'agrégat au nord de Port Nolloth pour les flagellés, et par un confinement à la côte et une diminution bien prononcée des valeurs de production le long de la côte ouest pour les diatomées. La production des flagellés reste toujours très modérée au sud de Port Nolloth, et l'extension vers le large demeure. Le gradient côte/large de la production des diatomées reste bien marqué. Sur le banc des Aiguilles, les tendances sont les mêmes que celles décrites pour l'été.

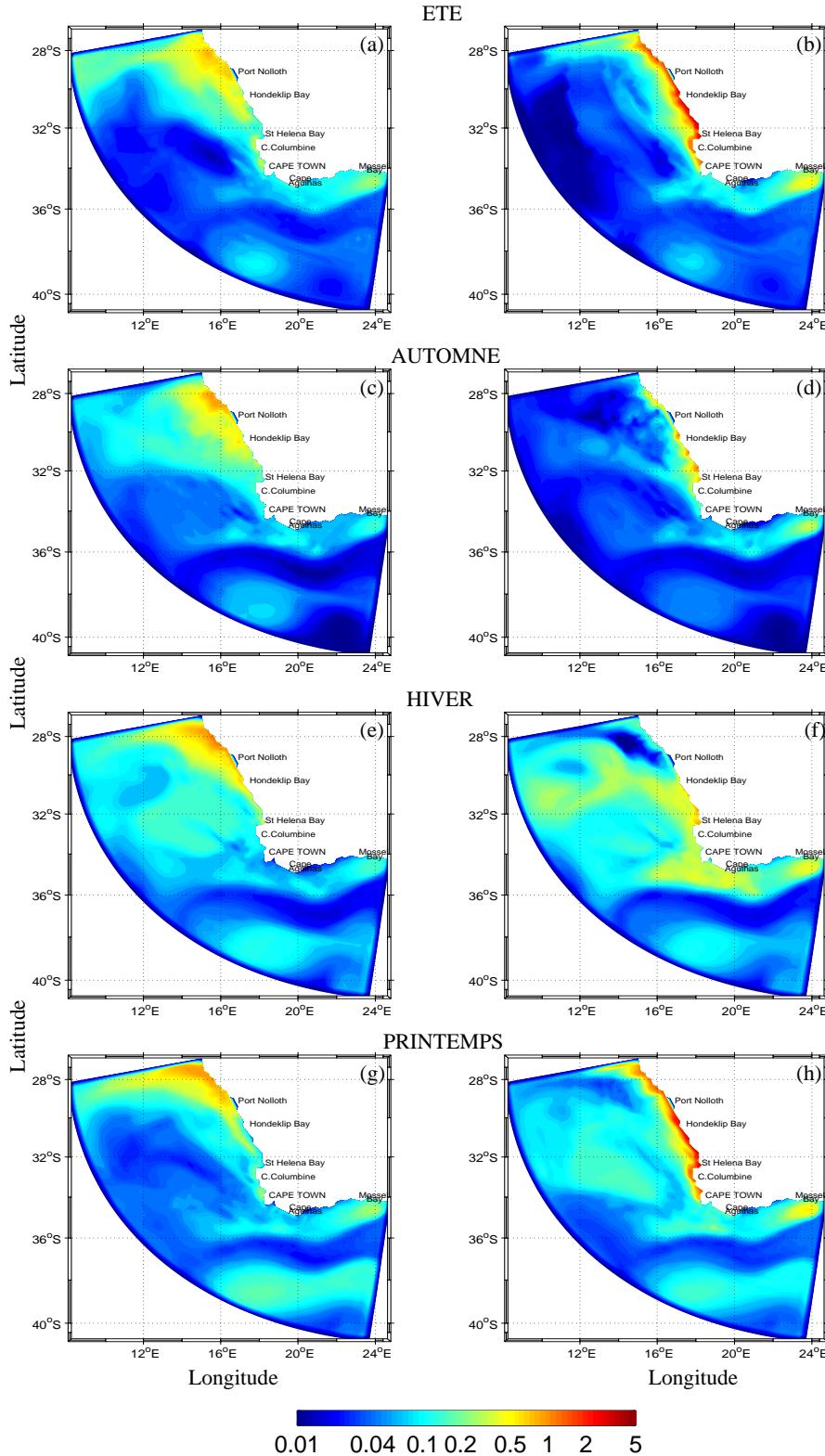


Figure 4.2: Production primaire totale saisonnière ($\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$) des deux organismes phytoplanctoniques, intégrée sur la colonne d'eau 0-65 m: (à gauche) nanophytoplankton; (à droite) microphytoplankton.

En hiver, les caractéristiques de la distribution de la production primaire des flagellés sont sensiblement les mêmes qu'en automne, à la différence que l'extension vers le large est plus importante. Les valeurs de production sont du même ordre de grandeur qu'en automne, avec, cependant une nette augmentation de la production au sud de Port Nolloth, par rapport à l'été et à l'automne. La diminution de la production des diatomées simulée en automne le long de la côte ouest se confirme en hiver, avec la disparition des valeurs relativement élevées au nord de Hondeklip Bay. En revanche, au sud de Hondeklip Bay, notamment dans la baie de St Hélène, la production primaire des diatomées persiste. Les différences majeures par rapport à la saison précédente sont la forte extension vers le large de la production primaire, avec un gradient côte/large beaucoup moins marqué, et le net regain de la production sur le banc des Aiguilles.

Au printemps les distributions de la production primaire des deux organismes phytoplanctoniques sont sensiblement les mêmes qu'en été, à quelques différences près. Ainsi, en-dessous de la langue d'eau chaude du courant des Aiguilles, la production, tant des flagellés que des diatomées est nettement plus forte qu'en été. Cette augmentation résulte des tourbillons nées de la rétroflexion du courant des Aiguilles (Penven 2000; Rau et al. 2002).

Afin de mieux comprendre la distribution de la production primaire totale, nous présentons également la **production de régénération issue des deux organismes phytoplanctoniques** (Figure 4.3). En été, la distribution de la production totale des flagellés apparaît largement influencée par la production de régénération (Figure 4.3a), comme le montre la distribution le long de la côte ouest et l'extension vers le large, et les faibles valeurs sur le banc des Aiguilles. Cette production de régénération est elle-même calquée sur le processus de reminéralisation qui est important le long de la côte ouest où a lieu l'essentiel de l'activité biologique, notamment dans les régions autour Hondeklip Bay et de Port Nolloth (Figure 4.4a). La production de régénération des diatomées est pour sa part confinée à la zone côtière, où elle bénéficie des forts flux de reminéralisation simulés autour de Hondeklip Bay et de Port Nolloth (Figure 4.3b). En effet, du fait des basses températures des eaux de ces régions dues aux événements d'upwelling, la croissance du nanophytoplankton, mieux adapté aux eaux moins turbulentes et relativement chaudes (Booth and Smith 1997; Shannon and O'Toole 1999), est inhibée, contrairement à la croissance des diatomées.

En automne, la production de régénération, tant des flagellés que des diatomées, montre les mêmes tendances que celle de la production primaire totale (Figure 4.3c,d). L'extension vers le large de la production de régénération des flagellés s'estompe, surtout

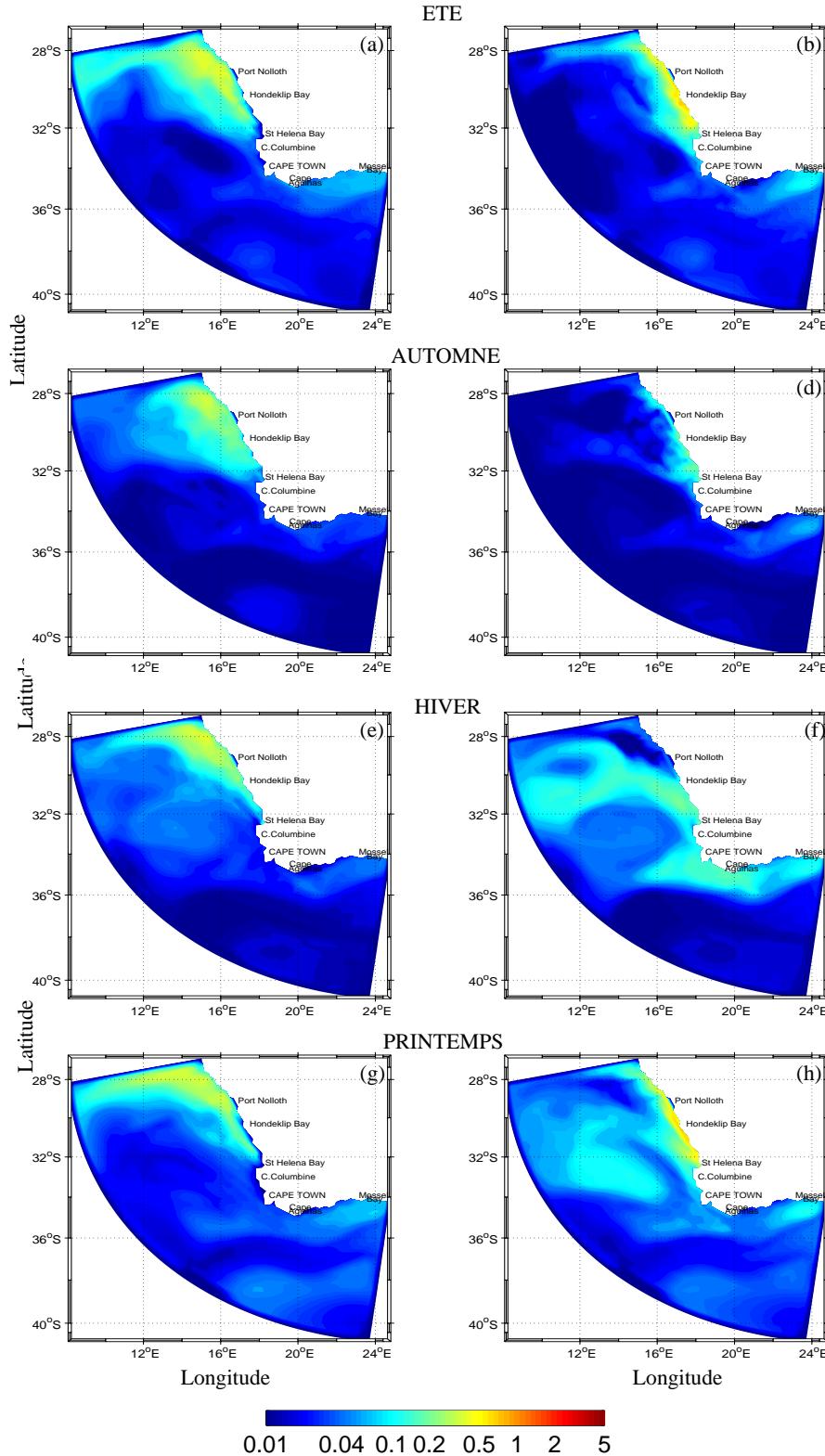


Figure 4.3: Production saisonnière de régénération ($\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$) des deux organismes phytoplanctoniques, intégrée sur la colonne d'eau 0-65 m: (à gauche) nanophytoplankton; (à droite) microphytoplankton.

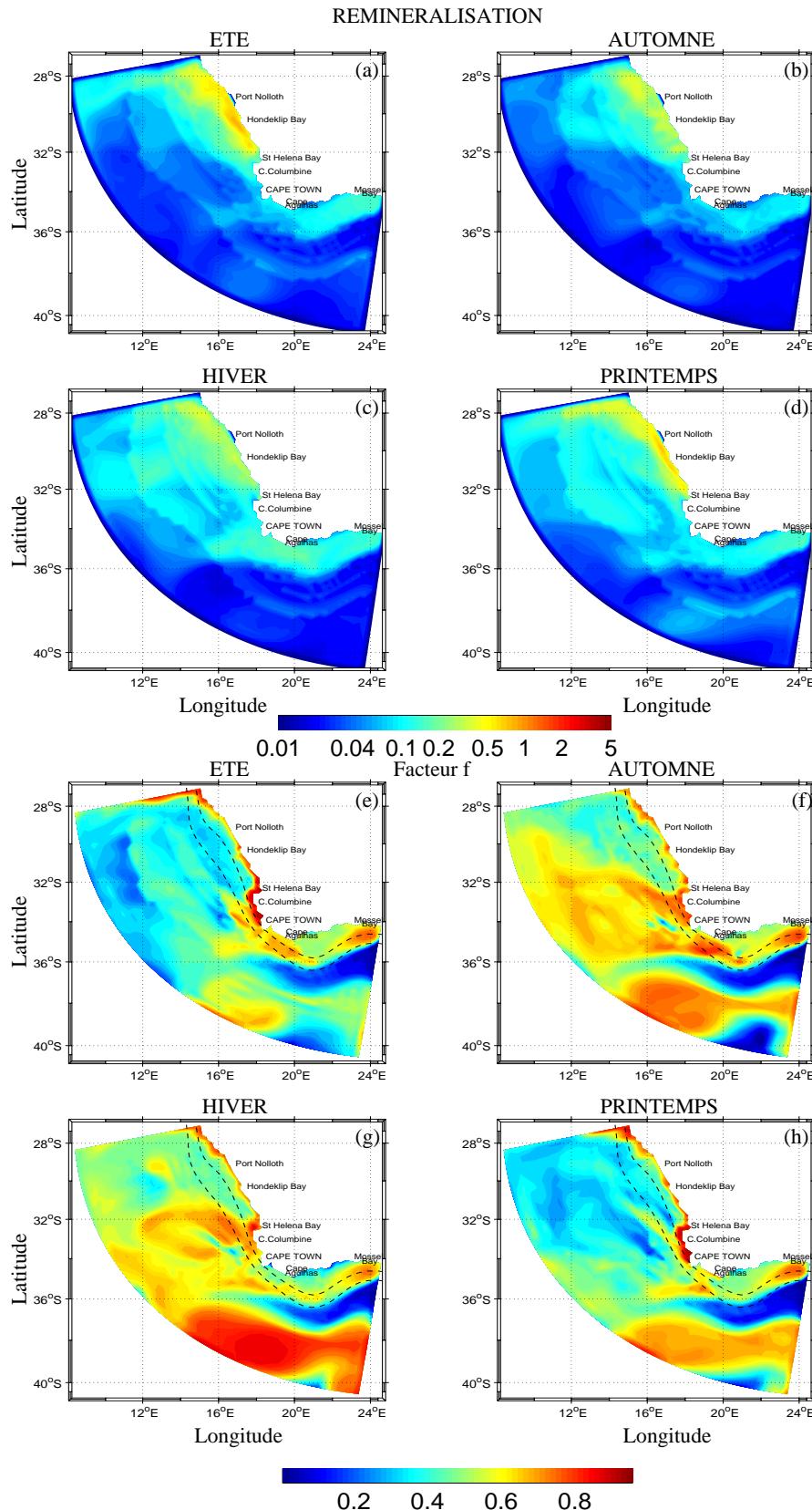


Figure 4.4: Variations saisonnières de la reminéralisation de la matière organique particulière ($\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$) (a,b,c,d) et du facteur f (e,f,g,h), intégrés sur la colonne d'eau 0-65 m.

au nord du domaine. Cette signature est également visible sur la distribution de la reminéralisation, qui semble donc contrôler la production de régénération des flagellés (Figure 4.4b). La production de régénération des diatomées est quasi inexistante avec des valeurs très faibles le long de la côte ouest. Sur le banc des Aiguilles, la production des deux organismes phytoplanctoniques reste très faible, voire inexistante.

En hiver, la production de régénération des flagellés est du même ordre de grandeur qu'en automne, avec des valeurs relativement élevées au nord de Port Nolloth où le processus de reminéralisation des détritus demeure important (Figure 4.3e; Figure 4.4c). Comme pour les saisons précédentes, la reminéralisation influence largement la production de régénération des flagellés. Par contre, la production de régénération des diatomées montre une nette augmentation par rapport à l'automne, notamment autour de la baie de St Hélène et de Hondeklip Bay (Figure 4.3f). A la côte, ces valeurs restent tout de même largement inférieures à celle de l'été. Par contre, au-dessus de 32°S, la production des diatomées montre une extension vers le large bien prononcée, contrairement aux saisons précédentes. Comme nous l'avons déjà signalé, les diatomées étant mieux adaptées aux eaux froides (adaptation dont nous avons tenu compte dans le choix des paramètres de croissance, notamment le taux de croissance maximum à 0°C des diatomées pris supérieur à celui des flagellés), elles arrivent à maintenir une production, bien que modérée, malgré les températures froides. Ceci explique la signature vers le large (au-dessus de 32°S) de la production de régénération des diatomées.

Au printemps, les distributions de la production de régénération des deux organismes phytoplanctoniques sont similaires à celles de l'été, à la différence que l'extension vers le large simulée en hiver pour les diatomées demeure, bien que moins marquée (Figure 4.3g,h). Ici aussi, le processus de reminéralisation semble fortement influencer la distribution de la production de régénération (Figure 4.4d). La reminéralisation reste essentiellement importante le long de la côte ouest, dans les zones où l'upwelling est intense, et modérée sur le banc des Aiguilles et au large, en accord avec les résultats de Moloney *et al.* (1991) qui mettent en relief l'importance de la reminéralisation dans le système d'upwelling du Benguela sud. Cependant, il ne faut pas oublier que l'excrétion des organismes zooplanctoniques influence également la distribution de la production régénérée (Moloney *et al.* 1991; Olivieri and Chavez 2000; Slagstad and Wassmann 2001); une étude de ces divers flux de matière est présentée ultérieurement.

L'évolution saisonnière du facteur f est présentée à la Figure 4.4. En été, la production nouvelle est essentiellement confinée à la côte, avec un facteur f de l'ordre de 0.8. Cependant, dans le système d'upwelling de la côte ouest, sur le plateau continental, à l'intérieur de l'isobathe 200 m, dans la zone comprise entre 28°S et la baie de St Hélène, la

production de régénération contribue de façon importante à la production totale ($f < 0.5$). Ces résultats sont en accord avec ceux de Moloney *et al.* (1991) qui ont trouvé un facteur f de l'ordre de 0.76 pendant les phases actives d'upwelling qui ont lieu en été dans le système d'upwelling du Benguela sud, et des valeurs de 0.26 pour les masses d'eaux agées issues de l'upwelling, mettant en relief l'importance de la production de régénération au cœur même de l'upwelling.

Dans les eaux oligotrophes du large de la côte ouest, la production primaire simulée est essentiellement dominée par la production de régénération avec un facteur f inférieur à 0.5, voire 0.2 aux environs de la limite ouest du domaine du modèle, conformément aux résultats de Moloney *et al.* (1991) qui rapportent des valeurs de l'ordre de 0.14-0.18. Dans les parties ouest et est du banc des Aiguilles, la production nouvelle est prépondérante (f égal à 0.6-0.7), tandis que dans la partie centrale du banc des Aiguilles, la production de régénération prend le pas sur la production nouvelle. En-dessous de la langue d'eau chaude du courant des Aiguilles, dans la zone de rétroflexion du courant des Aiguilles, la contribution de la production nouvelle à la production primaire totale est de l'ordre de 60%. En automne et en hiver, la distribution du facteur f est sensiblement la même, avec une contribution de plus en plus importante de la production nouvelle vers le large, notamment dans la zone comprise entre 32°S et 36°S, où le facteur f avoisine 0.6-0.7. Ces valeurs élevées du facteur f sont dues aux enrichissements liés aux mouvements tourbillonnaires générés dans cette région (Penven *et al.* 2001). Dans le reste du domaine, la distribution du facteur f présente les mêmes tendances que précédemment.

Au printemps la distribution du facteur f est pratiquement la même qu'en été, à la différence que, dans la zone de rétroflexion du courant des Aiguilles, il y a une accentuation de la contribution de la production nouvelle par rapport à l'été.

4.2.3 Contribution des diatomées et des flagellés en périodes d'upwelling et de relaxation

Nous avons représenté la contribution moyenne mensuelle des deux organismes phytoplanctoniques et le flux vertical mensuel de nitrate sur la Figure 4.5. Les contributions respectives des deux organismes phytoplanctoniques à la production primaire totale dans le système d'upwelling du Benguela sud varient dans le temps et sont étroitement liées aux phases actives d'upwelling qui engendre un enrichissement conséquent de la couche euphotique en sels nutritifs. Pendant les événements d'upwelling, qui ont lieu de septembre à mars dans l'écosystème du Benguela sud (Andrews and Hutchings 1980; Brown and Hutchings 1987; Shannon and O'Toole 1999), la production primaire est surtout dominée par les diatomées, alors que, pendant les phases de relaxation, la contribution des flagellés prend le pas sur celle des diatomées. Cette alternance diatomées/flagellés est liée à l'apport de nitrate. En effet, lorsque le flux vertical moyen de nitrate à travers la couche euphotique augmente au printemps et en été, la contribution des diatomées à la

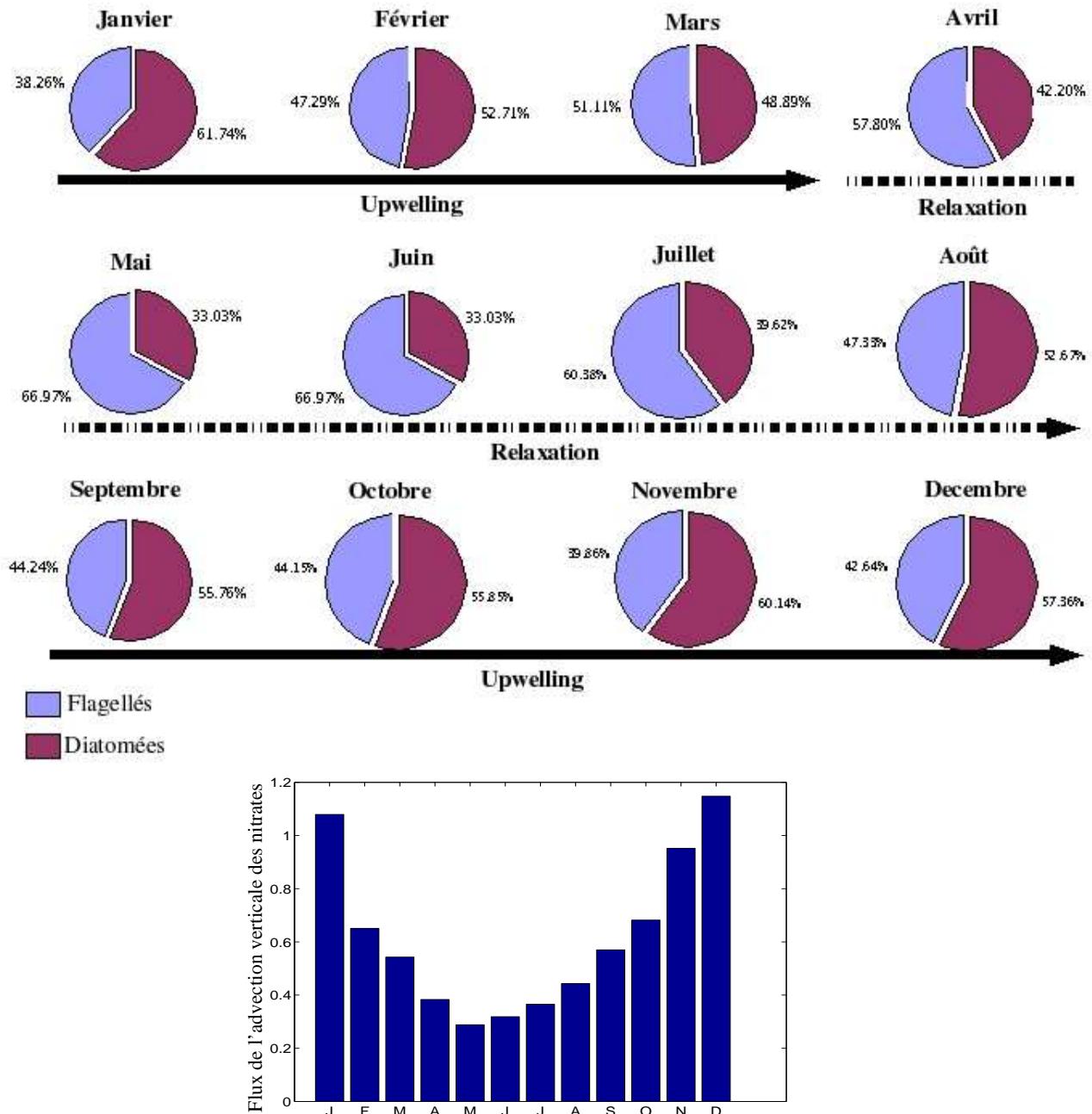


Figure 4.5: Contribution des flagellés et des diatomées à la production primaire totale dans le domaine du modèle et flux vertical moyen ($\text{mmol N m}^{-2} \text{j}^{-1}$) des nitrates à travers la couche 0-65 m.

production primaire est importante (près de 60% de la production primaire totale); en revanche, lorsque ce flux diminue avec un minimum en mai-juin, les flagellés deviennent prédominants dans la production primaire. Le cycle simulé du flux vertical de nitrate à travers la couche euphotique qui caractérise l'upwelling est en accord avec les observations qui ont situé le taux maximum d'upwelling dans l'écosystème du Benguela sud entre novembre et décembre (Andrews and Hutchings 1980), et le taux minimal d'upwelling étant en automne-hiver (Shannon et al. 1984). L'écosystème du Benguela est considéré comme étant dominée par les diatomées.

4.3 Processus et flux de matière

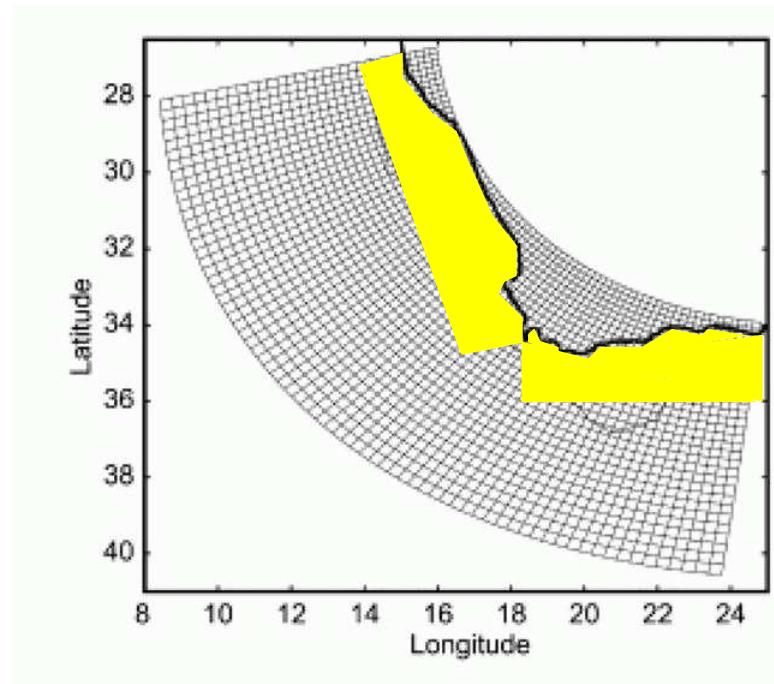


Figure 4.6: Localisation géographique des deux régions sélectionnées, le long de la côte Ouest et sur le banc des Aiguilles, pour l'analyse de l'évolution temporelle des flux biogéochimiques.

Nous avons calculé l'évolution temporelle des processus biogéochimiques intégrés sur la colonne d'eau 0-65 m pour deux régions sélectionnées le long de la côte ouest et sur le banc des Aiguilles (Figure 4.6). Les champs des différents processus sont stockés tous les cinq jours pendant le run du modèle, puis nous calculons les moyennes mensuelles intégrées sur les surfaces sélectionnées.

4.3.1 Evolution mensuelle des flux de matière

Sur la côte ouest, le cycle de la pression de broutage des copépodes sur les flagellés est calqué sur le cycle de production de ces derniers. Cette pression de broutage des copépodes est supérieure à celle des ciliés, qui montre un cycle différent. En effet, les maxima du broutage des deux prédateurs sont déphasés dans le temps, été et printemps pour les copépodes, fin de l'hiver (août, septembre) pour les ciliés, ce qui met en relief leur compétition pour la ressource (Figure 4.7a). Bien que l'efficacité de capture des flagellés ait été considérée plus faible pour les copépodes que pour les ciliés, les copépodes exercent une plus grande pression de broutage du fait de leur forte biomasse par rapport aux ciliés sur la côte ouest. Sur le banc des Aiguilles, les cycles de pression de broutage des ciliés et des copépodes sont similaires en été et au printemps, mais, en automne-hiver (mai-août), la pression de broutage des ciliés est supérieure à celle des copépodes (Figure 4.7b).

Le cycle de la production primaire des diatomées montre un pic en été et au printemps, et un minimum en automne, le long de la côte ouest. Ce cycle détermine celui de la pression de broutage des copépodes, qui est très largement supérieure au broutage des diatomées par les ciliés (Figure 4.7c). Le broutage des copépodes sur les ciliés suit leur cycle de production, et il reste très modéré par rapport aux autres pressions de broutage. Les mêmes tendances s'observent sur le banc des Aiguilles, à savoir que les copépodes exercent une plus forte pression de broutage que les ciliés, et que le broutage des copépodes sur les ciliés est très modéré (Figure 4.7d). La production primaire des diatomées montre un pic plus important à la fin de l'hiver que le pic estival. De façon générale, la production des autotrophes et le broutage du zooplancton sont plus importants le long de la côte ouest que sur le banc des Aiguilles, ce qui explique le contraste entre les deux provinces. L'essentiel de la production du mésozooplancton aussi bien sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles est contrôlée par la production des diatomées, alors que celle du microzooplancton est essentiellement contrôlée par les flagellés.

De façon logique, la mortalité des flagellés et des diatomées suit leur cycle de production puisque le taux de mortalité a été considéré comme constant (cf. chapitre 2; Figure 4.7e et f). Le flux maximum de matière dû à la mortalité a lieu en été sur la côte ouest pour les diatomées, et en hiver pour les flagellés. Sur le banc des Aiguilles, ces flux sont plus faibles puisqu'ils sont tributaires du cycle de production primaire. Il en est de même pour le zooplancton dont le taux de mortalité est également considéré comme constant, donc tributaire de son cycle de production. Le flux maximum dû à la mortalité a lieu en été et au printemps sur la côte ouest pour les copépodes et à la fin de l'hiver pour les ciliés. Sur le banc des Aiguilles, le maximum a lieu à la fin de l'hiver (Septembre) pour les copépodes et en hiver pour les ciliés.

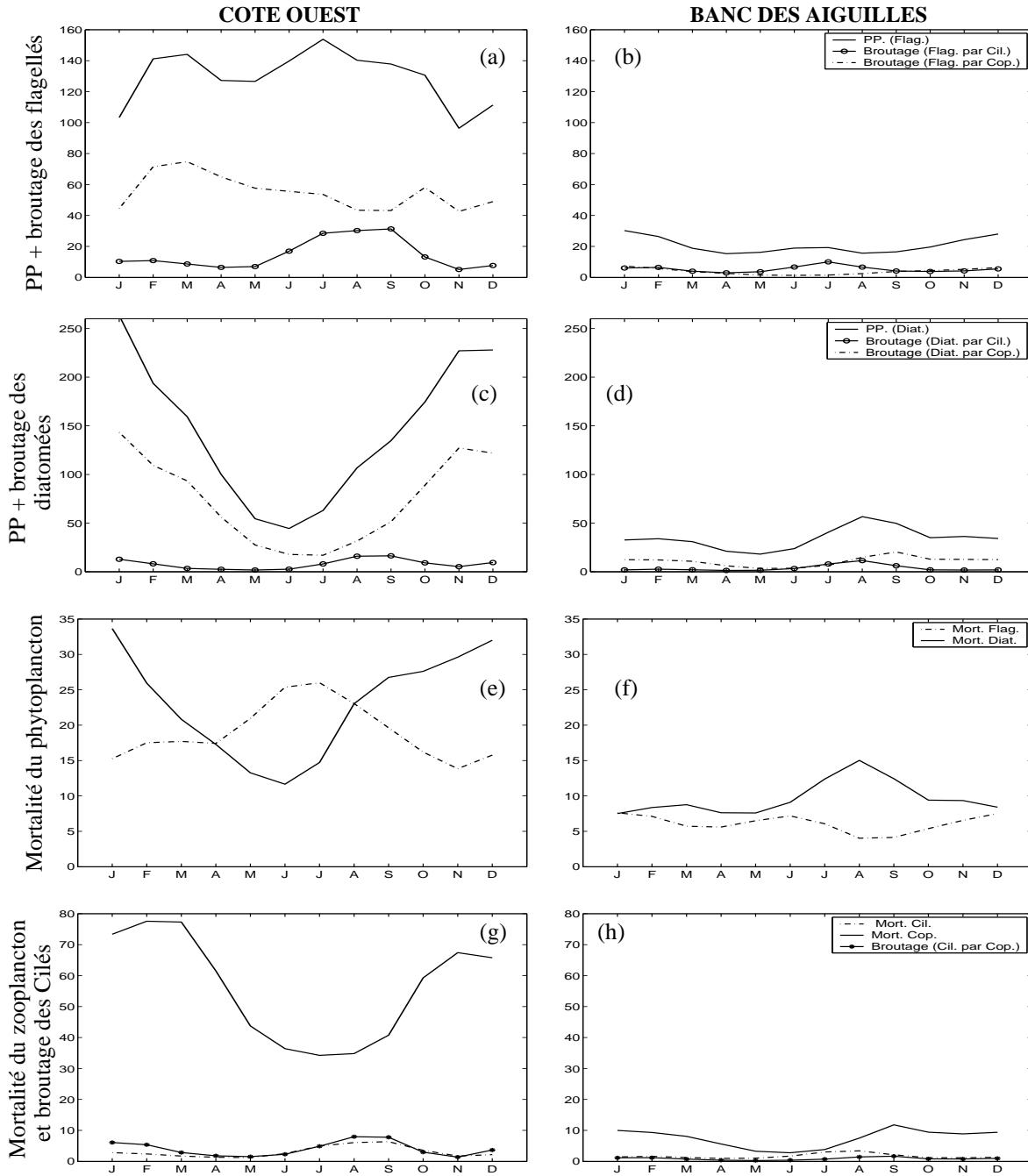


Figure 4.7: Evolution temporelle des flux biogéochimiques (production primaire, broutage, mortalité) ($\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$) intégrés sur la colonne d'eau 0-65 m dans les deux régions sélectionnées sur la côte ouest et sur le banc des Aiguilles. PP. désigne la production primaire totale.

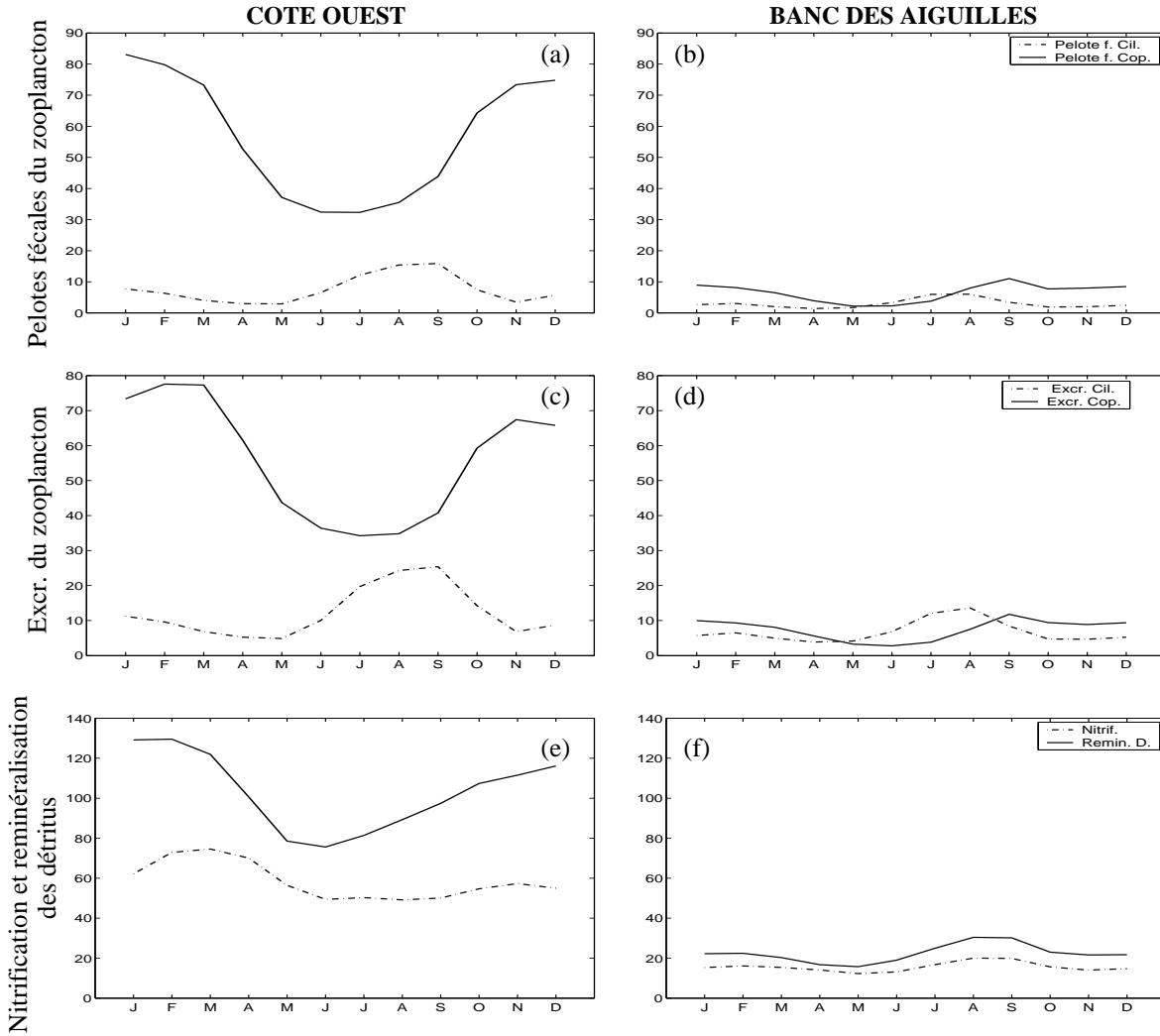


Figure 4.8: Evolution temporelle des flux biogéochimiques ($\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$) intégrés sur la colonne d'eau 0-65 m dans les deux régions sélectionnées sur la côte ouest et sur le banc des Aiguilles.

Les autres flux biogéochimiques, à savoir la production de pelotes fécales, l'excration du zooplancton, la nitrification et la reminéralisation de la matière organique dont les taux sont pris constants, sont logiquement liés aux processus de production primaire et secondaire aussi bien sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles (Figure 4.8).

De façon générale, les processus biogéochimiques restent importants le long de la côte ouest que sur le banc des Aiguilles. Tous ces processus sont liés les uns aux autres, et ils caractérisent les interactions entre les différents compartiments.

4.3.2 Réseau trophique et flux à l'échelle saisonnière

Afin de mieux comprendre le fonctionnement des deux régions, la côte ouest et le banc des Aiguilles, nous avons calculé les valeurs intégrées des biomasses des différentes variables d'état et des flux de matière à travers les différents compartiments. Les concentrations et les flux sont intégrés sur la colonne d'eau 0-65 m à 33°S-17.8°E sur la côte ouest et à 35°S-22°E sur le banc des Aiguilles. Ces deux points ont été choisis arbitrairement. Les flux de matière entre les différents compartiments en ces deux points sont présentés sur les Figures 4.9 et 4.10 pour les quatre saisons.

En été, sur la côte ouest, le réseau trophique est basé sur les nitrates, avec la prépondérance de la chaîne NO_3 -diatomées-copécopes. L'absorption des nitrates par le phytoplancton (flagellés et diatomées) est de $19.6 \text{ mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ contre $2.1 \text{ mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour l'ammonium. Les fortes concentrations en nitrate favorisent le développement des diatomées qui à leur tour subissent une forte pression de broutage ($3.8 \text{ mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) de la part des copécopes. La forte absorption des nitrates par le phytoplancton explique les facteurs f élevés simulés le long de la côte ouest. La quantité d'azote absorbée par le nanophytoplancton ($4.3 \text{ mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) est largement inférieure à celle du microphytoplancton ($17.4 \text{ mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). Cela explique les biomasses relativement modérées des flagellés et indirectement de leurs brouteurs principaux (ciliés). En outre, les processus de reminéralisation des détritus et de nitrification sont relativement importants avec respectivement des taux de 1.4 et $0.4 \text{ mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

Sur le banc des Aiguilles, les flux de sels nutritifs vers les deux organismes phytoplanctoniques sont identiques ($1.4 \text{ mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), mais la pression de broutage du zooplancton (copécopes et ciliés) est plus forte sur les diatomées que sur les flagellés. Cela conduit à un régime où la biomasse des flagellés est nettement plus importante que celle des diatomées. L'absorption des nitrates et de l'ammonium sont pratiquement du même ordre de grandeur (respectivement $0.15 \text{ mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ et $0.13 \text{ mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$).

En automne, l'assemblage NO_3 -diatomées-copécopes persiste sur la côte ouest. Cependant, la différence de concentration entre diatomées et flagellés est moins accentuée qu'en été, et les flux de matière, et par conséquent les concentrations, sont réduits. Par

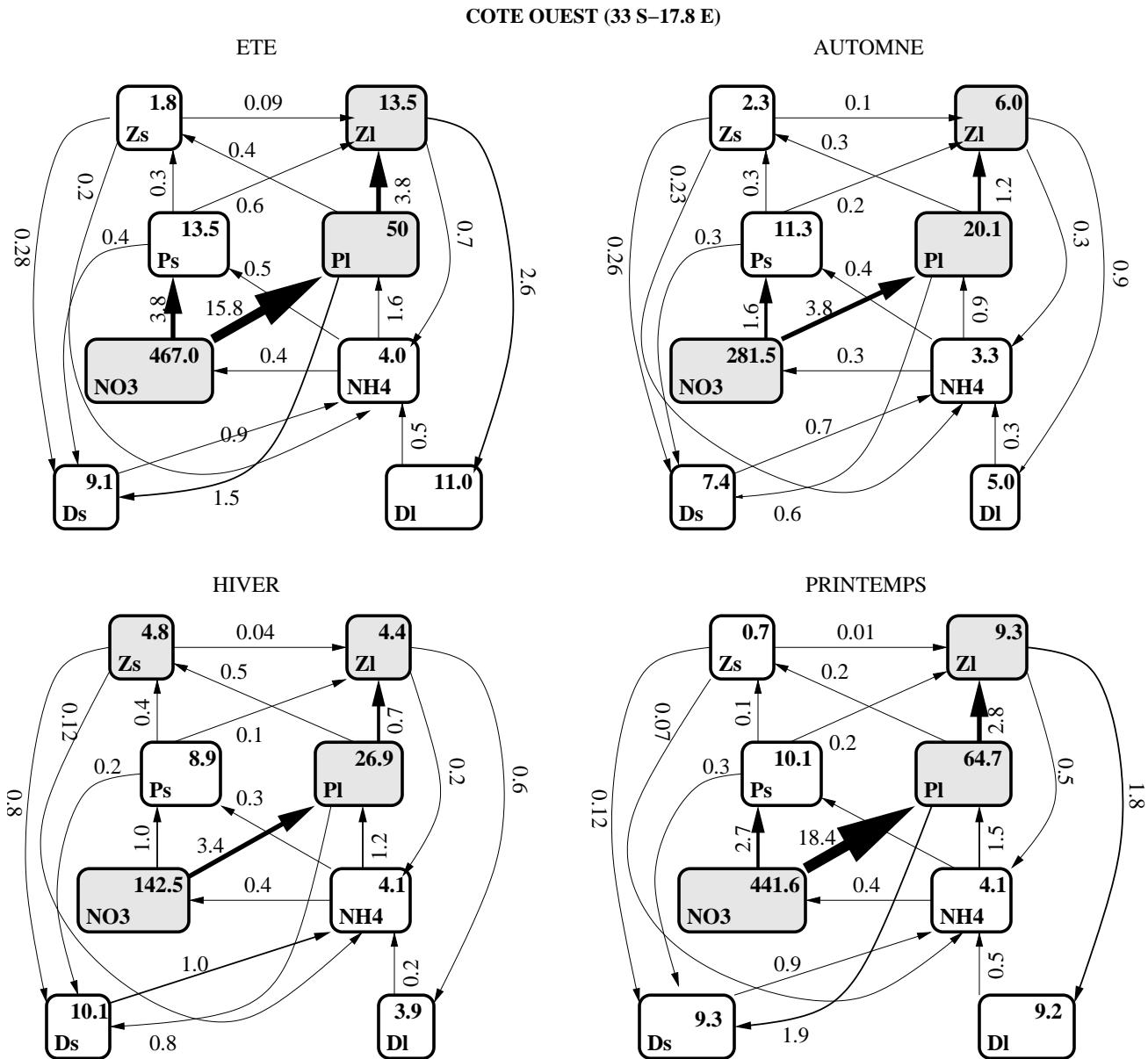


Figure 4.9: Réseaux trophiques simulé à 33°S-17.8°E sur la Côte Ouest; concentrations des variables d'état (mmolN m^{-2}) et flux d'azote ($\text{mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) intégrés sur la colonne d'eau 0-65 m.

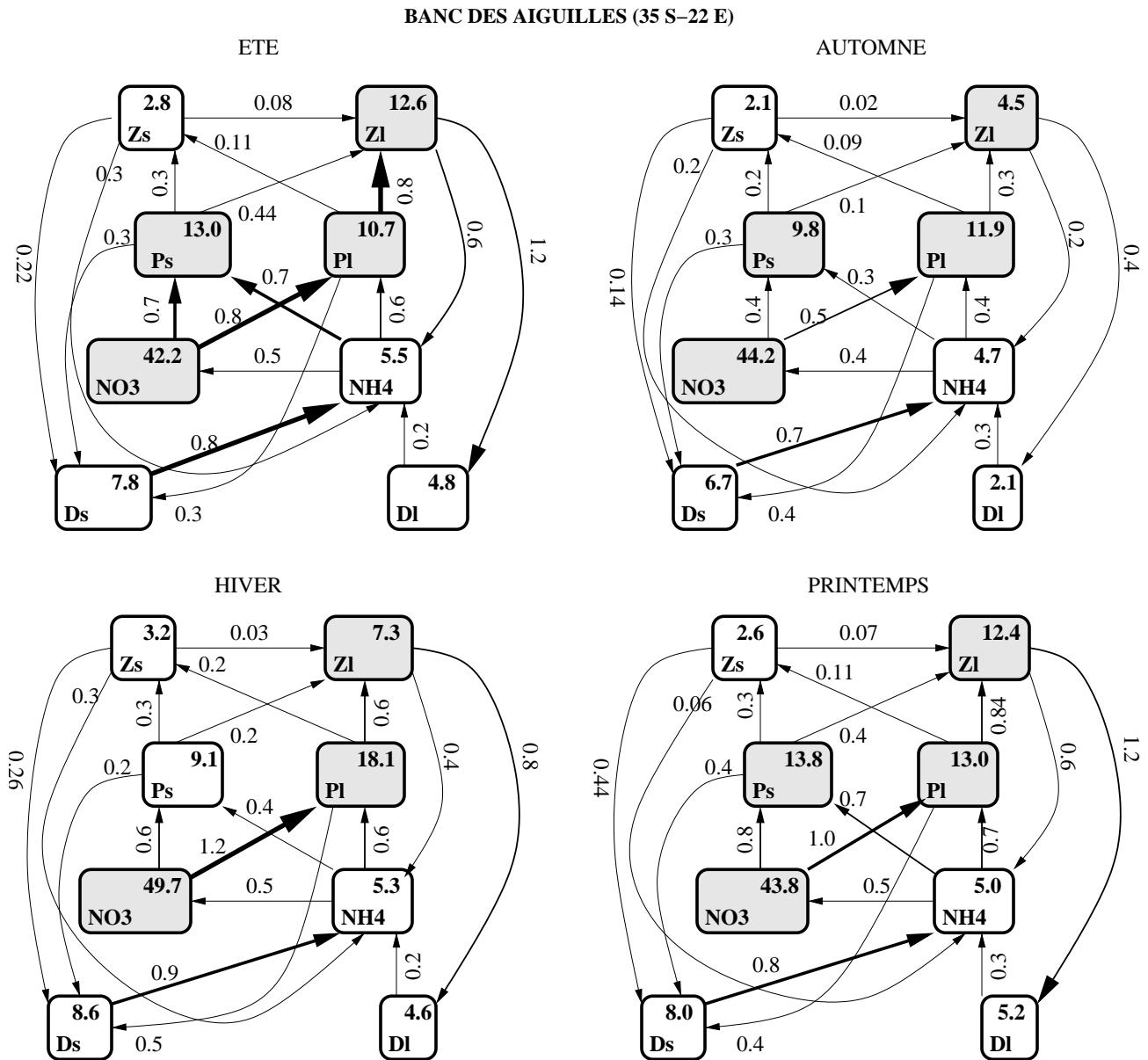


Figure 4.10: Réseaux trophiques simulé à 35°S-22°E sur le banc des Aiguilles; concentrations des variables d'état (mmolN m^{-2}) et flux d'azote ($\text{mmolN m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) intégrés sur la colonne d'eau 0-65 m.

exemple, l'absorption des nitrates par le phytoplancton plancton n'est plus que de 5.4 mmolN m⁻² j⁻¹ contre 19.6 mmolN m⁻² j⁻¹ en été. La pression de broutage des copépodes sur ses proies reste importante par rapport à celle des ciliés, d'où la prédominance des copépodes pendant cette période.

Sur le banc des Aiguilles, les flux de sels nutritifs vers les diatomées sont nettement supérieurs aux flux vers les flagellés. La production primaire est basée sur les nitrates, mais la contribution de l'ammonium à la production primaire n'est pas négligeable.

En hiver, sur la côte ouest, l'absorption des sels nutritifs par les diatomées est pratiquement identique à celle d'automne, et les diatomées sont toujours dominantes par rapport aux flagellés. En revanche, les ciliés et les copépodes deviennent du même ordre de grandeur; l'assemblage *NO₃*-diatomées-copépodes n'est plus prépondérant comme en été et automne. En outre, les ciliés jouent un rôle non négligeable dans le fonctionnement de l'écosystème pendant cette saison à travers la production de matière organique (pelotes fécales et organismes morts) et d'excrétion plus importante que pour les copépodes.

Sur le banc des Aiguilles, nous avons pratiquement la même situation qu'en automne. Comme sur la côte ouest, les nitrates restent la base du réseau trophique, avec une absorption de 1.8 mmolN m⁻² contre 1.3 mmolN m⁻² pour l'ammonium . Cependant, l'absorption des nitrates par les diatomées est plus importante qu'aux deux saisons précédentes, et l'assemblage *NO₃*-diatomées-copépodes devient prépondérant.

Au printemps, le réseau trophique simulé sur la côte ouest est très similaire à celui simulé en été avec une forte absorption des nitrates par les diatomées et donc une prédominance de l'assemblage *NO₃*-diatomées-copépodes. La pression de broutage du zooplancton (copépodes et ciliés) sur le phytoplancton est inférieure à celle en été, d'où des biomasses du zooplancton inférieures.

Sur le banc des Aiguilles, le réseau trophique simulé est pratiquement identique à celui de l'été. Les biomasses de flagellés et diatomées sont similaires, ce qui conduit à un régime intermédiaire où l'assemblage *NO₃*-diatomées-copépodes n'est plus prédominant contrairement à la côte ouest.

De façon générale, aussi bien sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles, les flux de nitrification et de reminéralisation des détritus sont pratiquement identiques quelle que soit la saison. Ils varient de 1.3 à 1.8 mmolN m⁻² j⁻¹ sur la côte ouest et de 1.4 à 1.6 mmolN m⁻² j⁻¹ sur le banc des Aiguilles, avec un minimum en automne dans les deux régions. Ces processus jouent également un rôle non négligeable dans le fonctionnement de l'écosystème du Benguela.

Les transferts de matière de la production primaire vers le mésozooplancton sont plus importants sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles, ce qui explique les contrastes entre les deux provinces décrites dans les chapitres précédents. Ces résultats sont conformes à ceux de Moloney *et al.* (1991) qui trouvent que la fraction de production primaire transférée vers les hétérotrophes ($25\text{-}625 \mu\text{m}$) est en moyenne largement supérieure sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles et dans les eaux oligotrophes du large. Ceci explique que l'écosystème du Benguela sud, comme les autres systèmes d'upwelling de bord est (Californie, Humboldt, Canaris), soit dominé par l'assemblage NO_3 -diatomées-copépodes (Shannon and O'Toole 1999; Olivieri and Chavez 2000; Thomas *et al.* 2001).

