



ELSEVIER

Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Comptes Rendus Biologies

www.sciencedirect.com



Biodiversité/Biodiversity

Distribution du phytoplancton dans les zones d'upwelling de la côte atlantique marocaine située entre les latitudes 32°30'N et 24°N

*Phytoplankton distribution in the upwelling areas of the Moroccan Atlantic coast localized between 32°30'N and 24°N*Hasna Elghrib^{a,*}, Laila Somoue^b, Najat Elkhiaïti^a, Amina Berraho^b, Ahmed Makaoui^b, Nouredine Bourhim^a, Siham Salah^a, Omar Ettahiri^b^a Faculté des sciences Aïn Chock, Km 8, route d'El Jadida, BP 5366, 20100 Casablanca, Maroc^b Institut national de recherche halieutique, boulevard Sidi Abderrahmane, 20030 Casablanca, Maroc

I N F O A R T I C L E

Historique de l'article :

Reçu le 18 mars 2012

Accepté après révision le 1^{er} juillet 2012

Disponible sur internet le 4 août 2012

Mots clés :

Phytoplancton

Liste floristique

Côte atlantique marocaine

Upwelling

Distribution verticale

Keywords:

Phytoplankton

Floristic list

Moroccan Atlantic coast

Upwelling

Vertical distribution

R É S U M É

Le phytoplancton marin a été étudié en janvier et juillet 2002 au niveau de quatre radiales disposées aux latitudes 32°30'N, 29°N, 24°30'N et 24°N, sur la côte atlantique marocaine. Le nombre total d'espèces recensées dans cette zone s'élève à 142 taxons. La richesse spécifique maximale aussi bien en hiver qu'en été a été enregistrée aux environs de Dakhla (24°N). La variabilité spatio-temporelle de la structure des peuplements dans chaque radiale a montré que les peuplements côtiers sont les plus structurés et riches en espèces. La variation verticale de la richesse et de la diversité spécifique a révélé une homogénéité entre les différents niveaux bathymétriques. En termes de densité, le sud est plus productif que le nord de la zone d'étude ; cela est dû à la présence quasi permanente de l'upwelling au sud de l'Atlantique marocain. La distribution bathymétrique des densités a été plus hétérogène pendant la saison chaude, caractérisée par une activité d'upwelling plus intense qu'en saison froide. Les espèces *Thalassionema nitzschioides*, *Asterionellopsis glacialis*, *Melosira*, *Chaetoceros* et *Leptocylindrus minimus* constituent des indicateurs des courants ascendants froids « Upwellings ».

© 2012 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

A B S T R A C T

Marine phytoplankton was studied in January and July 2002 along of four transects: 32°30'N, 29°N, 24°30'N and 24°N. A total of 142 taxa were recorded in this area. The maximal specific richness, both in summer and in winter, was registered around Dakhla (24°N). The global spatiotemporal variability of species richness and specific diversity showed that the most structured and species-rich populations are situated in the coastal areas. The vertical variation of the two parameters showed homogeneity between depth levels. The maximal phytoplanktonic densities are recorded in the southern transects due to the permanent upwelling activity in the southern Atlantic coast. The bathymetric distribution of densities was more heterogeneous during summer, characterized by a high intensity of upwelling. The species *Thalassionema nitzschioides*, *Asterionellopsis glacialis*, *Melosira*, *Chaetoceros* and *Leptocylindrus minimus* are indicators of upwelling.

© 2012 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : hasnagh@yahoo.fr (H. Elghrib).

Abridged English version

Phytoplankton form the base of the marine food chain. Therefore, any variation of this compartment entails modifications in all levels of the trophic network.

The Moroccan Atlantic coast features one of the four major coastal upwelling systems in the world. The fluctuations of the upwelling activity in time and in space affect the spatial distribution and temporal development of the phytoplankton biomass.

This work describes the spatiotemporal distribution of phytoplankton during winter and summer in four transects, retained for their resurgence activity. Two cruises were held during January and July 2002, onboard of the Moroccan research vessel "Al Amir Moulay Abdellah". The phytoplankton sampling was carried out at 15 stations, distributed among four transects (perpendicular to the coast): 32°30'N, 29°N, 24°30'N and 24°N. Water samples were collected at four depths (surface, 10 m, 30 m and 50 m), using Niskin bottles connected to a conductivity-temperature-depth (CTD).

A total of 142 phytoplankton species were identified during this study. These species are distributed in six groups: Diatoms, Dinoflagellats, Coccolithophorids, Euglenophyts, Silicoflagellats and Raphidophyts. Diatoms and Dinoflagellates are the most represented groups with respectively 76 and 56 taxa. Diatom dominance of phytoplankton communities in coastal upwelling areas especially in the southern Moroccan Atlantic ecosystem has been described in references [2,4].