4.4 Influence des forçages haute fréquence sur la dynamique de l'écosystème du Benguela

Dans cette section, nous présentons l'impact des forçages haute fréquence sur la dynamique de l'écosystème du Benguela sud. Pour ce faire, nous avons fait des simulations avec le modèle biogéochimique à double compartiment dans les mêmes conditions que dans les chapitres précédents, mais, à la place des forçages climatologiques mensuels dérivés de COADS (Penven 2000), nous avons utilisé des forçages journaliers de l'année 2001 dérivés du satellite QuikSCAT. Les détails sur l'algorithme et la résolution des forçages QuikSCAT sont donnés par Blanke *et al.* (2005).

Les composantes zonales et méridionales u et v des forçages des forçages journaliers QuikSCAT présentent une variabilité très importante par rapport aux forçages mensuels climatologiques (Figure 4.11). La forte variabilité de ces forçages journaliers module l'intensité de l'upwelling, en l'augmentant lorsque le régime de vents est favorable, ou en la réduisant lorsque le régime de vents devient défavorable (Nelson 1989; Blanke *et al.* 2005). Nous nous focaliserons sur les différences entre les deux simulations afin de voir l'impact des forçages haute fréquence sur la distribution de la chlorophylle *a*. Les simulations avec les forçages climatologiques seront appelées "Simu-climatologique", et celles avec les forçages haute fréquence seront appelées "Simu-QuikSCAT".

4.4.1 Distribution annuelle de la chlorophylle *a* : comparaison entre forçage climatologique et forçage haute fréquence

L'impact des vents haute fréquence sur la distribution annuelle de la Chla de surface est essentiellement localisé sur le plateau continental, aussi bien sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles (Figures 4.12a,b,c,d). Sur le banc des Aiguilles, les concentrations maximales simulées avec les vents haute fréquence sont collées à la côte, conformément aux données SeaWiFS, alors que les concentrations maximales simulées avec les forçages climatologiques se situent plus au large, entre les isobathes 200 et 500 m. En effet, la carte

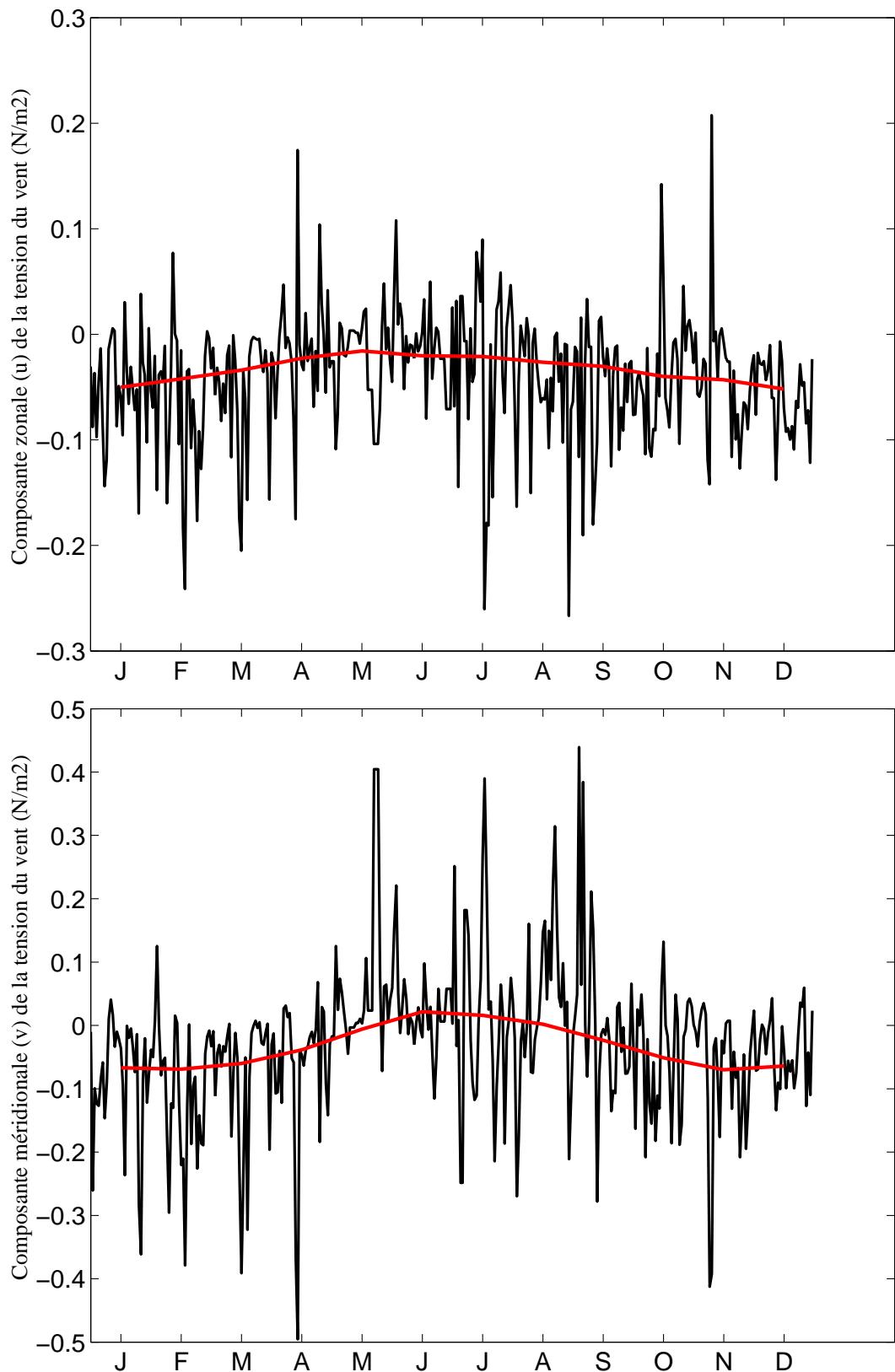


Figure 4.11: Composantes u et v de la tension journalière du vent dérivée du satellite QuikSCAT (en noir) et du vent moyen mensuel climatologique (en rouge) dérivé de la base de données COADS dans la région de Cape Columbine.

de différence des concentrations de Chla simulées avec les deux forçages (Simu-QuikSCAT, Simu-climatologique) montre des valeurs positives (>0.8) le long de la côte entre Mossel Bay et Cape Agulhas et des valeurs négatives (-0.2) entre les isobathes 200 et 500 m (Figure 4.12d).

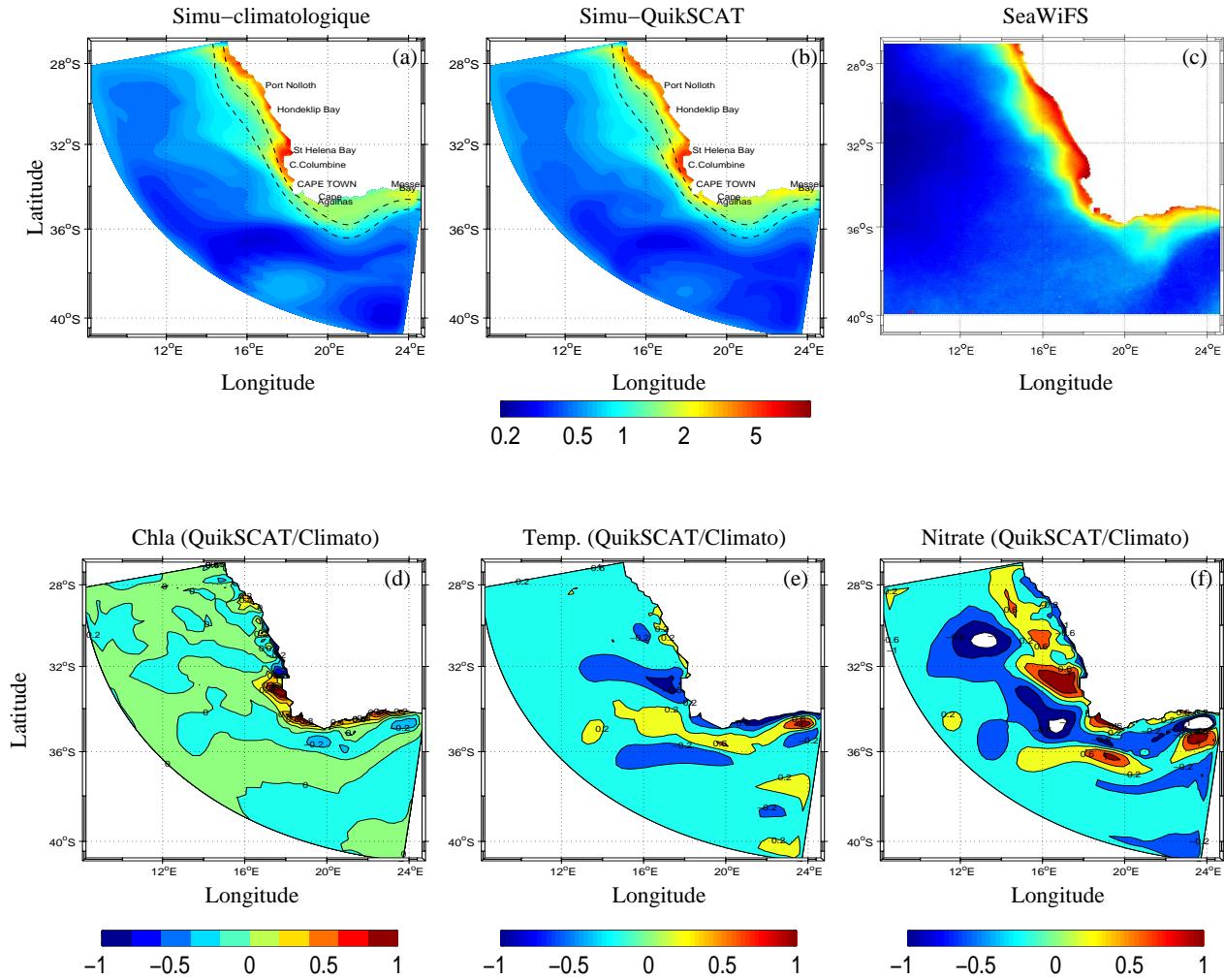


Figure 4.12: Distribution annuelle de la Chla de surface (mg Chla m^{-3}) simulée avec les vents climatologiques (a), avec les vents haute fréquence (b), et dérivée du satellite SeaWiFS (c). Carte de différence entre les champs simulés avec les forçages QuikSCAT et les forçages climatologiques pour la Chla (d) la température (e) et les nitrates (f).

Le long de la côte ouest, l'influence des vents haute fréquence sur la distribution de la Chla est également assez prononcée. Par rapport aux forçages climatologiques, les vents haute fréquence induisent des concentrations annuelles de Chla plus élevées entre Cape Town et Cape Columbine, avec notamment des valeurs positives (> 0.8) de l'anomalie de Chla, alors que dans la baie de St Hélène, ils iinduisent des concentrations plus faibles (-0.2). Au nord du domaine, notamment dans la région de Hondeklip Bay, les concentrations de Chla simulées avec les vents haute fréquence sont également plus fortes.

Les variations de concentrations de Chla simulées sont liées aux fluctuations de l'intensité de l'upwelling le long de la côte, elles-mêmes dues à la forte variabilité du régime de vents haute fréquence. Dans l'écosystème du Benguela, l'intensité de l'upwelling est contrôlée par le régime de vent, qui est responsable des événements froids ou chauds durant lesquels l'upwelling est fort ou modéré, voire absent, lorsque le régime de vent est favorable ou non (Shannon et al. 1986; Shannon and Nelson 1996; Roy et al. 2001; Blanke et al. 2002; Hardman-Mountford et al. 2003). En effet, les anomalies de température entre la simu-QuikSCAT et la simu-climatologique montrent que les zones où la différence de température est négative (température simulée avec les vents QuikSCAT plus froide) sont les zones où il y a un gain en Chla (Figure 4.12e). Inversement, les zones où la différence de température est positive correspondent aux zones de diminution de concentration de Chla (baie de St Hélène le long de la côte ouest et zone comprise entre les isobathes 200 et 500 m sur le banc des Aiguilles). Les eaux froides le long de la côte traduisent les remontées d'eaux profondes riches en sels nutritifs, nitrates notamment. En effet, la différence des concentrations annuelles de nitrate dans les couches de surface simulées avec les deux forçages montre bien les localisations différentes des enrichissements selon le type de forçage (Figure 4.12f).

Sur le banc des Aiguilles, les vents QuikSCAT induisent des enrichissements collés à la côte où l'intensité de l'upwelling est forte, alors que les vents climatologiques induisent des enrichissements loin de la côte dans la région de Mossel Bay et entre les isobathes 200 et 500 m. Le long de la côte ouest, les vents haute fréquence ont pour effet d'augmenter l'intensité de l'upwelling avec un enrichissement conséquent entre Cape Town et Cape Columbine, mais de diminuer cette intensité dans la baie de St Hélène. Le lissage des forçages climatologiques a donc pour conséquence d'engendrer très peu de variations dans l'intensité de l'upwelling, alors que Shannon et O'Toole (1999) et Blanke *et al.* (2002, 2005) ont montré que l'intensité de l'upwelling variait fortement dans le temps. De façon générale, la localisation spatiale des structures issues des différences (température, nitrate et Chla) entre les simulations QuikSCAT et les simulations climatologiques sont parfaitement identiques, et l'impact des vents haute fréquence dans les régions au large est très faible voire nul.

4.4.2 Distribution horizontale saisonnière de la chlorophylle *a*

La distribution saisonnière de la Chla de surface donnée par la simu-climatologique et la simu-QuikSCAT est présentée sur la Figure 4.13. De façon générale, la distribution de la Chla donnée par la simu-QuikSCAT est plus proche des données SeaWiFS, notamment sur le banc des Aiguilles où le maximum de chlorophylle est collé à la côte, contrairement à la simu-climatologique dont le maximum de chlorophylle s'établit relativement loin de la côte entre les isobathes 200 et 500 m. Comme nous l'avons vu avec la distribution annuelle, l'influence des vents haute fréquence se localise surtout sur le plateau continental, aussi bien le long de la côte ouest que sur le banc des Aiguilles. Ceci apparaît nettement sur les cartes de différence présentées à la Figure 4.14. En effet, en été, les vents haute fréquence induisent une nette augmentation des concentrations de la Chla tout près de la côte sur le banc des Aiguilles de Mossel Bay à Cape Agulhas (Figure 4.14a). La localisation spatiale des structures engendrées est en bon accord avec les données SeaWiFS où les fortes concentrations restent localisées tout près de la côte. Le long de la côte ouest, l'influence des forçages haute fréquence affecte surtout la région comprise entre Cape Town et Cape Columbine où ils permettent d'améliorer les concentrations de la Chla qui étaient modérées dans cette région dans la simu-climatologique. Dans la zone où l'upwelling est intense, c'est-à-dire au nord de Cape Columbine, notamment dans la baie de St Hélène, la forte variabilité des vents haute fréquence induit une variabilité conséquente dans l'intensité de l'upwelling (vents favorables ou défavorables à l'upwelling) contrairement aux forçages climatologiques. En effet, leur lissage engendre des upwellings d'intensité très peu variable, d'où des concentrations en Chla nettement supérieures dans cette zone par rapport à la simu-QuikSCAT.

La variabilité en Chla est liée à la variabilité de l'upwelling comme nous pouvons le voir avec les cartes d'anomalies de température et de nitrate (Figures 4.14b,c). En effet, les valeurs négatives des anomalies de SST le long de la côte sur le banc des Aiguilles (de Mossel Bay à Cape Agulhas) et le long de la côte ouest (de Cape Town à Cape Columbine) mettent en relief l'enrichissement inhérent à l'upwelling côtier induit par les vents haute fréquence et qui se traduit par des SST plus froides dans la simu-QuikSCAT que dans la simu-climatologique. Ces anomalies négatives s'accompagnent d'une nette augmentation des concentrations en nitrate dans les régions concernées, et inversement, les anomalies positives de SST traduisent un enrichissement dû aux forçages climatologiques.

En automne, les tendances des structures décrites sont les mêmes que précédemment, avec cependant une nette diminution de l'influence des vents haute fréquence le long de la côte ouest, avec en particulier des valeurs modérées des anomalies de Chla dans la région comprise entre Cape Town et Cape Columbine (Figures 4.14e,f,g). Cette

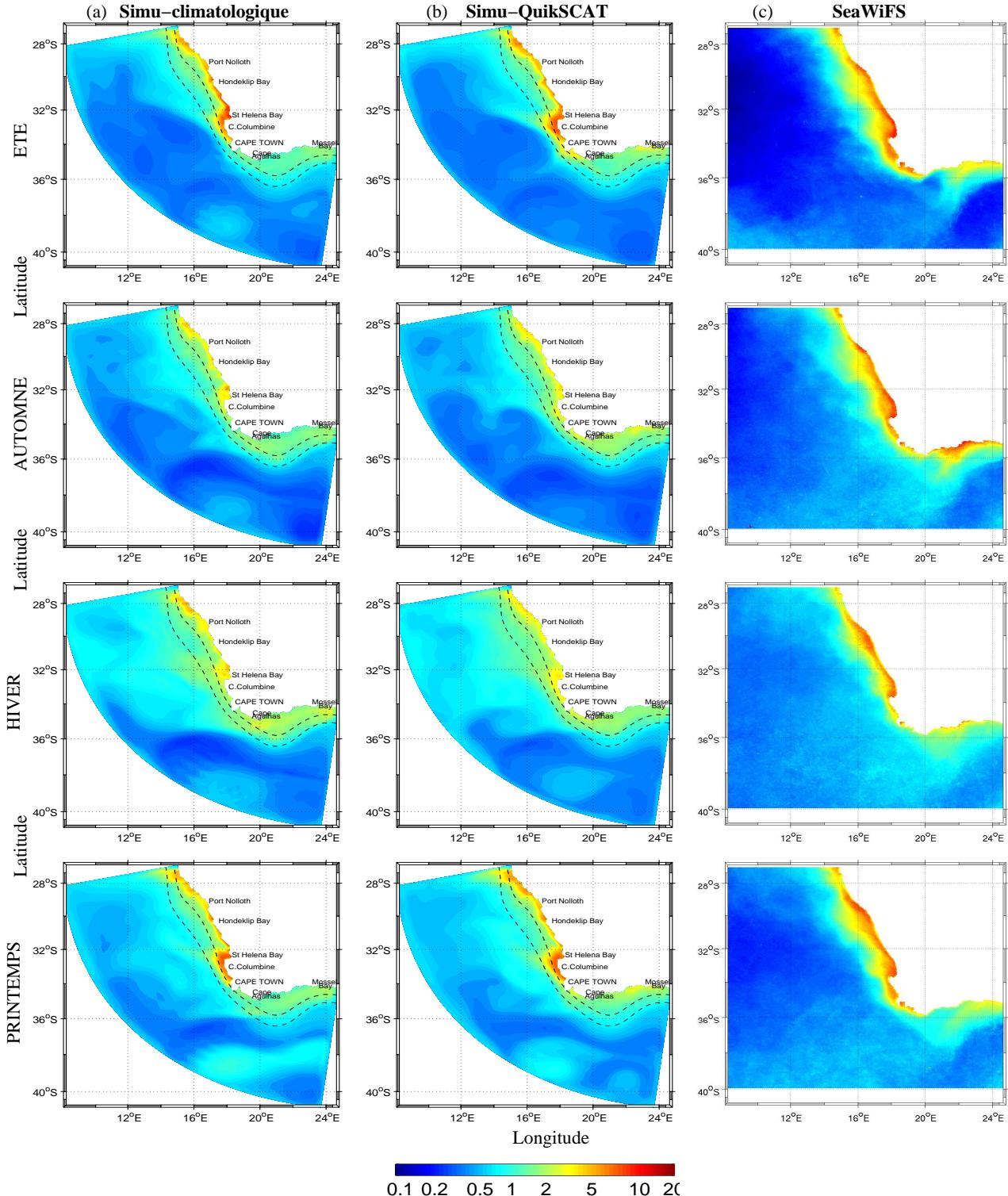


Figure 4.13: Distribution saisonnière de la chlorophylle *a* de surface (mg Chla m^{-3}) dans le système d'upwelling du Benguela sud: (a) Simu-climatologique, (b) Simu-QuikSCAT. Les concentrations ont été moyennées sur la profondeur d'atténuation de SeaWiFS; les lignes en pointillés représentent les isobathes 200 et 500 m; (c) champs de chlorophylle du satellite SeaWiFS (1997-2002).

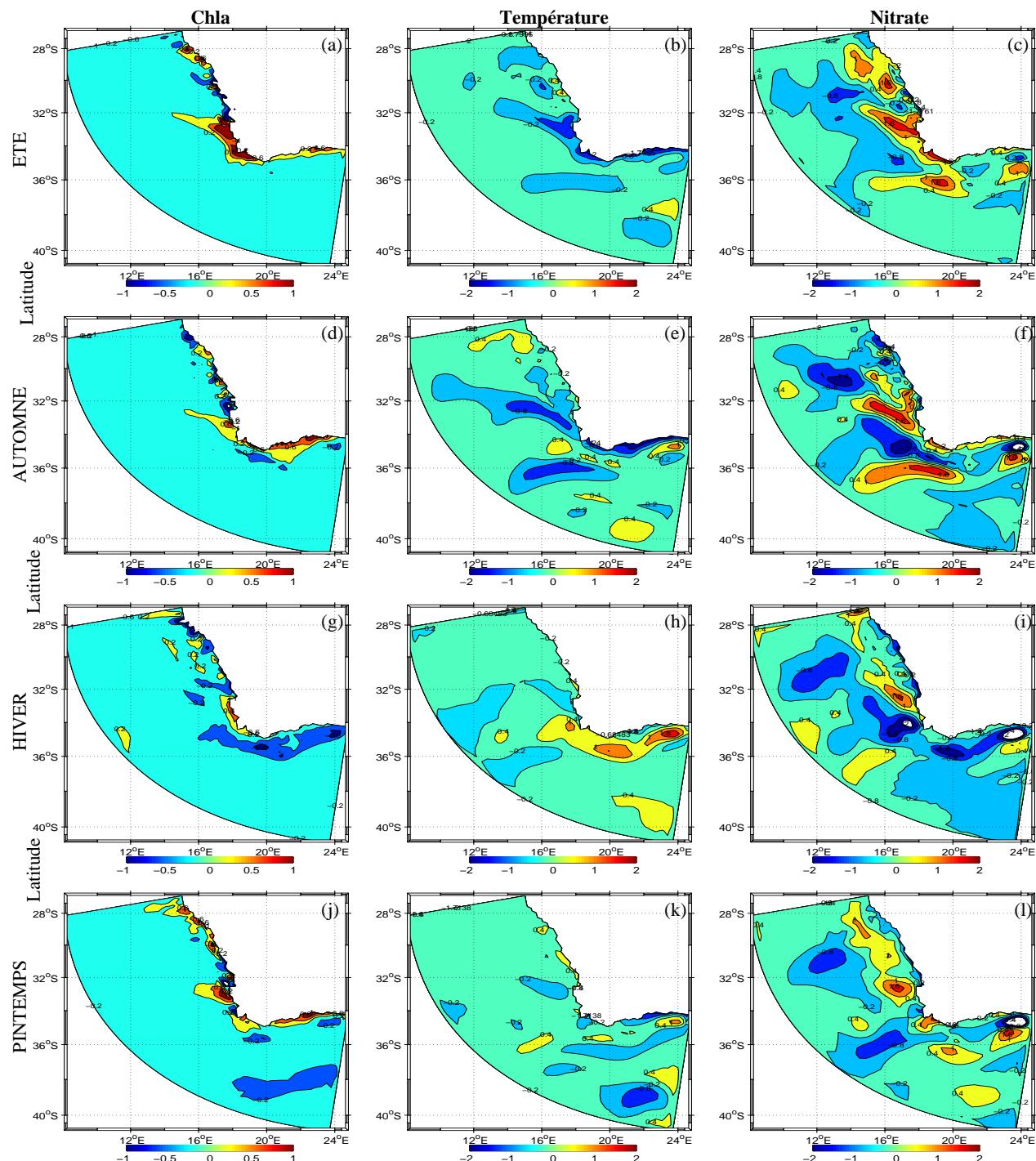


Figure 4.14: Anomalies de la chlorophylle *a*, de la température et des nitrates de surface à l'échelle saisonnière. Ces anomalies représentent les différences entre les concentrations données par la simu-QuikSCAT et la simu-climatologique.

diminution est liée à la variabilité saisonnière de l’upwelling; en effet, durant cette saison, le régime de vent qui contrôle l’upwelling commence à faiblir. En revanche, sur le banc des Aiguilles, les anomalies de Chla restent importantes au voisinage de la côte. Cette structure est en bon accord avec les données SeaWiFS où les concentrations de Chla au voisinage de la côte demeurent importantes. Les anomalies négatives de SST dans cette région confirment que le processus d’enrichissement dû aux remontées d’eaux froides profondes persiste. En effet, les concentrations en nitrate restent supérieures aux concentrations issues de la simu-climatologique.

En hiver, l’influence des vents haute fréquences sur la distribution de la Chla le long de la côte ouest devient faible, et confirme l’affaiblissement commencé en automne du régime de vent induisant l’upwelling (Figure 4.14g,h,i). Cela se traduit par des anomalies de Chla moins marquées, même si quelques différences demeurent, notamment dans la baie de St Hélène. Entre Cape Town et Cape Columbine, les concentrations de Chla sont plus élevées avec les vents haute fréquence que pour le forçage climatologique, conformément aux observations SeaWiFS. Sur le banc des Aiguilles, notamment au voisinage de la côte, les anomalies de Chla sont très faibles, voire nulles. Les données SeaWiFS montrent des concentrations très faibles dans ces zones par rapport aux saisons précédentes. En revanche, entre les isobathes 200 et 500 m, la simu-climatologique présente des concentrations supérieures aux concentrations données par la simu-QuikSCAT. Cette structure semble être un biais dû au lissage des forçages climatologiques car elle n’est pas présente dans les données SeaWiFS (cf. Figure 4.13). Les anomalies de SST et de nitrate montrent que les forçages climatologiques engendrent un enrichissement entre les isobathes 200 et 500 m (Figures 4.14h,i). En outre le contraste entre les anomalies de Chla entre l’été et l’hiver est bien marqué, surtout sur le banc des Aiguilles, indiquant que les vents haute fréquence, influence largement la variabilité de la Chla dans cette région.

Au printemps, les tendances des anomalies de Chla, de température et de nitrate sont pratiquement les mêmes qu’en été; cette similitude est liée au fait qu’au printemps le régime de vents redevient favorable à l’upwelling. La forte variabilité des forçages QuikSCAT entraîne une variabilité conséquente dans le processus d’enrichissement, qui à son tour induit une variabilité dans la distribution de la Chla issue des deux simulations (Figures 4.14j,k,l).

De façon générale, l’influence des vents haute fréquence est très limitée au large, voire pratiquement nulle. Durant toutes les saisons, la dynamique du banc des Aiguilles et du plateau continental de la côte ouest apparaît largement influencée par la tension du vent. Dans leur étude de l’impact des vents sur la variabilité inter-annuelle de l’upwelling du Benguela, à partir de forçages mensuels climatologiques et hedonomadaires issus des

produits du satellite ERS1/2, Blanke et al. (2002) ont montré que les vents contribuaient à 90% à la variabilité inter-annuelle de la SST sur le banc des Aiguilles et de 30 à 70% le long de la côte ouest. Ces résultats sont confirmés par une étude récente montrant que la résolution temporelle, notamment la représentation à l'échelle journalière des forçages atmosphériques était essentielle dans le processus d'upwelling côtier pour une meilleure représentation des anomalies de la SST sur le plateau continental du Benguela (Blanke et al. 2005). En outre, les forçages haute fréquence, du fait de leur forte variabilité, induisent le processus d'upwelling si les vents sont favorables, ou le processus contraire de downwelling dans le cas contraire (Blanke et al. 2005).

4.4.3 Variabilité à haute fréquence de la chlorophylle, de la température et des nitrates

Pour affiner notre analyse de l'influence des forçages haute fréquence sur la dynamique de l'écosystème du Benguela, nous présentons également l'évolution à haute fréquence (une valeur tous les 5 jours) de la Chla, de la température et des nitrates, pour deux sites, à 33.7°S-18.15°E dans la région de Cape Columbine le long de la côte ouest et à 34.2°S-24°E sur le banc des Aiguilles (Figure 4.15 et Figure 4.16). La station de Cape Columbine a été choisie parce qu'elle offre une base de comparaison avec les séries temporelles effectuées par Andrews et Hutchings (1980) lors de campagnes successives de Janvier 1971 à Mars 1973 dans cette région.

Les vents haute fréquence induisent une variabilité temporelle de la Chla beaucoup plus prononcée que les vents climatologiques dans la région de Cap Columbine, avec des pics récurrents de janvier au début du mois d'avril correspondant à la période d'upwelling. A cette période, le maximum de l'ordre de $22 \text{ mg Chla m}^{-3}$ a tendance à s'étendre plus profondément avec la simu-QuikSCAT qu'avec la simu-climatologique. La Chla montre ensuite une diminution, avec des valeurs minimales en automne, puis une nette reprise jusqu'à atteindre un second pic printannier d'octobre à décembre. L'amplitude des concentrations de la Chla et les tendances qui en découlent sont en phase avec les données de Andrews et Hutchings (1980) collectées dans la même zone lors des campagnes (Upwelling-Monitoring Cruise) de Janvier 1971 à Mars 1973. Ces pics de Chla coïncident avec les phases d'upwelling au printemps et en été (Shannon and Pillar 1986; Shannon and O'Toole 1999).

La forte variabilité des concentrations de Chla donnée par la simu-QuikSCAT est liée à la variabilité des champs de tension du vent qui à leur tour influencent largement les événements d'upwelling dans la zone côtière comme nous pouvons le voir avec les séries temporelles de la température et des nitrates (Figure 4.15). En effet, la simu-climatologique montre des isothermes relativement lâches et lisses dont la variabilité temporelle n'est pas prononcée, contrairement à la simu-QuikSCAT. En outre, les intrusions

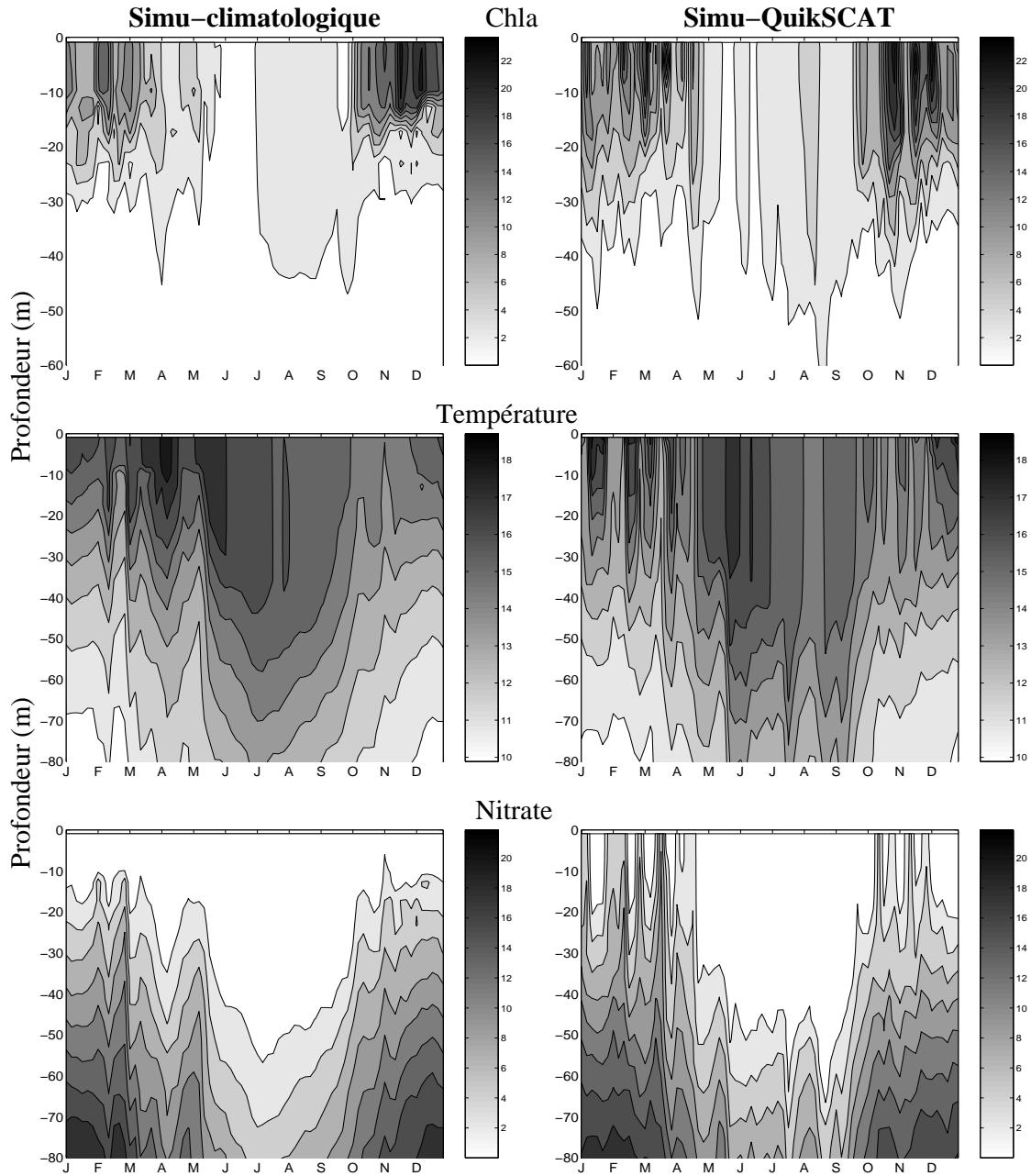


Figure 4.15: Evolution temporelle de la chlorophylle a (mg Chla m^{-3}), de la température ($^{\circ}\text{C}$) et des nitrates (mmolN m^{-3}) sur la colonne d'eau 0-80 m dans la région de Cape Columbine à $33.7^{\circ}\text{S}-18.15^{\circ}\text{E}$.

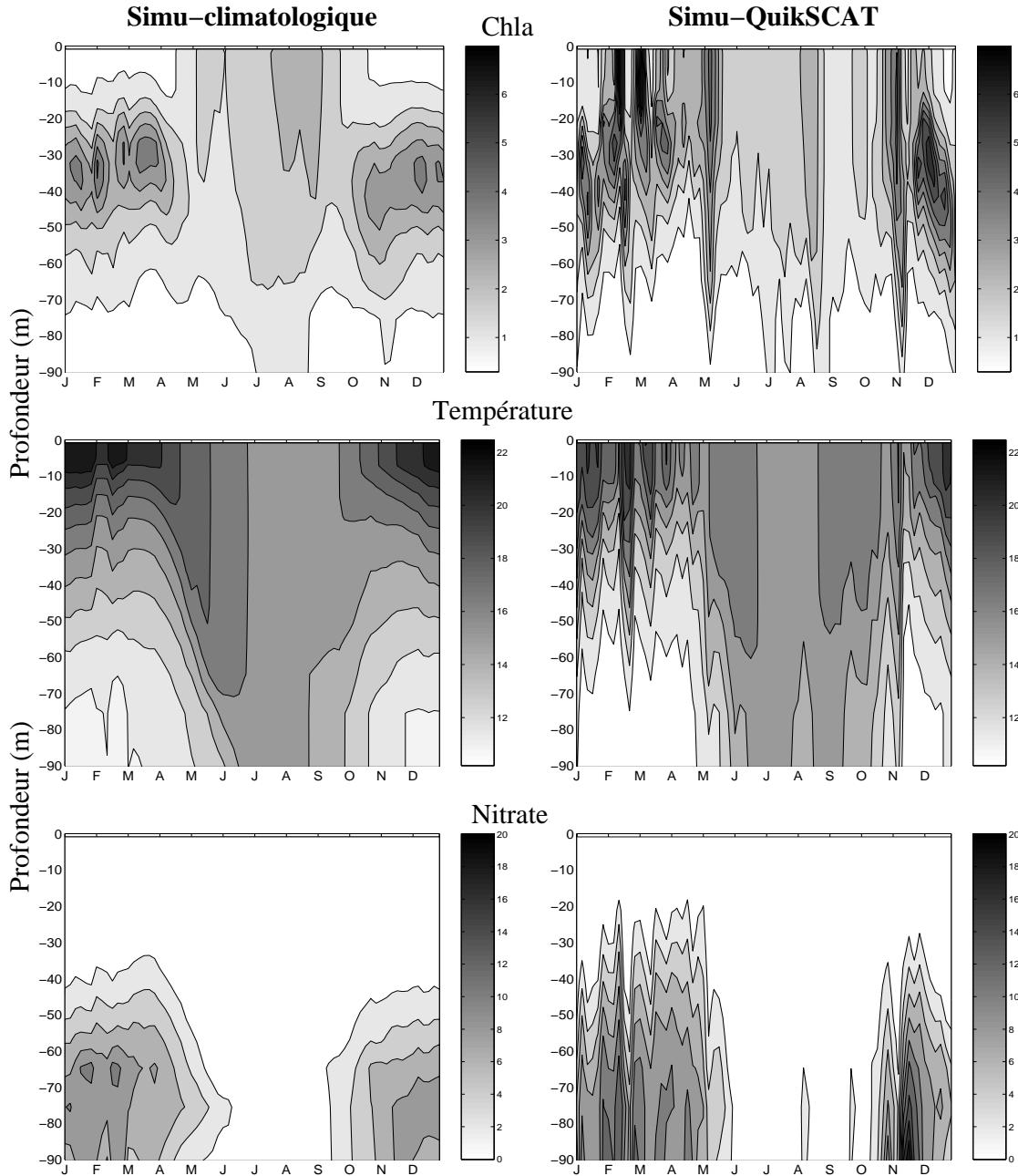


Figure 4.16: Evolution temporelle de la chlorophylle a (mg Chla m^{-3}), de la température ($^{\circ}\text{C}$) et des nitrates (mmolN m^{-3}) sur la colonne d'eau 0-90 m sur le banc des Aiguilles à 34.2°S - 24°E .

d'eaux froides dans les couches de surface traduisant l'upwelling sont modérées et limitées en-dessous de 10 m avec la simu-climatologique, alors qu'avec la simu-QuikSCAT elles sont assez fréquentes et atteignent la surface. Ces intrusions d'eaux froides s'accompagnent d'un enrichissement conséquent des couches superficielles en nitrate, en particulier un enrichissement de la couche 0-10 m beaucoup plus important avec les forçages haute fréquence qu'avec les forçages climatologiques. Ces résultats sont conformes à ceux de Blanke *et al.* (2005) qui ont montré que la variabilité de la SST sur le plateau continental de l'écosystème du Benguela était étroitement liée à la resolution spatiale et temporelle des forçages atmosphériques. Plusieurs études menées par ailleurs mettent en relief la corrélation entre la tension de vent à la surface et la variabilité de la SST. Mendelssohn et Schwing (2002) ont montré que dans les systèmes d'upwelling de la California et du Pérou-Chili, la variabilité de la SST était liée à celle du vent, entraînant soit des événements chauds ou froids. Lehmann *et al.* (2002) ont également montré l'impact des forçages atmosphériques sur la circulation et les upwellings dans la mer Baltique, où il existe une bonne corrélation entre le transport des masses d'eau, les remontées de masses d'eaux profondes et la variabilité des vents. Ces résultats vont dans le même sens que ceux obtenus parailleurs par Klinger *et al.* (2003).

Sur le banc des Aiguilles, les séries temporelles des variables Chla, température et nitrate montrent les mêmes tendances que celles de la région de Cape Columbine. Le profil de Chla donné par la simu-climatologique présente très peu de variabilité, contrairement à la simu-QuikSCAT. Le maximum de Chla s'établit entre 30 et 40 m en été et au printemps pour les deux simulations; cependant, la simu-QuikSCAT donne des couches de surface beaucoup plus enrichies à la fin de l'été et au début de l'automne. En automne et en hiver, nous avons une homogénéisation des concentrations de Chla dans la colonne d'eau avec le brassage hivernal, suivie d'une augmentation progressive jusqu'au pic printannier. À noter que les concentrations moyennes données par la simu-QuikSCAT dans la couche 0-60 m sont supérieures à celles de la simu-climatologique, comme nous l'avons montré avec les distributions horizontales de la Chla dans cette région (cf. Figures 4.13 et 4.14). Les structures caractéristiques de ces profils de Chla, à savoir le maximum de subsurface en été et au printemps et l'homogénéisation en automne-hiver, sont conformes à la connaissance de la dynamique du banc des Aiguilles. En effet, Shannon *et al.* (1984) et Shannon et O'Toole (1999) décrivent le banc des Aiguilles comme étant un environnement fortement stratifié où le maximum de Chla de subsurface s'établit aux environs de 40-50 m.

Les profils de température et de nitrate mettent bien en relief, l'enrichissement dû à l'upwelling avec les intrusions de nitrate vers les couches de surface. Ce phénomène est limité avec la simu-climatologique du fait du lissage des forçages climatologiques.

Il existe une nette corrélation entre la tension du vent à la surface de l'océan, la température de surface, l'enrichissement en sels nutritifs de la couche euphotique et la

production planctonique qui en découle, comme le montre les séries temporelles présentées à la Figure 4.17 pour la région de Cape Columbine.

La forte variabilité de la composante méridionale du vent issue des forçages QuikSCAT (composante parallèle à la côte et qui induit l'upwelling) entraîne une variation dans les événements d'upwelling. Ceci se traduit par des intrusions d'eaux froides dans les couches superficielles pendant la période d'upwelling comme le montrent les faibles valeurs de température de la simu-QuikSCAT par rapport à la simu-climatologique. Avec les deux types de forçages, ces intrusions d'eaux froides s'accompagnent d'un enrichissement conséquent des couches superficielles en sels nutritifs (cet enrichissement étant particulièrement fort avec la simu-QuikSCAT); les valeurs minimales de température correspondent aux pics en nitrate dans la couche 0-10 m (Figure 4.17b,c).

En automne et en hiver, les intrusions d'eaux froides dans les couches superficielles s'estompent, limitant du coup les apports en sels nutritifs. Nous avons des concentrations en nitrate faibles et quasi constantes aussi bien avec les vents climatologiques qu'avec les vents QuikSCAT. La réponse biologique du système à la variabilité des facteurs physico-chimiques (SST et concentration en nitrate) est déphasée dans le temps (Figure 4.17d). A chaque pic de nitrate dans la couche 0-10 m, correspond un pic de Chla décalé dans le temps par rapport au pic de nitrate.

La variabilité temporelle de la Chla le long de la côte ouest est liée à la variabilité de l'intensité de l'upwelling, qui est elle-même contrôlée par la variabilité des forçages atmosphériques, notamment dans leurs composantes méridionales qui induisent l'upwelling. Ces résultats vont dans le même sens que ceux de Wieters *et al.* (2003) qui mettent bien en relief la corrélation entre la variabilité temporelle de la Chla et la variabilité de la SST qui est elle-même dépendante du vent dans le système d'upwelling au large du Chili. Par ailleurs, plusieurs études ont montré des concentrations élevées en Chla dans les eaux de surface associées à des événements d'upwelling bien localisés (Thomas *et al.* 1994; Morales *et al.* 1996; Morales *et al.* 2001; Thomas 1999). Similairement, les analyses des images SeaWiFS ont montré que la variation saisonnière de la Chla était liée aux activités d'upwelling maximum, avec des concentrations maximales pendant les phases où les vents sont favorables à l'upwelling (Thomas *et al.* 1994). Plusieurs autres études confirment ces résultats. La question de savoir comment les variations des forçages de vent affectent la productivité des systèmes d'upwelling a fait l'objet de bon nombre d'études relatives qui s'intéressent aux relations entre pêcheries et oceanographie biologique. Les études comparatives des pêcheries dans les systèmes de courant de bord est intègrent les mécanismes selon lesquels les vents affectent de manière positive ou négative les apports de nutriments, et donc l'activité biologique. C'est ainsi que Botsford *et al.* (2003) ont montré que la productivité du phytoplancton augmentait avec la vitesse du vent, jusqu'à atteindre un plateau à la vitesse 12 m s^{-1} à partir de laquelle, la productivité diminuait inexorablement

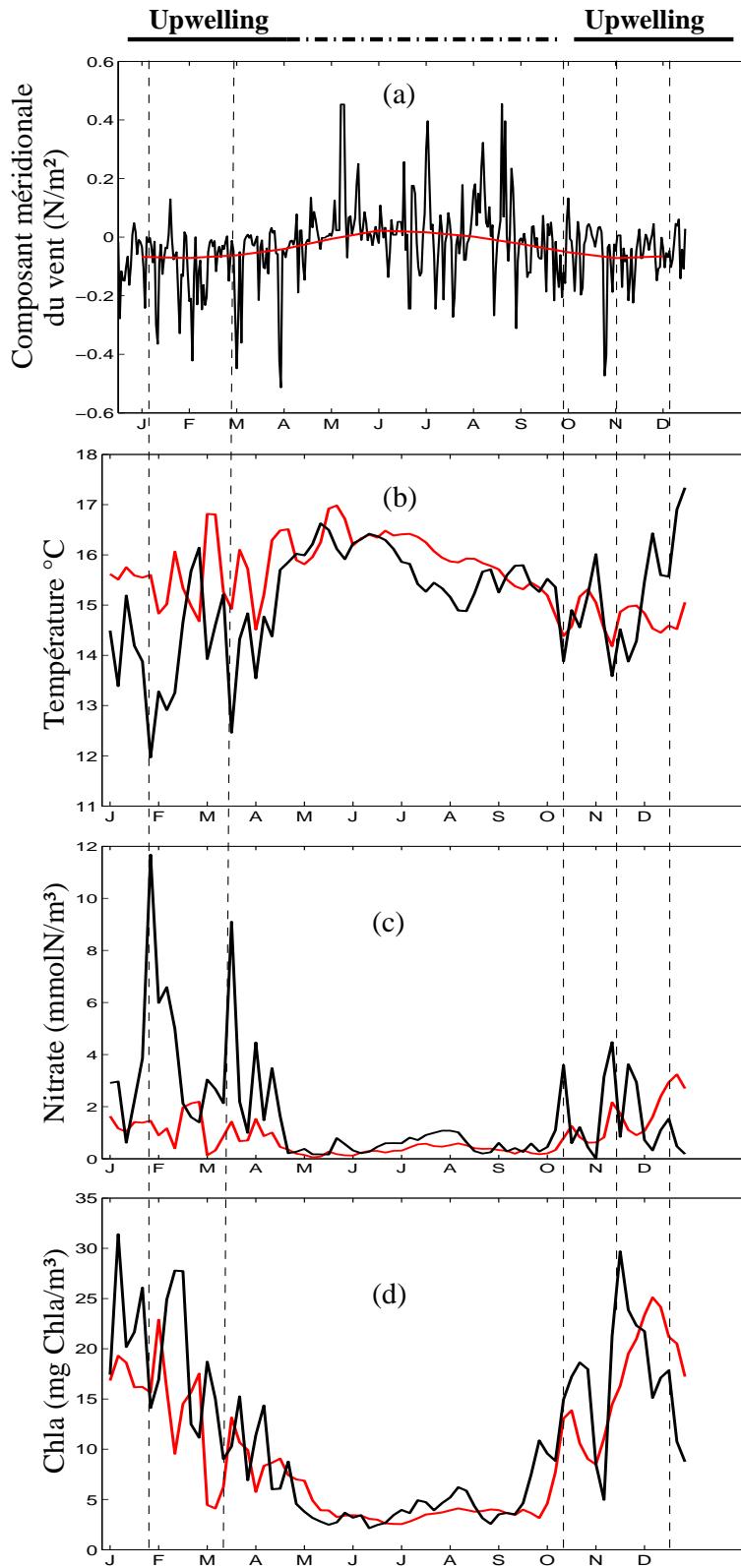


Figure 4.17: (a) Série temporelle de la composante méridionale de la tension du vent à la surface, (b) température moyenne ($^{\circ}C$), (c) concentration moyenne de nitrate ($mmolN\ m^{-3}$), (d) concentration moyenne de la Chla ($mg\ Chla\ m^{-3}$) à $33^{\circ}S-17.8^{\circ}E$ dans la région de Cape Columbine. Les moyennes sont effectuées sur la colonne d'eau 0-10 m. Champs dérivés de la simu-QuikSCAT (en noir), champs dérivés de la simu-climatologique (en rouge).

avec l'augmentation de la vitesse du vent. Cela montre combien la corrélation entre la variabilité de la Chla et celle du vent est forte dans les systèmes d'upwelling, comme le suggère aussi les études de Rutllant et Montecino (2002) et de Thomas *et al.* (2001).

4.5 Résultats du modèle haute résolution

Les simulations avec la version haute résolution du modèle biogéochimique à double compartiment ont été réalisées dans les mêmes conditions que les simulations précédentes avec les forçages climatologiques. Seule la résolution horizontale a été changée, la nouvelle configuration est de 9 km à la côte et 16 km au large (l'ancienne résolution était de 18 km à la côte et 31 au large; cf. chapitre 2). Cette configuration devrait résoudre la plupart des structures méso-échelles observées le long de la côte ouest (Penven 2000). La topographique de la configuration haute résolution est moins lissée que dans la version basse résolution, cela aura pour conséquence d'influencer la solution du modèle hydrodynamique sur le plateau continental (Penven 2000).

Comme précédemment, nous avons effectué des simulations sur quatre ans. Les différentes variables modélisées sont stockées tous les deux jours. De cette manière, les analyses des sorties du modèle biogéochimique sont effectuées avec une bonne résolution spatiale et temporelle. Comme pour la version basse résolution, la version haute résolution atteint l'équilibre au bout de la deuxième année de simulation (cf. Figure 3.1). Nous présentons dans cette section, les différences qualitatives entre les deux versions, notamment le long de la côte ouest qui est la zone de nourricerie des larves.

4.5.1 Distribution annuelle de la chlorophylle de surface

La distribution horizontale de la Chla simulée par la version haute résolution du modèle biogéochimique à double compartiment montre les mêmes caractéristiques que la distribution horizontale simulée par le modèle basse résolution (Figure 4.18). L'essentiel de la Chla est concentrée le long de la côte ouest, avec les plus fortes concentrations ($>5 \text{ mg Chla m}^{-3}$) dans la zone de rétention de la baie de St Hélène, et par endroits autour de la région de Hondeklip Bay et au nord de Port Nolloth. Les cellules les plus actives de l'upwelling se situent dans ces régions (Shannon and Nelson 1996), ce qui explique ces concentrations élevées. Le gradient de chlorophylle entre les eaux côtières très productives et les eaux oligotrophes du large est relativement moins prononcé que dans la version basse résolution.