The maximal specific richness, both in summer and in winter, was registered around Dakhla. The global spatiotemporal variability of species richness and specific diversity showed that the most structured and species-rich populations are situated in the coastal areas. The exception is made in summer at 24°N, where the population, at all levels of depth, was more structured than in the open-sea area. In the coastal stations of this transect, a low diversity was recorded because of a strong proliferation of *Melosira* and *Chaetoceros* species. The spatial variation of the two parameters (species richness and specific diversity) showed significant differences between stations. Indeed, the high values are observed at the south stations (24°30'N and 24°N) in both seasons. The vertical variation in each transect has, on the contrary, revealed homogeneity between bathymetric levels.

The analysis of phytoplanktonic densities showed high values during the warm season and particularly in the coastal areas, except at 24°N, where the highest density was observed during winter in the offshore stations. The strong coastal productivity registered in summer is explained by the intense activity of upwelling during the warm season [22,23]. This is confirmed by the homogeneous vertical distribution of phytoplanktonic densities, indicating an important vertical mixing of water column (high turbulence).

Generally, phytoplankton densities were greatest in the southern transects (24°30'N and 24°N), although the variation between stations was not significant. Indeed, the southern area (26°N–24°N) is characterized by

more intense upwelling than in the north (32°30'N–28°N), contributing to higher primary production [23–25]. It should also be noted that the northern area (29°N–28°N) is supported by an intense remineralization process, which constitutes an important source of nutrients in summer.

Factorial analysis allowed us to reveal different associations of phytoplankton species according to their spatiotemporal affinities. Some of these associations testified to the presence of resurgence of cold water in the studied areas. Moreover, the results of the factorial analysis confirm the descriptive analysis of phytoplankton distribution. Therefore, the upwelling activity and the presence of filaments determine largely the qualitative and quantitative variability of phytoplankton in the studied areas. Moreover, this analysis revealed that the species *Melosira*, *Thalassionema nitzschioides*, *Asterionellops glacialis*, *Chaetoceros* and *Leptocylindrus minimus* could be considered as good indicators of upwelling in the studied areas.

1. Introduction

Le phytoplancton occupe, dans l'écosystème marin, une position trophique primordiale et constitue, de ce fait, un élément capital de son fonctionnement. Toute variation de ce compartiment de base entraîne des variations de l'ensemble du réseau trophique. Les fluctuations importantes de la distribution, la composition et l'abondance des populations algales sont régies par des facteurs physiques, chimiques et biologiques caractérisant le milieu [1–3].

Le présent travail vient compléter l'étude réalisée sur le phytoplancton de la zone comprise entre Cap Blanc (21°N) et Cap Boujdor (26°30'N) [4] et contribuera à l'amélioration de nos connaissances sur les interactions environnement-ressource au sein de cet écosystème. Il s'agit pour nous de faire une comparaison entre quatre radiales, retenues pour leur activité de résurgence ayant un impact sur la variabilité spatio-temporelle des populations micro-algales.

2. Matériel et méthodes

L'échantillonnage a été réalisé lors de deux campagnes océanographiques pendant l'hiver (janvier du 18/01 au 29/01/2002) et l'été (juillet du 02/07 au 04/07/2002) à bord du navire Almir Moulay Abdelah. Les échantillons d'eau destinés à l'analyse du phytoplancton sont réalisés à l'aide de bouteilles en rosette reliées à la Conductivity-Temperature-Depth (CTD). Ces dernières s'ouvrent à quatre niveaux de profondeur (surface, 10 m, 30 m et 50 m). Au total, 15 stations ont été échantillonnées. Elles sont réparties sur quatre radiales qui sont du nord au sud : 32°30'N (I), 29°N (II), 24°30'N (III) et 24°N (IV) (Fig. 1). Le choix de ces radiales est en relation avec l'hydrologie de la côte atlantique marocaine [5]. En effet les deux radiales nord correspondent à un upwelling saisonnier ; alors que celles du sud sont dans une zone d'upwelling permanent.

Le dénombrement du phytoplancton est réalisé selon la méthode d'Utermöhl [6] et l'observation est effectuée dans des cuves à sédimentation de 10 mL sous microscope

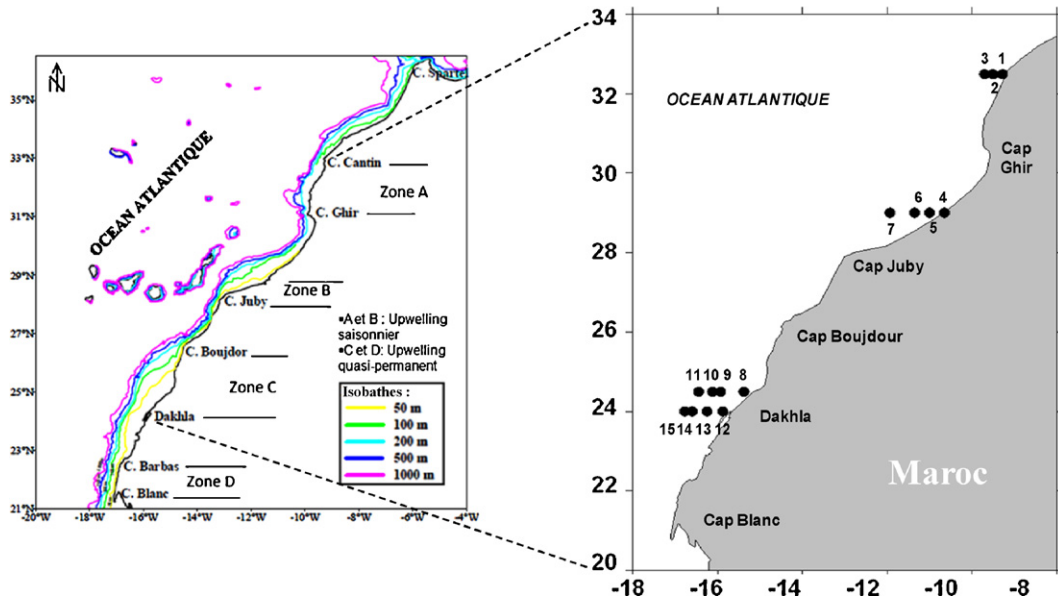


Fig. 1. Localisation des stations de prélèvement.

inversé, de type Leica DM IRB, après une sédimentation de 24 h. La détermination est faite à l'aide de clés d'identification systématique appropriées [7–12]. Les résultats des densités sont exprimés en nombre de cellules par litre (cell/L).

Pour avoir une vision globale de l'organisation spatio-temporelle des populations dans la région étudiée, les paramètres suivants ont été déterminés :

- la richesse spécifique S qui représente le nombre d'espèces recensées par station ;
- l'indice de Shannon H [13], exprimé en bit, qui permet d'apprécier le degré de maturité du peuplement. C'est ainsi qu'une diversité faible caractérise un peuplement jeune à haut pouvoir de multiplication, avec dominance nette d'une ou d'un petit nombre d'espèces alors qu'une diversité élevée caractérise des populations mûres ou séniles présentant une composition spécifique complexe [14]. Cet indice est calculé en utilisant la formule suivante :

$$H = -\sum_i P_i \log_2 P_i$$

dans laquelle $P_i = n_i/N$; n_i correspond à l'effectif de l'espèce i dans l'échantillon et N représente l'effectif total.

L'étude de la diversité a été complétée par des diagrammes rang-fréquence (DRF) [15]. Ces diagrammes ont pour but de comparer et de visualiser la variabilité spatiale de la structure démographique des peuplements phytoplanctoniques pendant l'hiver et l'été 2002.

Les paramètres de structure des peuplements (richesse spécifique, diversité spécifique et densité cellulaire) ont été comparés à l'aide d'une analyse de variance (Anova) à l'aide du logiciel Excel.

Afin d'avoir une image synthétique de l'ensemble des affinités entre les espèces, d'une part, et entre les stations, d'autre part, une analyse factorielle des correspondances AFC [16] a été entreprise à l'aide du logiciel ADE4 (CNRS,

université Lyon I). Seuls les taxons présentant un pourcentage d'abondance supérieur à 1 % et une fréquence supérieure à 13 % ont été pris en considération. Les densités phytoplanctoniques sont transformées en $\log(n+1)$ afin de minimiser les écarts entre les valeurs.

3. Résultats

3.1. Structure des peuplements du phytoplancton

Au total, 142 taxons ont été recensés pendant la période d'étude, dont 32 sont rencontrés exclusivement en été et 33 en hiver. Les Diatomées avec 86 taxa et les Dinoflagellés avec 54 taxa dominant largement le peuplement. Les autres groupes (les Coccolithophoridés, Silicoflagellés, Eugléno-phycées et Raphidophycées) se partagent le reste des espèces (Tableau 1). La composition spécifique des quatre radiales se trouve largement dominée par les formes ubiquistes, d'autres sont océaniques et néritiques. La richesse spécifique totale est plus importante au sud qu'au nord. En hiver et en été 2002, le nombre maximal d'espèces recensées est respectivement de 73 taxons (radiale III) et 71 taxons (radiale IV) (Tableau 2A). Statistiquement, aucune différence significative n'a été observée entre les quatre radiales ni entre les deux saisons (Tableau 2B).