Sur le banc des Aiguilles, le maximum de Chla simulée est détaché de la côte et se situe entre les isobathes 200 et 500 m, comme pour la simulation basse résolution. Ce maximum est ici bien visible du fait de la résolution de cette nouvelle configuration. Le contraste entre la côte ouest et le banc des Aiguilles est toujours présent avec des concentrations plus importantes sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles. En outre,

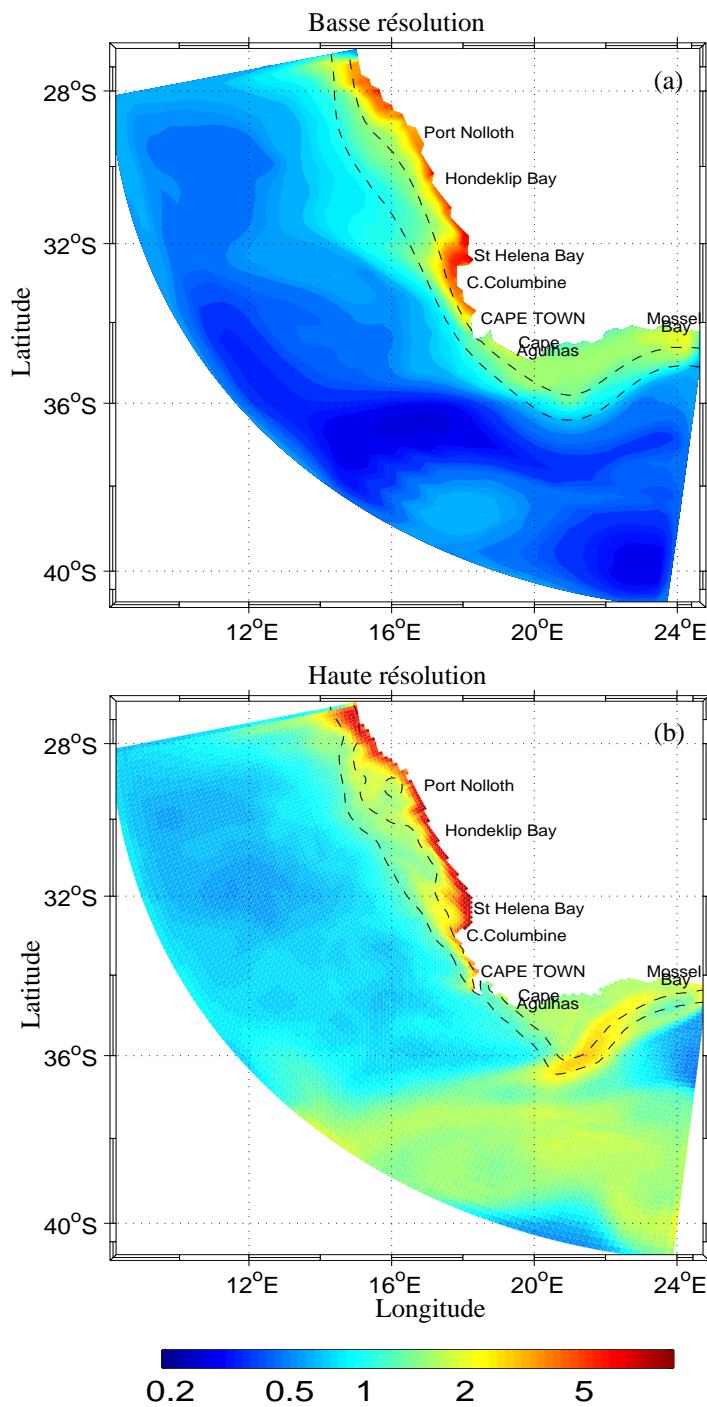


Figure 4.18: Distribution annuelle de la chlorophylle (mg Chla m^{-3}) simulée par le modèle à double compartiment: (a) version basse résolution, (b) version haute résolution. Les lignes en pointillé représentent les isobathes 200 et 500 m.

dans la zone de rétroflexion du courant chaud des Aiguilles (37° - 40° S), nous avons une nette augmentation des concentrations en Chla par rapport à la version basse résolution. En effet dans cette zone, du fait de la divergence des masses d'eaux née de la rétroflexion du courant des Aiguilles (Penven 2000; Penven et al. 2001), l'enrichissement en sels nutritifs des couches superficielles est plus prononcé qu'avec la version basse résolution. De façon générale, la distribution horizontale annuelle de la Chla simulée par la version haute résolution ne change pas fondamentalement de celle de la version basse résolution, aussi bien sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles. Cependant, nous avons une nette augmentation des concentrations de Chla dans la zone de rétention de la baie de St Hélène.

4.5.2 Dynamique saisonnière de la chlorophylle de surface

La distribution saisonnière de la Chla de surface simulée avec la version haute résolution du modèle biogéochimique à double compartiment présente également les mêmes caractéristiques générales que celle simulée avec la version basse résolution (Figure 4.19). C'est pourquoi nous mettons l'accent sur la côte ouest où apparaissent des structures fines (structure méso-échelle) telles que les filaments. En été, la distribution de la Chla simulée par la version haute résolution montre des concentrations élevées le long de la côte ouest, notamment dans la baie de St Hélène où les maxima simulés sont de ~ 20 mg Chla m $^{-3}$. Dans la région de Cape Columbine, de la baie de St Hélène et dans les régions au nord de Port Nolloth, nous avons des structures caractéristiques de la méso-échelle telles que les filaments. Ces structures sont absentes des résultats des simulations à basse résolution. Les localisations spatiales de ces structures sont similaires à celles décrites par Penven (2000). Sur le banc des Aiguilles, les maxima simulés entre les isobathes 200 et 500 m sont beaucoup plus apparents par rapport à la version basse résolution.

En automne, les concentrations simulées le long de la côte ouest diminuent par rapport en été. Les structures méso-échelles demeurent, même si elles sont moins prononcées qu'en été et ne s'étendent pas au-delà de l'isobathe 200 m. Les concentrations simulées le long de la côte ouest sont nettement supérieures à celles de la basse résolution (Figures 4.19c,d). Les fortes concentrations simulées entre Cape Columbine et Cape Town disparaissent pour laisser place à des concentrations relativement faibles. Sur le banc des Aiguilles, les structures simulées restent pratiquement les mêmes qu'en été, avec cependant, une nette diminution des maxima simulés en été entre les isobathes 200 et 500 m dans la région autour de 21° E et dans la région à l'extrême est du banc des Aiguilles (24° E). Les concentrations de l'ordre de 3 mg Chla m $^{-3}$ semblent suivre l'isobathe 200 m.

En hiver, les caractéristiques de la distribution de la Chla sont les mêmes qu'en automne aussi bien sur la côte ouest que sur le banc des Aiguilles. Les concentrations simulées sont deux fois plus faibles que celles simulées en été. Les structures méso-échelles

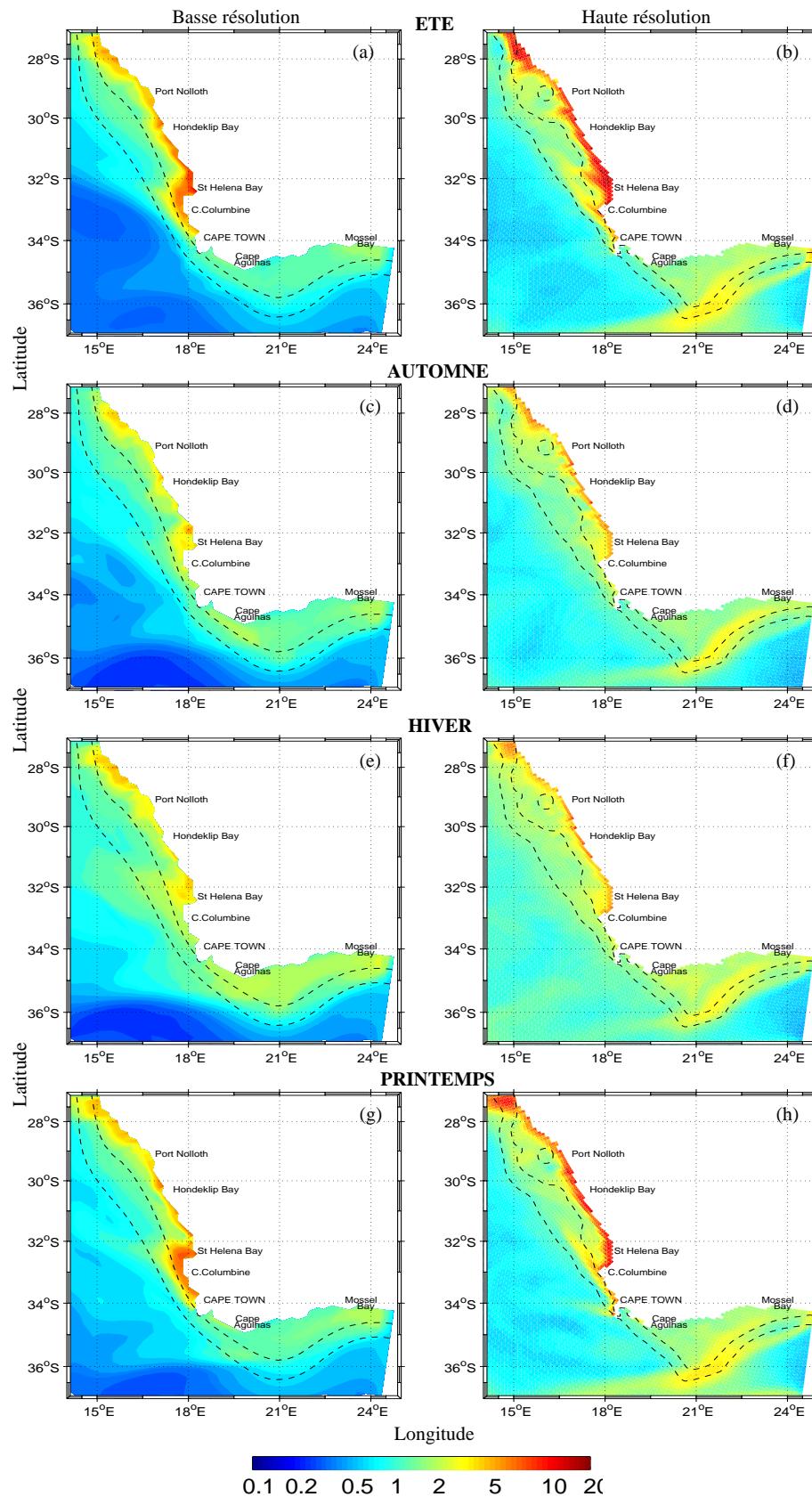


Figure 4.19: Distribution saisonnière de la chlorophylle (mg Chla m^{-3}) simulée par le modèle à double compartiment: (à gauche) version basse résolution, (à droite) version haute résolution.

disparaissent complètement. Au printemps, le modèle haute résolution simule de nouveau, de forte concentrations le long de la côte ouest du même ordre de grandeur qu'en été. Le nombre de filaments diminue considérablement par rapport en été, et se limite à la région de Cape Columbine, parallèlement à la côte. Sur le banc des Aiguilles, les structures simulées sont pratiquement similaires à celles de lété.

De façon générale, la simulation à haute résolution engendre l'apparition de structures méso-échelle telles que les filaments qui n'étaient pas visibles avec la simulation à basse résolution. Les caractéristiques simulées pour la distribution de la chlorophylle ne sont pas fondamentalement différentes entre les deux résolutions utilisées. Le contraste entre la côte ouest et le banc des Aiguilles d'une part et entre la zone côtière et le large d'autre part demeure. Cependant, l'extension vers le large de la Chla semble plus prononcée dans la simulation haute résolution que dans la simulation basse résolution.

4.6 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons détaillé la dynamique de la production primaire du modèle biogéochimique à double compartiment. La contribution du nano- et du microphytoplancton à la production primaire varie dans le temps et dans l'espace. L'essentiel de la production primaire est basé sur la production nouvelle le long de la côte ouest, ce qui engendre des facteurs f élevés qui diminuent progressivement à mesure que l'on approche des eaux oligotrophes du large. La production nouvelle reste essentiellement confinée à la côte contrairement à la production de régénération qui montre une extension vers le large plus importante. Ces résultats sont conformes aux études des écosystèmes d'upwelling rapportées dans la littérature. La contribution du microphytoplancton à la production primaire est plus importante pendant les saisons d'upwelling, alors que pendant les périodes de relaxation la contribution du nanophytoplancton devient dominante. Le réseau trophique est essentiellement basé sur les nitrates où l'assemblage NO_3 -diatomées-copépodes est prédominant dans l'écosystème du Benguela en général et le long de la côte ouest en particulier. Les flux de matière à travers cette voie sont importants surtout en été et au printemps sur la côte ouest. Cette zone est caractéristique de l'enrichissement de la couche euphotique par les remontées d'eaux profondes riches en nutriments. Sur le banc des Aiguilles, les flux de matière sont modérés par rapport à la côte ouest, ce qui explique le contraste entre les deux régions. En outre, le processus de reminéralisation est important dans l'écosystème du Benguela, surtout dans la zone productive de la côte ouest, ce qui entraîne des valeurs du facteur $f < 0.5$ sur le plateau continental (à l'intérieur de l'isobathe 200 m).

L'influence des forçages haute fréquence (vents QuikSCAT) est surtout localisée

dans la zone côtière où les vents modulent l'intensité de l'upwelling. La variabilité des forçages atmosphériques entraîne une variabilité des upwellings qui se traduit par une fluctuation dans l'enrichissement de la couche euphotique. Il existe donc une forte corrélation entre la variabilité du vent, la variabilité de l'upwelling et la variabilité de la chlorophylle dans l'écosystème du Benguela, comme dans la plupart des autres systèmes d'upwelling. Lorsque les vents sont favorables à l'upwelling, l'enrichissement de la couche euphotique en sels nutritifs est important, et lorsque les vents sont défavorables à l'upwelling, l'enrichissement de la couche euphotique devient limité. Les fortes concentrations en chlorophylle dans les zones côtières de l'écosystème du Benguela sont dues à la forte variabilité du vent.

L'impact de la résolution spatiale ne change pas les caractéristiques générales de la distribution de la chlorophylle à savoir le contraste entre la côte ouest et le banc des Aiguilles d'une part, et entre la zone côtière et le large d'autre part (gradient côte/large). Mais une résolution spatiale fine permet la simulation de structures méso-échelles (filaments) surtout le long de la côte ouest.

Chapitre 5

Couplage du modèle hydrodynamique-biogéochimique avec le modèle IBM

5.1 Introduction

La connaissance de la dynamique des petits poissons pélagiques présente un intérêt particulier tant pour le fonctionnement des écosystèmes marins que pour des raisons économiques; ils représentent 30% des captures mondiales (Hunter and Alheit 1997). Les différentes approches de gestion des stocks développées pour des conditions stables et sur des hypothèses simples (milieu spatialement homogène, pas de variabilité inter-individuelle) ne peuvent pas être utilisées pour appréhender la dynamique de ces petits pélagiques. En effet, la durée de vie très courte de l'anchois et les fortes fluctuations de leur abondance, dues aux conditions environnementales (abiotiques et biotiques) et anthropiques, nécessitent le développement de nouvelles approches. C'est dans ce sens que l'utilisation d'un modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique avec des modèles d'individu-centré (IBM) prend toute son importance puisque cette utilisation intègre l'hétérogénéité de l'environnement dans lequel évoluent les individus et les variabilités inter-individuelles.

Nous avons utilisé une telle approche pour mieux caractériser la dynamique de l'anchois dont la stratégie de reproduction semble adaptée aux facteurs environnementaux dans l'écosystème du Benguela sud (Hutchings *et al.*, 1998). Le lien entre la zone de ponte sur le banc des Aiguilles et la zone de nourricerie sur la côte ouest est assuré par le jet côtier. Pendant leur transport, les œufs et les larves sont soumis aux fluctuations des champs physiques (courant, température, salinité) et biologiques (abondance des proies) qui influencent largement le succès du transport.

Afin de mieux comprendre l'influence de ces facteurs environnementaux sur la dynamique de recrutement des larves d'anchois sur la côte ouest, nous nous intéressons d'abord, à la caractérisation des champs verticaux de température et de proies issus du modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique. Nous abordons de façon succincte le régime alimentaire des anchois afin d'en déterminer les composantes essentielles. Nous mettons ensuite l'accent sur l'influence de la température sur la mortalité et la croissance des œufs et des larves. Nous nous intéresserons également à l'interaction entre la zone et la période de ponte pour le succès du transport. L'originalité de cette étude par rapport aux précédentes études menées par ailleurs par Mullon *et al.*, (2003) et par Parada *et al.*, (2003) est la prise en compte de l'influence des conditions trophiques sur le recrutement des petits pélagiques le long de la côte ouest. Les résultats des simulations sont discutés à la lumière des données collectées dans l'écosystème du Benguela sud au cours de plusieurs décennies de campagnes.

5.2 Champs verticaux issus du modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique dans les zones de pontes

Nous analysons ici les profils verticaux des champs de température, de proies phytoplanctoniques (diatomées) et zooplanctoniques (ciliés et copépodes) simulés par le modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique à haute résolution. Ces champs sont utilisés en entrée du modèle IBM. Les résultats des simulations de l'année quatre à l'année huit sont présentés. Le même forçage atmosphérique annuel est utilisé pour ces simulations. La localisation géographique des zones de ponte a été montrée à la Figure 2.5.

5.2.1 Température

L'évolution temporelle de la température simulée dans les différentes zones de ponte sur le banc des Aiguilles est présentée sur la Figure 5.1. Les profils de température montrent une colonne d'eau bien stratifiée en été quelle que soit la zone; avec des températures supérieures à 16°C dans la couche 0-50 m. En automne, avec le début du brassage hivernal, commence l'homogénéisation de la colonne d'eau qui se poursuit jusqu'en hiver. Ce brassage engendre des températures froides comprises entre 12 et 16°C dans la couche 0-70 m. Au printemps, il y a le rétablissement de la stratification de la colonne d'eau.

Ces profils montrent également une hétérogénéité spatiale dans la distribution de la température qui influencera la survie des œufs et des larves d'anchois. En effet, nous avons considéré que la mortalité des œufs et des larves était liée à la température (cf. Chapitre 2). Le profil de température sur le banc des Aiguilles est largement influencé

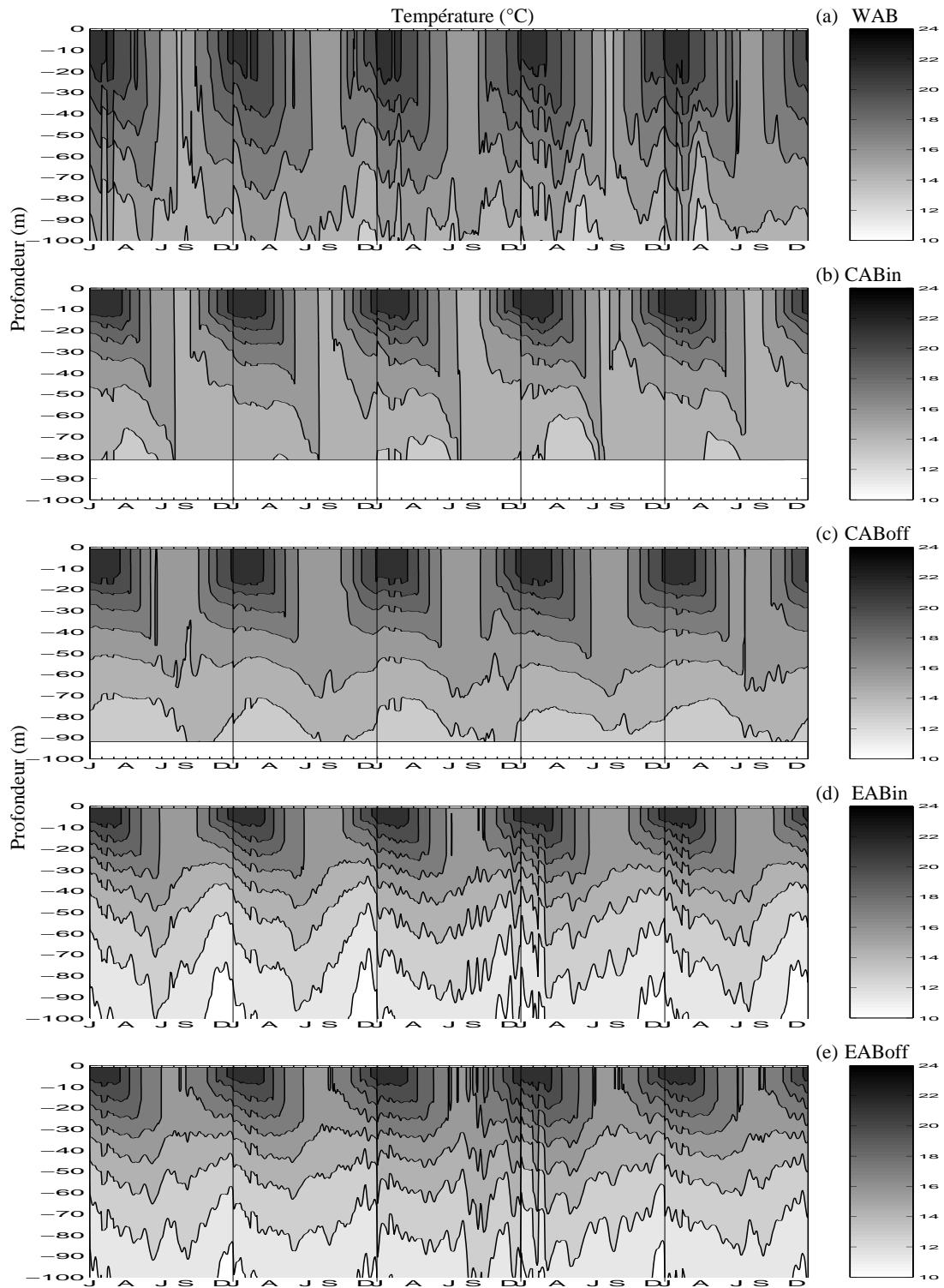


Figure 5.1: Profil de la température ($^{\circ}\text{C}$) dans les cinq zones de ponte sur le banc des Aiguilles: (a) WAB ($33^{\circ}\text{S}-19^{\circ}\text{E}$), (b) CABin ($34.8^{\circ}\text{S}-21^{\circ}\text{E}$), (c) CABoff ($35.6^{\circ}\text{S}-21^{\circ}\text{E}$), (d) EABin ($34.5^{\circ}\text{S}-23.5^{\circ}\text{E}$), (e) EABoff ($35^{\circ}\text{S}-23^{\circ}\text{E}$). Les coordonnées du point sélectionné sont indiquées entre parenthèses pour chaque zone. Noter que dans les zones CABin et CABoff le fond est inférieur à 100 m.

par le courant chaud des Aiguilles. Dans la couche 0-70 m, les températures simulées sont rarement en-dessous de 15°C (Figures à l'annexe B).

Le cycle annuel de la température est bien établi pour les différentes années de simulations sélectionnées.

5.2.2 Proies phytoplanctoniques (diatomées)

Les diatomées montrent dans la partie ouest du banc des Aiguilles (WAB) un maximum de sub-surface entre 30-60 m en été (Figure 5.2a). On simule ensuite une nette remontée du maximum vers les couches de surface en automne et en hiver avec l'homogénéisation de la colonne d'eau. De la fin de l'hiver au printemps, le maximum s'approfondit pour s'établir entre 30-60 m.

Dans la partie centrale du banc des Aiguilles (CABin), la couche 0-60 m est très pauvre en diatomées avec des concentrations inférieures à 0.1 mmolN m^{-3} en été (Figure 5.2b). En automne et en hiver, les couches de surface sont nettement plus riches du fait de l'homogénéisation de la colonne d'eau. Le pic intervient au printemps entre 60 et 70 m, il est plus profond que dans le WAB. Tout comme en été, les couches superficielles restent dépourvues en diatomées.

Au large de la partie centrale du banc des Aiguilles (CABoff), la distribution des diatomées est pratiquement la même que dans la partie côtière (CABin), avec cependant des couches de surface un peu plus riches et un pic printanier moins profond (50-60 m).

Dans la partie orientale du banc des Aiguilles (EABin), les diatomées sont essentiellement localisées dans la couche 0-70 m (Figure 5.2d), contrairement aux autres régions déjà décrites. Le maximum a lieu en été dans la couche 10-30 m; l'automne/hiver présente une colonne d'eau bien homogénéisée avec des concentrations modérées. Au printemps, le maximum simulé s'approfondit et s'établit entre 30 et 40 m.

Au large de la partie orientale du banc des Aiguilles (EABoff), les diatomées montrent deux pics, en été et au printemps (Figure 5.2e). En automne/hiver, les caractéristiques de distribution simulées sont sensiblement les mêmes que celles décrites dans la zone EABin avec des couches de surface (0-30 m) bien mélangées. Dans cette partie orientale du banc des Aiguilles, les concentrations de diatomées simulées dans les couches superficielles sont nettement supérieures à celles des CABin et CABoff.

Quelle que soit la région sélectionnée, le cycle annuel est assez net. De façon générale, les caractéristiques de la distribution des diatomées montrent que les maxima simulés sont de sub-surface comme pour la distribution verticale de la chlorophylle.

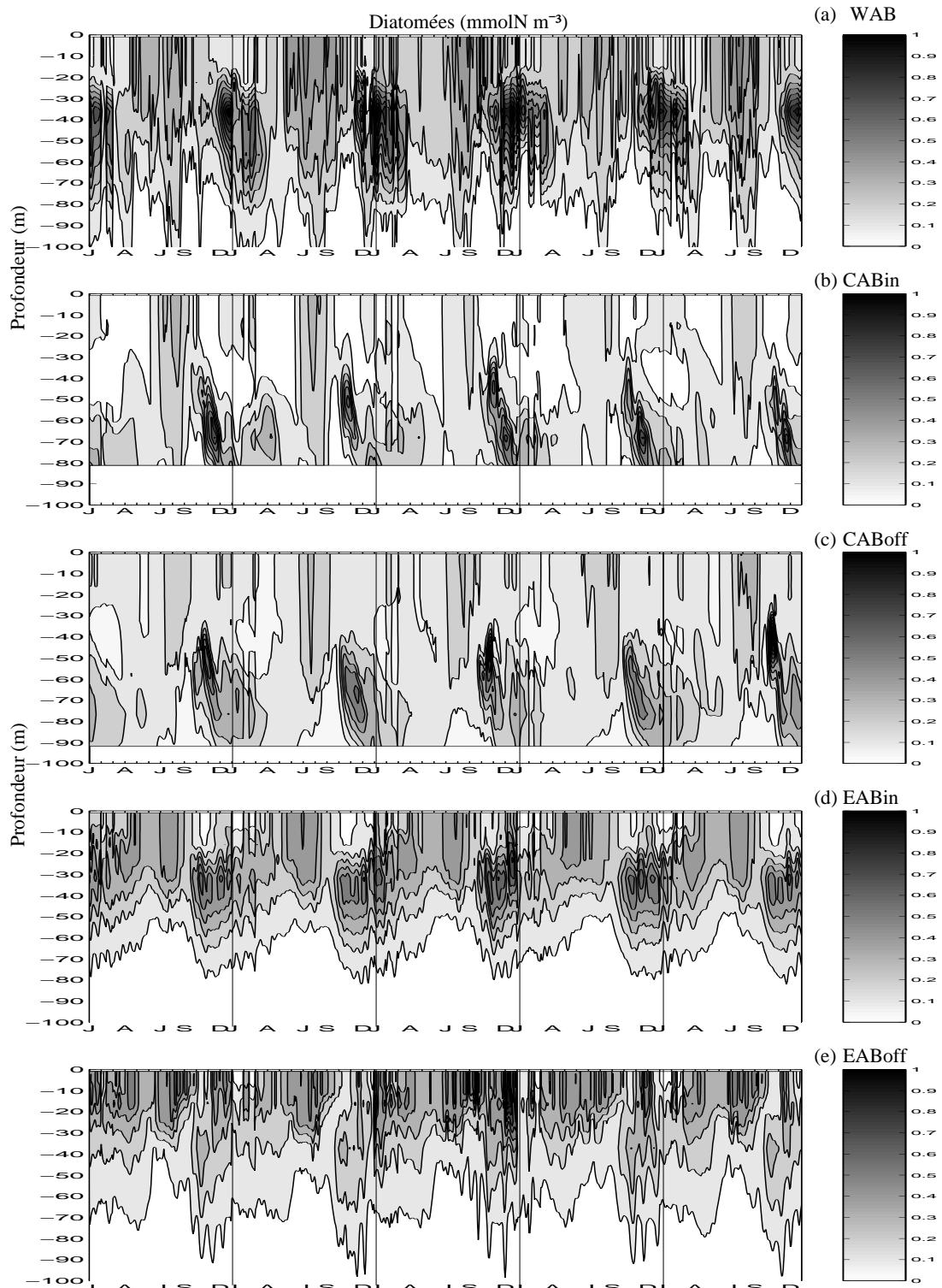


Figure 5.2: Profil de la distribution des diatomées dans les cinq zones de ponte sur le banc des Aiguilles: (a) WAB (33° S- 19° E), (b) CABin (34.8° S- 21° E), (c) CABoff (35.6° S- 21° E), (d) EABin (34.5° S- 23.5° E), (e) EABoff (35° S- 23° E). Les coordonnées du point sélectionné sont indiquées entre parenthèses pour chaque zone.

5.2.3 Ciliés

Dans la zone WAB, les ciliés montrent des concentrations relativement faibles en été (Figure 5.3a). Ces concentrations restent faibles tout au long de l'année, même si à la fin de l'hiver et au début du printemps, il y a une nette augmentation. D'une manière générale, les ciliés se concentrent surtout dans la partie supérieure de la colonne d'eau 0-50 m, sauf en hiver (durant les deux premières années) où ils atteignent les couches plus profondes du fait du brassage hivernal.

Dans la zone CABin, les ciliés montrent un pic modéré en été entre 40-50 m, puis diminuent progressivement pour atteindre leur minimum en automne (Figure 5.3b). En outre, les concentrations dans les couches de surface restent très faibles. A la fin de l'automne, les concentrations augmentent nettement jusqu'à atteindre un second pic printannier entre 30 et 50 m. Dans la zone CABoff, la distribution des ciliés est sensiblement identique à celle de la zone côtière à la différence que les couches de surface sont nettement plus riches (Figure 5.3c).

Dans la zone EABin, les ciliés sont surtout concentrés dans la couche 0-40 m à des concentrations très modérées (Figure 5.3d). Les concentrations simulées sont pratiquement du même ordre de grandeur même si le profil simulé montre un pic très modéré dans la couche 0-20 m en été et au printemps. Au large de la partie orientale du banc des Aiguilles, les caractéristiques de la distribution des ciliés sont similaires à celles de la zone côtière (Figure 5.3e).

Comme pour la distribution des diatomées, le cycle annuel est bien établi quelles que soient les zones sélectionnées, et la variabilité spatiale est prononcée.

5.2.4 Copépodes

Dans toutes les zones, la distribution verticale des copépodes (Figure 5.4) est calquée sur celle des diatomées qui sont leurs principales proies. La distribution des copépodes montre un maximum en été et au printemps entre 30 et 50 m. En automne et en hiver, il y a une diminution des valeurs simulées qui se localisent dans les couches de surface.

Dans la zone CABin, les couches de surface sont relativement pauvres en copépodes. En hiver, les concentrations de copépodes sont homogènes dans la colonne d'eau. A la fin de l'hiver, les concentrations de copépodes augmentent progressivement jusqu'à atteindre le pic printannier qui s'établit entre 30 et 50 m.

Dans la zone CABoff, la distribution des copépodes est pratiquement identique à celle de la zone côtière à la différence que le pic a lieu à la fin de l'hiver entre 0-40 m et qu'un second pic apparaît au printemps entre 40 et 50 m (Figure 5.4c).

Dans les zones EABin et EABoff, les copépodes restent surtout concentrés dans

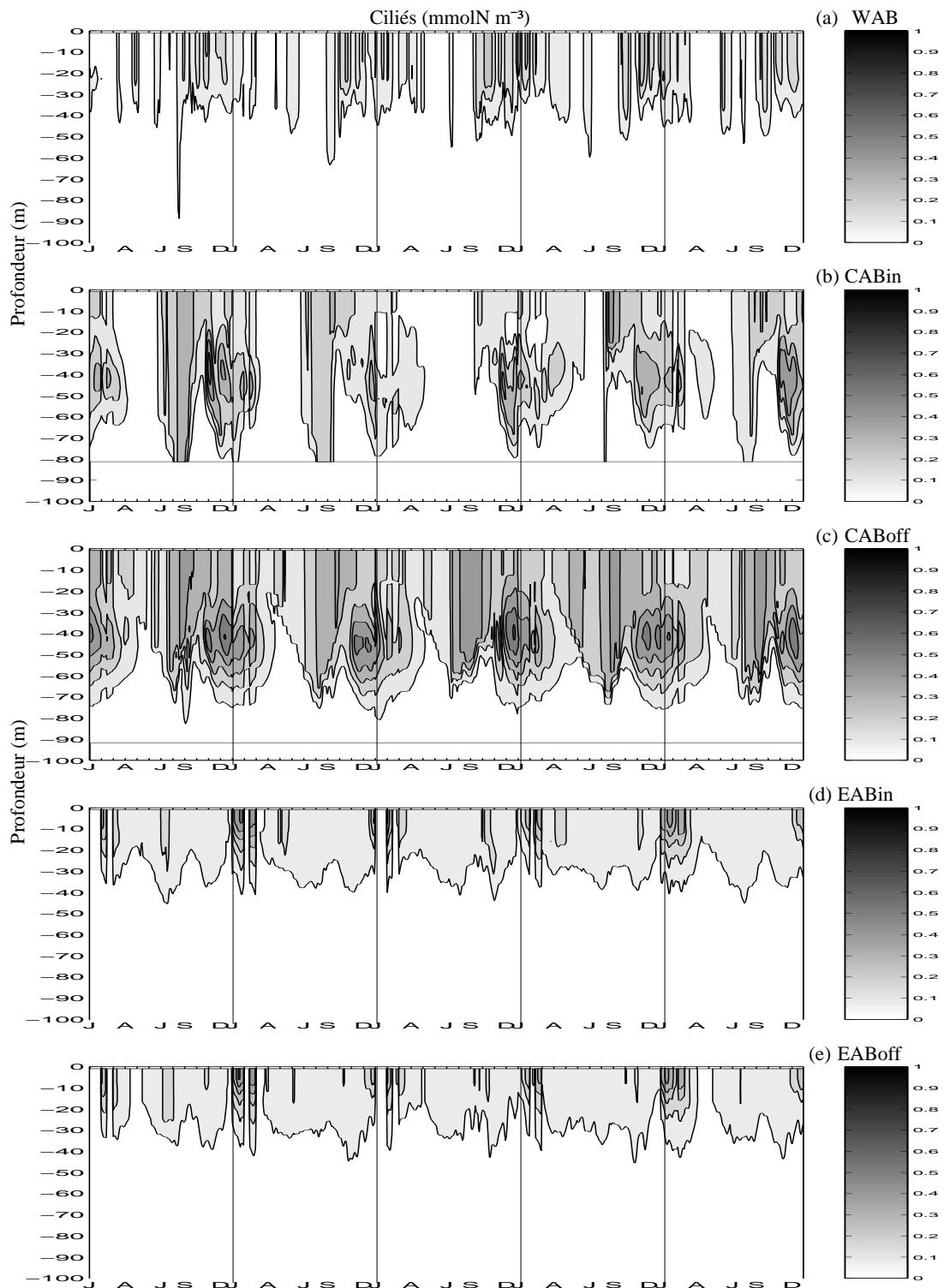


Figure 5.3: Profil de la distribution des ciliés dans les cinq zones de ponte sur le banc des Aiguilles: (a) WAB (33° S- 19° E), (b) CABin (34.8° S- 21° E), (c) CABoff (35.6° S- 21° E), (d) EABin (34.5° S- 23.5° E), (e) EABoff (35° S- 23° E). Les coordonnées du point sélectionné sont indiquées entre parenthèses pour chaque zone.

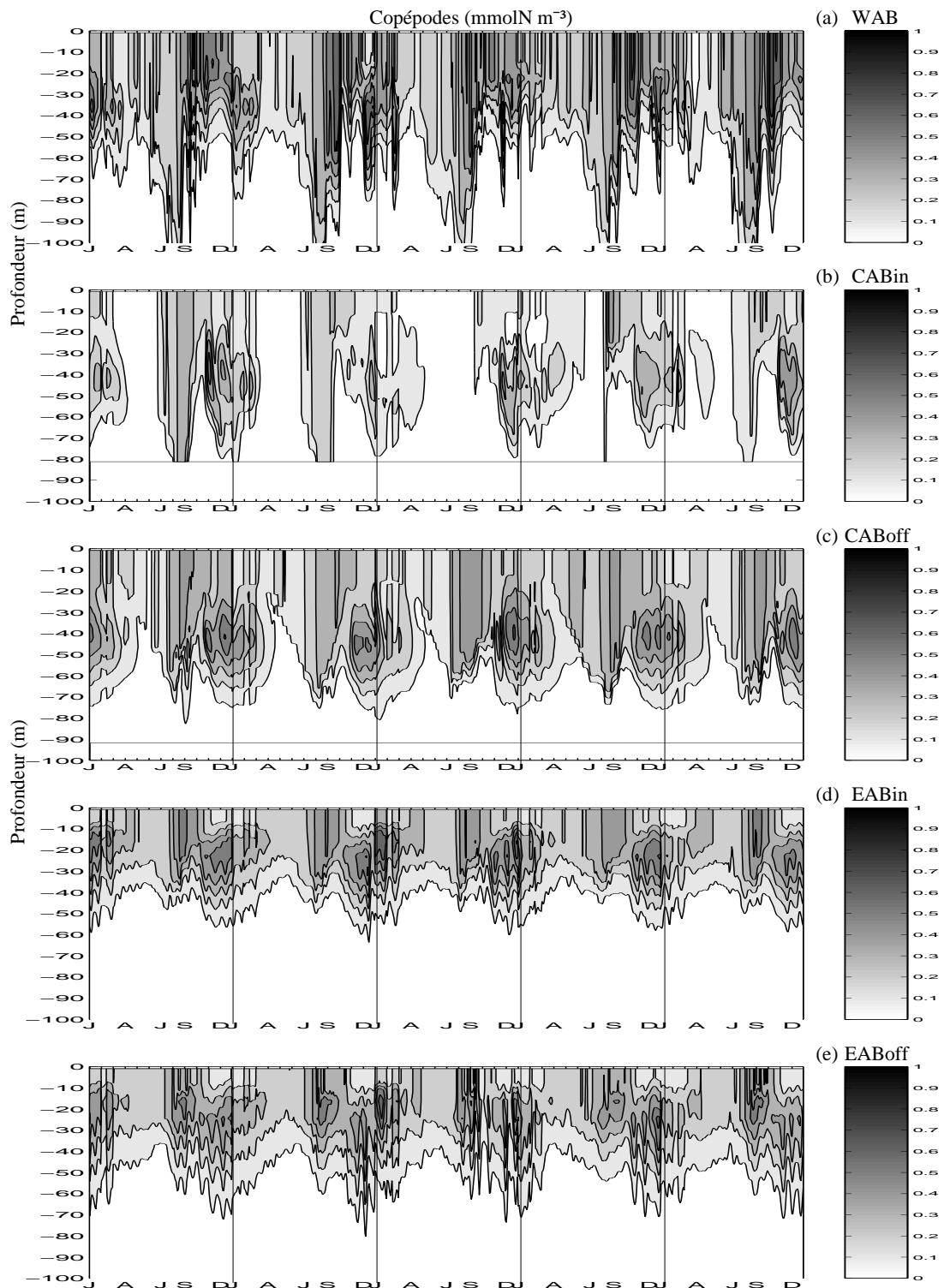


Figure 5.4: Profil de la distribution des copépodes dans les cinq zones de ponte sur le banc des Aiguilles: (a) WAB (33° S- 19° E), (b) CABin (34.8° S- 21° E), (c) CABoff (35.6° S- 21° E), (d) EABin (34.5° S- 23.5° E), (e) EABoff (35° S- 23° E). Les coordonnées du point sélectionné sont indiquées entre parenthèses pour chaque zone.

la couche 0-60 m (Figure 5.4d,e), avec un maximum en été entre 10 et 30 m. En automne, les concentrations de copépodes sont homogènes dans la colonne d'eau et restent faibles. A la fin de hiver et au début du printemps nous avons un maximum dans les couches superficielles, et un second maximum plus profond (20-30 m) à la fin du printemps.

Quelles que soient les zones sélectionnées, le cycle annuel s'intalle d'année en année comme nous l'avons décrit dans les sections précédentes. Ces profils montrent donc une variabilité spatiale et temporelle bien prononcée.

5.3 Régime alimentaire des anchois de l'écosystème du Benguela sud

La nourriture est le principal facteur régulant la croissance, l'abondance et la migration des petits pélagiques dans l'écosystème du Benguela. Le niveau trophique de ces petits pélagiques fait d'eux des intermédiaires dans le transfert d'énergie vers les niveaux trophiques supérieures (James 1988). De ce fait, le régime alimentaire des petits pélagiques a fait l'objet de plusieurs études (James 1987; James 1988; James and Findlay 1989; James and Probyn 1989; James *et al.*, 1989a; James *et al.*, 1989b) afin d'en déterminer la composition et le comportement trophique.

Dans son étude de l'analyse du contenu stomacal et de la sélectivité des proies, James 1987 a montré que l'anchois du Cap *Engraulis capensis* Gilchrist avait un comportement opportuniste, avec une grande variété de proies de différentes classes de taille composées essentiellement de phytoplancton (diatomées) et de zooplancton (copépodes et euphausiacés). Les contributions respectives de ces organismes dans le régime alimentaires des anchois sont diversement appréciées selon les auteurs. Ainsi donc, King and Macleod (1976); Walsh (1981); Blaxter and Hunter (1982) assument que les populations de clupeidés sont essentiellement phytophages dans les systèmes d'upwelling. Cette thèse est nuancée par d'autres études menées parallèlement par James 1987; James 1988 qui, à travers des expériences menées au laboratoire et l'analyse de données de terrain a montré que même s'ils sont opportunistes, les anchois ont un régime alimentaire essentiellement composé de mésozooplancton pour les larves et les juvéniles. Dans cette même étude il apparaît que, par moment, la contribution du phytoplancton peut être prédominante, notamment au moment des blooms. Lorsque le comportement filtreur se met en place, le contenu stomacal reflète la composition ambiante du plancton.

Un modèle du budget de carbone de l'anchois de l'écosystème du Benguela sud indique que, lorsque la nutrition se fait par filtration du phytoplancton ou du microzooplancton, les anchois ont seulement une croissance positive avec les fortes concentrations des proies, cette croissance est maximisée avec le zooplancton comme proie (James *et al.*, 1989a).

Pour résumer, les anchois de l'écosystème du Benguela sud ont une grande flexibilité dans leur régime alimentaire, ce qui met en relief un comportement opportuniste. De façon générale, il ressort que le mészooplancton, notamment les copépodes et les euphausiacés sont des composantes essentielles dans le régime alimentaire des anchois. A côté des ces espèces, le phytoplancton (diatomées) jouent également un rôle non négligeable, voire important dans le régime alimentaire des anchois. La place des ciliés dans le régime alimentaire des anchois de l'écosystème du Benguela sud est anecdotique.

5.4 Résultats du modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique avec le modèle IBM

5.4.1 Influence de la température sur la mortalité des œufs

Nous présentons ici la mortalité des œufs en fonction de différents facteurs à savoir la zone, la date, la profondeur et la température létale pour les œufs (Figure 5.5). La mortalité des œufs présente une variabilité très nette selon la zone de ponte sur le banc des Aiguilles (Figure 5.5a). Le taux de mortalité le plus élevé (jusqu'à 20 % des particules relâchées) est simulé au large de la partie orientale du banc des Aiguilles (EABoff); il présente une valeur intermédiaire dans la zone côtière (EABin). Les plus faibles taux de mortalité (moins de 5% des particules relâchées) sont simulés dans la partie centrale du banc des Aiguilles, notamment au large de la zone côtière (CABoff), suivi de la partie ouest (WAB) et de la zone côtière de la partie centrale (CABin).

L'indice de mortalité élevé pour les individus issus de la zone EABoff est dû, d'une part, à son éloignement de la zone de nourricerie sur la côte ouest, et d'autre part, à l'advection vers le large d'une grande partie des individus qui y sont relâchés et qui rencontrent alors des températures qui leurs sont létales. En outre, les séries temporelles de la température dans cette zone (35°S-23°E) montrent des températures inférieures à 15° C (qui est le seuil maximum de température létale pour les œufs) en-dessous de 50 m (cf. Figure 5.1e), ce qui entraîne une mortalité importante des œufs. Les valeurs relativement élevées de l'indice de mortalité dans la zone EABin s'explique par le fait que, outre son éloignement de la zone de nourricerie, cette zone est le centre d'une cellule d'upwelling (Shannon and Nelson 1996). En effet, les individus issus de cette région sont exposés aux températures froides associées à l'upwelling qui leur sont létales. La variabilité spatiale de la mortalité des œufs est liée à la variabilité de la température dans les différentes zones de ponte et/ou le long de leur trajet.

La variabilité temporelle du taux de mortalité des œufs est également bien marquée (Figure 5.5b). Les valeurs sont relativement élevées en été, de l'ordre de 10% en janvier; puis elles diminuent progressivement jusqu'à atteint un minimum (<3%) en automne au

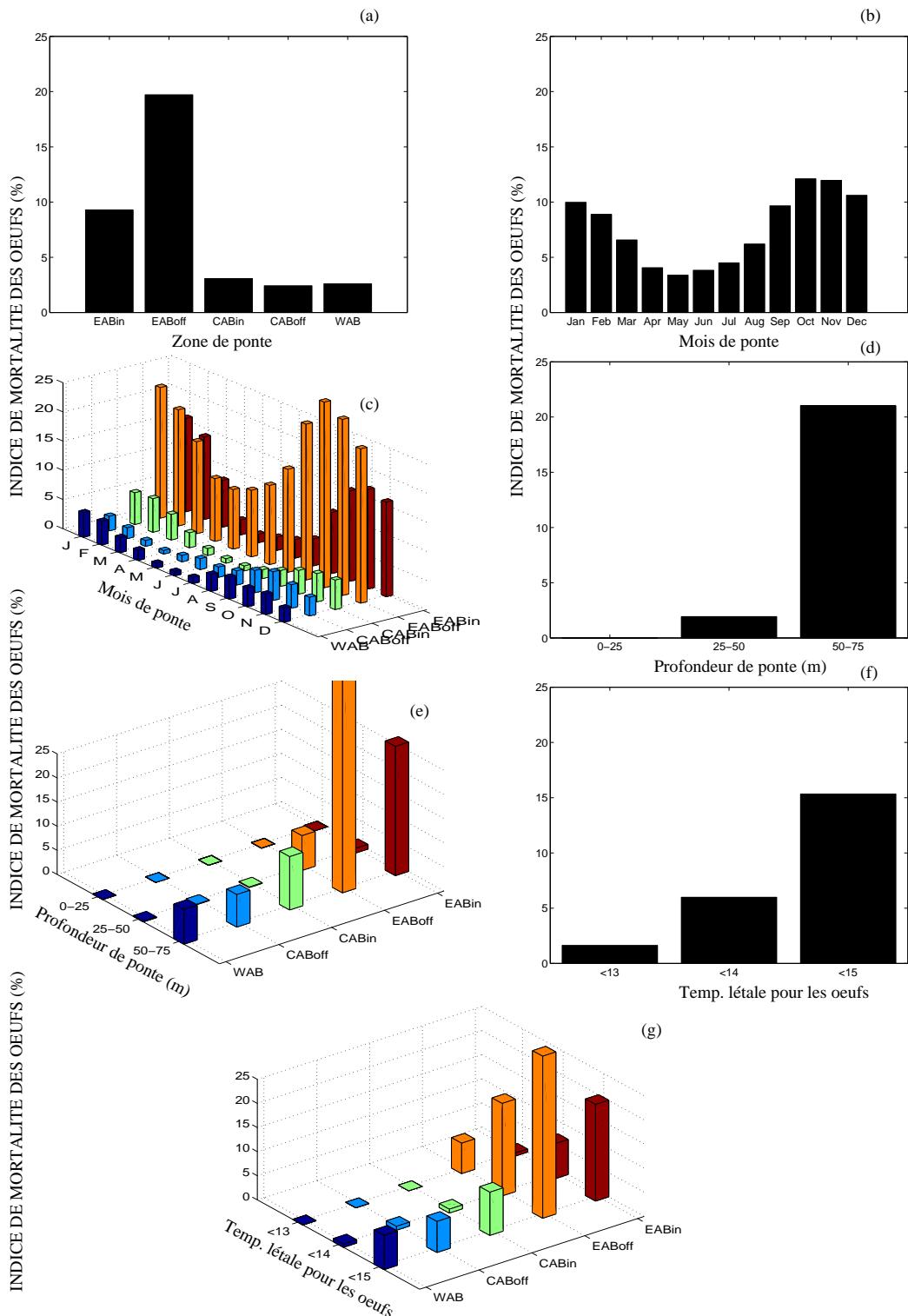


Figure 5.5: Indice de mortalité des œufs (%) en fonction de différents facteurs: (a) zone de ponte, (b) mois de ponte, (c) zone et mois de ponte, (d) profondeur de ponte, (e) profondeur et zone de ponte, (f) température letale pour les œufs, (g) température letale pour les œufs et zone de ponte.

mois de mai. Après ce minimum, le taux de mortalité amorce une augmentation progressive pour atteindre son maximum au printemps, en octobre-novembre (12 %). La variabilité spatio-temporelle de la mortalité des œufs est forte. Le cycle moyen de l'évolution temporelle de la mortalité des œufs est imposé par le cycle de mortalité simulé dans la partie orientale (EABin/EABoff) du banc des Aiguilles (Figure 5.5c).

Le cycle de l'évolution temporelle de la mortalité des œufs est opposé au contraste saisonnier qui existe dans les champs de température, c'est-à-dire températures chaudes en été et au printemps et froides en automne et en hiver. Les pics de l'indice de mortalité des œufs coïncident avec le cycle de l'upwelling dans l'écosystème du Benguela. Quand bien même le brassage hivernal de la colonne d'eau entraîne la disparition de la thermocline et induit des températures relativement froides dans la colonne d'eau sur le banc des Aiguilles (cf. Figure 5.1), les températures létales pour les œufs ne sont rencontrées qu'à partir de 60 m (Cf. Annexe B). En outre, la section verticale de température dans la partie centrale du banc des Aiguilles (CAB) montre, en hiver, des températures comprises entre 16 et 13 °C dans la colonne d'eau 60-100 m sur le plateau continental (cf. Figure B.2), conformément aux résultats de Lutjeharms et al. (2003). Les simulations ont montré que le cycle de l'évolution temporelle de la mortalité des œufs était calqué sur celui de la partie orientale du banc des Aiguilles, où, du fait de l'upwelling, l'isotherme 15° (qui représente la valeur maximum du seuil de température létale pour les œufs) se situe en-dessous de 40 et 30 m, respectivement en été et au printemps dans la zone côtière (cf. Figure B.3). Ceci engendre la mortalité élevée des œufs. En revanche, en automne et en hiver, l'isotherme 15°C est plus profonde (en-dessous de 50 m); les températures dans la couche 0-50 m sont supérieures à 15°C du fait de la proximité avec le courant chaud des Aiguilles dont la signature est visible à partir de 100 km de la côte. Le courant chaud des Aiguilles contrôle la thermocline du banc des Auigilles, voire de tout le système du Benguela sud (Weijer et al. 1999). Cela explique pourquoi le cycle de mortalité des œufs est calqué sur le cycle de l'upwelling.

La mortalité des œufs varie également avec la profondeur de ponte (Figure 5.5d), elle est forte dans la couche 50-75 m (>20 %), réduite dans la couche de surface 25-50 m et nulle en surface (0-25 m). Cette tendance est conforme au gradient de température entre la surface et la profondeur (cf. Figure 5.1). Plus les températures sont froides, plus elles sont défavorables aux œufs et entraînent une mortalité élevée. Cette tendance est confirmée quelle que soit la zone de ponte (Figure 5.5e) et en accord avec le gradient thermique sur le banc des Aiguilles. Les résultats sont cohérents avec le fait qu'en été et au printemps, les températures sont plus froides dans la couche 50-75 m, qui correspond à la couche où l'indice de mortalité est élevé. Cette profondeur influence largement les caractéristiques de la mortalité des œufs.

L'indice de mortalité des œufs augmente avec le seuil de température létale quelle que soit la zone de ponte (Figures 5.5f,g). Une augmentation du seuil de température de 2°C entraîne le triplement de l'indice de mortalité qui passe de moins de 5% à 13°C à plus de 15% à 15°C. A noter que la mortalité des larves est négligeable avec les seuils de température choisis (<0.01%).

5.4.2 Simulation de référence: succès du transport des larves en absence de limitation par la nourriture

La simulation de référence est considérée comme la simulation qui ne prend pas en compte la limitation de la croissance des larves par la nourriture. Dans cette simulation, la croissance des individus est donnée par les équations 2.4.1 et 2.4.2 pour les œufs et l'équation 2.4.6 pour les larves (larves avec et sans sac vitellin). Cette simulation nous sert d'étalon pour mieux appréhender l'influence des conditions trophiques sur le succès du transport des œufs et des larves d'anchois. Les phénomènes à l'origine de la variabilité du succès du transport seront discutés ultérieurement.

Le succès du transport représente la proportion d'individus répondant au critère de recrutement défini au chapitre 2, c'est-à-dire la proportion d'individus qui atteignent la zone de nourricerie le long de la côte ouest au bout de 60 jours à la bonne taille (≥ 14 mm) après avoir été relâchés aléatoirement dans les différentes zones de ponte sur le banc des Aiguilles.

La zone de ponte apparaît déterminante dans le succès du transport qui montre une variabilité spatiale très prononcée selon la zone de ponte (Figure 5.6a). L'indice maximum du succès du transport est simulé dans la zone WAB avec 14% des individus relâchés dans cette zone qui atteignent la zone de nourricerie. À mesure que l'on s'éloigne de la zone WAB et qu'on approche des zones de ponte situées dans la partie orientale du banc des Aiguilles, le succès du transport diminue progressivement, depuis la zone CABoff suivie de la zone CABin et enfin, de la zone EABin et de EABoff où le succès du transport est très faible, voire nul.

La distribution des classes de taille des individus recrutés montre que plus la ponte a eu lieu loin de la zone de nourricerie, plus les individus recrutés sont de grande taille (Figure 5.7). En effet, dans la zone côtière EABin, le mode de distribution des classes de taille est à 36 mm, dans la zone au large (EABoff) il est à 34 mm. Plus l'on approche de la côte ouest, plus ce mode est situé vers des petites tailles et plus il y a d'individus de petite taille recrutés. Par exemple dans la zone WAB, les individus de taille comprise entre 14 et 15 mm représente une forte proportion des individus recrutés.

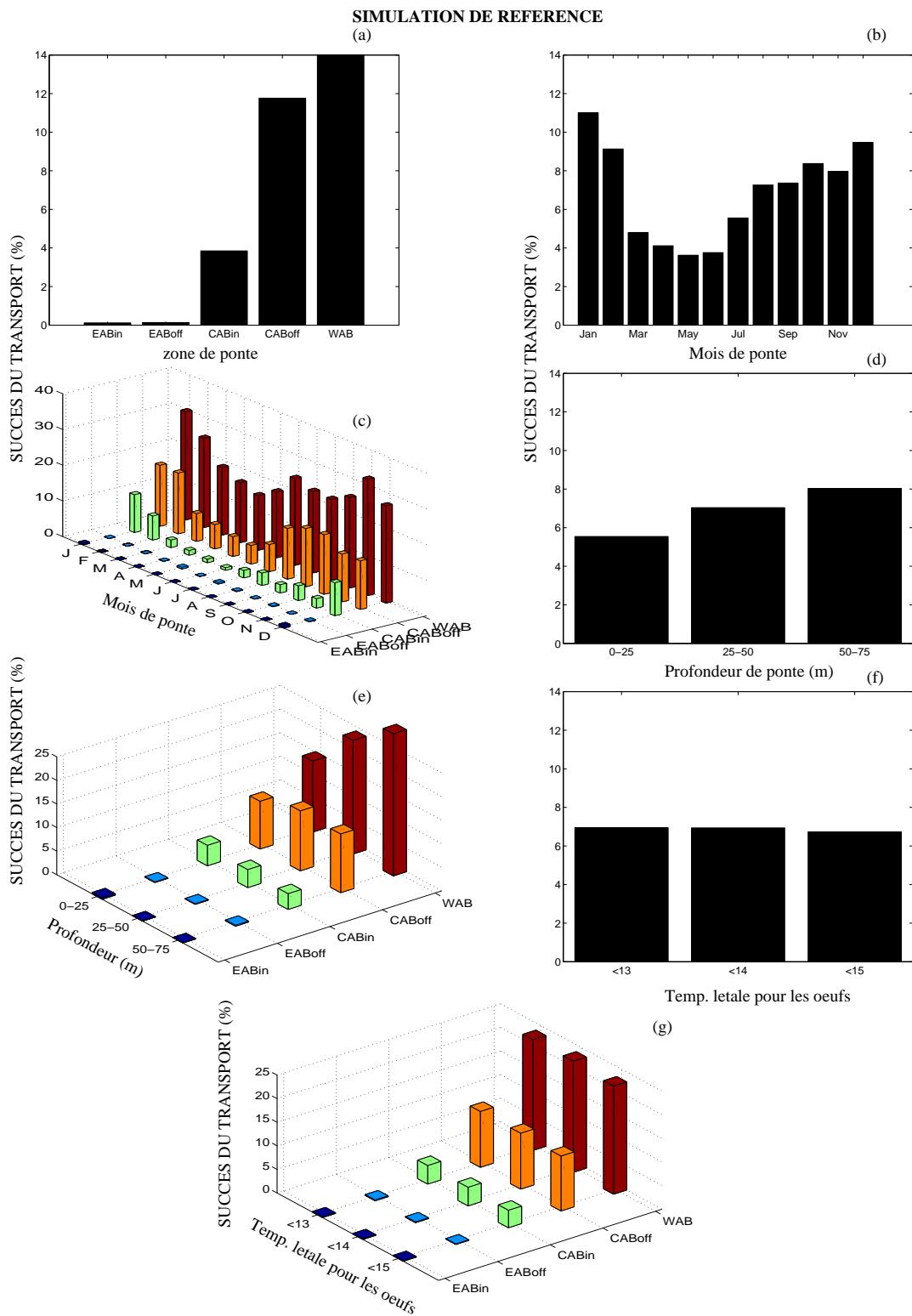


Figure 5.6: Succès du transport des larves (%) de la zone de ponte vers la zone de nourricerie en fonction de différents facteurs (Simulation de référence): (a) zone de ponte, (b) mois de ponte, (c) zone et mois de ponte, (d) profondeur de ponte, (e) profondeur et mois de ponte, (f) température letale pour les œufs, (g) température letale pour les œufs et zone de ponte.

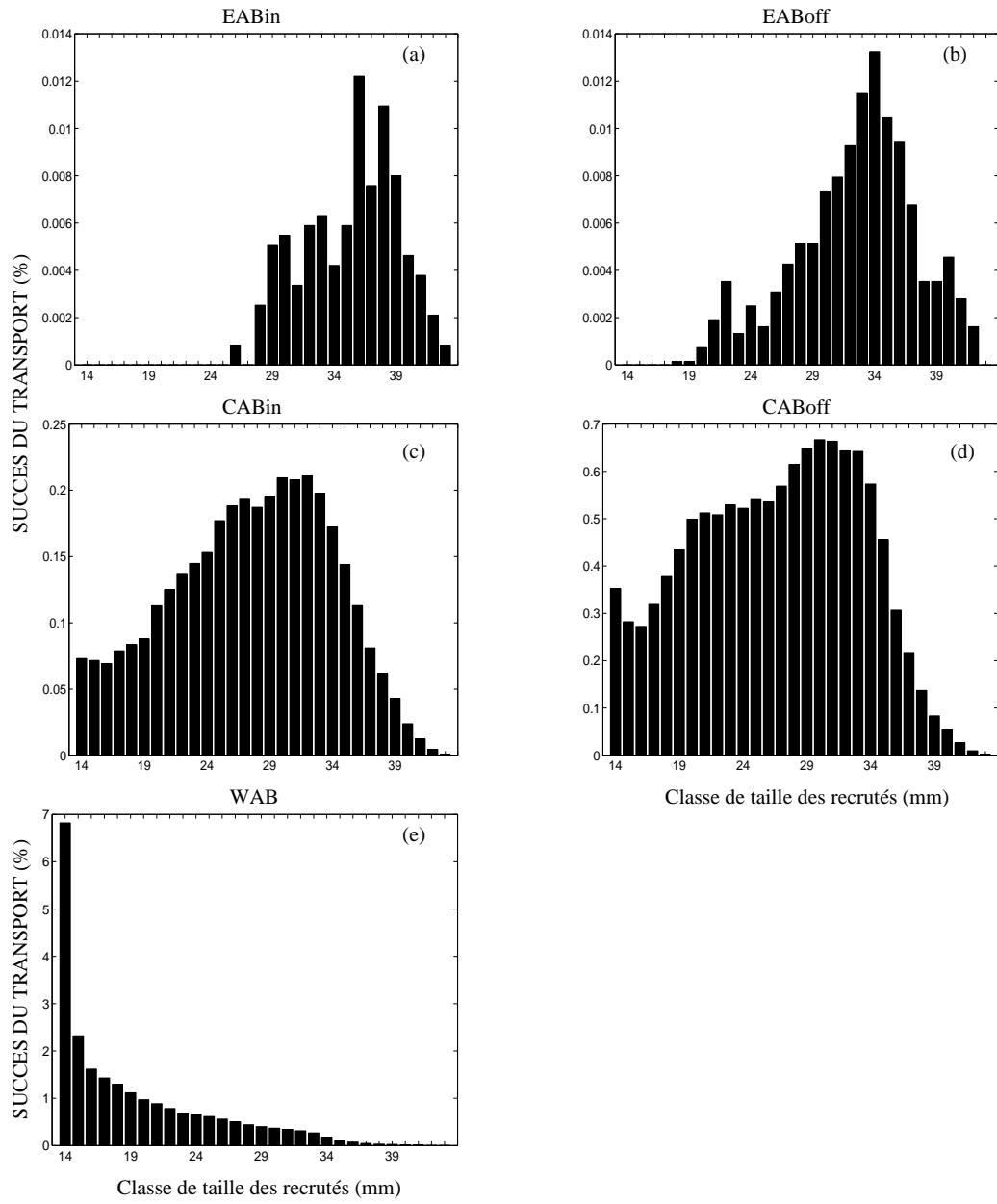


Figure 5.7: Succès du transport en fonction de la distribution de taille des individus recrutés (Simulation de référence). Noter la différence d'échelle pour l'axe des ordonnées.

L'évolution temporelle du succès du transport montre une variabilité assez marquée (Figure 5.6b). Le succès du transport est maximum en été (janvier), puis il diminue progressivement jusqu'à atteindre des valeurs très faibles en automne (minimum en mai). Le succès du transport montre ensuite une reprise jusqu'à atteindre des valeurs relativement importantes au printemps. La variabilité temporelle du succès du transport en fonction des différentes zones de ponte reproduit ces mêmes tendances (sauf dans la partie orientale du banc des Aiguilles), avec cependant, un décalage du pic printannier dans la WAB (novembre) et dans la CABoff (octobre) (Figure 5.6c). Le cycle du succès du transport sur l'ensemble du banc des Aiguilles est essentiellement imposé par l'évolution temporelle dans la partie occidentale (WAB) et au large de la partie centrale (CABoff). Dans la zone CABin, la variabilité temporelle est très marquée avec un maximum en janvier, comme pour la moyenne sur l'ensemble des zones de ponte, et des valeurs très faibles en automne-hiver. À mesure que l'on approche du bord occidental de la zone de ponte, il y a une augmentation du succès du transport pendant l'automne et l'hiver. La variabilité temporelle est bien prononcée entre les différentes zones de ponte (sauf dans les zones EABin et EABoff où les valeurs sont très faibles). La meilleure période pour le succès du transport (été-printemps) coïncide avec celle de plus forte mortalité des œufs.

Le succès du transport augmente avec la profondeur de ponte pour l'ensemble des zones de ponte (Figures 5.6d,e), comme pour le taux de mortalité mais les différences sont moins accentuées. Cette augmentation persiste quelle que soit la zone de ponte, sauf dans la zone cotière de la partie centrale du banc des Aiguilles (CABin), où le succès du transport diminue avec la profondeur, même si cette diminution reste très modérée.

Le succès du transport reste identique quel que soit le seuil de température létale pour les œufs et ceci quelle que soit la zone de ponte (Figures 5.6f,g).

5.4.3 Variabilité du succès du transport en fonction des proies potentielles des larves

Afin d'étudier l'influence des conditions trophiques sur le succès du transport, nous avons effectué différentes simulations en considérant, la limitation de la croissance des larves (1) par les différents types de proies potentielles pris séparément, à savoir, les diatomées, les ciliés et les copépodes, puis (2) par l'ensemble des proies disponibles. Pour rappel, ces champs de proies sont fournis par le modèle de biomasse, mais il n'y a pas de rétro-action du modèle IBM sur le modèle de biomasse. Les résultats de ces simulations sont comparés à la simulation de référence (représentant le cas idéal où la nourriture n'est pas limitante) pour mieux appréhender l'impact de la limitation par la nourriture sur le succès du transport.

Influence de la dynamique des diatomées

Les résultats des simulations avec les diatomées comme proies potentielles pour les larves montrent une variabilité spatiale différente de celle de la simulation de référence (Figure 5.8a). Le succès du transport est maximum dans la zone CABoff et où il devient plus important que dans la zone WAB.

L'évolution temporelle du succès du transport montre également quelques différences par rapport à la simulation de référence (Figure 5.8b): le minimum a lieu en juillet au lieu de mai et le maximum au printemps (octobre, décembre) et non plus en été. Le modèle simule des valeurs du succès relativement importantes en avril-mai. Ces valeurs sont déterminées par le cycle de l'évolution temporelle du succès du transport dans la WAB où les valeurs en avril sont fortes (Figure 5.8c). La variabilité spatio-temporelle du succès du transport est bien marquée. Les conditions de survie des larves sont plus importantes au printemps (octobre-decembre) contrairement à la simulation de référence où les conditions optimales ont lieu en été. Comme dans la simulation de référence, les tendances de l'évolution temporelle du succès du transport à l'échelle globale sont largement influencées par les tendances dans la WAB et la CABoff.

La distribution des classes de taille des individus recrutés est très différente de celle de la simulation de référence (Figure 5.9). Les classes d'individus de petite taille dominent les recrutés contrairement à la simulation de référence. Les individus recrutés ne dépassent pas 21 mm quelle que soit la zone de ponte.

Le succès du transport est beaucoup plus réduit dans la couche profonde 50-75 m par rapport à la simulation de référence ($\sim 2\%$ au lieu de 8%) (Figure 5.8d). Cette couche profonde n'est plus la profondeur de ponte optimale pour le succès du transport. Le maximum est simulé dans la couche de sub-surface 25-50 m, et le minimum dans la couche de surface. Ces mêmes tendances sont simulées quelle que soit la zone de ponte où la couche de sub-surface 25-50 m demeure la profondeur optimale pour le succès du transport vers la zone de nourricerie (Figure 5.8e).

Le succès du transport est identique quel que soit le seuil de température létale pour les œufs et ceci quelle que soit la zone de ponte (Figure 5.8f,g), tout comme dans la simulation de référence.

Influence de la dynamique des copépodes

Les résultats des simulations avec les copépodes comme proies potentielles des larves montrent une variabilité spatiale du succès du transport similaire à celle de la simulation de référence, avec la zone WAB nettement optimale pour le succès du transport,

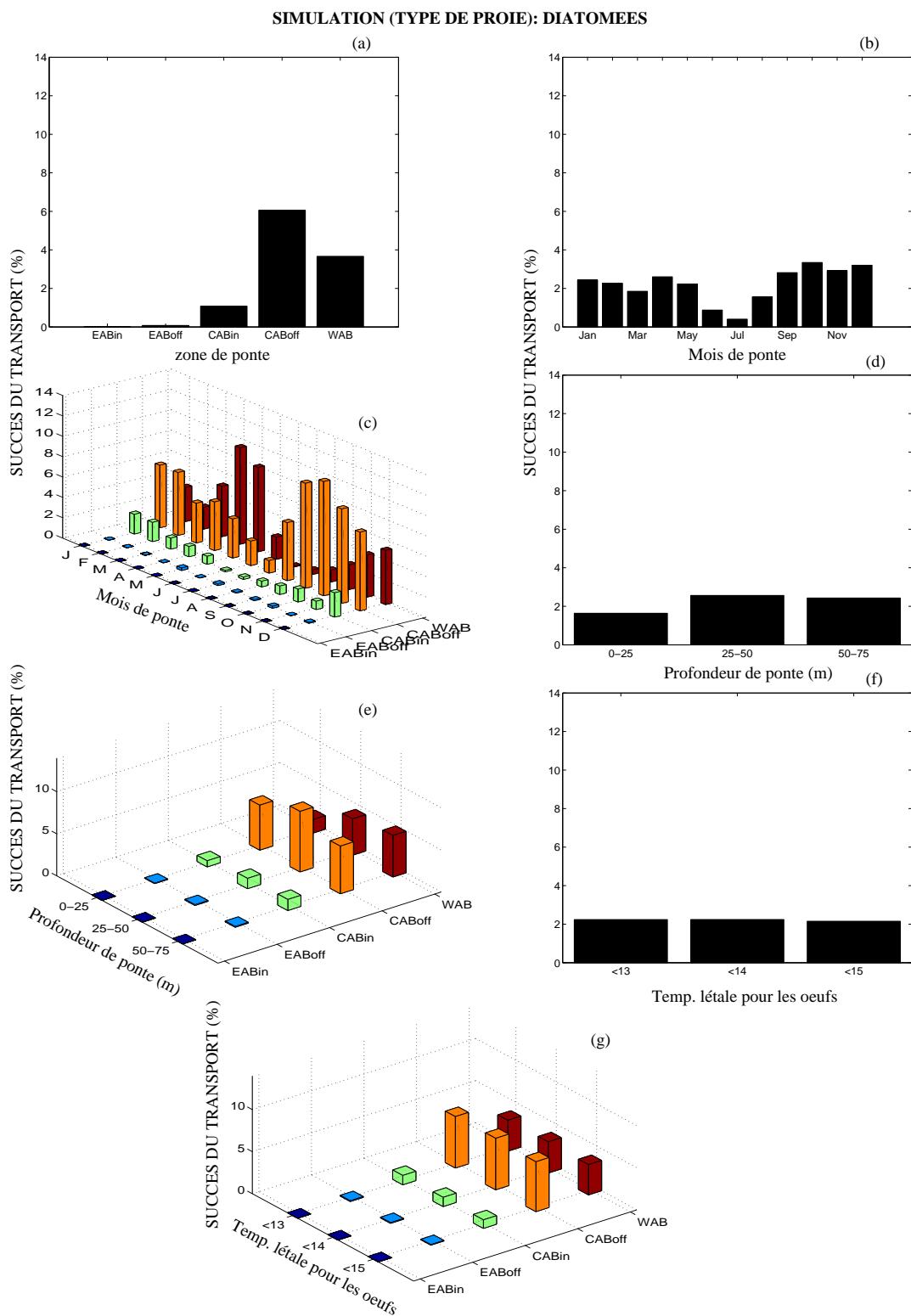


Figure 5.8: Succès du transport des larves (%) de la zone de ponte vers la zone de nourricerie en fonction de différents facteurs (Simulation: diatomées): (a) zone de ponte, (b) mois de ponte, (c) zone et mois de ponte, (d) profondeur de ponte, (e) profondeur et mois de ponte, (f) température letale pour les œufs, (g) température letale pour les œufs et zone de ponte.

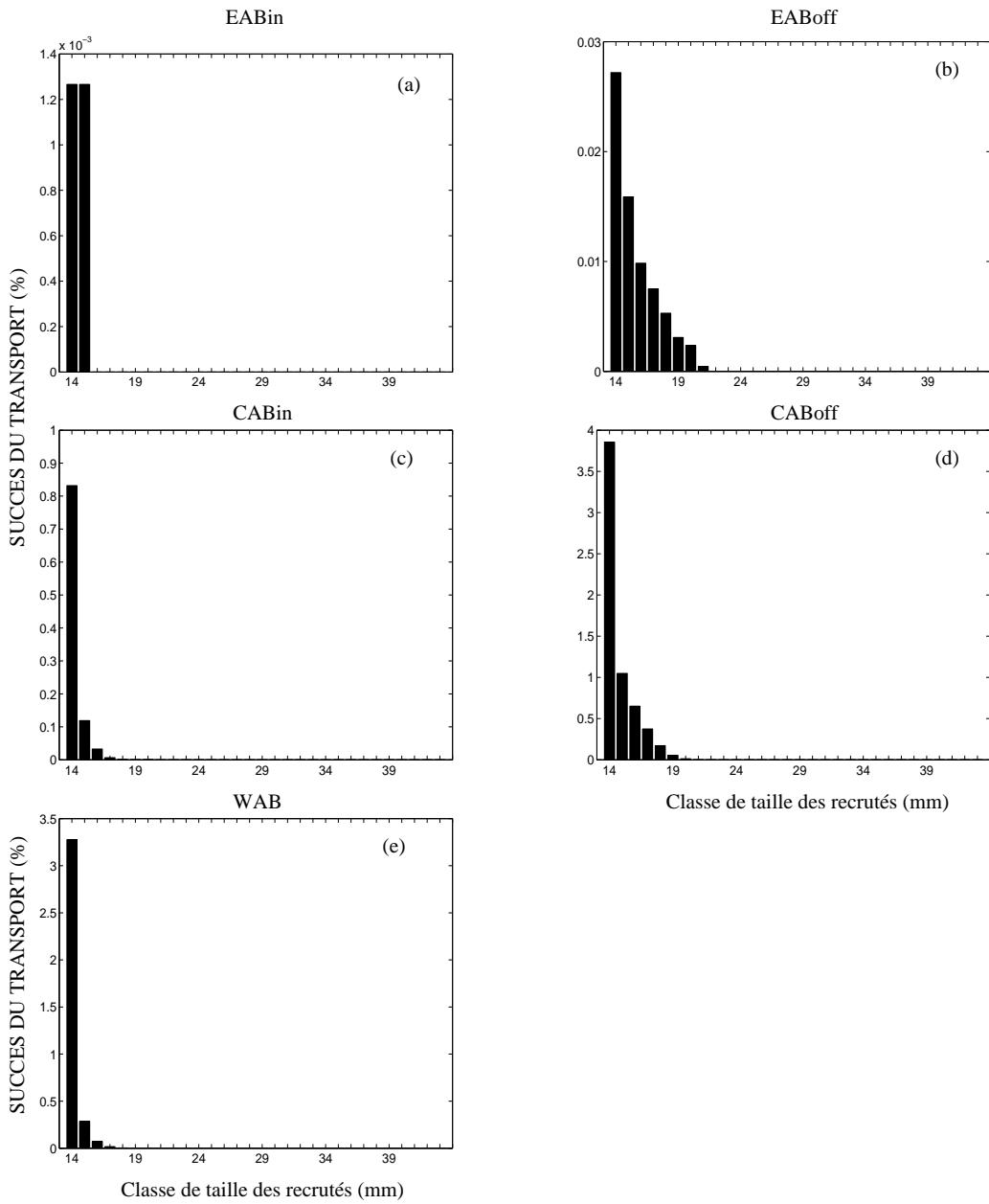


Figure 5.9: Succès du transport des larves en fonction de la distribution de taille des individus recrutés (Simulation: diatomées). Noter la différence d'échelle pour l'axe des ordonnées.

suivie de la zone CABoff et de la zone CABin (Figure 5.10a). Des cinq zones de ponte, seuls les individus issus de ces trois zones atteignent la zone de nourricerie. Les tendances simulées sont similaires à celles données par la simulation avec les diatomées comme proies potentielles pour les larves (sauf dans la zone WAB et la CABoff).

Comme pour la simulation avec les diatomées, la distribution de taille des individus recrutés est très différente de la simulation de référence (Figure 5.11). Le recrutement se limite aux individus dont la taille est comprise entre 14 et 21 mm.

Le succès du transport montre une évolution très différente par rapport à la simulation de référence, avec un minimum en février et une augmentation progressive jusqu'à atteindre un pic au début du printemps en octobre (Figure 5.10b). Le succès du transport ne montre pas de très forte variation à l'échelle globale, car l'évolution dans les différentes zones apparaît parfois fort différente et se compense, par exemple le pic décalé pour WAB et CABoff (Figure 5.10c).

Dans le plan vertical, le succès du transport n'est plus aussi fort dans la couche de ponte profonde 50-75 m par rapport à la couche de sub-surface 25-50 m comme c'était le cas dans la simulation de référence (Figure 5.10d). Le minimum est simulé pour la couche de ponte de surface (0-25 m). Ces caractéristiques sont simulées quelle que soit la zone de ponte, sauf dans la WAB où le succès du transport augmente avec la profondeur (Figure 5.10e).

Le succès du transport reste invariable quelle que soit la température létale pour les œufs et ceci quelle que soit la zone de ponte (Figure 5.10g,h).

Influence de la dynamique des ciliés

Les simulations avec les ciliés comme proies potentielles des larves engendrent des valeurs du succès du transport extrêmement faibles (<0.01) par rapport aux simulations précédentes (Figure 5.12a), quel que soit le facteur considéré. Des cinq zones de ponte, la région centrale du banc des Aiguilles, notamment la région au large (CABoff) apparaît la meilleure pour le transport malgré des valeurs très faibles. Le recrutement se limite seulement aux individus de petite taille (14-15 mm) (Figure 5.13).

Bien que la ponte ait lieu tout au long de l'année, le succès du transport est limité, d'une part aux mois d'août et de septembre, et d'autre part, aux mois de novembre et décembre (Figure 5.12b,c). Pour les autres mois de l'année, le succès du transport est nul. La tendance de l'évolution temporelle du succès du transport sur l'ensemble du banc des Aiguilles est imposée par celle de la CABoff.

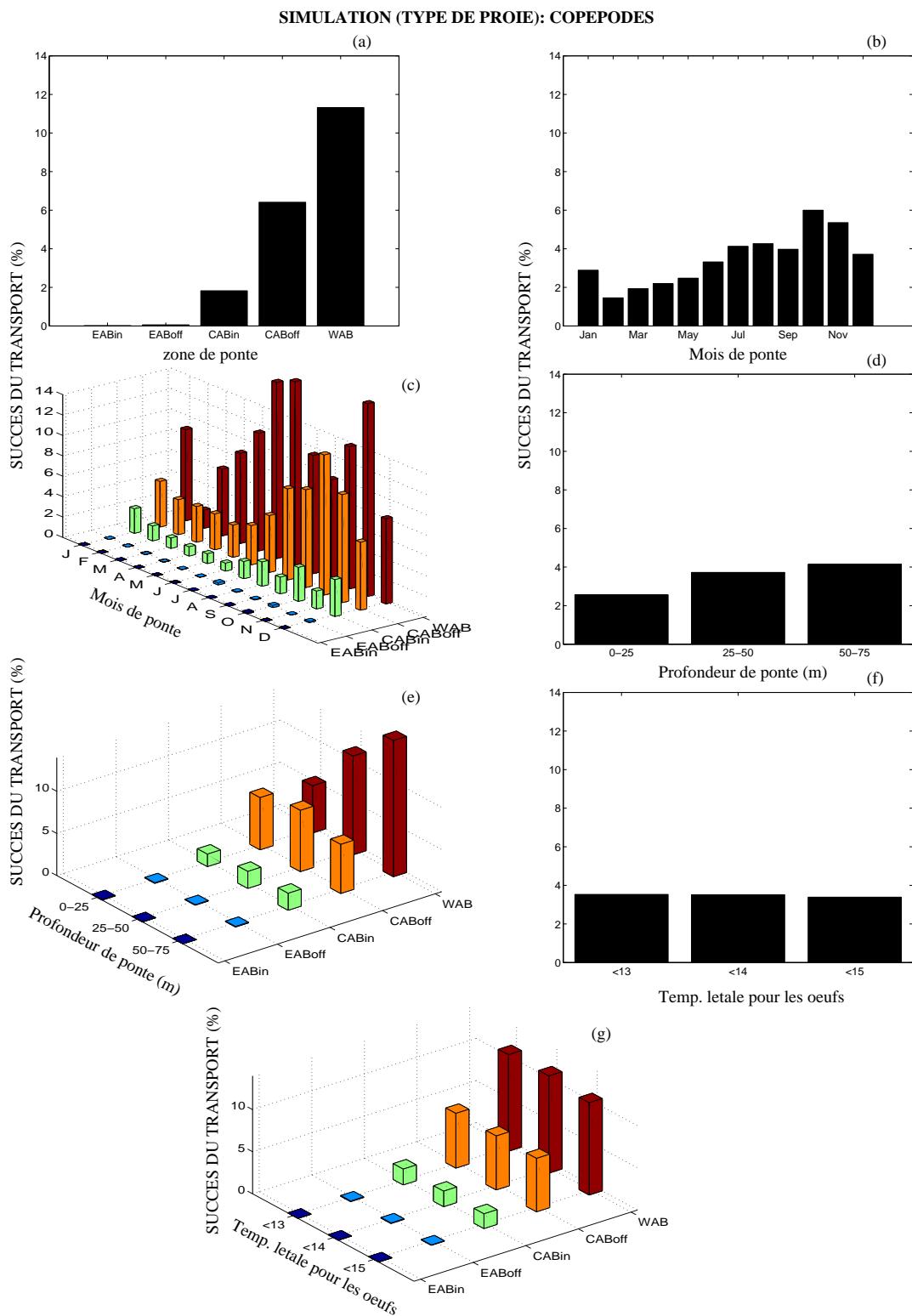


Figure 5.10: Succès du transport des larves (%) de la zone de ponte vers la zone de nourricerie en fonction de différents facteurs (Simulation: copépodes): (a) zone de ponte, (b) mois de ponte, (c) zone et mois de ponte, (d) profondeur de ponte, (e) profondeur et mois de ponte, (f) température letale pour les œufs, (g) température letale pour les œufs et zone de ponte.

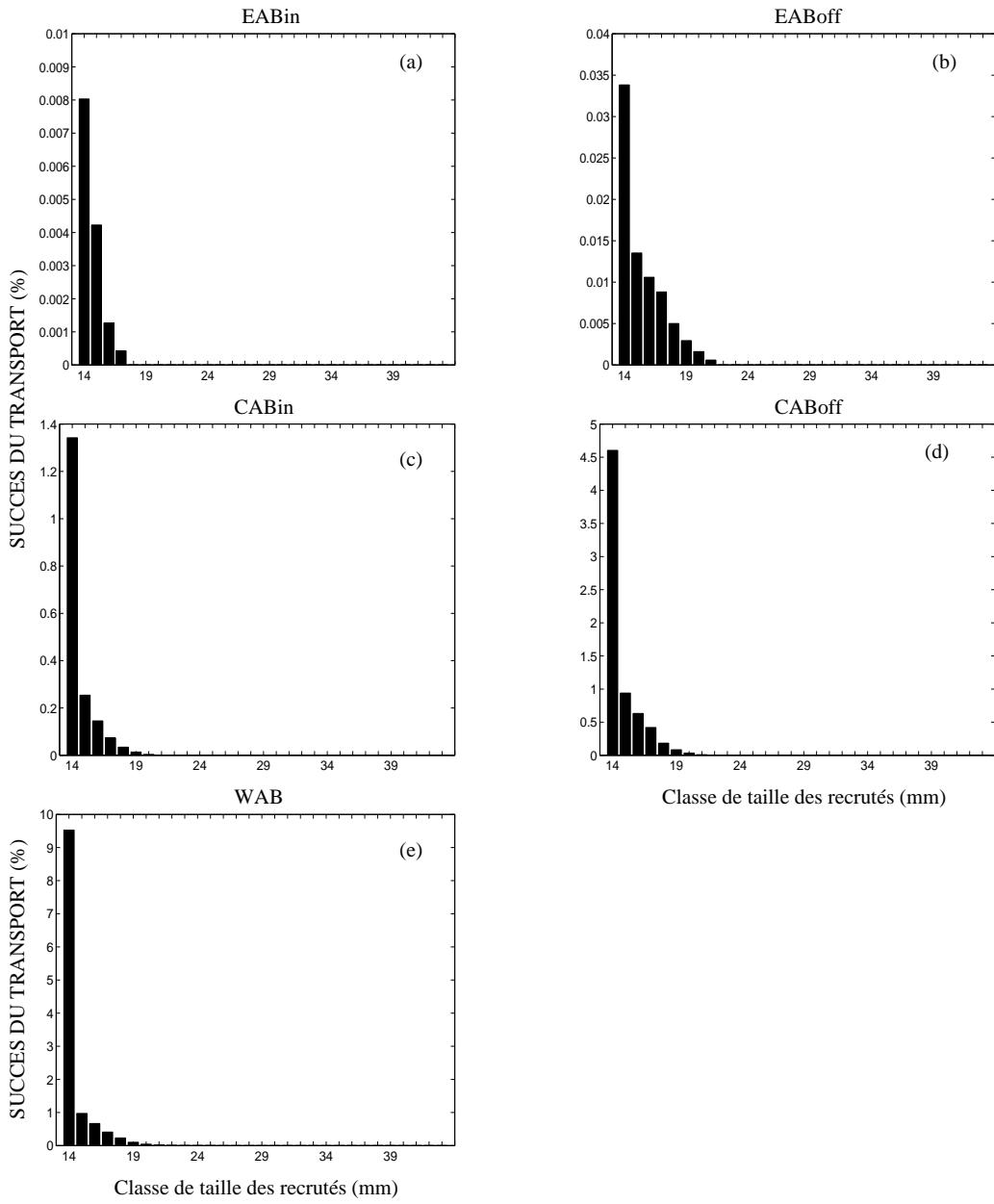


Figure 5.11: Succès du transport des larves en fonction de la distribution de taille des individus recrutés (Simulation: copépodes). Noter la différence d'échelle pour l'axe des ordonnées.

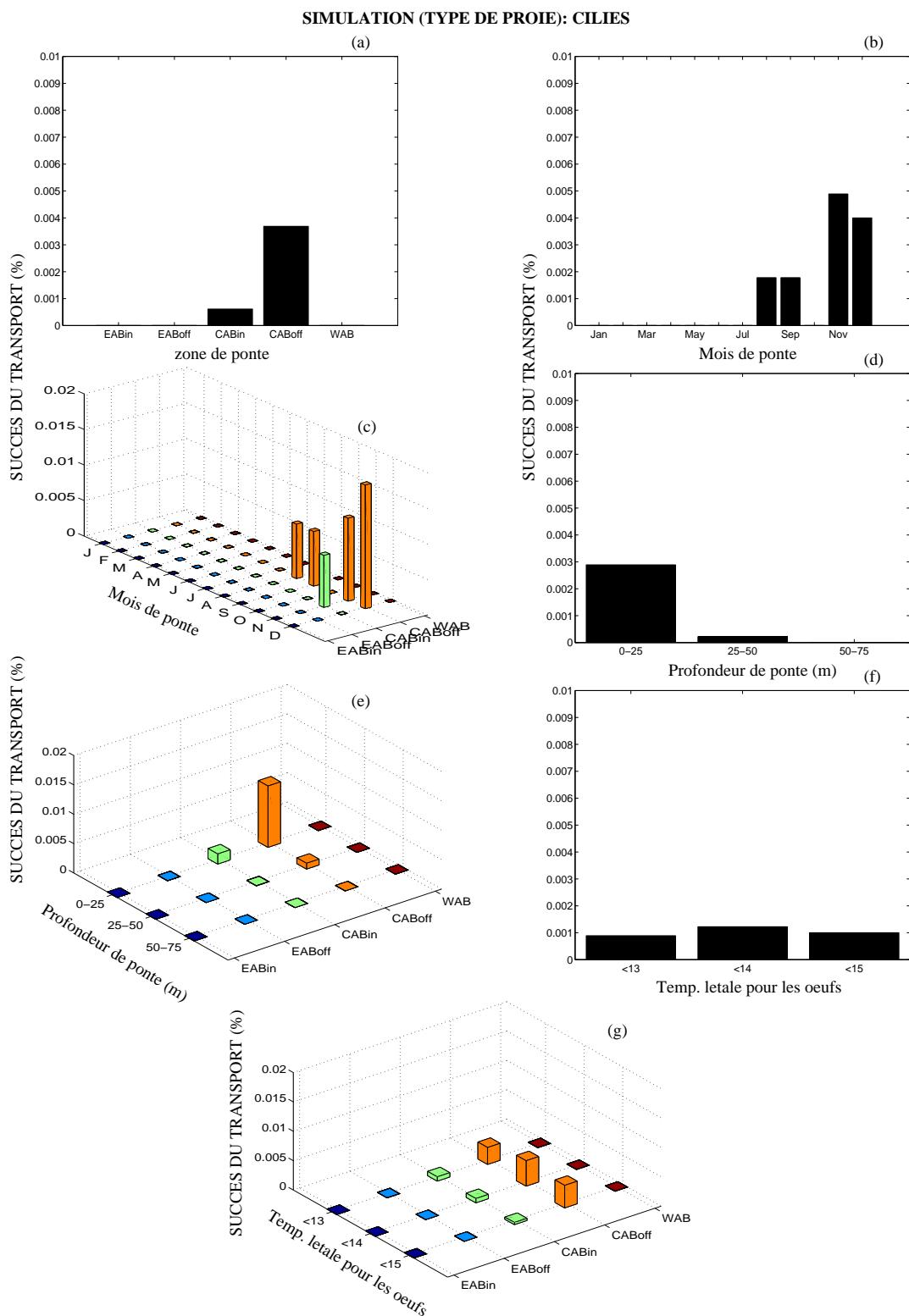


Figure 5.12: Succès du transport des larves (%) de la zone de ponte vers la zone de nourricerie en fonction de différents facteurs (Simulation: ciliés): (a) zone de ponte, (b) mois de ponte, (c) zone et mois de ponte, (d) profondeur de ponte, (e) profondeur et mois de ponte, (f) température letale pour les œufs, (g) température letale pour les œufs et zone de ponte.

La diminution du succès du transport avec la profondeur de ponte est ici très bien établie, avec un maximum simulé dans la couche de surface 0-25 m, et une valeur nulle pour les couches plus profondes (50-75 m). Cette tendance est opposée à celle de la simulation de référence. Ces mêmes caractéristiques sont simulées quelle que soit la zone de ponte (Figures 5.12d,e). Le succès du transport reste pratiquement identique quelle que soit le seuil de température létale pour les œufs, et ce, quelle que soit la zone de ponte (Figure 5.12f,g).

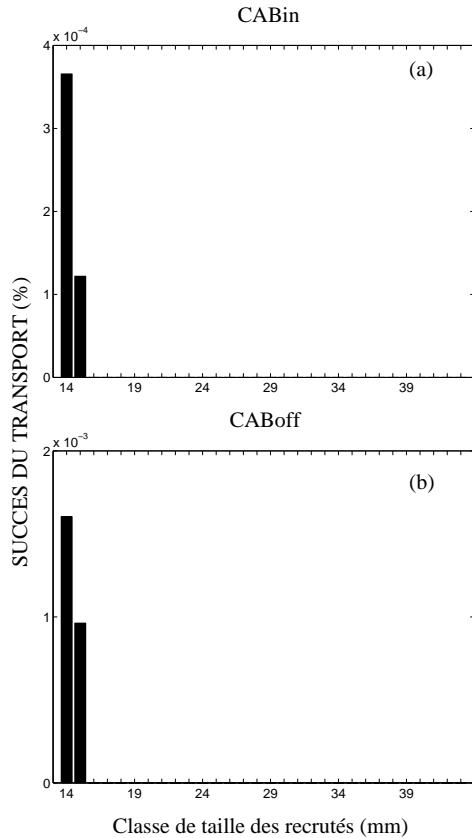


Figure 5.13: Succès du transport des larves en fonction de la distribution de taille des individus recrutés (Simulation: ciliés). Noter la différence d'échelle pour l'axe des ordonnées.

Influence de la dynamique de l'ensemble des proies

Les résultats des simulations avec l'ensemble des proies, montrent une variabilité spatiale similaire à celle de la simulation de référence (Figure 5.14a), avec le succès du transport maximum dans les zones WAB et CABoff et qui diminue à mesure que l'on s'éloigne du bord ouest du banc des Aiguilles. Ici aussi, la distribution des classes de taille des individus recrutés est dominée par les individus de petite taille (14-25 mm) (Figure 5.15). Plus l'on est proche de la zone de nourricerie sur la côte ouest, plus les individus recrutés sont de petite taille.

L'évolution temporelle du succès du transport montre quelques différences avec la simulation de référence; le pic a lieu au début du printemps (octobre) au lieu de l'été et le minimum se produit en automne (mai) (Figure 5.14b). La variabilité temporelle dans les zones WAB, CABoff et CABin est bien prononcée (Figure 5.14c).

Dans le plan vertical, le succès du transport n'est plus aussi fort dans la couche de ponte profonde (50-75 m) par rapport à la couche de sub-surface (25-50 m) comme dans la simulation de référence (Figure 5.15d). Il y a une nette augmentation dans la couche de sub-surface (25-50 m). Le minimum est simulé dans la couche de surface 0-25 m. Ces tendances sont simulées quelle que soit la zone de ponte, sauf dans la zone WAB où le succès du transport augmente avec la profondeur (Figure 5.14e). Comme pour les simulations précédentes, la variabilité inter-annuelle est marquée (Figure 5.14f). Ici aussi, le succès du transport reste invariable quelle que soit la température létale pour les œufs et ceci quelle que soit la zone de ponte (Figure 5.14g,h).

De façon générale, pour toutes les simulations, le succès du transport montre une variabilité spatiale et temporelle bien marquée. Les zones de ponte où le succès du transport est optimal sont la zone WAB ou la zone CABoff. La profondeur de ponte qui induit le maximum du succès du transport est la couche profonde 50-75 m pour la simulation de référence, et dans une moindre mesure, pour les simulations avec les copépodes et l'ensemble des proies, la couche 25-50 m pour les simulations avec les diatomées comme proies potentielles pour les larves, et enfin la couche de surface 0-25 m pour la simulation avec les ciliés.

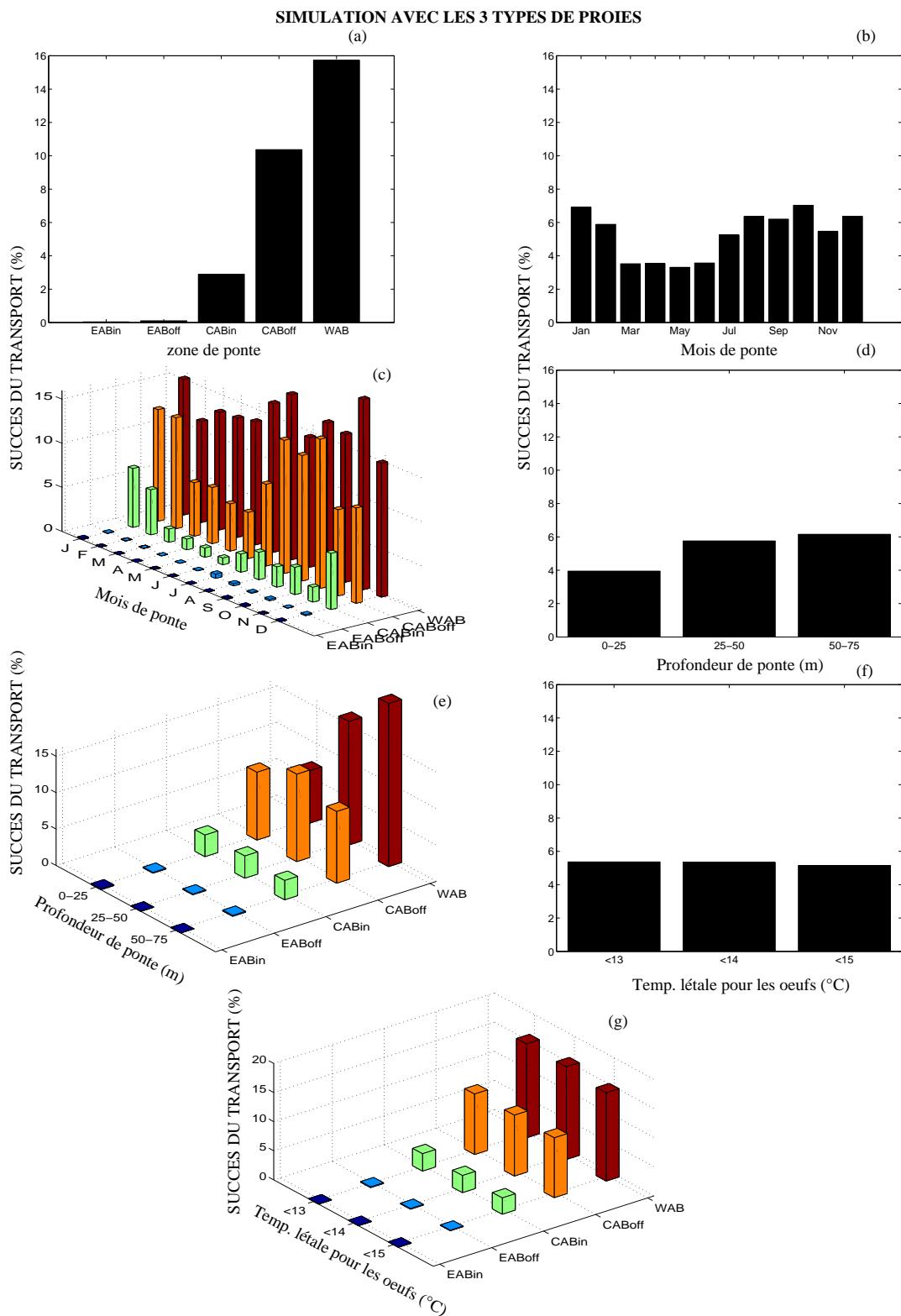


Figure 5.14: Succès du transport des larves (%) de la zone de ponte vers la zone de nourricerie en fonction de différents facteurs: (a) zone de ponte, (b) mois de ponte, (c) zone et mois de ponte, (d) profondeur de ponte, (e) profondeur et mois de ponte, (f) température letale pour les œufs, (g) température letale pour les œufs et zone de ponte.

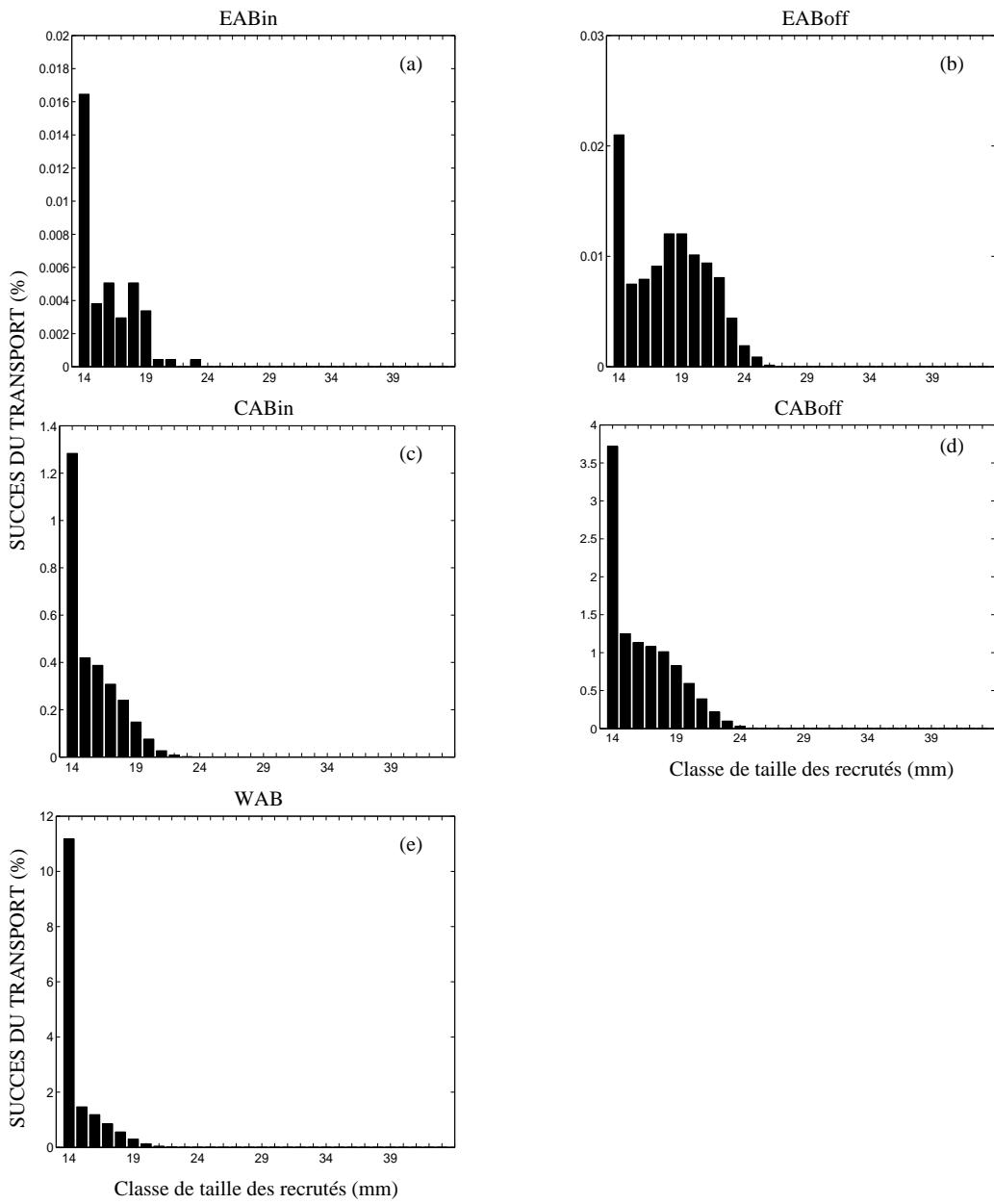


Figure 5.15: Succès du transport des larves en fonction de la distribution de taille des individus recrutés.

5.5 Discussion

Le succès du transport vers la zone de nourricerie le long de la côte ouest est lié à plusieurs facteurs environnementaux qui influencent fortement le recrutement des œufs et des larves d'anchois dans l'écosystème du Benguela sud (van der Lingen and Huggett, 2003). Nos simulations montrent que le succès du transport vers la zone de nourricerie dépend largement de la localisation géographique de la zone de ponte, c'est-à-dire de sa proximité avec la zone de nourricerie. Les plus importants succès du transport sont simulés pour les individus issus de la zone WAB dans la simulation de référence. Ces résultats sont conformes à la distribution horizontale observée pour les œufs d'anchois sur le banc des Aiguilles, où le maximum de concentration des œufs est localisé dans les zones WAB et CABoff (cf. Figure 2.6, Huggett et al. 2003). Dans leur travaux de modélisation appliqués à l'écosystème du Benguela, Huggett et al. (2003), Mullon et al. (2003) et Parada et al. (2003) ont trouvé des résultats similaires, la zone de ponte semblant expliquer une large part la variabilité du succès du recrutement. En outre, la dynamique des proies potentielles des larves apparaît également influencer la variabilité spatiale du succès du recrutement, la zone de ponte pour laquelle le succès du transport est optimal étant la zone WAB et/ou CABoff selon le type de proies. Le fait que le succès du transport soit élevé pour les individus provenant de la CABoff dans les simulations avec les diatomées est conforme aux données *in situ* où on y trouve de fortes concentrations d'œufs. En outre, les concentrations de chlorophylle dans cette région sont importantes entre les isobathes 200 et 500 m par rapport à la WAB (cf. Figure 4.19), cela pourrait favoriser les larves qui ne sont pas rapidement transportées, notamment celles issues des couches profondes. De plus, des données récentes de la distribution des œufs d'anchois sur le banc des Aiguilles ont montré que la région au large de la partie centrale du banc des Aiguilles (CABoff) était la première zone de ponte des anchois van der Lingen et al. (2002), contrairement aux données antérieures. Nos simulations montrent cette même tendance dans le cas où les larves se nourrissent de diatomées, ce qui suggère l'importance de ce type de proie dans l'alimentation des larves et dans la variabilité spatiale du succès de recrutement. Malgré des biomasses de proies relativement élevées dans la partie orientale du banc des Aiguilles, le succès du recrutement pour les individus issus de ces zones est faible. Cela pourrait s'expliquer par le fait que ces individus sont, soit, pris dans le courant des Aiguilles puis sa rétroflexion et entraînés vers l'Océan Indien, soit advectés vers le large dans l'Atlantique sud. Dans les deux cas, ils n'atteignent pas la côte ouest et ne sont pas recrutés.

Les résultats des simulations ont montré que la variabilité temporelle du succès du transport était très marquée, avec des succès du transport importants lorsque la ponte a lieu en été et au printemps et très faibles lorsque la ponte a lieu en automne et en hiver. Ces tendances sont pratiquement données par toutes les simulations, avec cependant des

différences dans la période du pic qui a lieu soit en été (janvier) dans la simulation de référence, au printemps (octobre, décembre) dans la simulation avec les diatomées, et en octobre dans les simulations avec les copépodes et l'ensemble des proies. Ces résultats (particulière de la simulation avec les diatomées) sont en bon accord avec les données et la stratégie de reproduction des anchois. Barange *et al.* (1999) montrent dans leur étude que les conditions de survie et de recrutement sont plus favorables au printemps (octobre-décembre) qu'en été (janvier-mars). Le pic hivernal obtenu sur la zone WAB dans la simulation avec les copépodes n'est présent dans aucune des données historiques.