En hiver 2002, au nord de la zone d'étude (radiales I et II), la richesse spécifique maximale est notée à 30 m et elle est respectivement de 19 taxons au large et 20 taxons au niveau de la côte. Au sud, la richesse est plus importante. Le maximum au niveau de chaque radiale (III et IV) est enregistré à la côte et il est respectivement de 29 taxons en surface et de 27 taxons, observé à 10 m (Fig. 2A). L'analyse de variance a montré une différence significative de la richesse spécifique entre les différentes stations (Tableau 3). En revanche, aucune différence significative n'a été observée entre les niveaux échantillonnés dans chaque radiale (Tableau 4).

Tableau 1

Liste taxinomique des espèces.

Liste des espèces	32°30'N	29°N	24°30'N	24°N
Diatomées				
<i>Achnanthes brevipes</i> C.A. Agardh, 1824 ^a				+
<i>Achnantes</i> sp.	+	+	+	+
<i>Amphora</i> sp.	+	+	+	+
<i>Asterionellopsis glacialis</i> (Castracane) F.E. Round (in Round et al., 1990)	+	+	+	+
<i>Asterolampra</i> spp. Eherenberg, 1844 ^a			+	
<i>Bellerochea</i> sp.	+	+	+	+
<i>Chaetoceros decipiens</i> Cleve, 1873 ^b			+	
<i>Chaetoceros densus</i> Cleve, 1897 ^b			+	
<i>Chaetoceros didymus</i> Ehrenberg, 1845	+	+	+	
<i>Chaetoceros socialis</i> Lauder, 1864 ^b			+	+
<i>Chaetoceros</i> spp. Ehrenberg, 1844	+	+	+	+
<i>Climacodium frauenfeldianum</i> Grunow, 1868 ^a			+	+
<i>Corethron criophilum</i> Castracane (vide Boyer, 1927) ^b	+			
<i>Coscinodiscus</i> spp. Ehrenberg, 1839	+	+	+	+
<i>Cylindrotheca clostrium</i> (Ehrenberg) Reimann et Lewin, 1964	+	+	+	+
<i>Detonula</i> spp. Schutt ex De Toni, 1894			+	+
<i>Diatomé</i> sp1	+	+	+	
<i>Diploneis bombus</i> Ehrenberg, 1844	+	+	+	+
<i>Diploneis</i> spp. Ehrenberg, 1844	+		+	+
<i>Dithylum brighthwellii</i> (West) Grunow (vide van Heurck), 1880–1885 ^b			+	+
<i>Entomoneis</i> spp. Ehrenberg, 1845 ^a	+		+	
<i>Eucampia cornuta</i> (Cleve) Grunow, 1883 ^a		+		
<i>Eucampia zodiacus</i> Ehrenberg, 1841 ^b			+	
<i>Gomphonema</i> spp. Ehrenberg, 1832 ^a			+	
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngbye) Kützing, 1844 ^b	+			
<i>Guinardia delicatula</i> Cleve, 1900	+	+	+	+
<i>Guinardia flaciida</i> (Castracane) H. Peragallo, 1892	+	+	+	+
<i>Guinardia</i> sp. ^a			+	+
<i>Guinardia striata</i> (Stolterfoth) Hasle com.nov, 1879	+	+	+	+
<i>Gyrosigma</i> spp. Hassall, 1843 ^b				+
<i>Hantzschia amhioxys</i> (Ehrenberg) Grunow, 1880 ^b		+		+
<i>Helicotheca tamesis</i> (Shrubssole) Ricard, 1890	+	+	+	+
<i>Hemiaulus hauckii</i> Grunow in Van Heurck, 1882 ^a			+	
<i>Hemiaulus proteus</i> Heiberg, 1863	+	+	+	+
<i>Hemiaulus sinensis</i> Gréville, 1865 ^b			+	+
<i>Hemiaulus</i> spp. Heiberg, 1863 ^a		+	+	
<i>Hyalodiscus radiatus</i> (O'Meara) Grunow, in Cleve et Grunow, 1880 ^b				+
<i>Lauderia annulata</i> Cleve, 1873	+	+	+	
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cleve, 1889	+	+	+	+
<i>Leptocylindrus minimus</i> Gran, 1915	+	+	+	+
<i>Licmophora ehrenbergii</i> (Kützing) Grunow, 1867	+		+	
<i>Lyrella</i> sp. ^a			+	
<i>Melosira</i> spp. C.A. Agardh, 1824	+	+	+	+
<i>Navicula neoventricosa</i> Hustedt, 1966 ^b			+	
<i>Navicula</i> spp. Bory, 1822	+	+	+	+
<i>Nitzschia panduriformis</i> Gregory, 1857			+	+
<i>Nitzschia</i> spp. Hassall, 1845	+	+	+	+
<i>Odontella</i> spp. Greville, 1866	+		+	+
<i>Opephora</i> spp. Petit, 1888 ^a	+			
<i>Paralia sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve, 1838	+	+	+	+
<i>Plagiodiscus martensianus</i> Grunow et Eulenstein Ricard, 1987 ^b	+			
<i>Pleurosigma</i> spp. Wm. Smith, 1852		+	+	+
<i>Podosira stelligera</i> (J.W. Bailey) A. Mann, 1907 ^a	+		+	+
<i>Proboscia alata</i> (Brightwell) Sundstrom, 1986	+	+	+	+
<i>Pseudo Nitzschia delicatissima</i> Cleve, 1897	+	+	+	+
<i>Pseudo Nitzschia heinii</i> Manguin, 1957 ^b		+		+
<i>Pseudo Nitzschia pungens</i> (Grunow ex Cleve) Hasle 1993 ^b				+
<i>Pseudo Nitzschia seriata</i> (Cleve) H. Peragallo in H et M. Peragallo 1897–1908		+		+
<i>Rhizosolenia clevei</i> var. <i>communis</i> Sundstrom, 1984 ^a			+	
<i>Rhizosolenia curvata</i> Zacharias, 1905		+	+	+
<i>Rhizosolenia hebetata</i> f. <i>semispina</i> Hensen, 1887			+	
<i>Rhizosolenia imbricata</i> Brightwell, 1858			+	+
<i>Rhizosolenia polydactyla</i> Castracane f. <i>plydactyla</i> , 1886 ^a	+			
<i>Rhizosolenia setigera</i> Brithwell, 1858 ^b				+
<i>Rhizosolenia simplex</i> Karsten, 1905 ^a			+	
<i>Rhizosolenia</i> spp. Brightwell, 1858	+	+	+	+
<i>Rhizosolenia styliformis</i> Brightwell, 1858 ^a	+	+		
<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) P.T. Cleve, 1878	+	+	+	+
<i>Skeletonema</i> spp. Greville, 1865 ^a	+	+	+	+