Plusieurs campagnes océanographiques, menées entre 1965 et 2002 dans l'écosystème du Benguela sud pour l'étude de la distribution des œufs et des larves, permettent la comparaison avec les résultats de nos simulations. A partir de données collectées de 1965 à 1967 entre 18°E et 21°E dans la partie ouest du banc des Aiguilles, Crawford (1981) a montré que la ponte des œufs a lieu de septembre à mars avec un pic en décembre (Figure 5.16). Les résultats de nos simulations montrent des tendances similaires. Pendant le reste de l'année (d'avril à août), l'abondance des œufs est faible. Les résultats de campagnes menées au sud-ouest du Cap montrent que sur la période 1965-1968 la ponte débute en août et se termine en mars avec un pic en décembre, et que pour 1977-1978, la période de ponte se déroule de septembre à mai avec un pic en octobre et en janvier (Figure 5.16; Shannon *et al.* 1984). Les résultats des simulations sont en accord avec ces observations. D'autres campagnes menées d'août 1977 à août 1978 (CELP: Cape Egg and Larval Programme, Shelton 1986) montrent que la ponte a lieu d'octobre à mai, avec un premier pic en octobre suivi d'une diminution en novembre-décembre, puis un second pic en janvier et une diminution progressive jusqu'à atteindre des valeurs très faibles, voire nulles en mars et août (Figure 5.17).

Des échantillonnages effectués le long de la SARP Monitoring Line (Figure 5.18a) sur la période de 1995-2002 pour quantifier le transport des œufs et des larves vers la zone de nourricerie, ont montré que le pic de l'abondance des œufs avait lieu en décembre, et celui des larves avait lieu en février (Figure 5.18b; van der Lingen and Huggett 2003). Toujours le long de cette SARP Line, Huggett (2002) a trouvé des pics d'abondance en décembre aussi bien pour les œufs que pour les larves au cours de périodes de faible recrutement (1995-1996) et fort recrutement (2000-2002). Le pic printannier et le pic estival sont récurrents dans les données, comme dans les résultats des simulations.

L'évolution temporelle des diatomées et des copépodes montre des pics d'abondance en été et au printemps, contrairement aux ciliés qui présentent des pics en été et à la fin de l'hiver. La dynamique des proies a donc toutes les chances d'influencer le succès du transport. Shannon *et al.* (1984) ont observé que le nombre de larves au stade de

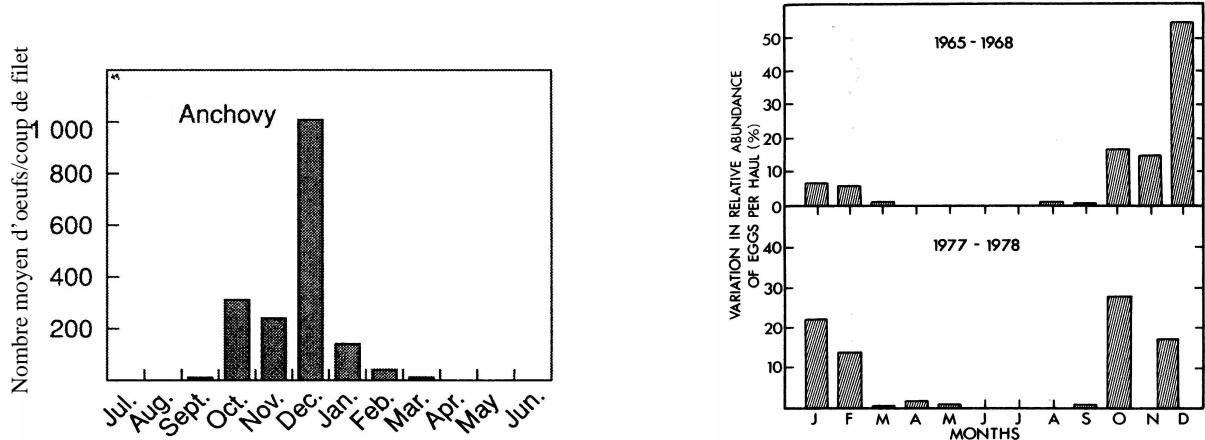


Figure 5.16: Variation saisonnière de l'abondance des œufs d'anchois:
à gauche: dans la partie ouest du banc des Aiguilles entre 18°E et 21°E sur la période 1965-1967 (d'après Crawford, Crawford 1981); à droite: *Engraulis capensis* au sud-ouest du Cap de 1965-1968 et de 1977-1978, (d'après Shannon *et al.*, 1984).

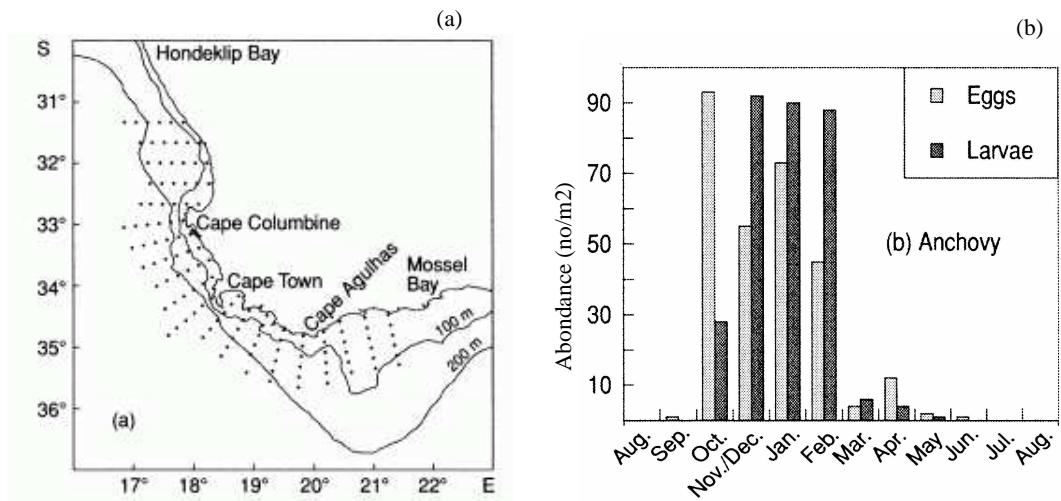


Figure 5.17: (a) Localisation géographique des stations échantillonnées tous les mois avec le filet Bongo oblique lors de la campagne CELP (Cape Egg and Larval Programme), et (b) moyenne mensuelle de l'abondance des œufs et des larves d'anchois d'Août 1977-Août 1978 (d'après Shelton, 1986).

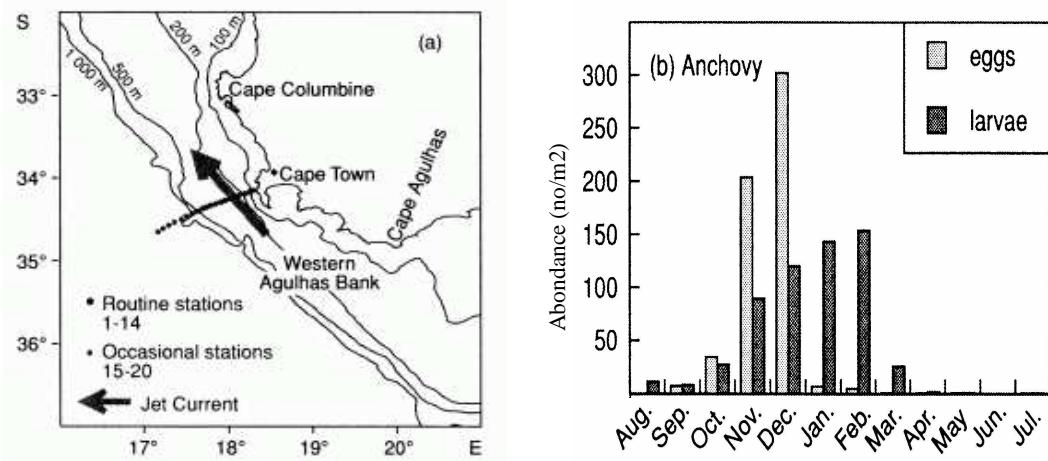


Figure 5.18: (a) Représentation schématique de la SARP Monitoring Line montrant la localisation des stations échantillonnées le long de la section avec un mini-filet Bongo, la flèche en noir indiquant le courant jet côtier, d'après Huggett, 2002; (b) moyenne mensuelle de l'abondance des œufs et des larves d'anchois sur la période de 1995-2002 (d'après van der Lingen and Huggett, 2003).

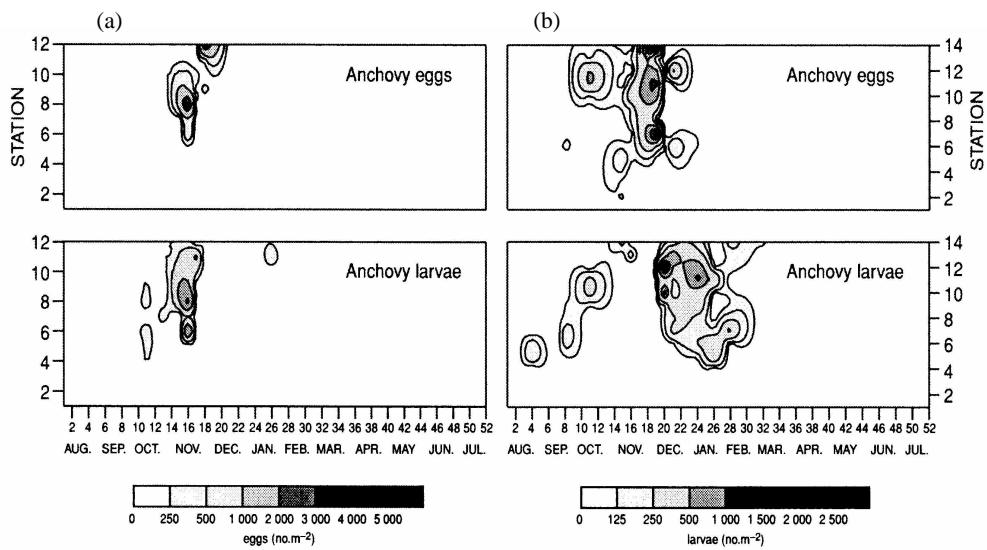


Figure 5.19: Abondance des œufs et des larves à travers la SARP Monitoring Line : (a) 1995-1996 année de faible recrutement, et (b) 2000-2001 année de recrutement élevé. Le nombre des semaines est donné sur l'axe des abscisses, (d'après Huggett, 2002). Le numéro des stations est donné sur l'axe des ordonnées.

pré-recrutement (taille inférieure à 20 mm) était élevé au voisinage du front de chlorophylle entre Cape Columbine et la péninsule du Cap. La distribution simulée des classes de taille des individus recrutés suggère la forte limitation de la croissance des larves par la nourriture, ce qui influence largement le recrutement des premiers stades larvaires des anchois, à l'exception de la zone WAB où les individus arrivent très tôt dans la zone de nourricerie où les conditions trophiques leur sont favorables. Le succès du transport est très faible dans la simulation avec les ciliés par rapport aux simulations avec les diatomées, les copépodes et l'ensemble de proies. Les biomasses de ciliés simulées par le modèle de biomasse sont faibles et présentent des discontinuités par rapport à celles des diatomées ou des copépodes, ce qui explique que les simulations avec ces derniers donnent des succès plus importants. Dans le cas de la simulation avec les ciliés, l'alimentation insuffisante ne permet pas aux larves d'atteindre la taille seuil fixée pour définir le succès du recrutement. C'est ce que suggère la distribution des classes de taille des individus recrutés compris entre 14 et 15 mm. Il existe un paradoxe dans le fait que la période optimale pour le succès du transport (été-printemps) soit également celle qui engendre les indices de mortalité des œufs les plus élevés. Cela est dû au fait que le cycle mortalité dans l'ensemble des zones de ponte est imposé par les zones de ponte du bord est du banc des Aiguilles (EABin/EABoff) où la mortalité est importante et calquée sur le cycle de l'upwelling de la zone côtière.

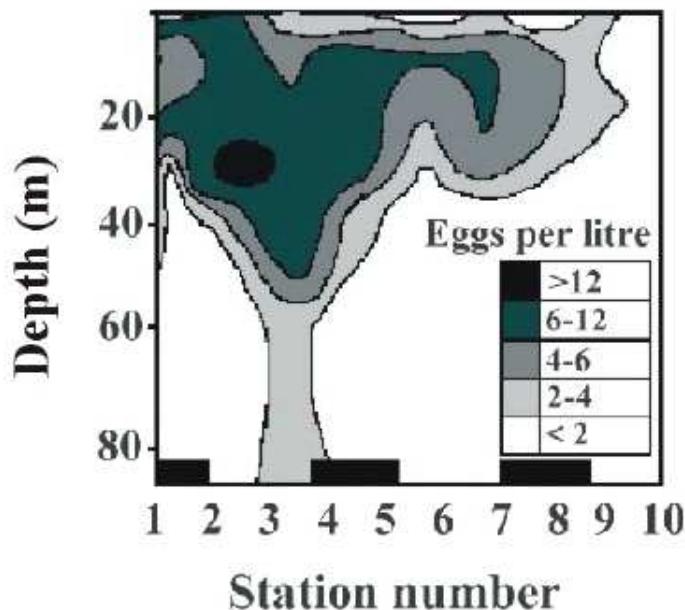


Figure 5.20: Distribution verticale des œufs (nb l^{-1}) le long de la SARP Line, (d'après Shelton and Hutchings, 1982).

Paradoxalement dans la simulation de référence, la profondeur optimale (50-75 m) pour le succès du transport correspond à la profondeur où la mortalité des œufs est élevée. Lorsqu'on tient compte de l'influence des conditions trophiques sur la croissance des larves, la profondeur optimale pour le succès du transport n'est plus celle pour laquelle la mortalité est maximale. Selon le type de proies, la couche de surface (0-25 m) ou la couche de sub-surface devient optimale pour le transport. Cela est dû au fait que les maxima d'abondance des proies sont à des profondeurs différentes. Ces résultats apparaissent en accord avec la distribution verticale des œufs observée le long de la SARP Line, où le pic d'abondance est situé entre 20 et 40 m (Figure 5.20; Shelton and Hutchings 1982). En outre, sur le banc des Aiguilles le pic des champs de diatomées et des copépodes est de sub-surface (entre 30-50 m), ce qui influence la dynamique du transport des larves vers la zone de nourricerie sur la côte ouest. En effet, même si le transport est optimal dans les couches profondes du fait de la diminution de l'advection vers le large due au transport d'Eckman, dans le milieu naturel, cette profondeur n'est pas optimale pour la ponte à cause d'une part, des températures froides induisant une mortalité élevée, et d'autre part, des biomasses de proies très faibles.

5.6 Conclusion

L'influence des facteurs environnementaux, aussi bien physiques que biologiques, sur le succès du transport des œufs et des larves d'anchois dans l'écosystème du Benguela sud apparaît très variée. Les résultats de nos simulations peuvent être synthétisés comme suit :

- Les simulations confirment l'importance du transport passif dans la dynamique du recrutement des œufs et des larves d'anchois sur la côte ouest.
- La variabilité spatiale du succès du transport est liée à la localisation de la zone de ponte et à la distribution des proies. La partie occidentale (WAB) et le large de la partie centrale du banc des Aiguilles (CABoff) apparaissent être les zones de ponte les plus efficaces pour le succès du transport. C'est une caractéristique forte et robuste de la variabilité spatiale du succès du transport puisqu'elle est présente dans toutes les simulations et dans les données historiques sur les œufs et les larves d'anchois. Elle est en grande partie liée à la proximité par rapport à la zone de nourricerie et au critère de définition du succès du recrutement.
- La variabilité temporelle du succès du transport est très marquée, ce qui met en relief l'importance de la période de ponte pour ce succès. Le transport est optimal lorsque la ponte a lieu en été et/ou au printemps, conformément aux données où la période de ponte des anchois s'étend de septembre à mars, voire avril.

- Dans le plan vertical, le succès du transport augmente avec la profondeur de ponte dans la simulation de référence (simulation qui n'intègre pas les contraintes biologiques sur la croissance des larves), le transport des œufs et des larves étant optimal dans la couche en-dessous de 50 m. Lorsqu'on prend en compte la disponibilité de la nourriture qui limite la croissance des larves, la profondeur optimale pour le succès du transport tend à être ramenée à la colonne d'eau 0-50 m qui concentre l'essentiel des biomasses des proies. Cette tendance est conforme à la distribution verticale des œufs échantillonnés *in situ*, dont le maximum se trouve entre la couche 20 et 40 m. Ces résultats mettent en relief l'effet combiné de la physique et de la biologie dans le processus de transport de la zone de ponte vers la zone de nourricerie et de succès du recrutement.
- Les simulations ont montré une sensibilité à la valeur du seuil de température létale plus grande pour les œufs que pour les larves. En effet, l'indice de mortalité des larves due à la température est nul.

L'approche IBM utilisée dans le cadre de cette étude est un bon outil d'investigation des processus essentiels, aussi bien physiques que biologiques, qui contrôlent le transport des larves de la zone de ponte à la zone de nourricerie sur la côte ouest. En tenant compte de la disponibilité de la nourriture pour les larves, nous avons confirmé les caractéristiques principales de la variabilité du recrutement obtenues dans les travaux de Huggett et al. (2003), Mullon et al. (2003) et Parada et al. (2003). Nous avons choisi de procéder étape par étape dans la compréhension de la dynamique du recrutement des premiers stades de développement de l'anchois. Ce travail constitue un premier essai de la modélisation de l'influence des conditions trophiques sur la dynamique du recrutement des larves d'anchois dans l'écosystème du Benguela.

Conclusions et perspectives

L'objectif de cette thèse était d'étudier la variabilité spatiale et temporelle des premiers maillons de la chaîne trophique de l'écosystème d'upwelling du Benguela sud. Pour ce faire, nous avons procédé étape par étape en développant dans un premier temps un modèle biogéochimique simple à quatre compartiments, puis nous avons augmenté la complexité du modèle en prenant en compte la dynamique des variables d'états qui caractérisent le fonctionnement de l'écosystème d'upwelling du Benguela sud, à travers un modèle biogéochimique dans lequel chaque compartiment du premier modèle a été dédoublé. Cela nous a permis de mieux comprendre le fonctionnement du système Benguela par une étude comparative de ces deux modèles de biomasse. Cette approche comparative est assez originale en ce sens que c'est la première fois qu'une telle étude de modélisation en 3-D est menée dans l'écosystème du Benguela. Des études antérieures de modélisation de la production primaire et secondaire ont été menées dans l'écosystème du Benguela (Moloney et Field 1991, Moloney *et al.* 1991, Touratier *et al.* 2003). Ces modèles à une dimension spatiale comportaient plusieurs variables biologiques et n'étaient pas adaptés à la présente étude du fait de leur complexité et de leur coût en terme de temps de calcul et de stockage en trois dimensions spatiale. Les modèles développés dans le cadre de cette étude constituent un bon compromis entre les variables caractéristiques du fonctionnement de l'écosystème du Benguela et une modélisation en trois dimension spatiales.

L'utilisation conjointe de produits du satellite SeaWiFS, de données *in situ* et de modèles biogéochimiques nous a permis de mettre en évidence, d'une part, les performances des deux modèles biogéochimiques et, d'autre part, de comprendre la dynamique de fonctionnement du Benguela sud. En effet, les deux modèles biogéochimiques simulent de façon assez réaliste la distribution spatiale et temporelle du plancton, dont les principales caractéristiques peuvent être résumées comme suit:

- La zone d'upwelling le long de la côte ouest est très dynamique avec de fortes concentrations de chlorophylle *a*.
- Le banc des Aiguilles, très stratifié en été et au printemps, présente des concentrations modérées de chlorophylle *a*.

- Un gradient de chlorophylle entre la zone côtière et le large est bien prononcé dans le modèle NPZD et moins marqué dans le modèle à double compartiment. Ce faible gradient de chlorophylle dans le modèle à double compartiment indique l'importance des flagellés dans les systèmes oligotrophes.
- Les sections verticales mettent en évidence un maximum de chlorophylle de surface (0-20 m) le long de la côte ouest et un maximum de subsurface (40-60 m) sur le banc des Aiguilles. Ceci met en relief les différences de fonctionnement entre les deux provinces océaniques, avec une côte ouest très dynamique et très productive régie par les événements d'upwelling, et le banc des Aiguilles très stratifié dont la dynamique est contrôlée par le courant chaud des Aiguilles.
- Les résultats des simulations montrent que la distribution de la chlorophylle est marquée par un cycle annuel fort, avec des maxima en été et au printemps et des minima en automne et en hiver.
- La distribution du zooplancton, notamment des copépodes, reflète les caractéristiques générales de la distribution de la chlorophylle, avec la disparité entre la côte ouest et le banc des Aiguilles qui persiste, et une saisonnalité bien marquée.
- La production primaire reste confinée à la côte, avec une saisonnalité bien marquée. Le contraste entre la côte ouest et le banc des Aiguilles demeure.
- Dans la zone côtière le long de la côte ouest et sur le banc des Aiguilles, la production primaire est dominée par la production nouvelle avec des valeurs de facteur f élevées. Tandis que dans les eaux oligotrophes du large, la production est généralement une production de régénération. L'extension vers le large de la production de régénération est plus importante que celle de la production nouvelle.
- La contribution des diatomées à la production primaire est plus importante pendant les phases actives d'upwelling que la contribution des flagellés qui devient dominante pendant les phases de relaxation.
- L'analyse des processus biogéochimiques a montré que le réseau trophique est essentiellement basé sur les nitrates où l'assemblage NO_3 -diatomées-copépodes est prédominant en été et au printemps le long de la côte ouest. En revanche, sur le banc des Aiguilles, la prépondérance de la voie NO_3 -diatomées-copépodes n'est pas aussi forte, et les flux sont modérés par rapport à la côte ouest, d'où le contraste entre les deux provinces biogéochimiques.

Nous avons mis en évidence l'influence des forçages atmosphériques haute fréquence la distribution de la chlorophylle dans l'écosystème du Benguela sud. Cette influence est essentiellement limitée à la zone côtière. Ces forçages haute fréquence, lorsqu'ils

sont favorables à l’upwelling induisent un enrichissement conséquent de la couche euphotique en nitrate, suivi d’une forte poussée phytoplanctonique. Dans le cas contraire, l’enrichissement de la couche euphotique s’estompe et la production phytoplanctonique est limitée. Par contre, l’utilisation de forçages mensuels climatologiques engendre une variabilité moins prononcée. Ce qui met en relief que la variabilité des champs de chlorophylle est liée à la variabilité des forçages atmosphériques. Cette variabilité entraîne une fluctuation dans l’intensité de l’upwelling qui contrôle la production primaire. Cet upwelling, combiné aux conditions d’insolation, induit une saisonnalité dans la distribution phytoplanctonique. En outre, l’utilisation d’une résolution horizontale plus fine permet la simulation de structures méso-échelles telles que les filaments, notamment le long de la côte ouest en été et au printemps; ces structures ne sont pas générées avec les simulations basse résolution.

Ce travail de thèse visait également à coupler ”off-line” le modèle hydrodynamique-biogéochimique à un modèle IBM des premiers stades de développement (œufs et larves) de l’anchois, le modèle hydrodynamique-biogéochimique fournissant l’environnement virtuel (avec ses caractéristiques physiques et biologiques) dans lequel évoluent les œufs et les larves d’anchois. Le modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique, de par la dynamique des champs de courant, de température, de salinité et de proies potentielles des larves, influence la dynamique du modèle IBM. Des études antérieures *in situ* ont montré, qu’après la ponte qui a lieu sur le banc des Aiguilles de septembre à mars (voire avril), les œufs et les larves étaient transportés vers la zone de nourricerie le long de la côte ouest par le jet côtier. Nos simulations ont pu mettre en évidence ce transport passif des œufs et des larves qui est influencé par plusieurs facteurs environnementaux :

- La localisation de la zone de ponte joue un rôle primordial dans la variabilité spatiale du succès du recrutement. Des cinq zones de ponte considérées dans la formulation du modèle IBM à partir de données *in situ*, seules les régions situées dans la partie occidentale (WAB) et au large de la partie centrale du banc des Aiguilles (CABoff) engendrent un important succès du transport, en bon accord avec les observations.
- L’influence des conditions trophiques est très prononcée dans toutes les zones de pontes sauf dans la Western Aigulhas Bank (WAB). Ces conditions trophiques sont non limitantes le long de la côte ouest pour les larves.
- La variabilité temporelle du succès du transport est très prononcée, avec un transport optimal lorsque la ponte a lieu en été et au printemps.
- La distribution verticale des proies influence la profondeur de ponte optimale pour le transport. Lorsque les proies sont prises en compte la profondeur optimale pour le succès du transport est dans la couche 0-50 m, conformément à la distribution

verticale des œufs collectés *in situ*, par contre, lorsque la limitation de la croissance des larves par la nourriture n'est pas considérée le succès du transport augmente avec la profondeur. En effet, même si le transport est optimal dans les couches profondes du fait de la diminution de l'advection vers le large due au transport d'Eckman, on peut penser que, dans le milieu naturel, les anchois ne pondent pas dans ces couches à cause d'une part des températures très froides qui engendrent une mortalité des œufs élevée, et d'autre part, le fait que la biomasse des proies dans ces couches profondes soit très faible, a probablement favorisé la sélection du comportement de fraie dans la couche 0-50 m où les conditions sont favorables à la survie des individus.

- La sensibilité des œufs à la température est plus forte que celle des larves.

De façon générale, les modèles développés dans le cadre de cette étude donnent des résultats encourageants dans la compréhension du fonctionnement des premiers maillons de la chaîne trophique de l'écosystème du Benguela, et aussi des maillons supérieurs que sont les larves d'anchois. Les deux versions du modèle biogéochimique sont capables de simuler les caractéristiques générales de la dynamique de l'écosystème du Benguela. Les deux modèles apparaissent sous-estimer les concentrations de chlorophylle sur le banc des Aiguilles. Cependant, le modèle à double compartiment est plus performant sur le banc des Aiguilles et dans les eaux oligotrophes du large. Dans ces environnements, la prise en compte des petits autotrophes comme les flagellés est très importante dans la formulation des modèles. Le modèle à double compartiment est donc mieux adapté à la simulation du fonctionnement de l'écosystème du Benguela sud. Il faut noter que le même jeu de paramètres est utilisé pour simuler la dynamique de deux provinces biogéochimiques différentes. La difficulté de la modélisation en trois dimensions spatiales est que, même si les paramètres du modèle sont calibrés pour un site donné en une dimension spatiale, leur application en trois dimensions spatiales n'est pas toujours optimale. A terme, il serait intéressant d'envisager une paramétrisation différente pour la simulation de la dynamique côtière le long de la côte ouest et sur le banc des Aiguilles. En outre, la représentation du courant chaud des Aiguilles dans la configuration actuelle du modèle n'est pas optimale. Une configuration plus étendue, qui engloberait la zone source du courant des Aiguilles dans l'Océan Indien, limiterait probablement les incertitudes liées à une représentation adéquate de ce courant dans le modèle (Figure 5.21).

Dans la formulation du modèle IBM nous avons fait le choix de rester le plus simple possible en procédant étape par étape. Dans la version actuelle du modèle IBM, la mortalité des larves est liée à la température. Pour améliorer la paramétrisation, la mortalité des larves (larves dont le sac vitellin est complètement résorbé) devrait être une fonction de la disponibilité de la nourriture, afin de tenir compte du jeûne chez les individus

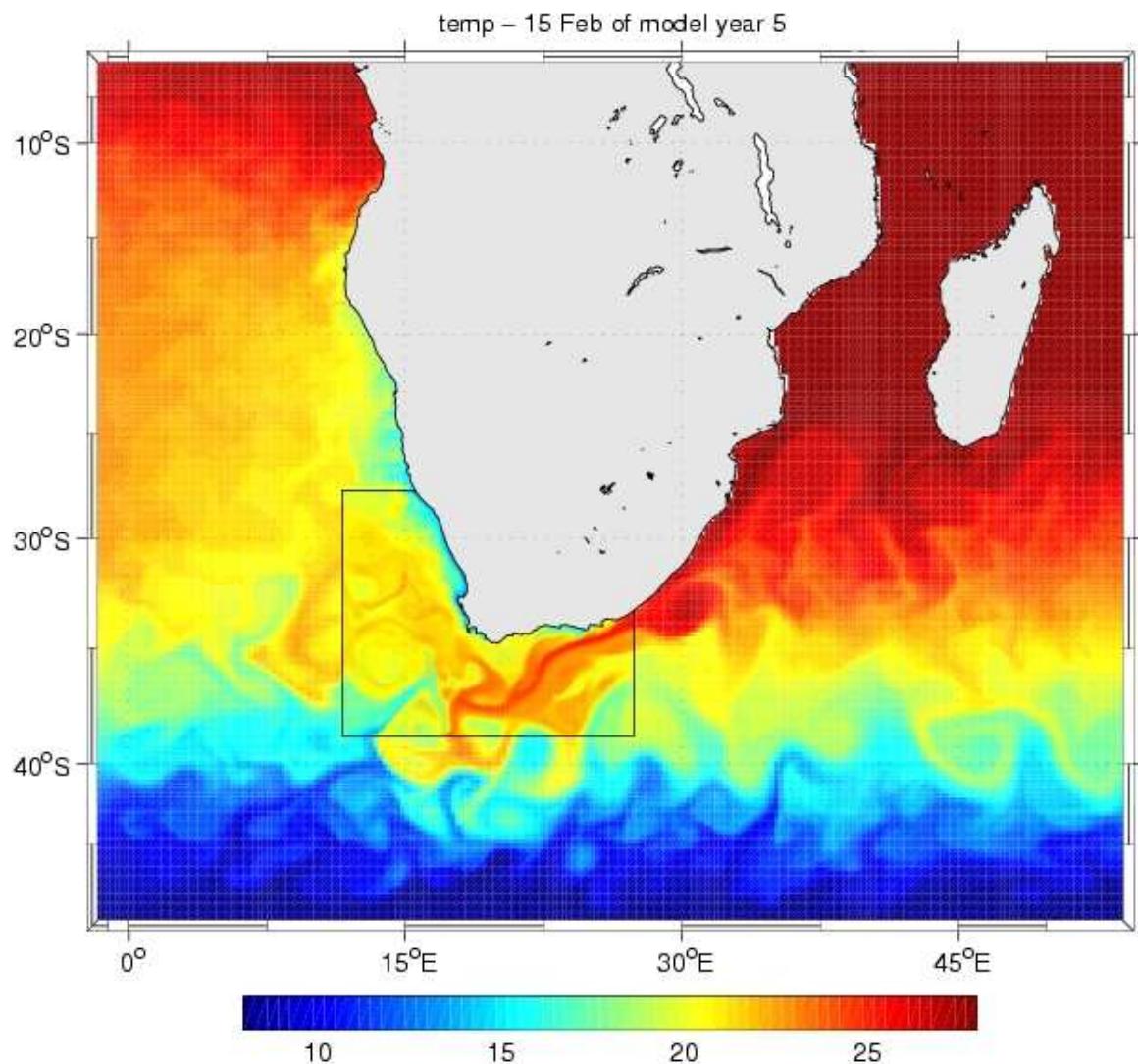


Figure 5.21: Configuration du modèle ROMS étendue à l'Océan Indien.

qui ne rencontrent pas de proies. Un autre point à considérer serait la prise en compte des différents stades de développement des copépodes dans le modèle de biomasse pour une meilleure représentation des champs de proies des larves en fonction de leur taille. En effet, les larves d'anchois se nourrissent principalement des œufs et des juvéniles de copépodes. Ce genre de modèle représentant les différents stades de développement des copépodes a été utilisé par ailleurs (Hinckley 1999). Il serait enfin souhaitable d'obtenir des données de terrain pour mieux connaître le régime alimentaire des larves (espèces et tailles) et leur cycle nycthéméral. A terme, un comportement migratoire circadien pourrait être introduit dans le modèle.

De par la complexité des processus biologiques qu'il est sensé traduire, un modèle ne saurait se substituer à la nature. Un modèle parfait serait celui qui aurait une multitude de variables d'état, toutes inter-dépendantes les unes des autres, et qui définirait tous les processus biologiques dans leur complexité. Ce modèle ne serait rien d'autre que la nature elle-même. Les modèles que nous avons développés résultent d'un compromis entre le souci de rester le plus simple possible (afin d'éviter la sur-paramétrisation) et la prise en compte des variables caractéristiques du fonctionnement de l'écosystème considéré.

Bibliographie

- Andersen, V. and A. Heibig (1998). Modelling nitrate and ammonium uptake by phytoplankton. Influence of the formulation in an ecosystem model. *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège* 67, 3–21.
- Andersen, V. and P. Nival (1988). A pelagic ecosystem model simulating production and sedimentation of biogenic particles. Role of salps and copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44, 37–50.
- Andersen, V. and P. Nival (1989). Modelling of phytoplankton population dynamics in an enclosed water column. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 69, 625–646.
- Andersen, V., P. Nival, and R. Harris (1987). Modelling of a planktonic ecosystem in an enclosed water column. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 67, 407–430.
- Andersen, V. and F. Rassoulzadegan (1991). Modèle vertical de l'écosystème pélagique marin, réseau microbien et sédimentation des particules biogéochimiques. *J. Rech. Océanogr.* 16(1-2), 16–22.
- Andrews, W. and L. Hutchings (1980). Upwelling in the Southern Benguela Current. *Prog. Oceanogr.* 9, 1–81.
- Bahamón, N. and A. Cruzado (2003). Modelling nitrogen fluxes in oligotrophic environments: NW Mediterranean and NE Atlantic. *Ecol. Model.* 163, 223–244.
- Bakun, A. (1996). *Patterns in the Ocean Processes and Marine Population Dynamics*, University of California Sea Grant, San Diego, Calif., USA., 323 pp.
- Bakun, A. and P. Cury (1999). The school trap: a mechanism promoting large-amplitude out-of-phase population oscillations of small pelagic fish species. *Ecol. Lett.* 2(6), 349–351.
- Bang, N. and W. Andrews (1974). Direct current measurements of a shelf-edge frontal jet in the southern Benguela system. *J. Mar. Res.* 32(3), 405–417.

- Barange, M., J. Coetzee, and N. Twatwa (2005). Strategies of space occupation by anchovy and sardine in the southern Benguela: the role of stock size and intra-species competition. *J. Mar. Sci.* 62, 645–654.
- Barange, M., I. Hampton, and B. Roel (1999). Trends in the abundance and distribution of anchovy and sardine on the South African continental shelf in the 1990s, deduced from acoustic surveys. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 21, 367–391.
- Barange, M. and S. Pillar (1992). Cross-shelf circulation, zonation and maintenance mechanisms of *Nyctiphanes capensis* and *Euphosia hansenii* (Euphausiacea) in the northern Benguela upwelling system. *Cont. Shelf. Res.* 12, 1027–1042.
- Barnes, R., A. Holmes, W. Barnes, W. Esaias, C. McClain, and T. Svitek (1994). SeaWiFS Prelaunch Radiometric Calibration and Spectral Characterization. *NASA Technical Memorandum 104566* 23, 1–55.
- Biastoch, A. and W. Krauß (1999). The Role of Mesoscale Eddies in the source Regions of the Agulhas Current. *J. Phys. Oceanogr.* 29, 2303–2317.
- Bienfang, P. and P. Harrison (1984). Sinking-rate response of natural assemblages of temperate and subtropical phytoplankton to nutrient depletion. *Mar. Biol.* 83, 293–300.
- Blanke, B., C. Roy, P. Penven, S. Speich, J. McWilliams, and G. Nelson (2002). Linking wind and interannual upwelling variability in a regional model of the southern Benguela. *Geophys. Res. Lett.* 29(24). doi:10.1029/2002GL015718.
- Blanke, B., S. Speich, A. Bentamy, C. Roy, and B. Sow (2005). Modeling the structure and variability of the southern Benguela upwelling using QuikSCAT wind forcing. *J. Geophys. Res.* 110(C07018). doi:10.1029/2004JCL002529.
- Blaxter, J. and J. Hunter (1982). The biology of clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.* 20, 1–223.
- Booth, B. and W. J. Smith (1997). Autotrophic flagellates and diatoms in the Northeast Water Polynya, Greenland: summer 1993. *J. Mar. Syst.* 10, 241–261.
- Botsford, L., C. Lawrence, E. Dever, A. Hastings, and J. Largier (2003). Wind strength and biological productivity in upwelling systems: an idealized study. *Fish. Oceanogr.* 12(4/5), 245–259.

- Boyd, A. and G. Oberholster (1994). Currents off the West and South coast of South Africa. *SA Shipping News Fishing Industry Review*, 26–28.
- Boyd, A. and F. Shillington (1994). Physical Forcing and circulation patterns on the Agulhas Bank. *S. Afr. J. Sci.*, 114–122.
- Boyd, P., A. Watson, C. Law, E. Abraham, T. Trull, R. Murdoch, D. Bakker, A. Bowie, K. Buesseler, H. Chang, M. Charette, P. Croot, K. Downing, and J. Zeldis (2000). A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulates by iron fertilization. *Nature* 6805, 695–702.
- Brown, P. (1992). Spatial and seasonal variation in chlorophyll distribution in the upper 30 m of the photic zone in the Southern Benguela/Agulhas ecosystem. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 515–525.
- Brown, P. and L. Hutchings (1987). The development and decline of phytoplankton blooms in the southern Benguela upwelling system. 1. Drogue movements, hydrography and bloom development. In Payne, A.I.L., Gulland, J.A. and Brink, K.H. (eds), The Benguela and Comparable Ecosystems. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5, 357–391.
- Brown, P., S. Painting, and K. Cochrane (1991). Estimates of phytoplankton and bacterial biomass and production in the northern and southern Benguela ecosystems. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 11, 537–564.
- Brownell, C. (1983). Laboratory rearing of cape Anchovy *Engraulis capensis* and south African Pilchard *Sardinops ocellata* through metamorphosis. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 1, 181–188.
- Caperon, J. and J. Meyer (1972). Nitrogen-limited growth of marine phytoplankton. II Uptake kinetic and their role in nutrient growth of phytoplankton. *Deep-Sea Res. I* 19, 619–632.
- Carr, M.-E. (2002). Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep-Sea Res. II* 49, 59–80.
- Chapman, P. and L. Shannon (1985). The Benguela ecosystem. 2. Chemistry and related processes. *Oceanogr. Mar. Biol., Annu. Rev.* 23, 183–251.
- Chelton, D., R. DeSzoeke, M. Schlax, k. El Naggar, and N. Siwertz (1998). Geographical variability of the first-baroclinic Rossby radius of deformation. *J. Phys. Oceanogr.* 28, 433–460.

- Chifflet, M., V. Andersen, L. Prieur, and I. Dekeyser (2001). One-dimensional model of short-term dynamics of the pelagic ecosystem in the NW Mediterranean Sea: effects of wind events. *J. Mar. Syst.* 30, 89–114.
- Claustre, H., M. Babin, D. Merien, J. Ras, L. Prieur, S. Dallot, O. Prasil, H. Dousova, and T. Moutin (2005). Towards a taxon-specific parameterization of bio-optical models of primary production a case study in the North Atlantic. *J. Geophys. Res.* 110(C07S12). doi:10.1029/2004JC002634.
- Colella, P. and P. Woodward (1984). The piecewise parabolic method (PPM) for gas-dynamical simulations. *J. Comp. Phys.* 54, 174–201.
- Conkright, M., S. Levitus, and T. Boyer (1994). Nutrients. *World Ocean Atlas 1994, NOAA Atlas NESDIS 1.*
- Crawford, R. (1981). Distribution, availability and movements of anchovy *Engraulis capensis* off South Africa, 1964-1976. *Fish. Bull. S. Afr.* 14, 51–94.
- Cury, P. and C. Roy (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 670–680.
- Cury, P., C. Roy, R. Mendelssohn, A. Bakun, and D. Husby (1995). Moderate is better: exploring nonlinear climatic effect on the Californian northern anchovy. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 121, 41–424.
- Dall'Olmo, G., A. Gitelson, D. Rundquist, B. Leavitt, T. Barrow, and J. Holz (2005). Assessing the potential of SeaWiFS and MODIS for estimating chlorophyll concentration in turbid productive waters using red and near-infrared bands. *Remote Sens. Environ.* 96, 176–187.
- Demarcq, H., R. Barlow, and F. Shillington (2003). Climatology and variability of sea surface temperature and surface chlorophyll in the Benguela and Agulhas ecosystems as observed by satellite imagery. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 25, 363–372.
- Demarcq, H., J. Richardson, and J. Field (2005). Estimating primary production of the Southern Benguela upwelling system from SeaWiFS and an archive of vertical chlorophyll profiles. pers. com.
- Devey, C. (2004). *Modélisation de l'écosystème pélagique marin. Application à différents régimes trophiques observés à méso-échelle*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), Spécialité Océanologie Biologique, France.

- Dias, C. (1983). Preliminary report on the physical oceanography off southern Angola, March and July 1971. *Colln scient. Pap. Int. Commn S.E. Atl. Fish. ICSEAF (Part 11)* 25, 103–112.
- Doney, S., D. Glover, and R. Najjar (1996). A new coupled, one dimensional biological-physical model for the upper ocean: Applications to the JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) site. *Deep-Sea Res. II* 43, 591–624.
- Dortch, Q. (1990). The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 61, 183–201.
- Dugdale, R. and J. Goering (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12, 196–206.
- Durand, M.-H., P. Cury, M. Mendelssohn, C. Roy, A. Bakun, and D. Pauly (eds)-(1998). *Global versus local changes in upwelling systems*, Editions ORSTOMS Paris.
- Eppley, R., J. Rogers, and J. MacCarthy (1969). Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 14, 912–920.
- Fasham, M., P. Boyd, and G. Savidge (1999). Modelling the relative contribution of autotrophs and heterotrophs to carbon flow at a Lagrangian JGOFS station in the Northeast Atlantic: the importance of DOC. *Limnol. Oceanogr.* 44, 80–90.
- Fasham, M., H. Ducklow, and S. McKlevie (1990). A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. Mar. Res.* 48, 591–639.
- Flather, R. (1976). A tidal model of the northwest European continental shelf. *Mem. Soc. R. Sci. Liège* 10, 141–164.
- Fréon, P., P. Cury, L. Shannon, and C. Roy (2005). Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: A review. *Bull. Mar. Sci.* 76(2), 219–229.
- Glibert, P., J. Goldman, and E. Carpenter (1982). Seasonal variations in the utilization of ammonium and nitrate by phytoplankton in the Vineyard Sound, Massachusetts, USA. *Mar. Biol.* 70, 237–249.
- Gruber, N., H. Frenzel, S. Doney, P. Marchesiello, J. McWilliams, J. Moisan, J. Oram, G. Plattner, and K. Stolzenbach (2006). Eddy-resolving simulation of plankton ecosystem dynamics in the California Current System. *Deep-Sea Res..* (in press).

- Haidvogel, D., A. Beckmann, and K. Hedström (1991). Dynamical simulations of filament formation and evolution in the coastal transition zone. *J. Geophys. Res.* 96, 15,017–15,040.
- Hardman-Mountford, N., A. Richardson, J. Agenbag, E. Hagen, L. Nykjaer, F. Shillington, and C. Villacastin (2003). Ocean climate of the south east Atlantic observed from satellite data and wind models. *Prog. Oceanogr.* 59, 181–221.
- Harris, R. (1982). Comparison of the feeding behaviour of calanus and pseudocalanus in two experimentally manipulated enclosed ecosystems. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 62, 71–91.
- Hart, T. and R. Currie (1960). The Benguela Current. *Discovery Rep.* 31, 123–297.
- Hastie, T., H. Hastie, and R. Tibshirani (1990). *Generalised Additive Models*. London: CRC Press. 325pp.
- Hinckley, S. (1999). *Biophysical mechanisms underlying the recruitment process in wall-eye pollock (*Theraga chalcogramma*)*. Ph. D. thesis, University of Washington, Washington, USA.
- Horstman, D. (1981). Reported red-water outbreaks and their effects on fauna of the west and south coasts of South Africa. *Fish. Bull. S. Afr.* 15, 71–88.
- Huggett, J. (2002). Spatio-temporal distributions of anchovy and sardine ichthyoplankton in the Benguela jet Current from 1995 to 2001: Six years of monitoring off the Cape Peninsula. In C. van der Lingen, C. Roy, P. Fréon, M. Barange, L. Castro, M. Gutierrez, L. Nykjaer, and F. Shillington (Eds.), *Report of a GLOBEC-SPACC/IDYLE/ENVIFISH workshop on Spatial Approaches to the Dynamics of Coastal Pelagic Resources and their Environment in Upwelling Areas.*, GLOBEC REPORT, Number 16, 21–23 pp.
- Huggett, J. (2003). *Comparative ecology of the copepods Calanoides carinatus and Calanus agulhensis in the southern Benguela and Agulhas Bank ecosystems*. Ph. D. thesis, University of Cape Town (UCT), Cape Town, South Africa.
- Huggett, J., P. Fréon, C. Mullon, and P. Penven (2003). Modelling the transport success of anchovy *Engraulis encrasicolus* eggs and larvae in the southern Benguela: the effect of spatio-temporal spawning patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 250, 247–262.

- Hunter, J. and J. Alheit (1997). International GLOBEC Small Pelagic Fishes and climate change program. Implementation Plan. *GLOBEC REPORT 11*, 1–36.
- Hurtt, G. and R. Armstrong (1996). A pelagic ecosystem model calibrated with BATS data. *Deep-Sea Res. II* 43(2-3), 653–683.
- Hutchings, L. (1981). The formation of plankton patches in the southern Benguela Current. In Coastal and Estuarine Sciences. 1. Coastal Upwelling. *American Geophysical Union*, 496–506.
- Hutchings, L. (1992). Fish harvesting in a variable, productive environment. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 297–318.
- Hutchings, L., D. Armstrong, and B. Mitchell-Innes (1986). The frontal zone in the southern Benguela current. In Marine Interfaces Ecohydrodynamics. *Oceanography Series 42*, 67–94.
- Hutchings, L., M. Barange, S. Bloomer, A. Boyd, R. Crawford, J. Huggett, M. Kerstan, J. Korrubel, J. D. Oliviera, S. Painting, A. Richardson, L. Shannon, F. Schulein, C. V. der Lingen, and H. Verheyen (1998). Multiple factors affecting South African anchovy recruitment in the spawning, transport and nursery areas. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 19, 211–225.
- Hutchings, L., G. Pitcher, T. Probyn, and G. Bailey (1995). The chemical and biological consequence of coastal upwelling. In: Olivieri, R.A., and F.P. Chavez, 2000. A model of plankton dynamics for the coastal upwelling system of Monterey Bay, California. *Deep-Sea Res. II* 47, 1077–1106.
- James, A. (1987). Feeding Ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5, 673–692.
- James, A. (1988). Are clupeid microphagists herbivorous or omnivorous? A review of the diets of some commercially important clupeids. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 7, 161–177.
- James, A. and K. Findlay (1989). Effect of particle size and concentration on feeding behaviour, selectivity and rates of food ingestion by the Cape anchovy *Engraulis capensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50, 275–294.
- James, A. and T. Probyn (1989). The relationship between respiration rate, swimming speed and feeding behaviour in the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 131, 81–100.

- James, A., T. Probyn, and L. Hutchings (1989a). Laboratory-derived carbon and nitrogen budgets for the omnivorous planktivore *Engraulis capensis* Gilchrist. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 131, 125–145.
- James, A., T. Probyn, and L. Seiderer (1989b). Nitrogen excretion and absorption efficiencies of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist fed upon a variety of plankton diets. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 131, 101–124.
- King, D. and P. Macleod (1976). Comparison of the food and filtering mechanism of pilchard *Sardinops ocellata* and anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa, 1971–1972. *Invetl. Rep. Sea Fish. Brch S. Afr.* 111, 1–29.
- King, D., A. Robertson, and P. Shelton (1978). Laboratory observations on the early development of the anchovy *Engraulis capensis* from the Cape Peninsula. *Fish. Bull. S. Afr.* 10, 37–45.
- Klinger, B., S. Drijfhout, J. Marotzke, and J. Scott (2003). Sensitivity of Basinwide Meridional Overturning to Diapycnal Diffusion and Remote Wind Forcing in an Idealized Atlantic-Southern Ocean Geometry. *J. Phys. Oceanogr.* 33(1), 249–266.
- Kremer, P. (1977). Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Mar. Biol.* 44, 43–50.
- Lacroix, G. and P. Nival (1998). Influence of meteorological variability on primary production dynamics in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea) with a 1D hydrodynamic/biological model. *J. Mar. Syst.* 16, 23–50.
- Lehmann, A., W. Krauss, and H.-H. Hinrichsen (2002). Effects of remote and local atmospheric forcing on circulation and upwelling in the Baltic Sea. *Tellus* 54, 299–316.
- Liu, K.-K., S.-Y. Chao, P.-T. Shaw, C.-C. Chen, and T. Tang (2002). Monsoon-forced chlorophyll distribution and primary production in the South China Sea: observations and a numerical study. *Deep-Sea Res. I* 49, 1387–1412.
- Lomas, N. and P. Glibert (1999). Interactions between NH_4^+ and NO_3^- uptake and assimilation: comparison of diatoms and dinoflagellates at several growth temperatures. *Mar. Biol.* 133, 541–551.
- Lutjeharms, J. and R. V. Ballegooyen (1988). The retroflection of the Agulhas Current. *Phys. Oceanogr.* 18, 1570–1583.

- Lutjeharms, J., A. Meyer, J. Ansorge, G. Eagle, and M. Orren (1996). The nutrient characteristics of the Agulhas Bank. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 17, 253–274.
- Lutjeharms, J., P. Penven, and C. Roy (2003). Modelling the shear edge eddies of the southern Agulhas Current. *Cont. Shelf Res.* 23, 1099–1115.
- Machu, E. (2000). *Etude des interactions physiques et biologiques dans le système du courant des Aiguilles au sud de l'Afrique du Sud: Apports des observations spatiales*. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier Toulouse III, Toulouse, France.
- Marchesiello, P., J. McWilliams, and A. Shchepetkin (2001). Open boundary condition for long-term integration of regional oceanic models. *Ocean Modelling* 3, 1–20.
- Marchesiello, P., J. McWilliams, and A. Shchepetkin (2003). Equilibrium Structure and Dynamics of the California Current System. *J. Phys. Oceanogr.* 33, 753–783.
- Mayzaud, P. and S. Dallet (1973). Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II Studies of the metabolic characteristics of starved animals. *Mar. Biol.* 21, 19–28.
- McMurray, H., R. Carter, and M. Lucas (1993). Size-fractionated phytoplankton production in western Agulhas Bank continental shelf water. *Cont. Shelf Res.* 13, 273–284.
- Mendelssohn, R. and F. Schwing (2002). Common and uncommon trends in SST and wind stress in the California and Peru-Chile current systems. *Prog. Oceanogr.* 53, 141–162.
- Mitchell-Innes, B., G. Pitcher, and T. Probyn (2000). Productivity of dinoflagellates blooms on the west coast of South Africa, as measured by natural fluorescence. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 22, 273–284.
- Moloney, C. and J. Field (1991). The size-based dynamics of plankton food webs. i. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *J. Plankton Res.* 13(5), 1003–1038.
- Moloney, C., J. Field, and M. Lucas (1991). The size-based dynamics of plankton food webs. II. Simulations of three contrasting southern Benguela food webs. *J. Plankton Res.* 13(5), 1039–1092.
- Morales, C., J. Blanco, M. Braun, H. Reyes, and N. Silva (1996). Chlorophyll *a* distribution and associated oceanographic variables in the upwelling region off northern Chile during the winter and spring 1993. *Deep-Sea Res.* 43, 269–289.