Tableau 1 (Suite)

Liste des espèces	32°30'N	29°N	24°30'N	24°N
<i>Striatella</i> spp. C.A. Agardh, 1832 ^a				+
<i>Terpsinoe musica</i> Schmidt, 1890 ^a		+		
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky, 1902	+	+	+	+
<i>Thalassionema</i> spp. Grunow ex Mereschkowsky, 1902	+	+	+	+
<i>Thalassiosira</i> spp. (Cleve, 1873) emend. Hasle, 1973	+	+	+	+
<i>Thalassiothrix longissima</i> Cleve et Grunow, 1880 ^a	+			
<i>Trigonium</i> spp. Cleve, 1868 ^a		+		
Dinoflagellés				
<i>Alexandrium</i> spp. Halim, 1960	+	+	+	+
<i>Amphidinium</i> spp. Claéparède et Lachmann 1859 ^b				+
<i>Ceratium candelabrum</i> (Ehrenberg) Stein, 1883 ^a	+			
<i>Ceratium caudata</i> Saville-Kent 1881 ^b	+			
<i>Ceratium furca</i> (Ehrenberg) Claparède et Lachmann, 1859	+	+	+	+
<i>Ceratium fusus</i> (Ehrenberg) Dujardin, 1841	+	+		+
<i>Ceratium horridum</i> (Cleve) Gran, 1902 ^a			+	
<i>Ceratium lineatum</i> (Ehrenberg) Cleve, 1899	+	+		+
<i>Ceratium macroceros</i> (Ehrenberg) Vanhoffen, 1897 ^b	+			
<i>Ceratium pentagonum</i> Gourret, 1883 ^a		+		
<i>Ceratium</i> spp. Schrank, 1793	+	+	+	
<i>Ceratium tripos</i> (O.F. Muller) Nitzsch, 1817	+	+		+
<i>Dinophysis acuminata</i> Claparède et Lachman, 1859	+	+	+	+
<i>Dinophysis acuta</i> Ehrenberg, 1839 ^a				+
<i>Dinophysis caudata</i> Saville-Kent, 1881	+		+	
<i>Dinophysis infundibulis</i> Schiller, 1928 ^b			+	
<i>Dinophysis rudgei</i> (Murray et Whitting) Abé, 1967			+	+
<i>Dinophysis</i> sp. ^b	+			
<i>Gonyaulax grindleyi</i> Reinecke, 1967				+
<i>Gonyaulax</i> spp. Diesing, 1866	+	+	+	+
<i>Gymnodinium catenatum</i> Graham, 1943 ^b		+		
<i>Gymnodinium</i> spp. Stein, 1878	+	+	+	+
<i>Gyrodinium</i> spp. Kofoïd et Swezy, 1921	+	+	+	+
<i>Heterocapsa circularisquama</i> Stein, 1883	+	+	+	+
<i>Karenia mikimotoi</i> Miyake et Koninami ex oda, 1953 G. Hasen et Moestrup, 2000		+	+	+
<i>Katodinium glaucum</i> (Lebour) Loeblich III, 1965 ^b		+		+
<i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney) Kofoïd et Swezy, 1921 ^b	+	+	+	+
<i>Ostreopsis</i> spp. Schmidt, 1901	+	+	+	+
<i>Oxytoxum mediterraneum</i> Schiller, 1937 ^b				+
<i>Oxytoxum</i> spp. Stein, 1883	+	+	+	+
<i>Oxytoxum tessellatum</i> Koltun, 1967 ^a				+