- Morales, C., J. Blanco, M. Braun, and N. Silva (2001). Chlorophyll *a* distribution and mesoscale physical processes in upwelling and adjacent oceanic zones off northern Chile (summer-autumn 1994). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 81, 193–206.
- Mullon, C., P. Fréon, and P. Cury (2005). Dynamics of collapse in world fisheries. *Fish Fisheries* 6, 111–120.
- Mullon, C., P. Fréon, C. Parada, C. V. D. Lingen, and J. Huggett (2003). From particles to individuals: modelling the early stages of anchovy in the southern Benguela. *Fish. Oceanogr.* 12(4-5), 396–406.
- Nalewajko, C. and G. Garside (1983). Methodological problems in the simultaneous assessment of photosynthesis and nutrient uptake in phytoplankton as functions of light intensity and cell size. *Limnol. Oceanogr.* 28, 597–599.
- Nelson, G. (1989). Poleward motion in the Benguela area. In Coastal and Estuarine Studies, Poleward Flows along Eastern Ocean Boundaries. Neshyba, S.J., C.N.K. Mooers, R.L. Smith, and R.T. Barber (Eds). *Springer-Verlag*, 110–130.
- Nelson, G. (1992). Equatorward wind and atmospheric pressure spectra as metrics for primary productivity in the Benguela system. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 19–28.
- Nelson, G. and L. Hutchings (1983). The Benguela upwelling area. *Prog. Oceanogr.* 12, 333–356.
- Olivieri, R. and F. Chavez (2000). A model of plankton dynamics for the coastal upwelling system of Monterey Bay, California. *Deep-Sea Res. II* 47, 1077–1106.
- O'Reilly, J., S. Maritorena, D. Siegel, M. O'Brien, D. Toole, B. Mitchell, M. Kahru, F. Chavez, P. Strutton, G. Cota, S. Hooker, C. McClain, k.L. Carder, F. Müller-Karger, L. Harding, A. Magnuson, D. Phinney, G. Moore, J. Aiken, K. Arrigo, R. Letelier, and M. Culver (2000). Ocean Color Chlorophyll *a* Algorithms for SeaWiFS, OC2 and OC4: Version 4. SeaWiFS Postlaunch Calibration and Validation Analyses, Part 3. *NASA Technical Memorandum 206892* 11, 9–23.
- Oschlies, A. and V. Garçon (1999). An eddy-permitting coupled physical-biological model of the North Atlantic 1. Sensitivity to advection numerics and mixed layer physics. *Global Biog. Cycles* 13(1), 135–160.
- Paiting, S., M. Lucas, W. Peterson, P. Brown, L. Hutchings, and B. Mitchell-Innes

- (1993). Dynamics of bacterioplankton, phytoplankton and mesozooplankton communities during the development of an upwelling plume in the southern Benguela. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100, 35–53.
- Parada, C. (2003). *Modeling the effects of environmental and ecological processes on the transport, mortality, growth and distribution of early stages of Cape anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Benguela system*. Ph. D. thesis, University of Cape Town (UCT), Cape Town, South Africa.
- Parada, C., C. V. D. Lingen, C. Mullon, and P. Penven (2003). The effect of buoyancy on the transport of anchovy (*Engraulis capensis*) eggs from spawning to nursery grounds in the Southern Benguela: an IBM approach. *Fish. Oceanogr.* 12, 1–15.
- Park, E., P. Charriaud, and A. Kartavsteff (2000). Fronts, transports, and Weddel Gyre at 30°E between Africa and Antarctica. *Geophys. Res.* 12, 1–15.
- Parker, R. (1993). Dynamics Models for ammonium inhibition of nitrate uptake by phytoplankton. *Ecol. Model.* 66, 113–120.
- Pauly, D. (1998). Fishing down the food web. *Science* 279, 860–863.
- Pauly, D., P. Muck, J. Mendo, and I. Tsukayama (1989). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions, (Eds). Technical report, ICLARM, Manille.
- Penven, P. (2000). *Etude numérique de la circulation dans le sud Benguela avec une application au recrutement des poissons*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France.
- Penven, P., C. Roy, and G. Brundrit (2001). A regional hydrodynamic model of the upwelling in the Southern Benguela. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 97, 472–475.
- Peterson, W., S. Painting, and L. Hutchings (1993). Diel vertical migration and estimates of grazing impact for copepods in the southern Benguela upwelling region in October 1987. In Painting, S.J., M.I. Lucas, W.T. Peterson, P.C. Brown, L. Hutchings, B.A. Mitchell-Innes, 1993. Dynamics of bacterioplankton, phytoplankton and mesozooplankton communities during the development of an upwelling in the southern Benguela. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100, 35–53.
- Pillar, S. (1986). Temporal and spatial variations in copepod and euphausiid biomass off the southern and south-western coasts of South Africa in 1977/78. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 4, 219–229.

- Pitcher, G. and A. Boyd (1996). Cross-shelf and along-shore dinoflagellate distributions and the mechanisms of red tide formation within the Southern Benguela upwelling system. In Harmful and Toxic Algal Blooms. *Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO*, 243–246.
- Plagányi, E., L. Hutchings, and J. Field (2000). Anchovy foraging: simulating spatial and temporal match/mismatches with zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 2044–2053.
- Popova, E., C. Lozano, M. Srokosz, M. Fasham, P. Haley, and A. Robinson (2002). Coupled 3D physical and biological modelling of the mesoscale variability observed in North-East Atlantic in spring 1997: biological processes. *Deep-Sea Res. I* 49, 1741–1768.
- Probyn, T. (1987). Ammonium regeneration by microplankton in an upwelling environment. *Ecol. Prog. Ser.* 37, 53–64.
- Probyn, T. (1992). The inorganic nitrogen of phytoplankton in the southern Benguela: new production, phytoplankton size and implications for pelagic foodwebs. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 411–420.
- Probyn, T., H. Waldron, and A. James (1990). Size-fractionated measurements of nitrogen uptake in aged upwelled waters: implications for pelagic food webs. *Limnol. Oceanogr.* 35, 202–210.
- Radach, G. and A. Moll (1993). Estimation of the variability of production by simulating annual cycles of phytoplankton in the central North sea. *Prog. Oceanogr.* 31, 339–419.
- Rau, A., J. Rogers, J. Lutjeharms, J. Giraudeau, J. Lee-Thorp, M.-T. Chen, and C. Waelbroeck (2002). A 450-kyr record of hydrological conditions on the western Agulhas Bank Slope, South of Africa. *Mar. Geol.* 180, 183–201.
- Raymond, W. and H. Kuo (1984). A radiation boundary condition for multi-dimensional flows. *Quart. J. R. Met. Soc.* 110, 535–551.
- Richardson, A., M. Pfaff, J. Field, N. Silulwane, and F. Shillington (2002). Identifying characteristic chlorophyll a profiles in the coastal domain using an artificial neural network. *J. Plankton Res.* 24, 1289–1303.

- Rilling, G. and E. Houde (1999). Regional and temporal variability in growth and mortality of bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, larvae in Chesapeake Bay. *Fish. Bull.* 97, 555–569.
- Roy, C., S. Weeks, M. Rouault, G. Nelson, R. Barlow, and C. van der Lingen (2001). Extreme oceanographic events recorded in the southern Benguela during the 1999–2000 summer season. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 97, 465–471.
- Rutllant, J. and V. Montecino (2002). Multiscale upwelling forcing cycles and biological response off north-central Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75, 217–231.
- Shannon, L. (1966). Hydrology of the south west coasts of South Africa. *Investl. Rep. Div. Sea Fish. S. Afr.* 58, 1–62.
- Shannon, L., A. Boyd, G. Brundrit, and J. Taunton-Clark (1986). On the existence of an El Niño type phenomenon in the Benguela system. *J. Mar. Res.* 44, 495–520.
- Shannon, L. and J. Field (1985). Are fish stocks food-limited in the southern Benguela pelagic ecosystem? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22, 7–19.
- Shannon, L., L. Hutchings, G. Bailey, and P. Shelton (1984). Spatial and temporal distribution of chlorophyll in southern african waters as deduced from ship and satellite measurements and their implications for pelagic fisheries. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 2, 109–130.
- Shannon, L. and G. Nelson (1996). The Benguela: Large scale features and processes and system variability. In G. Wefer, W. Berger, Siedler, and D. Webb (Eds.), *The South Atlantic Past and Present circulation*, Berlin, Heidelberg, Springer Verlag, 163–210 pp.
- Shannon, L. and M. O'Toole (1999). Integrated overview of the oceanography and environmental variability of the Benguela current region. Synthesis and assessment of information on the Benguela current large marine ecosystem (BCLME). Thematic Report 2, BCLME, Windhoek, Namibia.
- Shannon, L. and S. Pillar (1986). The Benguela ecosystem. Part III. Plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 24, 65–170.
- Shchepetkin, A. and J. McWilliams (2003). A method for computing horizontal pressure-gradient force in an ocean model with a non-aligned vertical coordinate. *J. Geophys. Res.* 108(C33090). doi:10.1029/2001C001047.

- Shchepetkin, A. and J. McWilliams (2005). The Regional Ocean Model System (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling* 9, 347–404.
- Shelton, P. (1986). *Fish spawning strategies in the variable southern Benguela Current region*. Ph. D. thesis, Univerty of Cape Town, South Africa. 327pp.
- Shelton, P. and L. Hutchings (1982). Transport of anchovy, *Engraulis capensis* eggs and early larvae by a frontal jet current. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 40, 185–198.
- Shillington, F. (1998). The Benguela upwelling system off Southwestern Africa Coastal segment (16°E). Robinson, A.R. and K.H. Brink (Eds). *In The Sea II*, New York. pp. 583–604.
- Slagstad, D. and P. Wassmann (2001). Modelling the 3-D carbon flux across the Iberian margin during the upwelling season in 1998. *Prog. Oceanogr.* 51, 467–497.
- Smith, S. (1936). Environmental control of the photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 22, 504–511.
- Stander, G. (1964). The pilchard of South West Africa. The Benguela Current off South West Africa. *Invest. Rep. Mar. Res. Lab. S.W. Afr.* 12, 1–43.
- Stephen, T. and J. Kucas (1986). Species Profiles: Life Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (Pacific Southwest)- Northern Anchovy. *Biological Report* 82(11.50).
- Strub, P., F. Shillington, C. James, and S. Weeds (1998). Satellite comparison of the seasonal circulation in the Benguela and California current systems. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 19, 99–112.
- Takahashi, M., I. Koike, K. Iseki, P. Bienfang, and A. Hattori (1982). Phytoplankton species responses to nutrient changes in experimental enclosures and coastal waters, in Marine Mesocosms, Biological and Chemical Research in Experimental Ecosystems. Springer, New York, pp. 332–340.
- Thomas, A. (1999). Seasonal distribution of satellite-measured phytoplankton pigment concentration along the Chilean coast. *J. Geophys. Res.* 104, 25877–25890.
- Thomas, A., M.-E. Carr, and P. Strub (2001). Chlorophyll variability in eastern boundary currents. *Geophys. Res. Lett.* 28(18), 3421–3424.

- Thomas, A., F. Huang, P. Strub, and C. James (1994). Comparison of the seasonal and interannual variability of phytoplankton pigment concentrations in the Péru and California Current Systems. *J. Geophys. Res.* 99, 7355–7370.
- Thomas, R. (1986). Growth of larval pelagic fish in the South-East Atlantic from daily otolith rings in 1982/83 and 1983/84. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 4, 61–77.
- Tian, R., A. Vézina, L. Legendre, R. Igram, B. Klein, T. Packard, S. Roy, C. Savenkoff, N. Silverberg, J. Therriault, and J. Tremblay (2000). Effects of pelagic food-web interactions and nutrient remineralization on the biogeochemical cycling of carbon: a modeling approach. *Deep-Sea Res. II* 47, 637–662.
- Tian, R., A. Vézina, M. Starr, and F. Saucier (2001). Seasonal dynamics of coastal ecosystems and export production at high latitudes: A modeling study. *Limnol. Oceanogr.* 46(8), 1845–1859.
- Touratier, F., J. Field, and C. Moloney (2003). Simulated carbon and nitrogen flows of the planktonic food web during an upwelling relaxation. *Prog. Oceanogr.* 58, 1–41.
- van der Lingen, C., J. Coetzee, and L. Hutchings (2002). Temporal shifts in the spatial distribution of anchovy spawners and their eggs in the southern Benguela: Implications for recruitment. In C. van der Lingen, C. Roy, P. Fréon, M. Barange, L. Castro, M. Gutierrez, L. Nykjaer, and F. Shillington (Eds.), *Report of a GLOBEC-SPACC/IDYLE/ENVIFISH workshop on Spatial Approaches to the Dynamics of Coastal Pelagic Resources and their Environment in Upwelling Areas.*, GLOBEC REPORT, Number 16, pp. 46–48.
- van der Lingen, C. and J. Huggett (2003). The role of ichthyoplankton surveys in recruitment research and management of South African anchovy and sardine. In H. Browman and A. Skiftesvik (Eds.), *The Big Fish Bang. Proceeding of the 26th Annual Larval Fish Conference*, Bergen, Norway. Institute of Marine Research, pp. 303–343.
- Verheyen, H. (1991). Short-term variability during an anchor station study in the southern Benguela upwelling system: Abundance, distribution and estimated production of mesozooplankton with special reference to *Calanoides carinatus* (Krøyer, 1849). *Progr. Oceanogr.* 28, 91–119.
- Verheyen, H. and J. Field (1992). Vertical distribution and diel vertical migration of

- Calanoides carinatus* developmental stage in the southern Benguela upwelling region. *J. expl. mar. Biol. Ecol.* 158, 123–140.
- Verheye, H., L. Hutchings, J. Huggett, and S. Painting (1992). Mesozooplankton dynamics in the Benguela ecosystem, with emphasis on the herbivorous copepods. In Benguela Trophic Functioning. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 11, 179–191.
- Waldron, H. and T. Probyn (1992). Nitrate supply and potential new production in the Benguela upwelling system. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 29–39.
- Waldron, H., T. Probyn, and G. Brundrit (1997). Preliminary annual estimates of regional nitrate supply in the southern Benguela using coastal sea level fluctuations as a proxy for upwelling. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 18, 93–105.
- Walsh, J. (1981). A carbon budget for overfishing off Peru. *Nature* 290, 300–304.
- Ware, D. (1992). Production characteristics of upwelling systems and the trophodynamic role of hake. In: Payne, A.I., K.H. Brink, K.H. Mann, R. Hillborn (Eds), Benguela Trophique functioning. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12, 501–513.
- Weijer, W., W. de Ruijter, H. Dijkstra, and P. V. Leeuwen (1999). Impact of interbasin exchange and the Atlantic overturning circulation. *J. Phys. Oceanogr.* 29, 2266–2284.
- Wieters, E., D. Kaplan, S. Navarrete, A. Sotomayor, J. Largier, K. Nielsen, and F. Véliz (2003). Alongshore and temporal variability in chlorophyll a concentration in Chilean nearshore waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 249, 93–105.
- Wroblewski, J. (1977). A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *J. Mar. Res.* 35, 357–394.
- Zweifel, J. and R. Lasker (1976). Prehatch and posthatch growth of fishes - a general model. *Fish. Bull.* 74, 609–621.

Annexe A

Profondeur d'atténuation de SeaWiFS

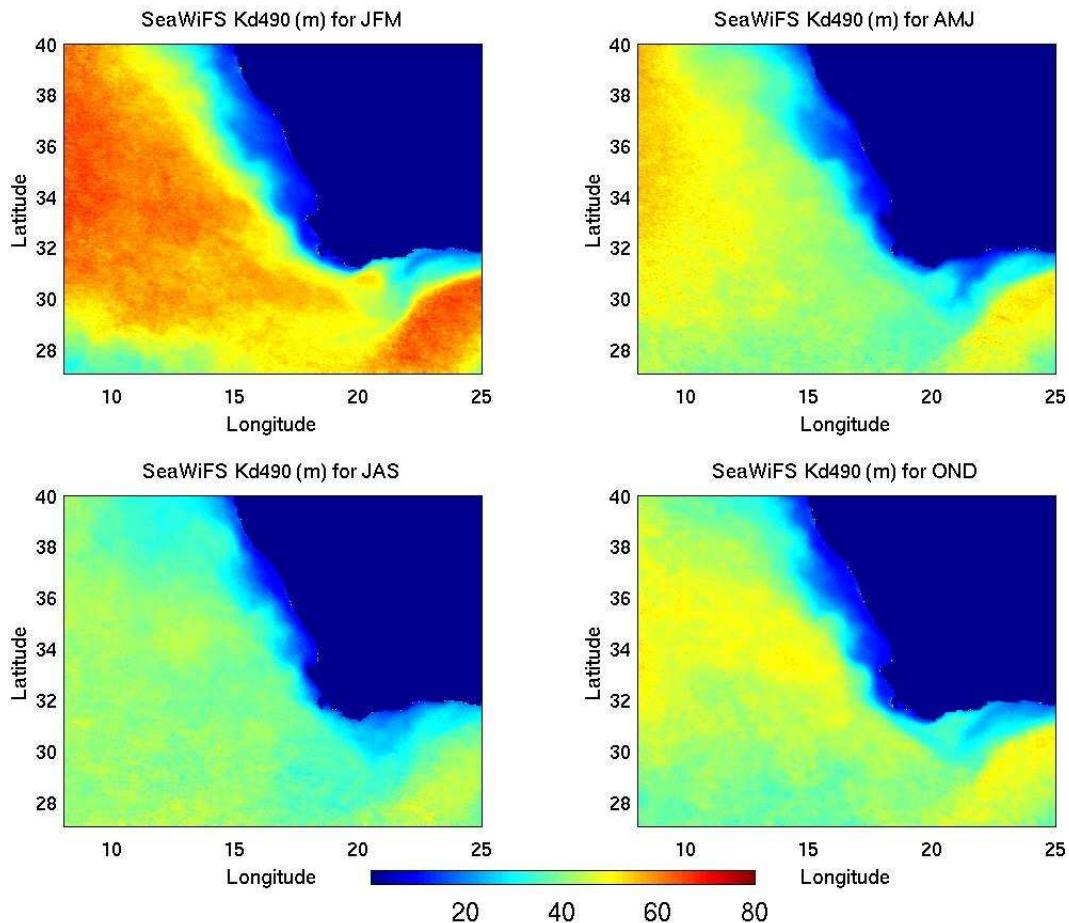


Figure A.1: Variation saisonnière de la profondeur d'atténuation de SeaWiFS (m).

Annexe B

Distribution verticale de la température dans les zones de ponte

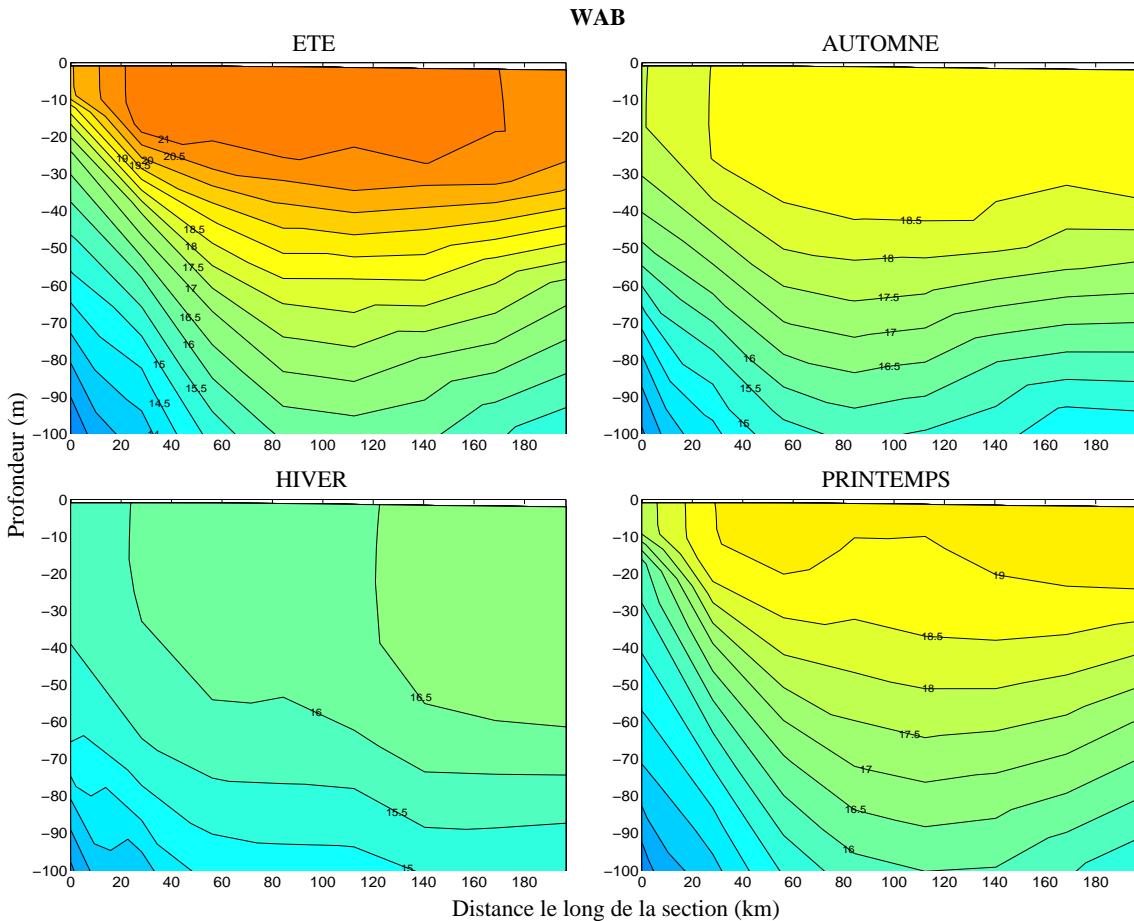


Figure B.1: Section verticale de la température ($^{\circ}\text{C}$) le long du transect $34.5^{\circ}\text{S}-19^{\circ}\text{E}$ et $36^{\circ}\text{S}-18^{\circ}\text{E}$ (WAB).

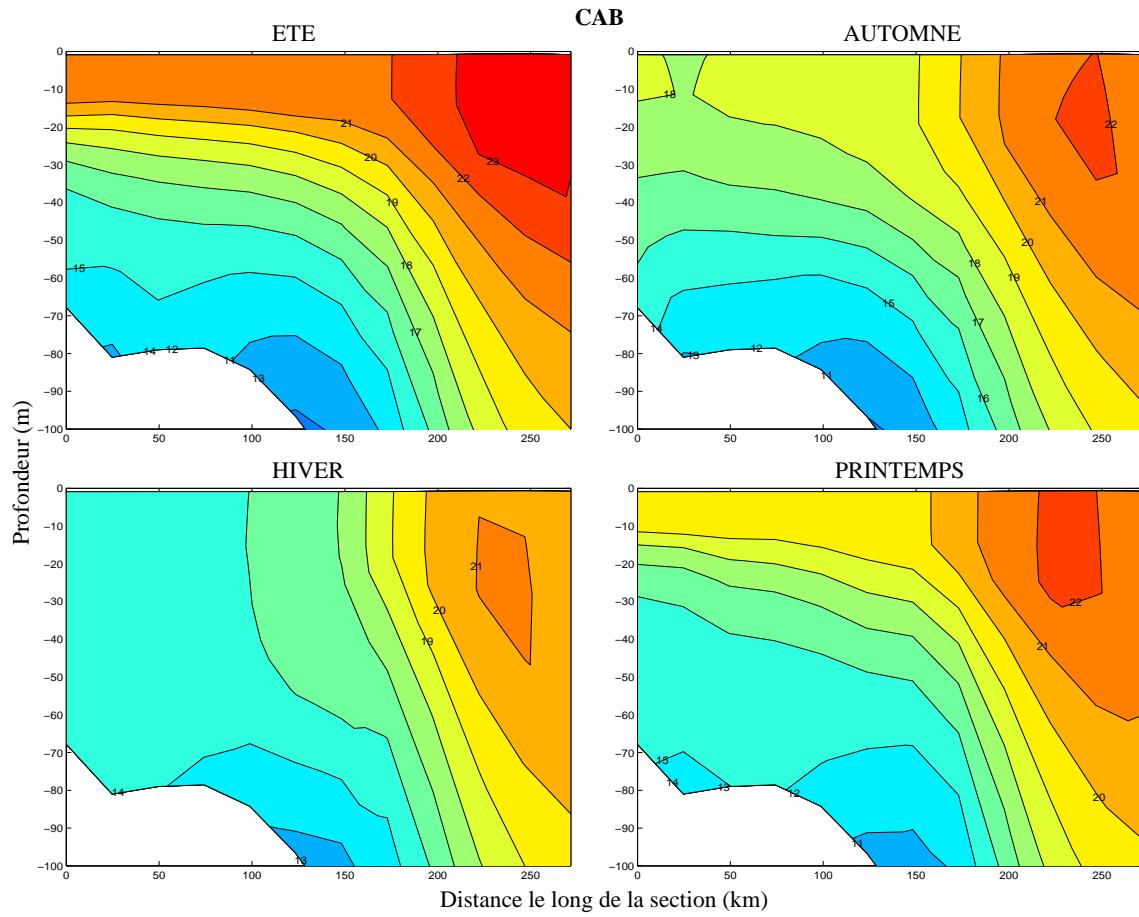


Figure B.2: Section verticale de la température ($^{\circ}\text{C}$) le long du transect $34.5^{\circ}\text{S}-19^{\circ}\text{E}$ et $36^{\circ}\text{S}-18^{\circ}\text{E}$ (CABin/CABoff).

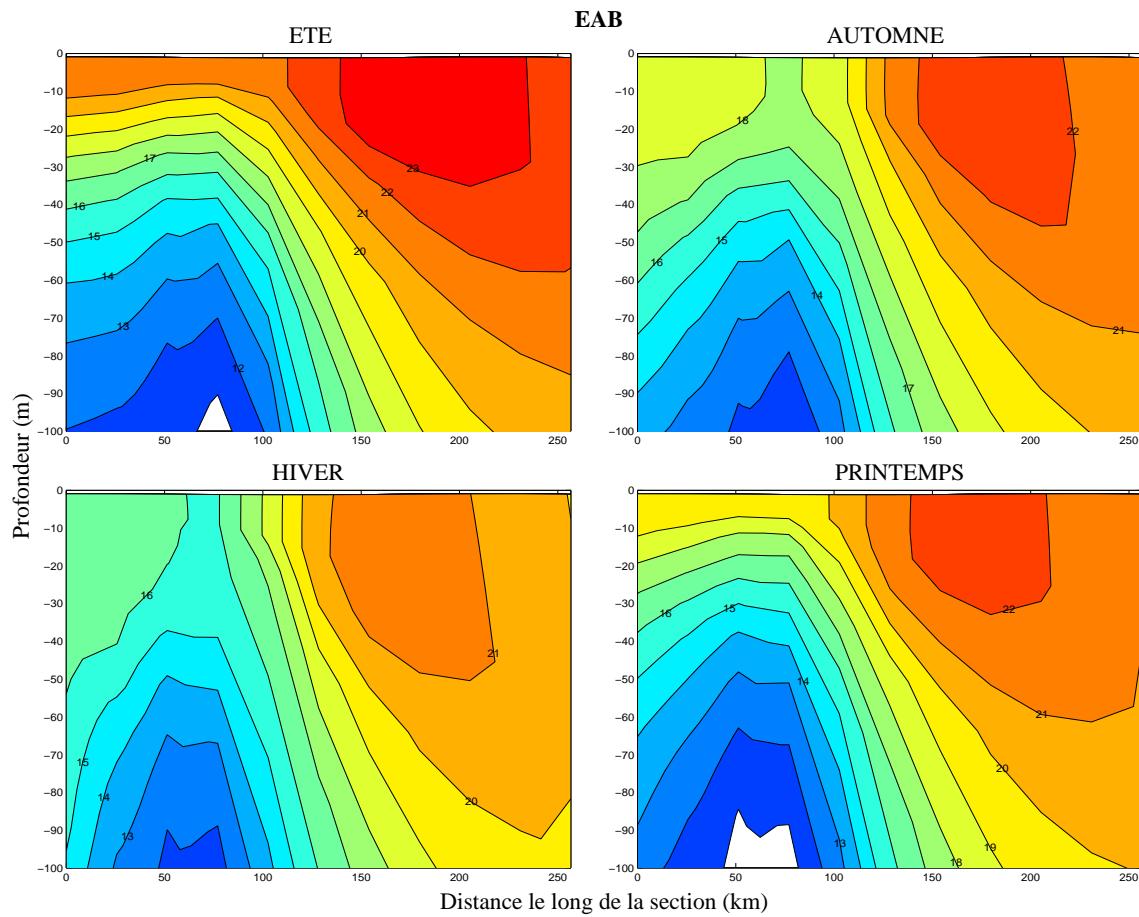


Figure B.3: Section verticale de la température ($^{\circ}\text{C}$) le long du transect $34.5^{\circ}\text{S}-19^{\circ}\text{E}$ et $36^{\circ}\text{S}-18^{\circ}\text{E}$ (EABin/EABoff).

Annexe C

Biomasse intégrée des proies potentielles des larves sur la côte ouest et sur le banc des Aiguilles

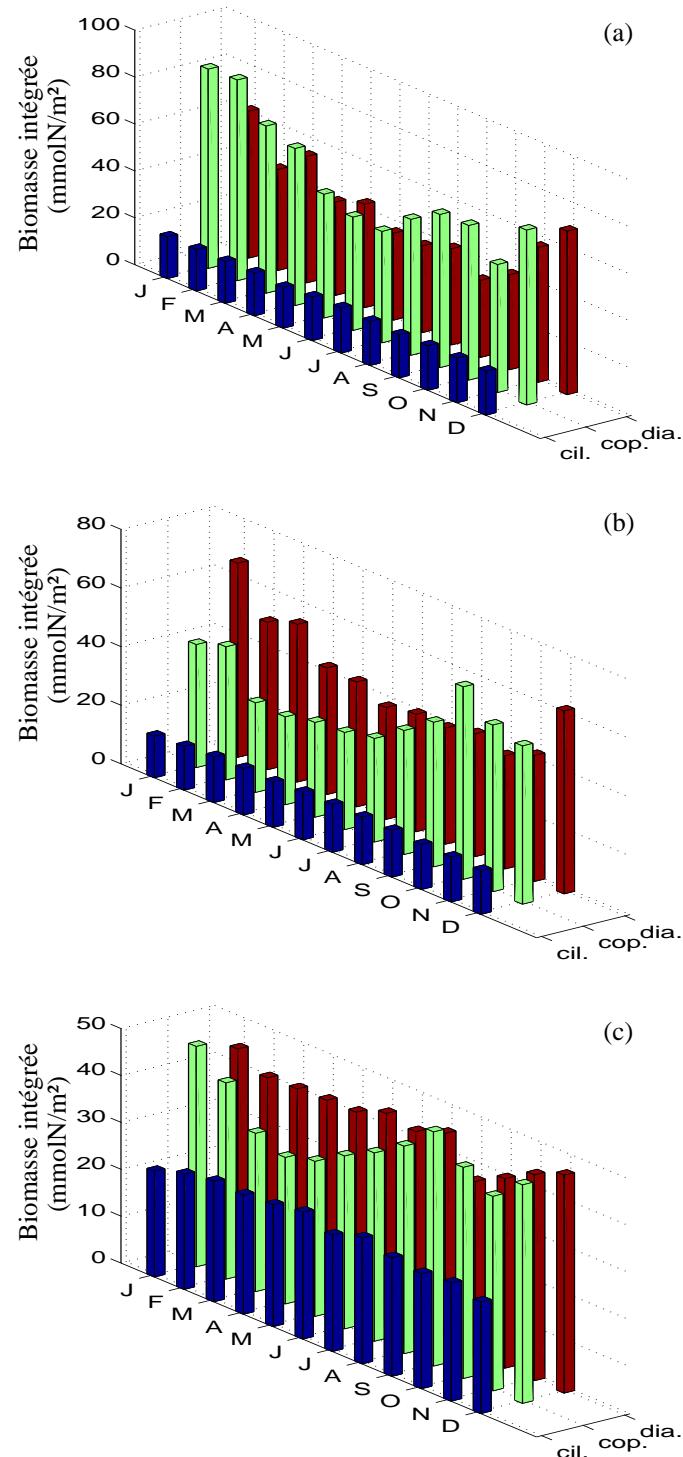


Figure C.1: Evolution temporelle de la biomasse des proies potentielles (mmolN m^{-2}) dans différentes zones sélectionnées le long de la côte ouest: (a) $30\text{-}31.2^\circ\text{S}$ et $16\text{-}17^\circ\text{E}$, (b) $31.8\text{-}32.8^\circ\text{S}$ et $16\text{-}18^\circ\text{E}$, (c) $33\text{-}34^\circ\text{S}$ et $16\text{-}17.8^\circ\text{E}$.

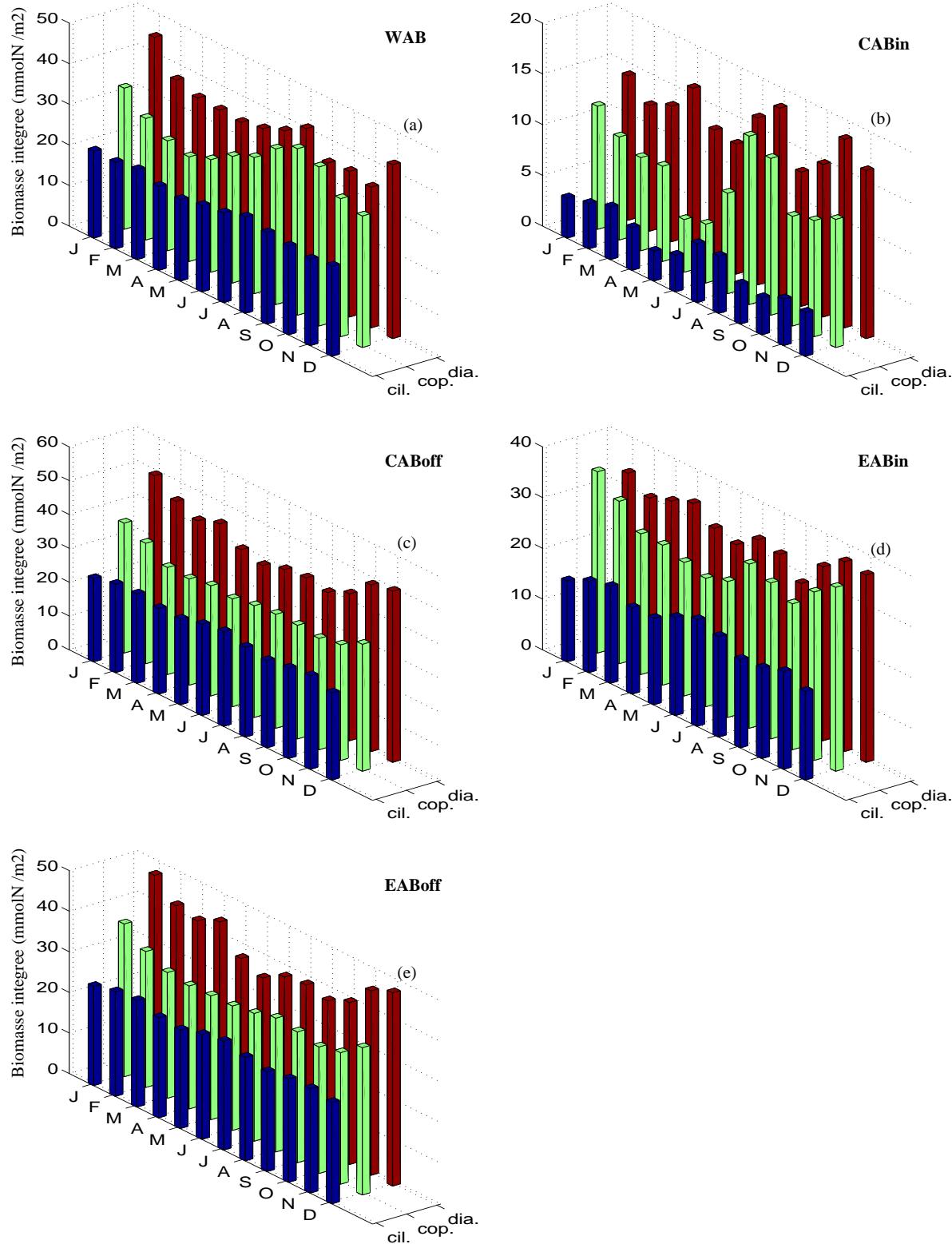


Figure C.2: Evolution temporelle de la biomasse des proies potentielles (mmolN m^{-2}) dans les cinq différentes zones de ponte sur le banc des Aiguilles: (a) WAB, (b) CABin, (c) CABoff, (d) EABin, (e) EABoff. Les biomasses ont été intégrées sur la colonne d'eau 0-100m.

Annexe D

Article: Koné *et al.*, 2005, Global
Biog. Cycles

Modeling the primary and secondary productions of the southern Benguela upwelling system: A comparative study through two biogeochemical models

V. Koné,¹ E. Machu,¹ P. Penven,² V. Andersen,³ V. Garçon,⁴ P. Fréon,¹ and H. Demarcq¹

Received 9 December 2004; revised 1 August 2005; accepted 25 October 2005; published 21 December 2005.

[1] A three-dimensional primitive equation model, the Regional Ocean Modeling Systems (ROMS), coupled to two biogeochemical configurations (NPZD and N₂P₂Z₂D₂) was used to study the dynamics of the first trophic levels of the pelagic food web in the southern Benguela upwelling system. The domain extends from the Agulhas Bank bordered by the Agulhas Current to 27°S on the west coast of South Africa. The circulation is driven by monthly climatologies of atmospheric forcing fields. The NPZD ecosystem model consists of four state variables: nutrient (nitrate), phytoplankton, zooplankton and detritus. In the N₂P₂Z₂D₂ model, ammonium has been added and the three other variables have been divided into small and large organisms or detritus. Both models are able to reproduce the spatio-temporal phytoplankton distribution. Along the west coast, chlorophyll concentrations maxima are associated to surface waters. Westward dominating winds generate the lowest chlorophyll concentrations encountered in winter. The small phytoplankton organisms simulated by the N₂P₂Z₂D₂ model are responsible for a weaker chlorophyll inshore/offshore gradient, in closer agreement with observations. Transitions from a regime dominated by new production (high f ratio) to one dominated by regenerated production (low f ratio) happen to be abrupt, underlying the constant competition between small and large organisms with regard to upwelling induced nutrient inputs. On the Agulhas Bank, the summer enrichment is associated with subsurface maxima, while in winter, mixing by storms results in a homogeneous phytoplankton distribution in the water column. Regenerated production plays an important role in maintaining the total phytoplankton growth. Zooplankton biomass reflects the overall patterns of chlorophyll *a* concentrations with differences between the west coast and the Agulhas Bank, consistent with data, and its distribution exhibits a clear seasonal contrast. The seasonality of small and large zooplankton in the N₂P₂Z₂D₂ model is quite distinct, which allows, from the Agulhas Bank to St. Helena Bay, a food continuum for fish larvae. This was not achieved with the simpler NPZD model, emphasizing the importance of representing the appropriate level of complexity to characterize food availability for higher trophic levels.

Citation: Koné, V., E. Machu, P. Penven, V. Andersen, V. Garçon, P. Fréon, and H. Demarcq (2005), Modeling the primary and secondary productions of the southern Benguela upwelling system: A comparative study through two biogeochemical models, *Global Biogeochem. Cycles*, 19, GB4021, doi:10.1029/2004GB002427.

1. Introduction

[2] The Benguela ecosystem is one of four major current systems which exist at the eastern boundaries of the world oceans. The oceanography of the region is in many respects similar to that of the Humboldt Current off Peru and Chile, the California Current and the North African upwelling systems. These eastern boundary currents are characterized by upwelling along the coast of cold nutrient-rich waters. They are important centers of plankton production which support a large biomass of fish such as sardine, anchovy, and many other fish species and also sea birds and marine mammals.

¹Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale, Sète, France.

²Department of Oceanography, University of Cape Town, Rondebosch, South Africa.

³Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Observatoire Océanologique, CNRS-Université Paris VI, Villefranche-sur-mer, France.

⁴Laboratoire d'Etudes en Géophysique et Océanographie Spatiales CNRS, Toulouse, France.

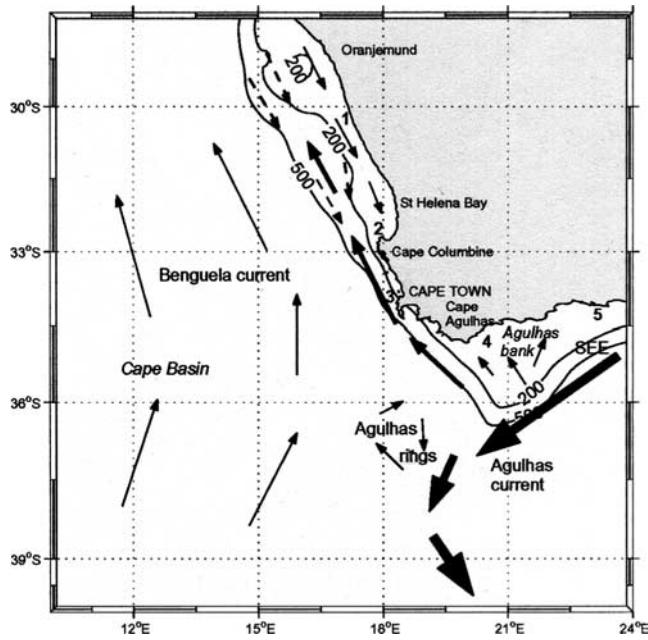


Figure 1. Schematics of the circulation in the southern Benguela upwelling system. Numbers 1 to 5 correspond to the upwelling cells in Namaqualand, Cape Columbine, Cape Peninsula, Cape Agulhas, and Plettenberg, respectively [from *Shannon and Nelson, 1996*]. Solid line denotes surface currents; dashed line denotes undercurrent; and SEE denotes shear edge eddies.

[3] The coastal upwelling area of the Benguela ecosystem extends from southern Angola ($\sim 17^{\circ}\text{S}$) along the west coast of Namibia and South Africa around the southernmost part of the continent. While the area shares many of the generic characteristics of the other boundary currents, it is unique in

that it is bordered at both northern and southern boundaries by two warm water systems, the Angola Current and the Agulhas Current, respectively [*Shannon and Nelson, 1996*; *Shillington, 1998*]. These equatorward and poleward boundaries are highly dynamic, and their pulsing impacts on the ecosystem as a whole and on its harvested resources. Moreover the intrusions of warm waters in the Benguela system originating in the Indian Ocean may control the rate of thermohaline overturning of the whole Atlantic [*Weijer et al., 1999*]. From dynamical and ecological considerations, the Benguela upwelling system can be divided into northern and southern regions, the border between them being the Luderitz upwelling cell [*Shannon and O'Toole, 1999*].

[4] Along the southern Benguela shore, equatorward wind induces offshore advection of surface waters, creating many upwelling cells along the coast (Figure 1) and inducing a highly dispersive environment. In this oceanographic region, sardines and anchovies, the most abundant pelagic fish species, have adapted their reproductive strategies to these environmental constraints. Hydrodynamical properties and the abundance of prey of small pelagic fish influence each step of their life cycle. Sardine and anchovy larvae and juvenile, according to their development stages, feed on phytoplankton, zooplankton, or both. In such a context, we need to understand well the functioning of the first trophic levels of the food chain, which sustain sardines and anchovies development to improve our understanding of the spatio-temporal variability of the pelagic marine resources. The fluctuations of small pelagic stocks and the interactions among the different species originate in nonlinearities linked to the ecosystem structure, in particular to the relationship between physical and biological processes [*Huggett et al., 2003*; *Parada et al., 2003*]. Numerical modeling has become a key tool to study the mesoscale dynamics of marine ecosystems due to the inherent difficulty of collecting in situ this information.

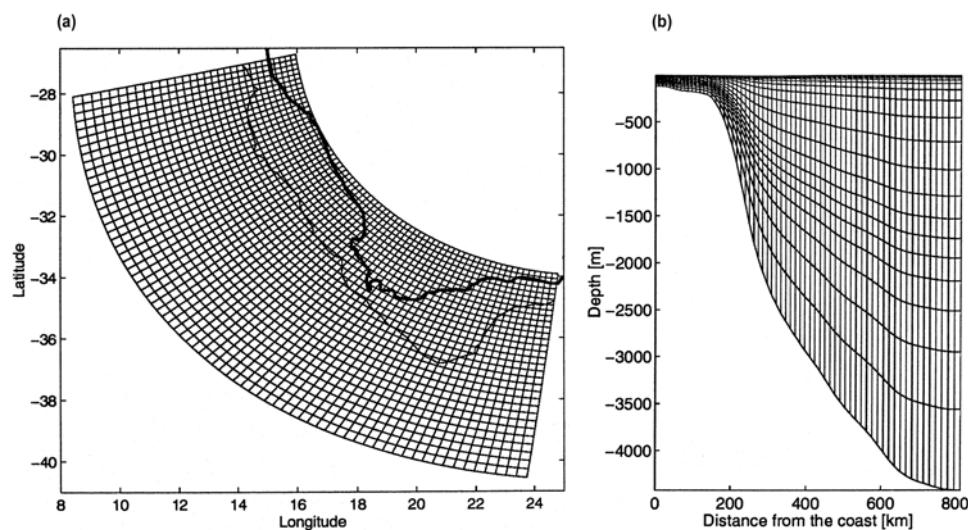


Figure 2. (a) Horizontal grid of the hydrodynamic model. The dark line represents the coastline, and the 500-m isobath is an indicator of the position of the shelf break. (b) Vertical s-coordinate system of the hydrodynamic model following topography.

Table 1. State Variables of Biogeochemical Models^a

Symbol	Variable
<i>NPZD Model</i>	
NO_3	dissolved inorganic nitrogen (nitrate)
P	phytoplankton
Z	zooplankton
D	detritus
<i>$N_2P_2Z_2D_2$ Model</i>	
NH_4	ammonium
NO_3	nitrate
P_s	small phytoplankton
P_l	large phytoplankton
Z_s	small zooplankton
Z_l	large zooplankton
D_s	small detritus
D_l	large detritus

^aUnits for state variables are mmol N m⁻³.

[5] In the southern Benguela, anchovies have distinct spawning patterns. Anchovy display a discrete spawning maximum in summer, while sardines spawn through most of the year, with a slight minimum in winter months and slight maxima in early spring and late summer, bracketing the anchovy spawning. The transport from the spawning area (the Agulhas Bank) to the recruitment area (St. Helena Bay) for anchovies has been studied by *Huggett et al.* [2003], *Mullon et al.* [2003] and *Parada et al.* [2003]. These authors coupled a realistic three-dimensional hydrodynamic model with an individual-based model in order to study the impact of environmental conditions (except food) on the early life stages of pelagic fish eggs and larvae and on the recruitment success.

[6] The goal of the present study is to represent the food availability of pelagic fish larvae during their early life stages. To address this objective, we used coupled physical-biogeochemical models which we will present in the next section. After a brief description of the observational data set used, we will compare the two biogeochemical models developed in their ability to reproduce the primary and secondary productions in the southern Benguela with a focus on the Agulhas Bank and the west coast. In the last section, we will discuss the relevance of each biogeochemical configuration in the context of food availability for the small pelagic fish (sardines and anchovies).

2. Models Formulations

2.1. Hydrodynamic Model

[7] The hydrodynamic model is the Regional Ocean Modeling System (ROMS). The reader is referred to *Shchepetkin and McWilliams* [2005, 2003] for a more complete description of the model. It solves the free surface, primitive equations in an Earth-centered rotating environment, based on the Boussinesq approximation and hydrostatic vertical momentum balance. ROMS is discretized in coastline and terrain-following curvilinear coordinates.

[8] This model has been adapted to the southern Benguela upwelling subregion by *Penven* [2000] and *Penven et al.* [2001b] and is briefly described here. In this configuration, the curvilinear grid is pie-shaped to follow roughly the southwest corner of Africa from the Agulhas Bank to

Hondeklip Bay (30°S – 17°E) on the west coast (Figure 2a). To facilitate the connection to the open ocean, the northern and eastern open boundaries cut the shelf in its narrowest parts at about 27.5°S and 24.5°E , respectively. Horizontal resolution ranges from 18 km at the coast to 31 km offshore, and on the vertical, there are 20 vertical levels. The number of vertical levels is higher near the surface to better resolve upper ocean variability (Figure 2b). The model was forced using the atmospheric forcing fields based on monthly climatologies derived from the Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (COADS) [*Da Silva et al.*, 1994]. The momentum forcing is given by the longitudinal and latitudinal components of the wind stress.

2.2. Biogeochemical Models

[9] Two biogeochemical models have been used to simulate the first trophic levels of the Benguela ecosystem functioning. These models were adapted from the biological model of ROMS developed at UCLA (N. Gruber et al., Simulation of phytoplankton ecosystem dynamics in the California Current System, submitted *Deep Sea Research*, 2004). The evolution of any biological tracer concentration C_i is determined by an advective-diffusive equation,

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = -\nabla \cdot (uC_i) - A_p \nabla^2 C_i + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_p \frac{\partial C_i}{\partial z} \right) + sms(C_i), \quad (1)$$

where the first term on the right-hand side accounts for advection, the second accounts for horizontal diffusion (with A_p representing the horizontal eddy diffusion coefficient), and the third term represents vertical mixing with turbulent diffusion coefficient K_p . The last term is the source-minus-sink term due to biological processes.

2.2.1. NPZD Version: SC (for Single Compartment)

[10] The NPZD model contains four state variables (Table 1): dissolved inorganic nitrogen or nitrate (NO_3), phytoplankton (P), zooplankton (Z), and detritus (D). Interactions between the different compartments are summarized in Figure 3a. All prognostic variables are expressed in nitrogen currency (mmol N m⁻³). Chlorophyll a in mg Chla m⁻³ is derived from phytoplankton concentration using a constant carbon/chlorophyll ratio of 50 [*Fasham et al.*, 1990; *Radach and Moll*, 1993; *Lacroix and Nival*, 1998; *Tian et al.*, 2000].