<i>Preperidinium meunieri</i> (Pavillard) Elbrächter 1993	+			+
<i>Pronoctiluca</i> spp. Fabr-Domergue, 1889		+	+	+
<i>Prorocentrum cf micans</i> Ehrenberg, 1833			+	+
<i>Prorocentrum cf sigmoides</i> Bohm, 1933		+		+
<i>Prorocentrum compressum</i> (Bailey) Abé ex Dodge, 1975 ^a		+		
<i>Prorocentrum gracile</i> Schutt, 1895 ^b		+		
<i>Prorocentrum imarginatum</i> Fukuyo, 1981 ^b	+			
<i>Prorocentrum mexicanum</i> Tafall, 1942 ^a				+
<i>Prorocentrum minimum</i> (Pavillard) Schiller, 1933 ^a			+	+
<i>Prorocentrum rostratum</i> Stein, 1883	+	+	+	+
<i>Prorocentrum triestinum</i> Schiller, 1918 ^b	+			
<i>Protoceratium</i> spp. Bergh, 1881	+	+		+
<i>Protoperidinium areolatum</i> (Peters) Balech, 1974 ^b				+
<i>Protoperidinium bipes</i> (Paulsen) Balech, 1974 ^b	+			
<i>Protoperidinium compressum</i> (Abé) Balech, 1974 ^b			+	
<i>Protoperidinium conicum</i> (Gran) Balech, 1974	+	+	+	+
<i>Protoperidinium diabolus</i> (Cleve) Balech, 1974		+		
<i>Protoperidinium minutum</i> (Kofoïd) Loeblich III, 1970		+		
<i>Protoperidinium oceanicum</i> (VanHoffen) Balech, 1973 ^a			+	
<i>Protoperidinium pyriforme</i> (Paulsen) Balech, 1974		+	+	+
<i>Protoperidinium</i> spp. Bergh, 1881	+	+	+	+
<i>Protoperidinium steinii</i> (Jørgensen) Balech, 1974	+			
<i>Pyrocystis lunula</i> (Schutt) Schutt, 1896 ^a		+		
<i>Pyrophacus</i> spp. Stein, 1883		+	+	+
<i>Scrippsiella</i> spp. Balech ex Loeblich, 1965	+	+	+	+
Coccolithophoridés				
<i>Coccolithus</i> spp. Schwarz, 1894	+	+	+	+
<i>Zygosphaera</i> spp. Kamptner 1936, emend. Heidal, 1982 ^a				+
<i>Discosphaera tubifer</i> (Murray et Blackman) Ostenfeld, 1900	+	+	+	+
<i>Rhabdosphaera claviger</i> Murray et Blackman, 1898		+		
<i>Pleurochrysis</i> spp. Pringsheim 1955, emend. Gayral et Fresnel, 1983 ^a				+

Tableau 1 (Suite)

Liste des espèces	32°30'N	29°N	24°30'N	24°N
Euglénophycées				
<i>Euglena</i> spp. Eherenberg, 1838	+	+	+	+
<i>Eutreptiella</i> spp. Cunha, 1914	+	+	+	+
Silicoflagellés				
<i>Dictyocha fibula</i> Ehrenberg, 1839	+	+	+	+
<i>Dictyauca octonaria</i> Ekrenberg, 1854 ^b		+		
Raphydophycées				
<i>Chatonella</i> spp. Biecheler, 1936	+	+	+	+

^a Espèces recensées uniquement en hiver.

^b Espèces recensées uniquement en été.