[11] Phytoplankton growth rate is forced by PAR (photosynthetically available radiation), temperature, and dissolved inorganic nitrogen (NO_3). PAR is calculated at each time step by linearly interpolating monthly climatological values. More details about the radiation conditions in ROMS are given by *Marchesiello et al.* [2003]. The PAR is calculated using the following formulation:

$$PAR = PAR_0 \cdot \exp(k_{water} + k_{Chla} \cdot \theta \cdot r_{C/N,phyto} \cdot [P] \cdot \Delta z), \quad (2)$$

where PAR_0 is the surface PAR, k_{water} and k_{Chla} are attenuation coefficients for pure water and chlorophyll, θ is the chlorophyll/carbon ratio, $r_{C/N,phyto}$ is the C/N ratio for phytoplankton, $[P]$ is phytoplankton concentration, and Δz is the depth step. Since the chlorophyll concentrations vary spatially, the attenuation coefficients will also do so. The

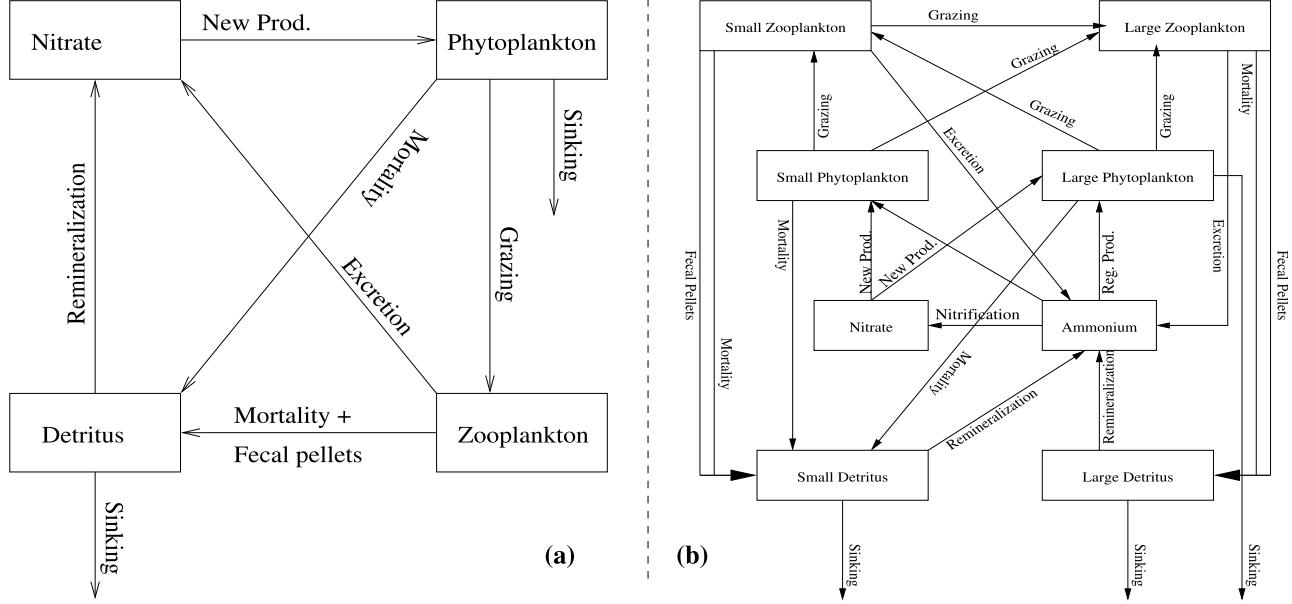


Figure 3. Schematic representations of the fluxes of nitrogen. (a) NPZD model. (b) N₂P₂Z₂D₂ model.

phytoplankton growth rate limitation by PAR and temperature is given by

$$\mu_p(PAR, T) = \frac{V_p \cdot \alpha \cdot PAR}{\sqrt{V_p^2 + \alpha^2 \cdot PAR^2}} \quad V_p = a \cdot b^T, \quad (3)$$

where $\mu_p(PAR, T)$ is the light- and temperature-limited growth rate (d^{-1}), α is the initial slope of photosynthesis-irradiance (P-I) curve, V_p is the light-saturated growth [Oschlies and Garçon, 1999]. Limitation by nitrogen (Nitrate) is given by a Michaelis-Menten function [Parker, 1993],

$$\mu_p(N) = \frac{[NO_3]}{K_{NO_3} + [NO_3]}, \quad (4)$$

where $\mu_p(N)$ is the relative nutrient-limited phytoplankton growth rate, K_{NO_3} is the half-saturation constant for NO_3 uptake by phytoplankton. Phytoplankton growth rate is computed as the product of equations (3) and (4),

$$\mu_p = \mu_p(PAR, T) \cdot \mu_p(N). \quad (5)$$

We used the Michaelis-Menten expression [Fasham *et al.*, 1999; Tian *et al.*, 2001] to describe the zooplankton ingestion as a function of phytoplankton concentration. The grazing expression is formulated as follows:

$$g_z = g_{\max} \cdot \frac{[P]}{K_p + [P]}, \quad (6)$$

where g_{\max} is the zooplankton maximum grazing rate (d^{-1}), $[P]$ is phytoplankton concentration, K_p is zooplankton half saturation constant for ingestion. Detritus are a mixture of

zooplankton fecal pellets, dead bodies (zooplankton and phytoplankton mortality). Mortality rate is assumed to be constant for both state variables phytoplankton and zooplankton. The remineralization rate of detritus into nitrate (NO_3) is assumed to be constant. Vertical sinking affects phytoplankton and detritus. The algorithm for the vertical sinking is based on the piecewise parabolic method of Colella and Woodward [1984]. All the model parameters are listed in Table 2. The source and sink terms of the biogeochemical tracers are defined by the following system (equations (7)–(10)), where L_{vs} is the sinking term which includes the sinking velocity w_P and w_D for phytoplankton and detritus respectively.

$$sms(NO_3) = -\mu_p \cdot [P] + \mu_{DN} \cdot [D] + \mu_{ZN} \cdot [Z], \quad (7)$$

$$sms(P) = \mu_p \cdot [P] - g_z \cdot [Z] - m_{PD} \cdot [P] + L_{vs}, \quad (8)$$

$$sms(Z) = \beta \cdot g_z \cdot [Z] - m_{ZD} \cdot [Z] - \mu_{ZN} \cdot [Z], \quad (9)$$

$$sms(D) = m_{PD} \cdot [P] + m_{ZD} \cdot [Z] + (1 - \beta) \cdot g_z \cdot [Z] - \mu_{DN} \cdot [D] + L_{vs}. \quad (10)$$

2.2.2. N₂P₂Z₂D₂ Version: DC (for Doubled Compartments)

[12] Within the N₂P₂Z₂D₂ model (or DC for doubled compartments), each compartment of the previous NPZD model is split into two state variables (Table 1) according to a size criterion (Figure 3b). The pool of dissolved inorganic nitrogen is represented by nitrate (NO_3) and ammonium (NH_4). Phytoplankton organisms are split into small phyto-

Table 2. NPZD Biogeochemical Model Parameter Values

Parameter	Description	Value	Unit
k_{water}	light attenuation due to seawater	0.04 ^{a,b,c,d,e}	m^{-1}
k_{Chla}	light attenuation by chlorophyll	0.024 ^f	$(\text{m}^2 \text{mg Chla})^{-1}$
α	initial slope of the $P - I$ curve	0.04 ^g	$\text{mg C}(\text{mg Chla W m}^{-2}\text{d})^{-1}$
a	phytoplankton maximum growth rate at 0°C	0.835 ^h	d^{-1}
b		1.066 ^{i,g}	n.d.
$r_{C/N,phyto}$	C/N ratio for phytoplankton	6.625 ⁱ	$\text{mol C}(\text{mol N})^{-1}$
θ	cellular chlorophyll/C ratio	0.020 ^{a,c,e}	$\text{mg Chla}(\text{mg C})^{-1}$
K_{NO_3}	half-saturation for phytoplankton NO_3 uptake	2.0 ^{j,k}	mmol N m^{-3}
K_p	zooplankton half-saturation constant for ingestion	1.0 ^f	mmol N m^{-3}
g_{max}	maximum zooplankton growth rate	0.9 ^h	d^{-1}
β	zooplankton assimilation coefficient	0.70 ^{i,k}	n.d.
m_{PD}	phytoplankton mortality rate	0.03 ^{c,d}	d^{-1}
m_{ZD}	zooplankton mortality rate	0.1 ^l	d^{-1}
μ_{ZN}	zooplankton specific excretion rate	0.10 ^f	d^{-1}
μ_{DN}	detrital remineralization to NO_3 rate	0.05 ^d	d^{-1}
w_P	sinking velocity for phytoplankton	0.5 ^f	m d^{-1}
w_D	sinking velocity for Detritus	5.0 ^d	m d^{-1}

^aFasham et al. [1990].^bHurtt and Armstrong [1996].^cLacroix and Nival [1998].^dOschlies and Garçon [1999].^eTian et al. [2000].^fOlivieri and Chavez [2000].^gPopova et al. [2002].^hTuned value between the range found in literature.ⁱRedfield C/N ratio (106/16).^jAndersen and Rassoulzadegan [1991].^kChifflet et al. [2001].^lBahamón and Cruzado [2003].

plankton (mainly flagellates (P_s)) and large phytoplankton (mainly diatoms (P_l)). The two zooplankton compartments now represent microzooplankton as ciliates (small zooplankton Z_s) and mesozooplankton such as copepods (large zooplankton Z_l). To respond to this size fractionation of primary and secondary producers, small and large detritus (D_s and D_l) have also been separated. The differentiations flagellates/diatoms and ciliates/copepods are relevant with regards to the a priori knowledge of the main phytoplankton and zooplankton organisms present in the southern Benguela region [Shannon and O'Toole, 1999].

[13] The phytoplankton growth rates are controlled by PAR, nitrogenous nutrients, and temperature. The exponential decrease of light intensity is calculated following equation (1), where $[P]$ is replaced by the sum of small phytoplankton (P_s) and large phytoplankton (P_l) concentrations. Large or small phytoplankton growth rate limitation by PAR and temperature follows the same formulation as given in equation (3) where the function $\mu_p(\text{PAR}, T)$ and the parameters α , a , b were indexed by l (or s), respectively. Both phytoplankton growth rates are limited by nitrate (NO_3) and ammonium (NH_4), where NH_4 is preferred to NO_3 for both sizes of phytoplankton [Dugdale and Goering, 1967]. The limitation by nitrogenous nutrients is given by

$$\begin{aligned} \mu_{p_l}(NH_4) &= \frac{[NH_4]}{K'_{NH_4} + [NH_4]} \\ \mu_{p_l}(NO_3) &= \frac{[NO_3]}{K'_{NO_3} + [NO_3]} \cdot \frac{K'_{NH_4}}{K'_{NH_4} + [NH_4]}, \end{aligned} \quad (11)$$

where $\mu_{p_l}(NH_4)$ and $\mu_{p_l}(NO_3)$ ($\mu_{ps}(NH_4)$ and $\mu_{ps}(NO_3)$) are the large (small) phytoplankton ammonium and nitrate-

limited growth rate, respectively. The large (small) phytoplankton nutrient-limited growth rate $\mu_{p_l}(N)$ ($\mu_{ps}(N)$) is the sum of both ammonium and nitrate-limited growth rate. K'_{NH_4} and K'_{NO_3} are the half-saturation constants for NH_4 and NO_3 uptake by large phytoplankton (or K''_{NH_4} and K''_{NO_3} for small phytoplankton), respectively [Parker, 1993]. Small cells are more adapted to oligotrophic conditions than larger ones [Takahashi et al., 1982], so the values of half-saturation constants are taken to be lower for the small phytoplankton (Table 3). The phytoplankton growth rate is computed as the product of all the limitation terms.

[14] The large zooplankton (copepods) consumes small and large phytoplankton and small zooplankton with different filtration efficiency. The copepods filter the diatoms with more efficiency than flagellates [Andersen and Rassoulzadegan, 1991; Chifflet et al., 2001]. The small zooplankton feeds on small and large phytoplankton with also different filtration efficiency. The specific feeding rate of a predator j on food type i is calculated as

$$g_{z_j}^i = g_{max_j} \cdot \frac{e_{ji} \cdot [F_i]}{k_{z_j} + F_t}, \text{ with } F_t = \sum e_{ji} \cdot F_i, \quad (12)$$

where g_{max_j} is the maximum grazing rate of the predator j (j represents small or large zooplankton), e_{ji} is the preference (or capture efficiency) of predator j to prey i , $[F_i]$ is prey i concentration, k_{z_j} is the half-saturation constant for predator j ingestion, and F_t is the total food available for predator j [Fasham et al., 1999; Tian et al., 2000].

[15] Small detritus are a mixture of small zooplankton fecal pellets, dead bodies of small zooplankton, and small and large phytoplankton, whereas large detritus is mainly

Table 3. $N_2P_2Z_2D_2$ Biogeochemical Model Parameter Values

Parameter	Description	Value	Unit
k_{water}	light attenuation due to sea water	0.04 ^{a,b,c,d,e}	m^{-1}
k_{Chla}	light attenuation by chlorophyll	0.024 ^f	$(\text{m}^2 \text{ mg Chla})^{-1}$
α_s	P_s initial slope of the $P - I$ curve	0.025 ^d	$\text{mg C}(\text{mg Chla W m}^{-2}\text{d})^{-1}$
α_l	P_l initial slope of the $P - I$ curve	0.04 ^g	$\text{mg C}(\text{mg Chla W m}^{-2}\text{d})^{-1}$
a_s	P_s maximum growth rate at 0 °C	0.557 ^h	d^{-1}
a_l	P_l maximum growth rate at 0 °C	0.8356 ^h	d^{-1}
b		1.066 ^{d,g}	n.d.
$r_{C/N,phyto}$	C/N ratio for phytoplankton	6.625 ⁱ	$\text{mol C}(\text{mol N})^{-1}$
θ	cellular chlorophyll/C ratio	0.020 ^{a,c,e}	$\text{mg Chla}(\text{mg C})^{-1}$
$K_{NO_3}^s$	P_s half-saturation constant for NO_3 uptake	1.0 ^j	mmol N m^{-3}
$K_{NO_3}^l$	P_l half-saturation constant for NO_3 uptake	2.0 ^j	mmol N m^{-3}
$K_{NH_4}^s$	P_s half-saturation constant for NH_4 uptake	0.5 ^{e,f}	mmol N m^{-3}
$K_{NH_4}^l$	P_l half-saturation constant for NH_4 uptake	0.7 ^{k,c}	mmol N m^{-3}
K_{z_l}	large zooplankton half-saturation constant for ingestion	2.0 ^h	mmol N m^{-3}
K_{z_s}	small zooplankton half-saturation constant for ingestion	1.0 ^h	mmol N m^{-3}
$g_{max,l}$	large zooplankton maximum growth rate	0.96 ^c	d^{-1}
$g_{max,s}$	small zooplankton maximum growth rate	1.2 ^{j,k}	d^{-1}
β_l	large zooplankton assimilation coefficient	0.70 ^{a,c}	n.d.
β_s	small zooplankton assimilation coefficient	0.75 ^{d,f}	n.d.
$e_{z_s P_s}$	capture efficiency of P_s by Z_s	1.0 ^j	n.d.
$e_{z_s P_l}$	capture efficiency of P_l by Z_s	0.4 ^h	n.d.
$e_{z_l P_s}$	capture efficiency of P_s by Z_l	0.5 ^c	n.d.
$e_{z_l P_l}$	capture efficiency of P_l by Z_l	1.0 ^j	n.d.
$e_{z_l z_s}$	capture efficiency of Z_s by Z_l	0.4 ^h	n.d.
$m_{P_{sd}}$	small phytoplankton mortality to detritus rate	0.027 ^h	d^{-1}
$m_{P_{id}}$	large phytoplankton mortality rate	0.03 ^{c,d}	d^{-1}
$m_{Z_{sd}}$	small zooplankton mortality rate	0.025 ^h	d^{-1}
$m_{Z_{id}}$	large zooplankton mortality rate	0.05 ^f	d^{-1}
$\mu_{Z_{sA}}$	small zooplankton specific excretion rate	0.10 ^f	d^{-1}
$\mu_{Z_{lA}}$	large zooplankton specific excretion rate	0.05 ^h	d^{-1}
$\mu_{D_{sA}}$	small detrital breakdown to NH_4 rate	0.1 ^{l,m}	d^{-1}
$\mu_{D_{lA}}$	large detrital breakdown to NH_4 rate	0.05 ^d	d^{-1}
μ_{AN}	nitrification rate of NH_4 to NO_3	0.05 ^h	d^{-1}
w_{P_l}	sinking velocity for large phytoplankton	0.5 ^{d,f,j}	m d^{-1}
w_{D_s}	sinking velocity for small detritus	1.0 ^h	m d^{-1}
w_{D_s}	sinking velocity for large detritus	5.0 ^d	m d^{-1}

^aFasham et al. [1990].^bHurt and Armstrong [1996].^cLacroix and Nival [1998].^dOschlies and Garçon [1999].^eTian et al. [2000].^fOlivieri and Chavez [2000].^gPopova et al. [2002].^hTuned value between the range found in literature.ⁱRedfield C/N ratio (106/16).^jChifflet et al. [2001].^kBahamón and Cruzado [2003].^lDoney et al. [1996].^mLiu et al. [2002].

composed of large zooplankton fecal pellets and dead bodies. The remineralization rates for both small and large detritus are taken as constant. NH_4 is transformed into NO_3 with a constant nitrification rate. Ammonium (NH_4) pool is also supplied by zooplankton excretion, with a constant excretion rate. Source-minus-sink terms of biogeochemical state variable evolutions are given in Appendix A. Corresponding parameters are also summarized in Table 3.

2.3. Initial and Boundary Conditions and Numerical Implementation

[16] Coastal modeling requires well behaved, long term solutions for configurations with open boundaries on up to three sides. A numerical boundary scheme should allow the inner solution to radiate through the boundary without reflection and information from the surrounding ocean to

come into the model. The active open boundary scheme implemented in ROMS hydrodynamic model estimates the two-dimensional horizontal phase velocities in the vicinity of the boundary [Marchesiello et al., 2001]. The velocities phase for each variable is given by Raymond and Kuo's [1984] formulation. The interior and open ocean propagations at the open boundaries are fully described by Penven [2000]. The hydrodynamical model includes relaxation times τ chosen empirically to avoid long-term drift and overspecification: $\tau_{out} = 360$ days for all the variables (for the outflow boundary), $\tau_{in} = 10$ days for the velocities (for the inflow boundary), and $\tau_{in} = 3$ days for the tracers (for the inflow boundary). A simple nongradient scheme is applied for the boundary condition of the free surface elevation, since the boundary value of the free surface elevation does not affect the inner solution on a C-grid.

Table 4. Initial Values for State Variables^a

Component	Value
<i>NPZD Model</i>	
Phytoplankton	0.1
Zooplankton	0.06
Detritus	0.02
<i>N₂P₂Z₂D₂ Model</i>	
NH ₄	0.1
Small phytoplankton	0.04
Large phytoplankton	0.06
Small zooplankton	0.04
Large zooplankton	0.04
Small detritus	0.02
Large detritus	0.02

^aUnits for state variables are mmol N m⁻³.

[17] An important particularity of the regional model of the South African Coast is the highly energetic Agulhas Current that is flowing into the domain via the eastern boundary. The presence of this meandering current creates instabilities in the model after a year or two of simulation. A specific open boundary scheme (originally proposed by Flather [1976]) has been implemented into the code for the barotropic component of the velocities (perpendicular to the boundaries), to obtain a long-term stable solution. Information is constantly provided by the boundary, that could overdetermine the inner solution [Penven, 2000].

[18] The initial and boundary conditions for the hydrodynamical model have been derived from the outputs of the Geophysical Fluid Dynamics Laboratory (GFDL) Modular Ocean Model (MOM), version 2, run in a climatology configuration (see section 2.1). The seasonal time-averaged outputs of the AGAPE basin scale ocean model [Biastoch and Krauß, 1999] forced the model three lateral boundaries and connect them to the surroundings. This seasonal model outputs give an annual cyclic information for the following variables: both components (u , v) of the current, the average current (\bar{u} , \bar{v}), temperature (T), salinity (S) and the sea surface elevation (ζ). To avoid discontinuities in the climatology and forcing fields, the model linearly interpolates in time the data to obtain a field at each model time step.

[19] For both SC and DC models, the initial and boundary conditions of nitrate (NO_3^-) distribution are given by an analytical profile derived from Conkright *et al.* [1994]. Initial conditions for all other state variables are assumed to be constant, and listed in Table 4.

[20] We allowed a spin-up time of 3 years of the coupled physical/biogeochemical model to obtain a stable annual cycle. For more details about the biogeochemical model's stability and equilibria, see auxiliary material figure fs01.¹ In the results section, we therefore present model outputs of the fourth year of simulation.

3. Observational Data

[21] The biogeochemical models were validated by comparing model outputs with remotely sensed chlorophyll *a* concentrations as well as in situ phytoplankton and zoo-

plankton observations. Phytoplankton pigment concentrations used in this study were obtained from SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-View Sensor). Surface chlorophyll *a* concentrations are derived from the global area coverage (GAC) products acquired by SeaWiFS offering a resolution of 4.5 km. Data are issued from the third reprocessing using the standard OC4v4 algorithm validated in August 2002. A daily spatial composite of the standard chlorophyll *a* was performed by merging data from different orbits (two over the South Benguela region) and a monthly climatology was used [Demarcq *et al.*, 2003], as a comparison basis with the model outputs.

[22] The zooplankton data are based on regular surveys performed since 1988 until 2000. Two surveys are conducted each year, one in November to estimate the pre-recruitment success and another one in June in order to estimate the recruitment. We extracted the zooplankton biomass to validate the models secondary production. Average numbers of individuals per square meter of the most dominant species (*Calanoides carinatus* and *Calanus agulhensis*) of copepods were converted in mg dry weight m⁻² using living material [Painting *et al.*, 1993] that had been oven dried at 60°C and weighed on a Cahn Model 25 Electrobalance [Peterson *et al.*, 1990]. The dry weights were converted into nitrogen units using the following expression: mg N = 10% mg dry weight. These abundance data include copepodites and adults obtained with net hauls operating over an average depth of 100 m [Verheye, 1991].

4. Results and Discussion

4.1. Hydrodynamical Model Validation

[23] The solution of the physical model has been analyzed in great details. The outcome has been the subject of several publications [Penven, 2000; Penven *et al.*, 2001a, 2001b; Blanke *et al.*, 2002a, 2002b; Lutjeharms *et al.*, 2003]. A detailed model description and a general validation have been provided [Penven, 2000]. The seasonally averaged model results were successfully compared to the known averaged surface temperature, surface salinity, bottom temperature, bottom salinity, surface currents and integrated transport [Penven, 2000; Penven *et al.*, 2001b]. Although the model was solely forced by a monthly climatology, the root mean square temperature, the root mean square sea surface elevation, the eddy kinetic energy and the velocity-variance ellipses are remarkably close to the observations [Penven, 2000; Penven *et al.*, 2001b]. This confirms the predominant role of intrinsic oceanic instability processes for the variability in the southern Benguela [Penven, 2000; Penven *et al.*, 2001b]. The generation of cyclonic eddies from the tip of the Agulhas Bank has been analyzed in detail [Penven *et al.*, 2001a]. For this process, the model solution shows a great resemblance to surface observations, but also for in situ temperature sections [Penven *et al.*, 2001a]. Comparisons with temperature vertical sections were also successfully performed across the Agulhas Bank [Lutjeharms *et al.*, 2003]. It should nevertheless be noticed that the stratification simulated in the top few hundred meters is weaker than observed and so is the case in most of the model domain. On the Agulhas Bank, the model is

¹Auxiliary material is available at <ftp://ftp.agu.org/apend/gb/2004GB002427>.

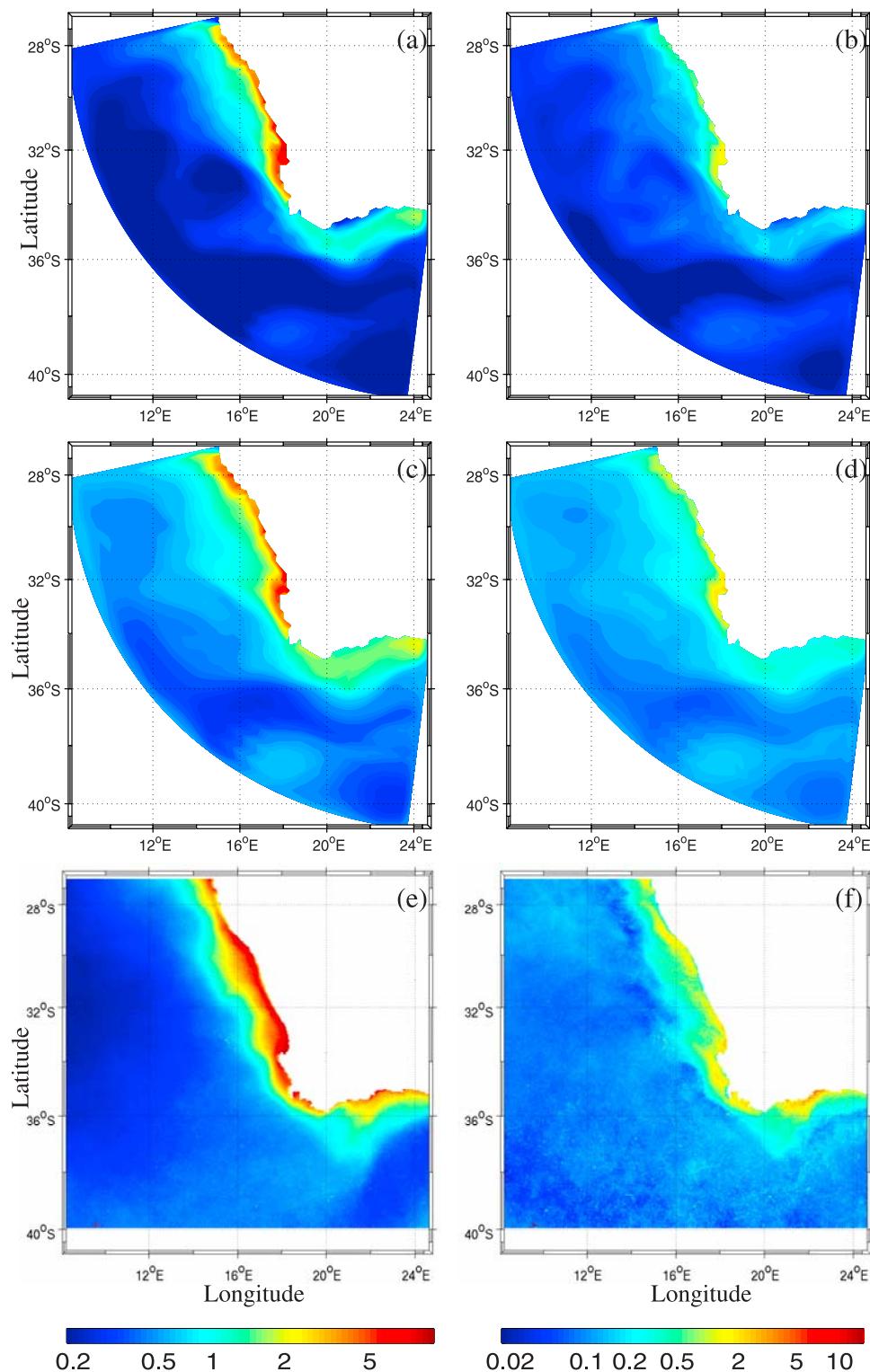


Figure 4. Annual distribution of the surface chlorophyll *a* concentrations (mg Chla m^{-3}) averaged over the SeaWiFS attenuation depth: (a) SC model; (c) DC model; and (e) SeaWiFS data. Monthly variability of the surface chlorophyll *a*: (b) SC model; (d) DC model; and (f) SeaWiFS data.

able to reproduce with a great level of accuracy the seasonal variations in the vertical hydrographic structure as well as the generation of shear edge eddies [Lutjeharms *et al.*, 2003]. If interannual variations are introduced in the surface model winds, our model is able to simulate the interannual variations of sea surface temperature in the southern Benguela with a precision of a few tenth degrees [Blanke *et al.*, 2002a, 2002b].

[24] The main model/data discrepancies are a poor representation of the Agulhas variability and the Agulhas retroflection, and a too strong coastal upwelling due to the large-scale structure of the wind [Penven, 2000; Penven *et al.*, 2001b]. The model version at a lower resolution does not represent properly the mesoscale dynamics as well as the detachment of the Agulhas current from the southern tip of the Agulhas Bank. Along the west coast, this does not affect strongly the large-scale upwelling structure [Penven, 2000]. Because of its execution speed, and because it represents the physical environment with a fair degree of accuracy [Penven, 2000], this version of the model is suitable for studying the phytoplankton dynamic by coupling a biogeochemical module.

4.2. Annual Surface Distribution and Monthly Variability of Chlorophyll *a*

[25] The annual distribution of the surface chlorophyll *a* in the southern Benguela upwelling system simulated by the biogeochemical models and observed by SeaWiFS is presented in Figures 4a, 4c, and 4e. The main patterns observed by satellite are quite well reproduced by both models. Indeed, both biogeochemical models, i.e., SC and DC, are able to simulate high chlorophyll *a* concentrations along the west coast and enriched concentrations on the Agulhas Bank. Both models give maximum values of chlorophyll *a* concentrations close to 5 mg Chla m⁻³ along the west coast, the highest values being associated to the retention zone of St. Helena Bay. Nevertheless, the offshore extension of modeled elevated concentrations associated to the intense upwelling-favorable zone is much reduced than the observed one.

[26] We can finally notice that the inshore/offshore chlorophyll *a* gradient along the west coast is more marked in the SC version than in the DC one. This is partially due to the small phytoplankton organisms in the DC model which are able to grow in more oligotrophic regimes (not shown) as was shown by Booth and Smith [1997]. In this respect, the SC version would be preferable when compared with SeaWiFS.

[27] On the Agulhas Bank (between 34.5°S–37°S and 18°E–24°E), both models underestimate the annual surface chlorophyll *a* concentration in comparison with the SeaWiFS estimates. Values of up to 2 mg Chla m⁻³ are provided by the models while the ocean color sensor yields values close to 3–4 mg Chla m⁻³. The DC model seems however to perform better than the SC model since maxima are higher and the enrichment in pigment concentrations is more homogeneous, covering the whole Agulhas Bank. We tested the impact of a variable carbon/chlorophyll ratio on the chlorophyll *a* distribution given by the SC model. Qualitative and quantitative interpretations did not change.

[28] To further document the ability of both versions to represent the time variability of the surface chlorophyll *a* distribution, we tried to assess the monthly variability by computing the following standard deviation: $SD = \sqrt{\frac{1}{N} \sum (X_i - X_y)^2}$, where X_i and X_y represent the monthly and the annually averaged chlorophyll *a* concentration, respectively. A general remark to be made is the underestimation by both model versions of the temporal variability in comparison with SeaWiFS (Figures 4b, 4d, and 4f). St. Helena Bay (31°S–34°S) stands out since the modeled variability is of the correct order of magnitude. In the southern Benguela (28°S–35°S) and in the Agulhas Bank region (18°E–24°E), we can note a strong increase of variance between 0.02 offshore and 0.2 close to the coast in both model versions. None of the models is able to reproduce the high SeaWiFS variance (close to 10) over the Agulhas Bank, but the DC version behaves slightly better. The underestimation of the variability in our models is likely to be due to the monthly wind stress forcing that does not include the weekly pulses [Blanke *et al.*, 2002b]. Another reason for this weak variability is the underestimation of high chlorophyll *a* concentration along the west coast and on the Agulhas Bank. This overall underestimation is partly due to the weak stratification mentioned in section 4.1 which preclude the uplift of nutrient rich waters shallower enough.

4.3. Seasonal Distribution of Chlorophyll *a*

4.3.1. Horizontal Distribution

[29] Austral summer (January–February–March) and winter (July–August–September) distributions of simulated surface chlorophyll *a* concentration and observed by SeaWiFS are shown in Figure 5. Summer and winter were chosen since they are enough separated in time to cover the overall temporal variability of the chlorophyll *a* distribution, and the contrast between the two seasons is strong enough to emphasize the main seasonal features of the southern Benguela ecosystem.

[30] Both SC and DC models retrieve the main patterns, previously described, i.e., the highly productive west coast with concentrations of chlorophyll *a* (about 10 mg Chla m⁻³) in summer. The spatial location of the structures are in relatively good agreement with SeaWiFS observations but the peaks simulated by the SC and DC models are twice lower than those derived from SeaWiFS data (20 mg Chla m⁻³). Nevertheless, the simulated maximum is consistent with the ~16 mg Chla m⁻³ concentrations estimated by Brown [1992]. The high concentrations of chlorophyll *a* along the west coast are due to the intense upwelling activities around the area layering between 19°S and 33°S [Bakun, 1996]. St. Helena Bay has been recognized for some time as a highly productive area [Andrews and Hutchings, 1980; Touratier *et al.*, 2003] where recruitment of anchovies and partly sardines occurs usually around May–June [Barange *et al.*, 1999; Huggett *et al.*, 2003]. East of Cape Town, the modeled upwelling does not produce chlorophyll *a* concentrations as high as measured by SeaWiFS. This is probably due to the smoothing of wind speed imposed by a monthly forcing.

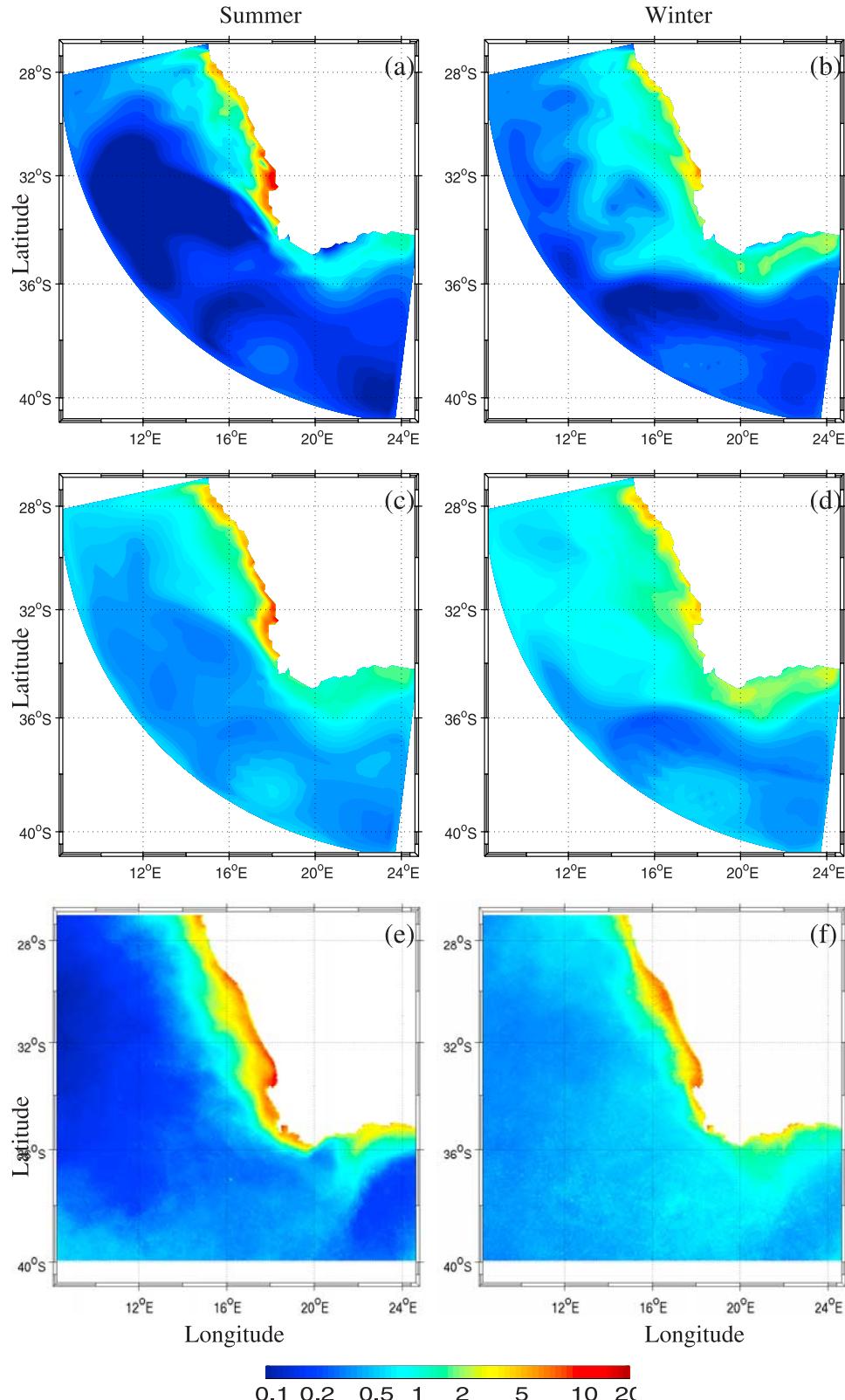


Figure 5. Seasonal distribution of the surface chlorophyll *a* concentrations (mg Chla m^{-3}) averaged over the SeaWiFS attenuation depth: (a, b) SC model; (c, d) DC model, and (e, f) SeaWiFS data.

[31] Penven *et al.* [2001b] showed that modeled SST at the coast was colder than observed from satellites in summer. They argued that by using a wind forcing from a monthly climatology, the smoothing of the high-frequency variability of the wind results in a continuous and persistent upwelling during the whole summer season. This feature modifies the inshore/offshore gradient of SST and hence the impact on nutrients (not shown) and chlorophyll *a* distributions in both models; it explains the relative confinement of chlorophyll *a* concentrations against the coast. Indeed, Waldron and Probyn [1992] and Demarcq *et al.* [2003] pointed out the strong relationship between sea surface temperature, nutrient input in the surface layers and the corresponding enrichment of phytoplankton in the Benguela upwelling. However, as mentioned for the annual distribution, the small phytoplankton compartment allows the DC model to simulate a broader strip of enriched phytoplankton than the SC model along the west coast.

[32] On the Agulhas Bank, the summer surface chlorophyll *a* concentrations given by both biogeochemical models are lower than those along the western coast. In SeaWiFS images, concentrations of chlorophyll *a* vary between 3 and 4 mg Chla m⁻³ in summer. Concentrations simulated by both SC and DC models are much lower (~0.5 and ~1 mg Chla m⁻³, respectively) and do not reproduce the same spatial pattern. Indeed, the observed rich-chlorophyll tongue extending from the coast toward the open sea at 23°E–34.5°S is absent from both simulations. In SC, chlorophyll *a* enrichment on the Agulhas Bank offers an arc shape with the lowest concentrations inshore. The monthly wind climatology used is responsible for the lowest concentrations on the Agulhas Bank and the use of daily wind forcing allows upwelling cells to develop close to the coast and therefore allows phytoplankton to grow (E. Machu, personal communication, 2004). The DC model produces chlorophyll concentration levels closer to those observed but remain weaker however. The observed dichotomy western/eastern Agulhas Bank is not reproduced by both models. This could be due to the fact that the Agulhas Current does not retroreflect properly in this model configuration [Penven, 2000].

[33] In winter, chlorophyll *a* concentrations decrease both in the simulation and in the observations (Figure 5). Maximum modeled chlorophyll *a* concentration drops from 10 to 5 mg Chla m⁻³ while SeaWiFS estimates are reduced from 20 to 10 mg Chla m⁻³. During winter, upwelling is minimal in the southern Benguela [Shannon *et al.*, 1984] since westward winds are dominating the wind forcing. Combined with lower insolation, these conditions induce lower chlorophyll *a* concentrations simulated by both biogeochemical models. The contrast between winter and summer distribution of chlorophyll *a* is then due to the decrease of upwelling intensity combined to the weak irradiance conditions. According to Shannon and O'Toole [1999], the insolation and upwelling season coincide in the west coast, which makes it highly productive in summer as compared to winter.

[34] The contrast in the chlorophyll concentration between the western coast and the Agulhas Bank described previously still remains but is weaker since chlorophyll

concentrations decrease along the west coast. The spring season is announced by the coming back of strong south-easterly (upwelling favorable) winds. During the spring season (not shown), many of the phytoplankton distribution characteristics are similar to those in summer. More concentrated patches of chlorophyll *a* start building up inshore off the west coast in spring, they become firmly established in summer, and then start tailing off in autumn, during which the chlorophyll distribution patterns become similar to those in winter.

[35] The functioning of the two subsystems (west coast and Agulhas Bank) differs and the contrast between both areas is pronounced. When comparing the dynamics of plankton on the west coast, the Agulhas Bank and the oceanic region, Moloney *et al.* [1991] made similar observations to those revealed by our models. Indeed, the Agulhas Bank is strongly stratified in summer, as a consequence nutrient concentrations are low in the euphotic layer [Shannon and O'Toole, 1999]. This induces lower chlorophyll concentrations.

[36] Both model versions produce different chlorophyll *a* distribution between 18°E and 23°E over the Agulhas Bank. We attribute this difference to the biological model structure, and in particular to the double phytoplankton compartments. The DC version, by including a rudimentary representation of size classes, allows a more realistic biomass estimate. The standing stocks of phytoplankton communities of the Agulhas Bank are characterized by different size classes [Moloney *et al.*, 1991]. Moloney et al.'s results have been validated by detailed studies by McMurray *et al.* [1993], in which it was noted that the Agulhas Bank did not have as stable a summer community as had been generally believed.

4.3.2. Vertical Distribution Around the Southwestern Cape

[37] Vertical sections along the transect 32.8°S–17.8°E and 33°S–16°E have been selected to display the vertical distributions of chlorophyll during winter (August models outputs) and summer (January models outputs) conditions on the west coast. During winter, both SC and DC models show a moderate chlorophyll maximum (~4 and 5 mg Chla m⁻³, respectively) in the upper 20 m depth of the water column along the coast (Figures 6a and 6c). This maximum decreases offshore, the limit of 1 mg Chla m⁻³ extending farther offshore for the DC model (>170 km) than for the SC model (~130 km). Along the same latitude, Shannon *et al.* [1984] found in winter well-mixed, chlorophyll-poor waters intruding close inshore, with weak frontal gradients. They also noted a moderate maximum of subsurface chlorophyll occurring offshore, not seen in the average August vertical distribution. Offshore, in the upper 40 m of the model domain, the concentrations simulated by the SC model are lower than those simulated by the DC model. This is due to the small phytoplankton compartment of the DC model presenting high values offshore (Figure 6e).

[38] During summer, a strong inshore/offshore gradient develops in the upper ocean layer. Concentrations of ~20 mg Chla m⁻³ at the coast decrease to concentrations lower than 0.5 mg Chla m⁻³ 120 km offshore. At the same time, a deepening of the maximum concentration occurs

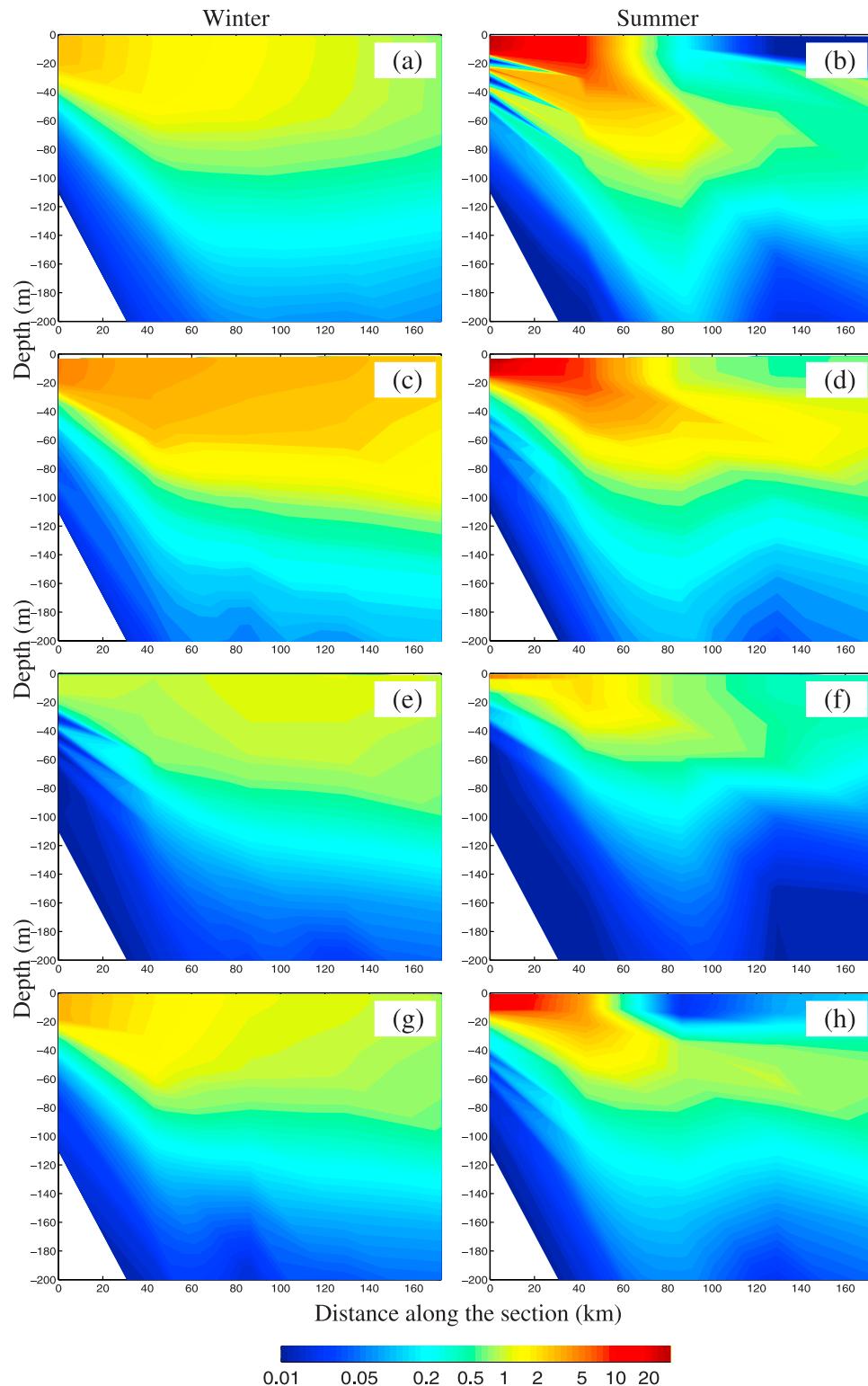


Figure 6. Vertical section of chlorophyll *a* concentrations (mg Chla m^{-3}) along the transect between 32.8°S – 17.8°E and 33°S – 15.9°E on the west coast: (a, b) SC model and (c, d) total chlorophyll *a* DC model; (e, f) chlorophyll *a* derived from small phytoplankton; and (g, h) chlorophyll *a* derived from large phytoplankton.

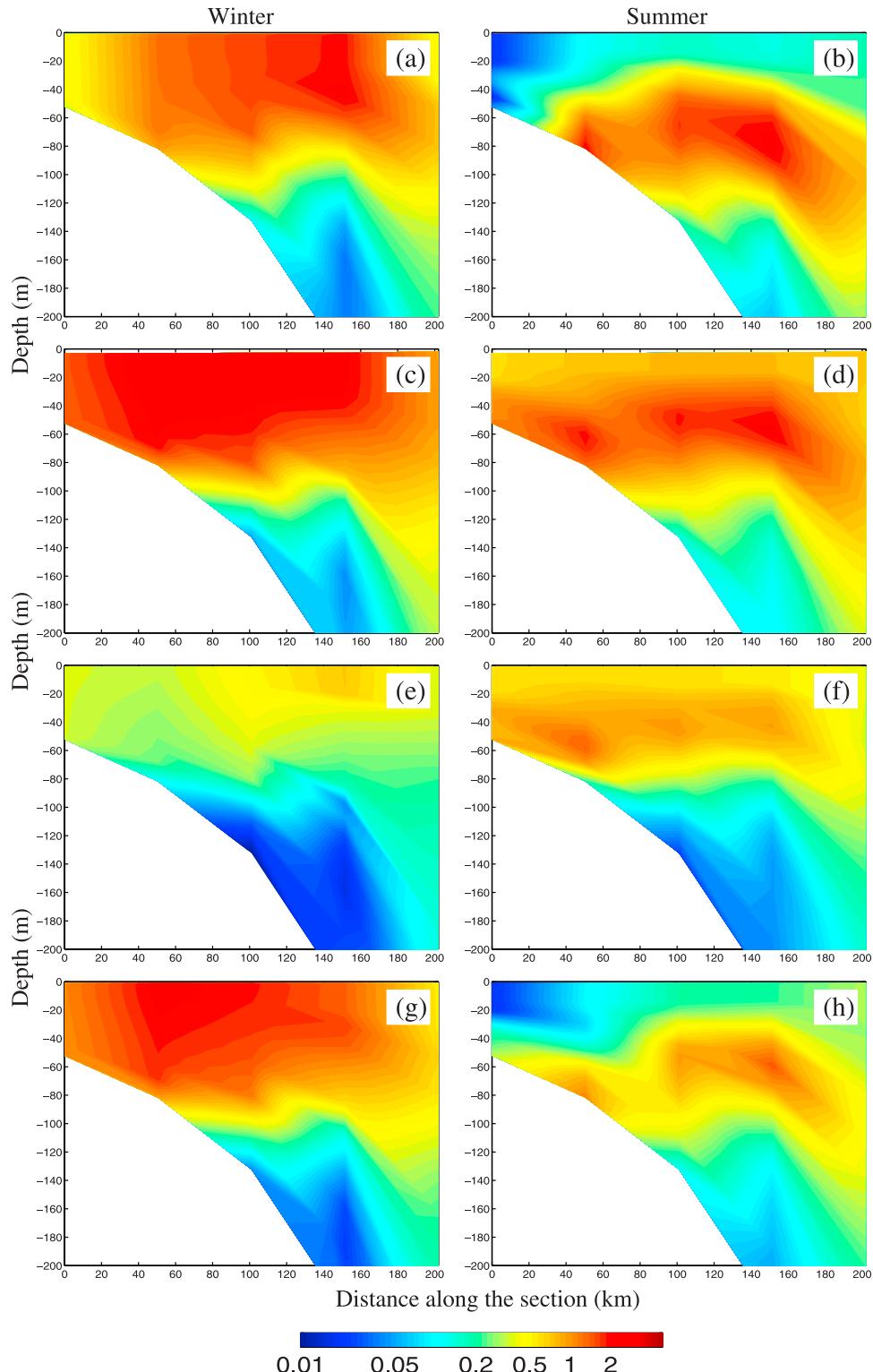


Figure 7. Vertical section of chlorophyll *a* concentrations (mg Chla m^{-3}) along the transect between 34.59°S – 20.6°E and 36.4°S – 20.6°E over the Agulhas Bank: (a, b) SC model; (c, d) total chlorophyll *a* DC model; (e, f) chlorophyll *a* derived from small phytoplankton; and (g, h) chlorophyll *a* derived from large phytoplankton.

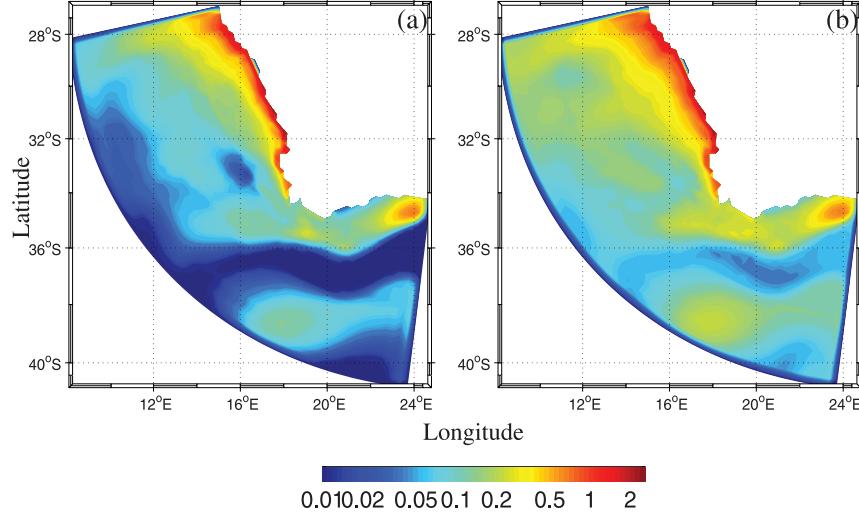


Figure 8. Simulated annual primary production in the Benguela upwelling system ($\text{g C m}^{-2}\text{d}^{-1}$) in the upper 65 m: (a) SC model and (b) DC model.

when moving offshore giving a well-known subsurface maximum in oligotrophic subtropical waters. Both models reproduce these patterns which have been observed by *Shannon et al.* [1984] and confirmed by *Mitchell-Innes et al.* [2000]. The chlorophyll *a* (derived from large phytoplankton) distribution patterns (Figures 6g and 6h) seem very similar to those displayed by the SC model during both summer and winter. As mentioned previously, higher offshore concentrations simulated by the DC model in the upper 40 m result from the small phytoplankton compartment. Nevertheless, small phytoplankton concentrations are weaker during the summer season, when nutrients do not reach the well-lit surface layers.

4.3.3. Vertical Distribution on the Agulhas Bank

[39] Vertical sections of simulated chlorophyll *a* concentrations along the transect between 34.6°S – 20.6°E and 36.4°S – 20.6°E are shown in Figure 7. During winter, both models produce an homogeneous chlorophyll distribution. This is due to the winter storms which mix the water down to the bottom. *Shannon et al.* [1984] showed that temperatures exhibit variation smaller than 0.6°C over the whole water column. As mentioned in the previous section, the SC model presents a pronounced minimum at the coast and at 200 km offshore. This second minimum corresponds to the nutrient-poor Agulhas Current waters.

[40] During summer, both SC and DC models simulate a subsurface maximum around 60 m correlated to the vertical temperature structure (not shown) in agreement with observations made by *Shannon et al.* [1984]. Indeed, in this case, the phytoplankton is maintained by a balance between light limitation and nutrient diffusion, associated with a slow rate of turnover. The thickness of this subsurface enriched layer is about 40 m. South of 160 km offshore, this maximum layer deepens. Differences between Figures 7b and 8d are mainly linked to the small phytoplankton distribution (Figure 7f) simulated by the DC model since large DC phytoplankton (Figure 7h) and SC phytoplankton behave

similarly. Hence the phytoplankton production on the Agulhas Bank is largely controlled by thermocline/nitracline dynamics [*Shannon and O'Toole*, 1999] and differs notably from the west coast dynamics.

4.4. Primary Production

[41] The modelled primary production in units of $\text{gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ is computed using a conventional value of the Redfield C/N ratio of 6.625. The phytoplankton growth rates (equations (5) for the SC model and the product of equation (3) and the sum of the terms of equation (11) for the DC model) are integrated in time and then averaged every 5 days during the models run. In the DC model, the primary production is the sum of the new production based on the nitrate uptake [*Dugdale and Goering*, 1967] and the regenerated production based on the ammonium uptake for both classes of phytoplankton organisms. The simulated annual primary production ranges between 1 to $\sim 2 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ along the western coast from 28°S to 35°S in both SC and DC models (Figures 8a and 8b). The maximum value of primary production given by both models is about $2.6 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ in the intensive upwelling areas (St. Helena Bay and around Oranjemund). This value is similar to the estimation of $2.5 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ made by *Carr* [2002] over the euphotic zone (1% light level). For the southern Benguela upwelling system (31°S – 36°S), *Shannon and Field* [1985] obtained an averaged production of $2.8 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ in the upper 40 m. *Ware* [1992] calculated an annual Benguela production between 20°S and 35°S of $2 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$. *Shannon and O'Toole* [1999] have found similar value between 28°S and 34°S . *Pitcher and Boyd* [1996] estimated a primary production rate of 2.14 and $3.92 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ from determinations of $\text{NO}_3 - \text{N}$ depletion and a phytoplankton biomass-nutrient ($\text{NO}_3 - \text{N}$) consumption equation, respectively. Therefore both models are able to simulate properly the measured and/or satellite derived primary production in the Benguela upwelling region.

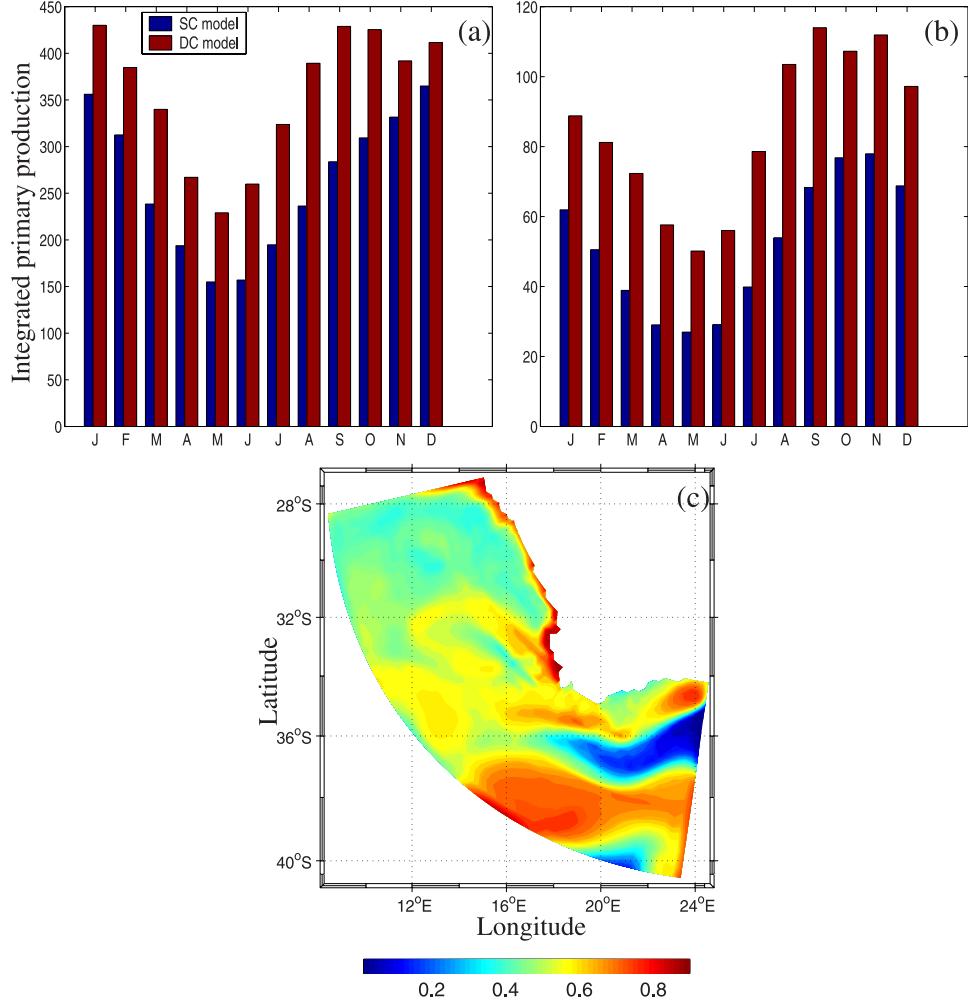


Figure 9. Total primary production ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) in the model domain: (a) in the west coast (28°S – 40°S and 8°E – 18°E) and (b) over the Agulhas Bank (34°S – 40°S and 18°E – 24.5°E). (c) Annual simulated f ratio for DC model.

[42] The boundary of $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ given by the DC model extends farther offshore than that of the SC model (Figures 8a and 8b). Primary production patterns roughly reflect the overall chlorophyll distribution patterns with a strong inshore/offshore gradient (maximum of $2.6 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ near the coast to $0.01 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in Cape Basin), and a contrast between the West Coast and the Agulhas Bank. A lower production is observed over the Agulhas Bank except the area between 22°E and 24°E where it reaches $\sim 0.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Offshore the Agulhas Bank, the primary production simulated by the SC model ($\sim 0.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) is twice as low than the primary production simulated by the DC model ($\sim 0.2 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

[43] On the west coast of Africa, both SC and DC models simulate a maximum primary production in January (Figure 9a). Integrated production in the whole model domain of $430 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $350 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ are given for the west coast by the DC and SC models, respectively. A second maximum occurs in spring (September–October) in the DC model, absent from the SC simulation. The lowest

values correspond to the fall season (May for DC and May–June for SC). Primary production is higher all yearlong for the DC model reflecting the resource of an additional nutrient (ammonium). On the Agulhas Bank, both models give a maximum production in spring and a minimum in fall (Figure 9b).

[44] Let us now examine the annual f ratio (new/total production) given by the DC model (Figure 9c). Within the core of the upwelling along the western coast, the f ratio is around 0.8 meaning that 80% of the primary production is derived from new production. The mean annual f ratio estimated by *Waldron et al.* [1997] is 0.73 and the estimation made by *Shannon and Field* [1985] for the Cape Columbine/St. Helena Bay is in the same range (0.72). The contribution of the new production to the total primary production decreases from 80% inshore to less than 40% offshore where the system becomes oligotrophic. It implies that the offshore areas are dominated by regenerated production. According to *Hutchings et al.* [1995], f ratios higher than 0.5 are typical of coastal upwelling systems

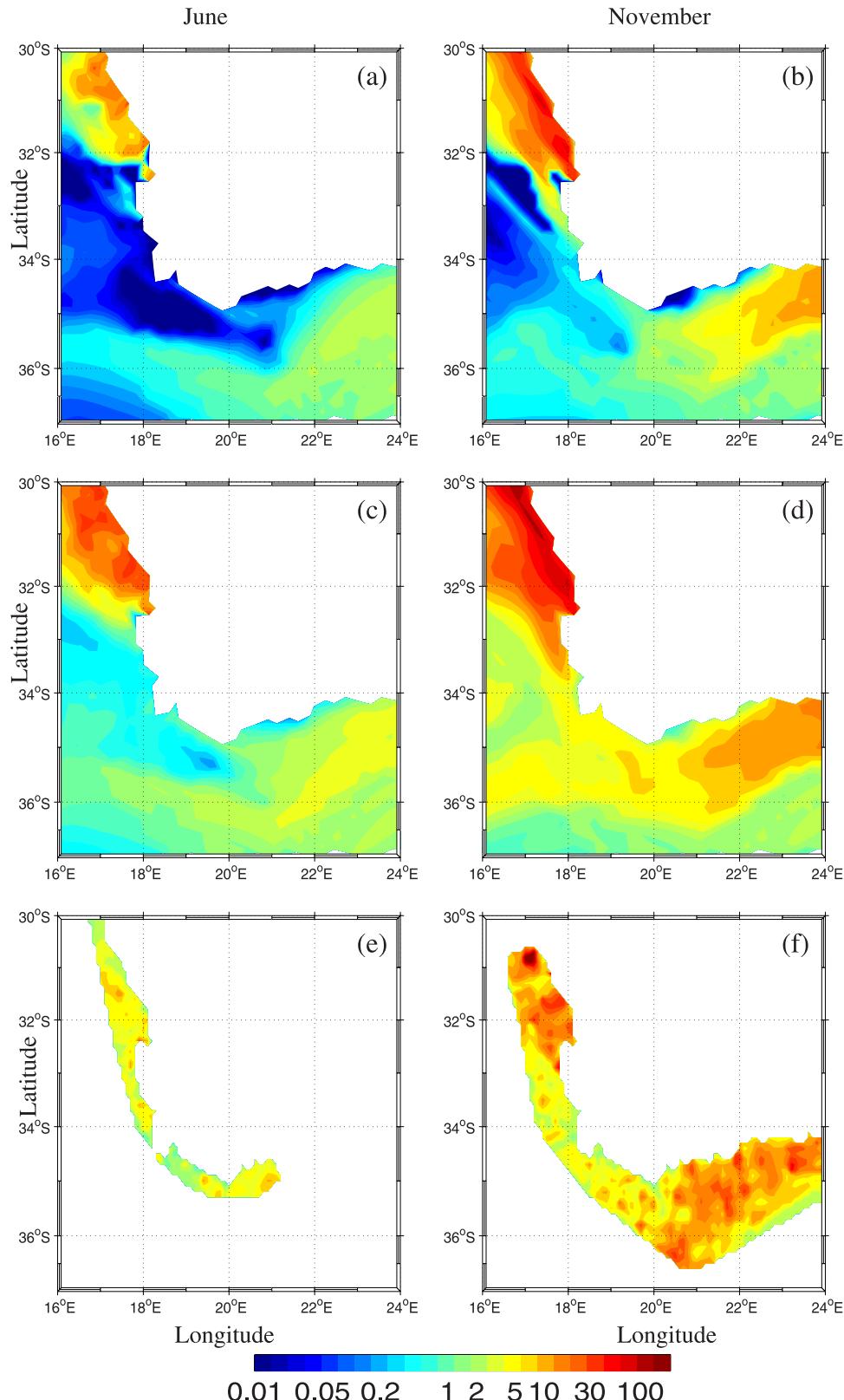


Figure 10. Horizontal distribution of zooplankton biomass (mmol N m^{-2}) integrated over the top 100 m. For the SC model: (a) June and (b) November; for the DC model: (c) June and (d) November; and for in situ data (monthly climatology 1988/2000): (e) June and (f) November.

dominated by diatoms. This supports the DC model results in which large phytoplankton (representing mainly diatoms) distributions (not shown) remain concentrated along the coast and produce high f ratio values in Figure 9c. Other studies confirm that the small microplankton is generally more important than large plankton in regenerated systems [Glibert et al., 1982; Probyn, 1987]. The SC model, owing to the absence of a small size phyto-compartment and an ammonium pool, cannot reproduce properly the dynamics of oligotrophic regime (offshore) where remineralization processes and small autotrophs are important. Photosynthesis-irradiance and half-saturation nutrient uptake constants are most likely a function of species composition/cell size. The increase in nitrate favors the increase in the abundance of large cells (with high K_{NO_3}) and consequently the increase of f ratio during upwelling events. Later, as nitrate becomes depleted, smaller organisms (flagellates) with lower K_{NO_3} would be favored. This species shift is missing in the SC model.

[45] On the Agulhas Bank, f ratio ranges between 0.5 and 0.7 along the 200-m isobath (Figure 9c). On the eastern Agulhas Bank (33°S , 22°E – 24.5°E) the high f ratio (~ 0.7) correspond to the enrichment by a shear edge eddy [Lutjeharms et al., 2003]. On the central Agulhas Bank (20°E – 23°E , 34°S), f ratio decreases to 0.4 underlining a regenerated regime. In the area between 34°S – 36°S and 11°E – 16°E , the contribution of the new production is around 60%, in opposition with what we would expect for an oligotrophic region. Eddies pinched off the Agulhas retroflection and in the lee of the Agulhas Bank [Penven et al., 2001a] induce vertical movements which bring nitrate-rich waters from the ocean interior to the surface.

[46] Probyn [1992] reviewed the available f ratios measured in the southern Benguela: the range is consistent with that of the model, but the mean value given by Probyn [1992] is only 0.39, consistent with the mean value (0.2–0.3) given by Shannon and O'Toole [1999]. The mean value computed in the whole model domain is 0.51. It appears clearly that the model overestimates the f ratio, but Probyn [1992] measured a regional f ratio of 0.64 during a maximum growth phase in the southern Benguela. According to him, this higher f ratio is a consequence of a bloom which was dominated by large phytoplankton cells as it was the case in the DC model simulation. The 0.64 value is far from the range of 0.23–0.31 given by Waldron and Probyn [1992], showing that it is difficult to settle once and for all on this topic. Macroscale observations show that the southern Benguela ecosystem is dominated by small phytoplankton cells (f ratio ranging between 0.2 and 0.3 [Probyn, 1992; Shannon and O'Toole, 1999]). From mesoscale observations however, when the system is dominated by large phytoplankton cells, the classical and almost linear food chain (i.e., NO_3 -diatoms-mesozooplankton) becomes relatively more important and the f ratio increases [Touratier et al., 2003].

4.5. Spatiotemporal Distribution of Zooplankton

4.5.1. Horizontal Distribution

[47] Copepods play an important role in the trophic functioning of the Benguela ecosystem. They are the prin-

cipal food of anchovies in the southern Benguela and have been the most studied groups. Let us examine the horizontal distributions of the modeled zooplankton biomass, integrated over the top 100 m in both SC and DC versions for the June and November months (Figure 10). For the DC configuration, only the large zooplankton biomass distribution is shown for comparison with the derived in situ climatology.

[48] In autumn (June), zooplankton standing stocks provided on the west Coast by both SC and DC models are overestimated as compared with the climatology estimate. Values reach 50 mmol N m^{-2} north of St. Helena Bay whereas zooplankton observations indicate a 5 to 10 mmol N m^{-2} range. However, in two locations, St. Helena Bay and in the area between 31°S – 17°E and 31.7°S – 17.5°E , models and data seem in good agreement. Both models show an offshore extension in zooplankton biomass which is probably unrealistic although data does not cover offshore, the DC model having an even larger offshore extension. This may clearly be attributed to the prey distribution extending too far offshore in the DC model, and might be exacerbated by the absence of vertical migration in the model. Indeed, by migrating in the upwelling undercurrent, zooplankton can limit its offshore advection [Gibbons et al., 1991; Batchelder et al., 2002]. From Cape Columbine to the Agulhas Bank, zooplankton biomass is underestimated. The DC model behaves better by producing a moderate zooplankton biomass (0.2 – 2 mmol N m^{-2}) closer to in situ data (0.5 – 5 mmol N m^{-2}).

[49] In late austral spring (November), both spatial distribution and abundance of zooplankton provided by the DC model are remarkably similar to those of in situ observations. Elevated zooplankton concentrations are found north of 33°S along the west coast (up to $100 \text{ mmol N m}^{-2}$) and over the Agulhas Bank between 21°E and 24°E (up to 50 mmol N m^{-2}), in full agreement with the climatological zooplankton biomass distribution. The zooplankton biomass simulated by the SC model does not reach the observed levels in the area between 17°E and 22°E , indicating a strong underestimation.

4.5.2. Seasonal Cycle of Integrated Zooplankton

[50] Figure 11 presents the time evolution of the zooplankton biomass inshore (area 1 and area 2) and offshore (area 3) along the west coast and inshore on the central Agulhas Bank (area 4). The coordinates of the different areas considered are reported in Table 5. It is clear that zooplankton exhibits a marked variability, both in space and time. Inshore, along the west coast, in area 1 around Hondeklip Bay (30°S – 17°E) and area 2 between Cape Town and Cape Columbine, the seasonal cycles of zooplankton biomass differ. Within area 1, a maximum occurs in late summer and both SC and DC models behave similarly. Farther south (area 2; South of Cape Columbine), the large zooplankton biomass of the DC model exhibits two marked maxima (30 – 32 mmol N m^{-2}), one in spring and another one in late summer, while small zooplankton biomass is maximum in early spring (about 26 mmol N m^{-2}). Andrews and Hutchings [1980] conducted a monitoring line corresponding to area 2 from October 1970 to March 1973 and obtained the same bimodal pattern in phase

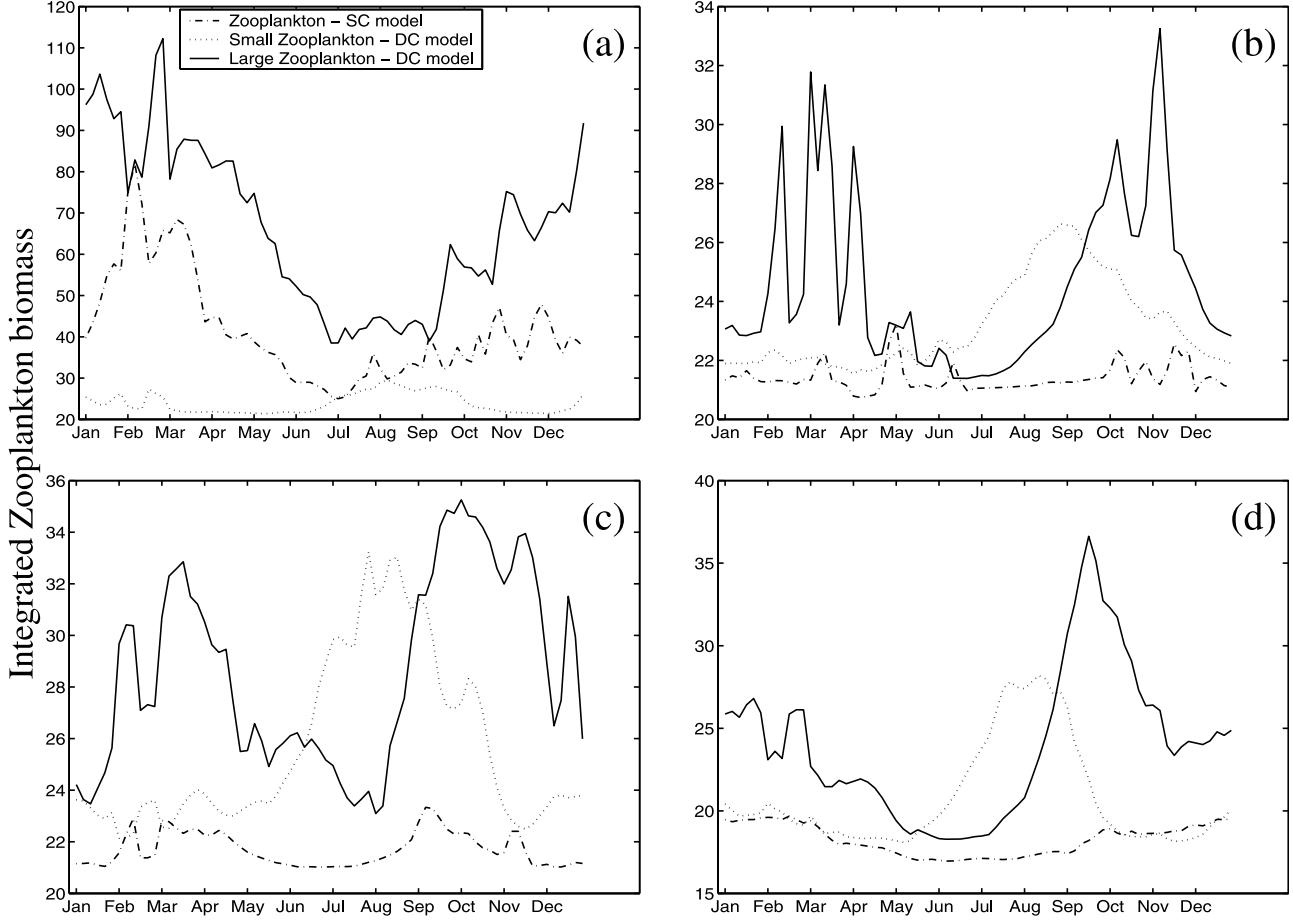


Figure 11. Mean annual cycle of zooplankton biomass (mmol N m^{-2}) integrated over the top 100 m. (a) West coast, area 1. (b) West coast, area 2. (c) West coast, area 3. (d) Agulhas Bank, area 4. (See Table 5 for the definition of the different areas.)

with the DC model outputs for the first year of observations whereas a unique late spring maximum occurred the second year. Maximum values ranged from 4 to 5 g dry weight m^{-2} corresponding to 28–36 mmol N m^{-2} , hence in agreement with the DC results.

[51] SC's maximum zooplankton biomass is one third smaller (22 mmol N m^{-2} ; Figure 11c) and varies much less seasonally, mainly due to the weaker zooplankton biomass in this area (Figure 10). Moreover, the variability is out of phase with the biomass estimated by the DC model. This discrepancy between the two biogeochemical model configurations

is important since this southern part of the west coast corresponds to the route of pelagic fish larvae from their spawning area (Agulhas Bank) to their nursery area (St. Helena Bay); it will then impact on their survival rate. Within area 3, situated around 400 km offshore, the evolution of the zooplankton biomass in both models matches area 2 displaying two distinct maxima in spring and late summer even if the SC model biomass is smaller.

[52] On the Agulhas Bank (area 4), small zooplankton biomass peaks in late winter followed by large zooplankton in early spring (Figure 11d). From in situ data (Figure 10),

Table 5. Coordinates of the Different Points Selected in the Model Domain for the Mean Annual Cycle of Zooplankton Biomass

	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5	
<i>West Coast</i>						
Area 1	$30^{\circ}\text{S}-16^{\circ}\text{E}$	$30^{\circ}\text{S}-17^{\circ}\text{E}$	$30.6^{\circ}\text{S}-16.5^{\circ}\text{E}$	$31.2^{\circ}\text{S}-16^{\circ}\text{E}$	$31.2^{\circ}\text{S}-17^{\circ}\text{E}$	inshore
Area 2	$33^{\circ}\text{S}-16^{\circ}\text{E}$	$33^{\circ}\text{S}-17.8^{\circ}\text{E}$	$33.5^{\circ}\text{S}-16.95^{\circ}\text{E}$	$34^{\circ}\text{S}-16^{\circ}\text{E}$	$34^{\circ}\text{S}-17.8^{\circ}\text{E}$	inshore
Area 3	$30^{\circ}\text{S}-12^{\circ}\text{E}$	$30^{\circ}\text{S}-13.2^{\circ}\text{E}$	$30.6^{\circ}\text{S}-12.65^{\circ}\text{E}$	$31.2^{\circ}\text{S}-12^{\circ}\text{E}$	$31.2^{\circ}\text{S}-13.2^{\circ}\text{E}$	offshore
<i>Agulhas Bank</i>						
Area 4	$35^{\circ}\text{S}-19.2^{\circ}\text{E}$	$35^{\circ}\text{S}-20.8^{\circ}\text{E}$	$35.35^{\circ}\text{S}-20^{\circ}\text{E}$	$35.7^{\circ}\text{S}-19.2^{\circ}\text{E}$	$35.7^{\circ}\text{S}-20.8^{\circ}\text{E}$	inshore

June biomass (winter) is 5 to 10 times lower than in November (spring), in agreement with model simulations.

4.6. Implications for Fish Larvae Survival

[53] As mentioned in the introduction, the objective of simulating the spatiotemporal distribution of primary and secondary productions is to represent the three-dimensional food environment of small pelagic fish of the southern Benguela. Both biogeochemical models NPZD and N₂P₂Z₂D₂ coupled to the ROMS hydrodynamical model simulate in a relatively realistic way the spatiotemporal distribution of chlorophyll *a* in the southern Benguela upwelling ecosystem.

[54] On the Agulhas Bank, the spawning ground of sardines and anchovies, SC and DC models give a vertical structure in agreement with observations, both for the winter season, when the water column is well homogenized, and for the summer season, when stratification induces a subsurface chlorophyll maximum around 40 m depth, but also for spring, similar to summer. However, both biogeochemical models underestimate chlorophyll *a* concentration levels in comparison with SeaWiFS measurements, the DC model being in closer agreement in terms of concentration levels as well as horizontal patterns. Blanke *et al.* [2002b] showed that weekly wind forcing induces higher SST variability. The typical upwelling event timescale is around 6 days [Nelson, 1992]; therefore the smoothing induced by the monthly wind forcing used in this study might be too drastic to reproduce nutrient input pulses driven by upwelling events.

[55] Zooplankton biomass is also better reproduced by the DC model. The differences between both models could come from the fact that copepods do not have the same prey abundance. In the SC model, zooplankton grazes upon one prey (phytoplankton), while in the DC model the large zooplankton (copepods shown here) may graze upon different prey types (flagellates, diatoms, and ciliates) with different capture efficiency. In terms of seasonal variability, biogeochemical models do reproduce favorable food conditions in spring-summer for fish larvae since both primary and secondary productions are higher than those in autumn-winter (Figures 9 and 10). The DC model offers even better food conditions to early life stages since the small zooplankton compartment peaks earlier and extends the period of high zooplankton biomass (Figure 11d).

[56] After hatching, larvae are rapidly advected away from the Agulhas Bank. Some get lost and die in the southern part of the south Atlantic subtropical gyre, some others reach the nursery ground along the west coast in St. Helena Bay and farther north [Hutchings *et al.*, 1998; Plagányi *et al.*, 2000]. Along the “sanitary corridor, i.e., from the western Agulhas Bank to the nursery ground (roughly north of Cape Columbine), the DC model provides a high food continuum on this pathway in agreement with observations, whereas the SC model presents a significant food discontinuity.

[57] Once in the nursery ground, primary and secondary productions provide optimal food environment for the development of fish larvae. Both models reproduce a highly productive west coast. Maxima of chlorophyll concentra-

tions are encountered in the surface layers at the coast and they deepen offshore to generate a subsurface maximum within the subtropical gyre. At the surface, a strong inshore/offshore gradient remains. The small phytoplankton compartment of the DC model produces a more diffuse gradient than the SC model. Concerning the zooplankton biomass, the DC model provides a certain advantage by simulating an observed double peak in spring and late summer (Figure 11). The time dynamics of peak occurrence is of crucial importance when upper trophic levels are to be linked with their food availability.

5. Conclusions

[58] The biogeochemical models NPZD and N₂P₂Z₂D₂ coupled to the ROMS hydrodynamical model simulate in a relatively realistic way the spatiotemporal distribution of chlorophyll *a* and zooplankton in the southern Benguela upwelling ecosystem. The major features of this comparative study are summarized below.

[59] 1. Both models simulate high chlorophyll concentrations along the west coast in the active upwelling areas in agreement with SeaWiFS data, and relative lower concentrations over the Agulhas Bank. One major discrepancy between models results and observations is a poor depiction of the surface chlorophyll field over the Agulhas Bank. The inshore/offshore differences in chlorophyll concentrations are highly significant (i.e., strong inshore/offshore gradient) with a decrease from inshore to offshore. Nevertheless, chlorophyll concentration levels are lower than observed by the SeaWiFS sensor. A too low vertical resolution is pointed out to partly explain this behavior.

[60] 2. A strong seasonality in chlorophyll *a* distributions with higher concentrations in summer and spring and lower concentrations in winter and autumn is well reproduced by both models.

[61] 3. Model simulations show that the primary production in the southern Benguela upwelling ecosystem is mainly dominated by new production in the intense upwelling areas with f ratios higher than 0.7 suggesting that these areas are large-cell (diatom-dominated) phytoplanktonic communities. The offshore areas, with f ratios lower than 0.4 (oligotrophic system), are dominated by regenerated production.

[62] 4. Modeled zooplankton biomass distributions reflect the overall patterns of chlorophyll with differences between the west coast and the Agulhas Bank, consistent with data, and these distributions exhibit a clear seasonal contrast. The DC model indicates that the seasonality of small and large zooplankton is quite distinct, which allows, from the Agulhas Bank to St. Helena Bay a spatiotemporal food continuum for fish larvae.

[63] It appears that both biogeochemical models (SC and DC) are able to simulate the overall spatiotemporal dynamics of the southern Benguela upwelling ecosystem with distinct functioning in the three main areas: the west coast very high productive area, the strongly stratified Agulhas Bank and the offshore oligotrophic area. The SC model seems less performant over the Agulhas Bank and in the oligotrophic areas. In these environments, smaller autotro-

phic organisms such as flagellates are key players in the functioning of the ecosystem. The DC model provides more realistic results by considering major features all linked to the functioning of these regions (remineralization of detritus into ammonium which supports the regenerated production, smaller variety of prey sources for zooplankton, etc.).

Appendix A: DC Model Sources-Minus-Sink Equations for State Variable

[64]

$$sms(NO_3) = -\mu_{p_s}(NO_3)[P_s] - \mu_{p_l}(NO_3)[P_l] + \mu_{AN}[NH_4], \quad (A1)$$

$$\begin{aligned} sms(NH_4) = & -\mu_{p_s}(NH_4)[P_s] - \mu_{p_l}(NH_4)[P_l] + \mu_{Z_{sA}}[Z_s] + \mu_{Z_{lA}}[Z_l] \\ & + \mu_{D_{sA}}[D_s] + \mu_{D_{lA}}[D_l] - \mu_{AN}[NH_4], \end{aligned} \quad (A2)$$

$$\begin{aligned} sms(P_s) = & \mu_{p_s}(N)[P_s] - g_{max_s} \frac{e_{z_l p_s}[P_s][Z_s]}{k_{zs} + e_{z_s p_s}[P_s] + e_{z_s p_l}[P_l]} \\ & - g_{max_s} \frac{e_{z_l p_s}[P_s][Z_l]}{k_{zl} + e_{z_l p_s}[P_s] + e_{z_l p_l}[P_l] + e_{z_l z_s}[Z_s]} - m_{P_{sD}}[P_s], \end{aligned} \quad (A3)$$

$$\begin{aligned} sms(P_l) = & \mu_{p_l}(N)[P_l] - g_{max_s} \frac{e_{z_l p_l}[P_l][Z_l]}{k_{zl} + e_{z_l p_s}[P_s] + e_{z_l p_l}[P_l] + e_{z_l z_s}[Z_s]} \\ & - g_{max_s} \frac{e_{z_s p_l}[P_l][Z_s]}{k_{zs} + e_{z_s p_s}[P_s] + e_{z_s p_l}[P_l]} - m_{P_{lD}}[P_l] + L_{vs}, \end{aligned} \quad (A4)$$

$$\begin{aligned} sms(Z_s) = & \beta_s \cdot g_{max_s} \frac{(e_{z_s p_s}[P_s] + e_{z_s p_l}[P_l])[Z_s]}{k_{zs} + e_{z_s p_s}[P_s] + e_{z_s p_l}[P_l]} \\ & - g_{max_s} \frac{e_{z_l z_s}[Z_s][Z_l]}{k_{zl} + e_{z_l p_s}[P_s] + e_{z_l p_l}[P_l] + e_{z_l z_s}[Z_s]} - m_{Z_{sD}}[Z_s] \\ & - \mu_{Z_{sA}}[Z_s], \end{aligned} \quad (A5)$$

$$\begin{aligned} sms(Z_l) = & \beta_l \cdot g_{max_s} \frac{e_{z_l p_s}[P_s] + e_{z_l p_l}[P_l] + e_{z_l z_s}[Z_s]}{k_{zl} + e_{z_l p_s}[P_s] + e_{z_l p_l}[P_l] + e_{z_l z_s}[Z_s]} [Z_l] \\ & - m_{Z_{lD}}[Z_l] - \mu_{Z_{lA}}[Z_l], \end{aligned} \quad (A6)$$

$$\begin{aligned} sms(D_s) = & (1 - \beta_s) g_{max_s} \frac{e_{z_s p_s}[P_s] + e_{z_s p_l}[P_l]}{k_{zs} + e_{z_s p_s}[P_s] + e_{z_s p_l}[P_l]} [Z_s] + m_{P_{sD}}[P_s] \\ & + m_{P_{lD}}[P_l] + m_{Z_{sD}}[Z_s] - \mu_{D_{sA}}[D_s] + L_{vs}, \end{aligned} \quad (A7)$$

$$\begin{aligned} sms(D_l) = & (1 - \beta_l) g_{max_s} \frac{e_{z_l p_s}[P_s] + e_{z_l p_l}[P_l] + e_{z_l z_s}[Z_s]}{k_{zl} + e_{z_l p_s}[P_s] + e_{z_l p_l}[P_l] + e_{z_l z_s}[Z_s]} [Z_l] \\ & + m_{Z_{lD}}[Z_l] - \mu_{D_{lA}}[D_l] + L_{vs}. \end{aligned} \quad (A8)$$

[65] **Acknowledgments.** Support for this work was provided by a grant from IRD and is a contribution to the joint South African-French Program ECO-UP. Ocean color data used in this study were produced by the SeaWiFS Project at Goddard Space Flight Center. Data were obtained from the Goddard Active Archive Center under the auspices of the National Aeronautics and Space Administration. The authors would like to specially thank the Department of Oceanography (F. Shillington), University of Cape Town. Zooplankton archived data were kindly provided by L. Drapeau. This work benefited from constructive discussion with B. Mitchell-Innes, J. Huggett, C. Moloney, and J. Field.

References

- Andersen, V., and F. Rassoulzadegan (1991), Modèle vertical de l'écosystème pélagique marin, réseau microbien et sédimentation des particules biogéochimiques, *J. Rech. Océanogr.*, 16(1, 2), 16–22.
- Andrews, W. R. H., and L. Hutchings (1980), Upwelling in the southern Benguela current, *Prog. Oceanogr.*, 9, 1–81.
- Bahamón, N., and A. Cruzado (2003), Modelling nitrogen fluxes in oligotrophic environments: NW Mediterranean and NE Atlantic, *Ecol. Modell.*, 163, 223–244.
- Bakun, A. (1996), *Patterns in the Ocean Processes and Marine Population Dynamics*, 323 pp., Univ. of Calif. Sea Grant, San Diego, Calif.
- Barange, M., I. Hampton, and B. A. Roel (1999), Trends in the abundance and distribution of anchovy and sardine on the South African continental shelf in the 1990s, deduced from acoustic surveys, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 21, 367–391.
- Batchelder, H. P., C. A. Edwards, and T. M. Powell (2002), Individual-based models of copepod populations in coastal upwelling regions: Implications of physiologically and environmentally influenced diel vertical migration on demographic success and nearshore retention, *Prog. Oceanogr.*, 53, 307–333.
- Biausto, A., and W. Krauß (1999), The role of mesoscale eddies in the source regions of the Agulhas Current, *J. Phys. Oceanogr.*, 29, 2303–2317.
- Blanke, B., C. Roy, P. Penven, S. Speich, J. McWilliams, and G. Nelson (2002a), Assessing wind contribution to the southern Benguela interannual dynamics, *GLOBEC Int. Newslet.*, (8), 15–18.
- Blanke, B., C. Roy, P. Penven, S. Speich, J. McWilliams, and G. Nelson (2002b), Linking wind and interannual upwelling variability in a regional model of the southern Benguela, *Geophys. Res. Lett.*, 29(24), 2188, doi:10.1029/2002GL015718.
- Booth, B. C., and W. O. Smith Jr. (1997), Autotrophic flagellates and diatoms in the Northeast Water Polynya, Greenland: Summer 1993, *J. Mar. Syst.*, 10, 241–261.
- Brown, P. C. (1992), Spatial and seasonal variation in chlorophyll distribution in the upper 30 m of the photic zone in the southern Benguela/Agulhas ecosystem, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12, 515–525.
- Carr, M.-E. (2002), Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing, *Deep Sea Res., Part II*, 49, 59–80.
- Chifflet, M., V. Andersen, L. Prieur, and I. Dekeyser (2001), One-dimensional model of short-term dynamics of the pelagic ecosystem in the NW Mediterranean Sea: Effects of wind events, *J. Mar. Syst.*, 30, 89–114.
- Colella, P., and P. R. Woodward (1984), The piecewise parabolic method (PPM) for gas-dynamical simulations, *J. Comput. Phys.*, 54, 174–201.
- Conkright, M. E., S. Levitus, and T. P. Boyer (1994), *World Ocean Atlas 1994*, vol. 1, *Nutrients*, NOAA Atlas NESDIS 1, 162 pp., Natl. Oceanic and Atmos. Admin., Silver Spring, Md.
- Da Silva, A. M., C. C. Young, and S. Levitus (1994), *Atlas of Surface Marine Data 1994*, vol. 1, *Algorithms and Procedures*, NOAA Atlas NESDIS 6, 74 pp., Natl. Oceanic and Atmos. Admin., Silver Spring, Md.
- Demarcq, H., R. Barlow, and F. A. Shillington (2003), Climatology and variability of sea surface temperature and surface chlorophyll in the Benguela and Agulhas ecosystems as observed by satellite imagery, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 25, 363–372.
- Doney, S. C., D. M. Glover, and R. G. Najjar (1996), A new coupled, one-dimensional biological-physical model for the upper ocean: Applications to the JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) site, *Deep Sea Res., Part II*, 43, 591–624.
- Dugdale, R. C., and J. J. Goering (1967), Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity, *Limnol. Oceanogr.*, 12, 196–206.
- Fasham, M. J. R., H. W. Ducklow, and S. M. McKelvie (1990), A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer, *J. Mar. Res.*, 48, 591–639.

- Fasham, M. J. R., P. W. Boyd, and G. Savidge (1999), Modeling the relative contribution of autotrophs and heterotrophs to carbon flow at a Lagrangian JGOFS station in the northeast Atlantic: The importance of DOC, *Limnol. Oceanogr.*, 44, 80–90.
- Flather, R. A. (1976), A tidal model of the northwest European continental shelf, *Mem. Soc. R. Sci. Liège*, 10, 141–164.
- Gibbons, M. J., M. Barange, and S. C. Pillar (1991), Vertical migration and feeding of *Euphausia lucens* in the southern Benguela, *J. Plankton Res.*, 13, 473–486.
- Glibert, P. M., J. C. Goldman, and E. J. Carpenter (1982), Seasonal variations in the utilization of ammonium and nitrate by phytoplankton in the Vineyard Sound, Massachusetts, USA, *Mar. Biol.*, 70, 237–249.
- Huggett, J., P. Fréon, C. Mullon, and P. Penven (2003), Modelling the transport success of anchovy *Engraulis encrasicolus* eggs and larvae in the southern Benguela: The effect of spatio-temporal spawning patterns, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 250, 247–262.
- Hurtt, G. C., and R. A. Armstrong (1996), A pelagic ecosystem model calibrated with BATS data, *Deep Sea Res., Part II*, 43, 653–683.
- Hutchings, L., G. C. Pitcher, T. A. Probyn, and G. W. Bailey (1995), The chemical and biological consequence of coastal upwelling, in *Upwelling in the Oceans: Modern Processes and Ancient Records*, edited by C. P. Summerhayes et al., pp. 65–81, John Wiley, Hoboken, N. J.
- Hutchings, L., et al. (1998), Multiple factors affecting South African anchovy recruitment in the spawning, transport and nursery areas, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 19, 211–225.
- Lacroix, G., and P. Nival (1998), Influence of meteorological variability on primary production dynamics in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea) with a 1D hydrodynamic/biological model, *J. Mar. Syst.*, 16, 23–50.
- Liu, K.-K., S.-Y. Chao, P.-T. Shaw, G.-C. Gong, C.-C. Chen, and T. Y. Tang (2002), Monsoon-forced chlorophyll distribution and primary production in the South China Sea: Observations and a numerical study, *Deep Sea Res., Part I*, 49, 1387–1412.
- Lutjeharms, J. R. E., P. Penven, and C. Roy (2003), Modelling the shear edge eddies of the southern Agulhas Current, *Cont. Shelf Res.*, 23, 1099–1115.
- Marchesiello, P., J. C. McWilliams, and A. Shchepetkin (2001), Open boundary condition for long-term integration of regional oceanic models, *Ocean Model.*, 3, 1–20.
- Marchesiello, P., J. C. McWilliams, and A. Shchepetkin (2003), Equilibrium structure and dynamics of the California Current System, *J. Phys. Oceanogr.*, 33, 753–783.
- McMurray, H. F., R. A. Carter, and M. I. Lucas (1993), Size-fractionated phytoplankton production in western Agulhas Bank continental shelf water, *Cont. Shelf Res.*, 13, 307–329.
- Mitchell-Innes, B. A., G. C. Pitcher, and T. A. Probyn (2000), Productivity of dinoflagellate blooms on the west coast of South Africa, as measured by natural fluorescence, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 22, 273–284.
- Moloney, C. L., J. G. Field, and M. I. Lucas (1991), The size-based dynamics of plankton food webs: II. Simulations of three contrasting southern Benguela food webs, *J. Plankton Res.*, 13(5), 1039–1092.
- Mullon, C., P. Fréon, C. Parada, C. D. Van Der Lingen, and J. A. Huggett (2003), From particles to individuals: Modelling the early stages of anchovy in the southern Benguela, *Fish. Oceanogr.*, 12(4, 5), 396–406.
- Nelson, G. (1992), Equatorward wind and atmospheric pressure spectra as metrics for primary productivity in the Benguela system, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12, 19–28.
- Olivieri, R. A., and F. P. Chavez (2000), A model of plankton dynamics for the coastal upwelling system of Monterey Bay, California, *Deep Sea Res., Part II*, 47, 1077–1106.
- Oschlies, A., and V. Garçon (1999), An eddy-permitting coupled physical-biological model of the North Atlantic: 1. Sensitivity to advection numerics and mixed layer physics, *Global Biogeochem. Cycles*, 13(1), 135–160.
- Painting, S. J., M. I. Lucas, W. T. Peterson, P. C. Brown, L. Hutchings, and B. A. Mitchell-Innes (1993), Dynamics of bacterioplankton, phytoplankton and mesozooplankton communities during the development of an upwelling plume in the southern Benguela, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 100, 35–53.
- Parada, C., C. D. Van Der Ligen, C. Mullon, and P. Penven (2003), The effect of buoyancy on the transport of anchovy (*Engraulis capensis*) eggs from spawning to nursery grounds in the southern Benguela: An IBM approach, *Fish. Oceanogr.*, 12, 1–15.
- Parker, R. A. (1993), Dynamics models for ammonium inhibition of nitrate uptake by phytoplankton, *Ecol. Modell.*, 66, 113–120.
- Penven, P. (2000), A numerical study of the southern Benguela circulation with an application to fish recruitment, 2000, Ph.D. thesis, 160 pp., Univ. de Bretagne Occidentale, Brest, France. (Available at <http://www.brest.ird.fr/personnel/pvenen/publications/theses/index.html>)
- Penven, P., J. R. E. Lutjeharms, P. Marchesiello, C. Roy, and S. J. Weeks (2001a), Generation of cyclonic eddies by the Agulhas Current in the lee of the Agulhas Bank, *Geophys. Res. Lett.*, (28), 1055–1058.
- Penven, P., C. Roy, J. R. E. Lutjeharms, A. Colin de Verdire, A. Johnson, F. Shillington, P. Fréon, and G. Brundrit (2001b), A regional hydrodynamic model of the southern Benguela, *S. Afr. J. Sci.*, (97), 472–476.
- Peterson, W. T., S. J. Painting, and L. Hutchings (1990), Diel variations in gut pigment content, diel vertical migration and estimates of grazing impact for copepods in the southern Benguela upwelling region in October 1987, *J. Plankton Res.*, 12(2), 259–281.
- Pitcher, G. C., and A. J. Boyd (1996), Cross-shelf and along-shore dinoflagellate distributions and the mechanisms of red tide formation within the southern Benguela upwelling system, in *Harmful and Toxic Algal Blooms*, edited by T. Yasumoto, Y. Oshima, and Y. Fukuyo, pp. 243–246, Intergov. Oceanogr. Comm. of UNESCO, Paris.
- Plagányi, E. E., L. Hutchings, and J. G. Field (2000), Anchovy foraging: Simulating spatial and temporal match/mismatches with zooplankton, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57, 2044–2053.
- Popova, E. E., C. J. Lozano, M. A. Srokosz, M. J. R. Fasham, P. J. Haley, and A. R. Robinson (2002), Coupled 3D physical and biological modelling of the mesoscale variability observed in north-east Atlantic in spring 1997: Biological processes, *Deep Sea Res., Part I*, 49, 1741–1768.
- Probyn, T. A. (1987), Ammonium regeneration by microplankton in an upwelling environment, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37, 53–64.
- Probyn, T. A. (1992), The inorganic nitrogen of phytoplankton in the southern Benguela: New production, phytoplankton size and implications for pelagic foodwebs, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12, 411–420.
- Radach, G., and A. Moll (1993), Estimation of the variability of production by simulating annual cycles of phytoplankton in the central North Sea, *Prog. Oceanogr.*, 31, 339–419.
- Raymond, W. H., and H. L. Kuo (1984), A radiation boundary condition for multi-dimensional flows, *Q. J. R. Meteorol. Soc.*, 110, 535–551.
- Shannon, L. V., and J. G. Field (1985), Are fish stocks food-limited in the southern Benguela pelagic ecosystem?, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 22, 7–19.
- Shannon, L. V., and G. Nelson (1996), The Benguela: Large scale features and processes and system variability, in *The South Atlantic: Past and Present Circulation*, edited by G. Wefer et al., pp. 163–210, Springer, New York.
- Shannon, L. V., and M. J. O'Toole (1999), Integrated overview of the oceanography and environmental variability of the Benguela current region: Synthesis and assessment of information on the Benguela current large marine ecosystem (BCLME), *Them. Rep. 2*, Benguela Current Large Mar. Ecosyst. Project, Windhoek, Namibia.
- Shannon, L. V., L. Hutchings, G. W. Bailey, and P. A. Shelton (1984), Spatial and temporal distribution of chlorophyll in Southern African waters as deduced from ship and satellite measurements and their implications for pelagic fisheries, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 2, 109–130.
- Shchepetkin, A. F., and J. C. McWilliams (2003), A method for computing horizontal pressure-gradient force in an ocean model with a non-aligned vertical coordinate, *J. Geophys. Res.*, 108(C3), 3090, doi:10.1029/2001JC001047.
- Shchepetkin, A. F., and J. C. McWilliams (2005), The Regional Ocean Model System (ROMS): A split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model, *Ocean Model.*, 9, 347–404.
- Shillington, F. P. (1998), The Benguela upwelling system off Southwestern Africa, coastal segment (16°E), in *The Sea II: The Global Coastal Ocean*, edited by A. R. Robinson and K. H. Brink, pp. 583–604, John Wiley, Hoboken, N. J.
- Takahashi, M., I. Koike, K. Iseki, P. K. Bienfang, and A. Hattori (1982), Phytoplankton species responses to nutrient changes in experimental enclosures and coastal waters, in *Marine Mesocosms, Biological and Chemical Research in Experimental Ecosystems*, edited by G. D. Grice and M. R. Reeve, pp. 332–340, Springer, New York.
- Tian, R. C., et al. (2000), Effects of pelagic food-web interactions and nutrient remineralization on the biogeochemical cycling of carbon: A modeling approach, *Deep Sea Res., Part II*, 47, 637–662.
- Tian, R. C., A. F. Vézina, M. Starr, and F. Saucier (2001), Seasonal dynamics of coastal ecosystems and export production at high latitudes: A modeling study, *Limnol. Oceanogr.*, 46, 1845–1859.

- Touratier, F., J. G. Field, and C. L. Moloney (2003), Simulated carbon and nitrogen flows of the planktonic food web during an upwelling relaxation period in St. Helena Bay (southern Benguela ecosystem), *Prog. Oceanogr.*, 58, 1–41.
- Verheyen, H. M. (1991), Short-term variability during an anchor station study in the southern Benguela upwelling system: Abundance, distribution and estimated production of mesozooplankton with special reference to *Calanoides carinatus* (Kroyer, 1849), *Prog. Oceanogr.*, 28, 91–119.
- Waldron, H. N., and T. A. Probyn (1992), Nitrate supply and potential new production in the Benguela upwelling system, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12, 29–39.
- Waldron, H. N., T. A. Probyn, and G. B. Brundrit (1997), Preliminary annual estimates of regional nitrate supply in the southern Benguela using coastal sea level fluctuations as a proxy for upwelling, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 18, 93–105.
- Ware, D. M. (1992), Production characteristics of upwelling systems and the trophodynamic role of hake, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12, 501–513.
- Weijer, W., W. P. M. de Ruijter, H. A. Dijkstra, and P. J. van Leeuwen (1999), Impact of interbasin exchange and the Atlantic overturning circulation, *J. Phys. Oceanogr.*, 29, 2266–2284.

V. Andersen, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Observatoire Océanologique, CNRS-Université Paris VI, BP 28, F-06234 Villefranche-sur-mer, France.

H. Demarcq, P. Fréon, V. Koné, and E. Machu, Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale, Rue Jean Monnet, B.P. 171, F-34203 Sète, France. (vkone@ifremer.fr)

V. Garçon, Laboratoire d'Etudes en Géophysique et Océanographie Spatiales CNRS, 18 avenue E. Belin, F-31401 Toulouse, France.

P. Penven, Department of Oceanography, University of Cape Town, R.W. James Building, Private Bag 7701 Rondebosch, South Africa.

Résumé : L'écosystème du Benguela sud constitue un système d'upwelling très productif et très dispersif. Les petits poissons pélagiques, notamment les anchois, ont adapté leur stratégie de reproduction à cet environnement particulier en frayant sur le banc des Aiguilles qui est une zone peu productive mais située en amont du courant dominant. Les œufs et larves sont par la suite transportés vers la zone de nourricerie sur la côte Ouest où a lieu le recrutement. Afin de mieux appréhender les processus responsables de la dynamique du recrutement des premiers stades de développement des anchois du Benguela Sud, nous avons utilisé un modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique à trois dimensions basé sur le modèle régional ROMS (Regional Ocean Modeling Systems). Ce modèle nous a permis de simuler la dynamique des premiers échelons du réseau trophique qui constituent les proies principales des larves d'anchois. La dynamique des champs physiques (courant, température et salinité) et biologiques (biomasses des proies) issus du modèle couplé a servi de base à la représentation d'un environnement virtuel dans lequel évoluent les œufs et les larves d'anchois. Les résultats du modèle biogéochimique ont mis en évidence un contraste très marqué, d'une part, entre la côte ouest et le banc des Aiguilles, et, d'autre part entre la zone côtière et le large, non seulement en termes de productivité totale mais aussi en termes régénération. Ces résultats ont permis d'avoir une vision globale du fonctionnement de l'écosystème du Benguela à travers l'étude de processus difficilement mesurables *in situ* en 3-D. Nous avons utilisé deux modèles biogéochimiques de complexité différente et montré qu'il était indispensable de distinguer plusieurs types de phytoplancton et zooplancton pour une meilleure simulation de l'écosystème. Nous avons également testé l'influence de la résolution spatiale du modèle et de la fréquence des forçages par le vent. Les résultats du modèle IBM montrent l'importance de la zone, de la période, de la profondeur de ponte et de la variabilité des champs physiques et biologiques sur le succès du recrutement des larves de l'anchois le long de la côte ouest.

Mots clés : Modélisation 3-D, Ecosystème pélagique, Benguela Sud, Upwelling, IBM, Advection, *Engraulis encrasicolus*, Recrutement

Abstract : The Benguela ecosystem is a highly productive and dispersive upwelling system. The small pelagic fishes, anchovies particularly, have adapted their reproductive strategies to such environment by spawning over the Agulhas Bank, a few productive area but located upstream the predominant current. Eggs and larvae are then advected toward the west coast, where the recruitment process is taking place. In order to characterize the main processes controlling the recruitment dynamics of anchovy early life stages in the southern Benguela, we used a three-dimensional hydrodynamical-biogeochemical coupled model based on the Regional Ocean Modelling Systems (ROMS) model to study the functioning of the first levels of the food-web representing the main preys of anchovy larvae. The dynamics of the physical (current, temperature and salinity) and biological (prey biomasses) fields given by the coupled model provide the virtual environment in which the eggs and larvae of anchovy develop. The biogeochemical model results pointed out, a strong contrast between the west coast and the Agulhas Bank on one hand and between the coastal and offshore areas on the other hand, not only in terms of gross productivity but also in terms of regeneration. These results allow an overview on the functioning of the Benguela ecosystem through the study of processes difficult to sample in 3-D *in situ*. We have used two trophic web models of different complexity and shown that it was necessary to differentiate several types of phyto- and zooplankton for a better simulation of the ecosystem. Influence of spatial discretisation of the model and wind forcing frequency were also tested. Results of the IBM model show the importance of the spawning area, timing and depth, and of the physical and biological fields variability on recruitment success of the anchovy larvae along the west coast.

Key words : 3-D Modelling, Pelagic ecosystem, South Benguela, Upwelling, IBM, Advection, *Engraulis encrasicolus*, Recruitment