Tableau 2

(A) : nombre total d'espèces phytoplanctoniques au niveau de chaque radiale pendant l'hiver et l'été. (B) : résultat de l'analyse de variance (Anova) du nombre total d'espèces entre les radiales et entre les deux saisons.

(A)				
	Radiale I	Radiale II	Radiale III	Radiale IV
Hiver	60	63	73	66
Été	63	61	65	71

(B)				
Variation inter-radiales		Variation saisonnière		
F	p	F	p	
2,575	n.s.	0,020	n.s.	

n.s. : $p \geq 0,05$.

En été 2002, le maximum de richesse spécifique est côtier, localisé à 10 m pour les quatre radiales. Cependant, seule la radiale III présente une différence verticale significative de la richesse spécifique (Tableau 4). Toutefois, le sud reste plus riche en espèces, avec un maximum de 32 taxons, noté à la radiale IV (Fig. 2B). La variabilité spatiale de la richesse spécifique a montré une différence hautement significative (Tableau 3).

L'analyse de la diversité spécifique a montré qu'au niveau des quatre radiales, les valeurs de l'indice de Shannon dépassent généralement 2 bits durant les deux saisons et au niveau de toute la colonne d'eau (Fig. 3A et B). Le maximum de diversité est généralement côtier, noté entre 10 m et 30 m de profondeur au niveau de toutes les radiales à l'exception de la radiale II où le maximum est observé en surface. L'indice maximal de diversité hivernale

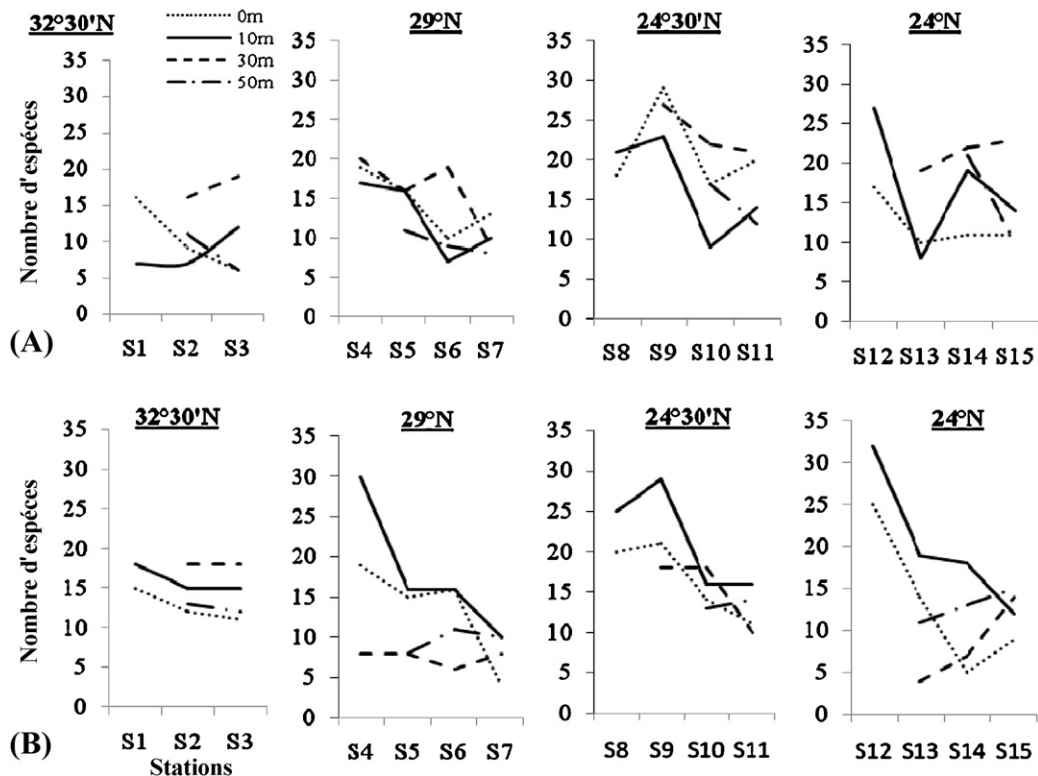


Fig. 2. Variabilité verticale de la richesse spécifique : (A) en hiver et (B) en été.

Tableau 3

Résultats de l'Anova appliquée sur les paramètres de structure des peuplements pour tester la différence entre les stations en hiver et en été.

	Source de variation : stations			
	Hiver		Été	
	F	p	F	p
Richesse spécifique	3,16	**	3,57	**
Diversité spécifique	4,07	***	1,72	n.s.
Densité	0,65	n.s.	0,55	n.s.

n.s. : $p \geq 0,05$; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$.

est de 4,11 bits, celui estival est de 3,93 bits, notés respectivement au niveau des radiales IV et III. L'analyse de variance effectuée pendant les deux saisons n'a pas montré une différence significative de diversité entre les niveaux de profondeur, excepté en été, à la radiale IV (Tableau 4). En revanche, la différence entre les

stations a été, a priori, significative pendant la saison froide (Tableau 3).

Les diagrammes rang-fréquence établis pour chacune des 15 stations pendant chaque saison (Fig. 4) ont montré que, pendant la saison froide, les peuplements de surface (0 et 10 m) ont présenté des profils de stade 2 (maturité du système) au niveau des stations côtières, tandis qu'au large, les DRF montrent plutôt une allure de stade 1 (peuplement juvénile) et une allure caractéristique d'une situation intermédiaire entre les stades 1 et 2 de Frontier. Dans la couche de 30 m, la majorité des stations prennent une allure de stade 2, indiquant une diversité maximale. Vers 50 m, mis à part les stations 6 et 2 qui restent en stade 2, les autres stations ont des profils intermédiaires entre le stade 1 et 2.

Durant la saison chaude, dans les eaux de surface, la majorité des stations sont soit en stade 1 soit en situation intermédiaire entre les stades 1 et 2, excepté pour les

Tableau 4

Résultats de l'Anova appliquée sur les paramètres de structure des peuplements pour tester la différence entre les niveaux bathymétriques par radiale en hiver et en été.

Paramètres	Source de variation : profondeur															
	Hiver								Été							
	Radiale I		Radiale II		Radiale III		Radiale IV		Radiale I		Radiale II		Radiale III		Radiale IV	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Richesse spécifique	2,65	n.s.	1,61	n.s.	1,66	n.s.	1,47	n.s.	6,45	*	2,58	n.s.	1,41	n.s.	1,72	n.s.
Diversité spécifique	0,97	n.s.	0,33	n.s.	2,07	n.s.	0,18	n.s.	1,96	n.s.	1,52	n.s.	2,22	n.s.	4,48	*
Densité	62,98	***	3,72	*	5,27	*	4,07	*	0,071	*	0,68	n.s.	1,13	n.s.	1,13	n.s.

n.s. : $p \geq 0,05$; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$.

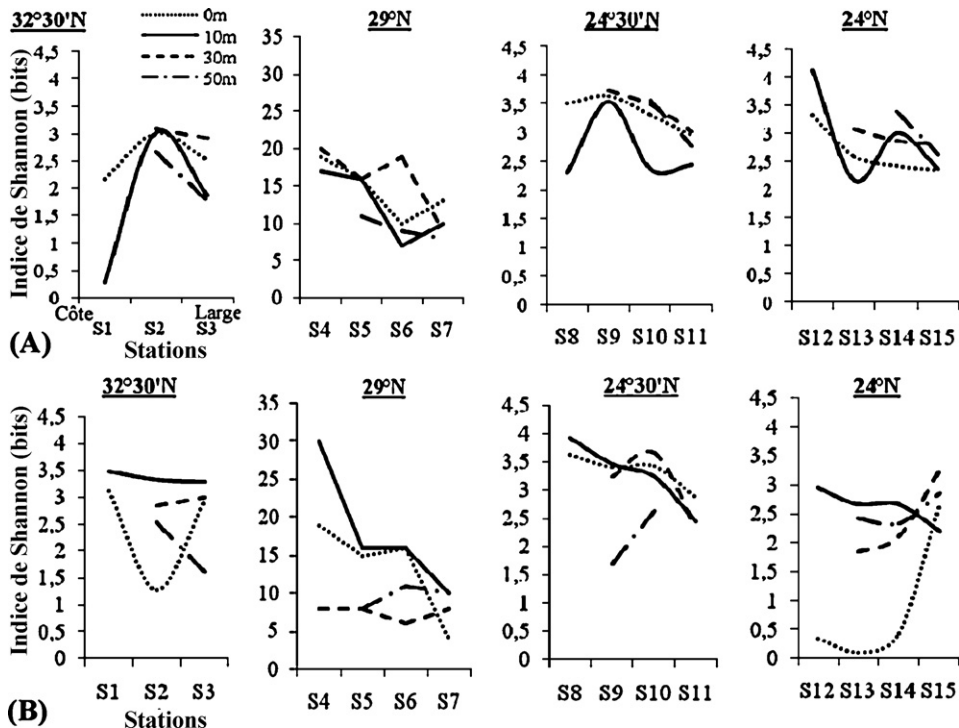


Fig. 3. Variabilité verticale de la diversité spécifique : (A) en hiver et (B) en été.

stations 8, 10 et 15 qui semblent représentatives du stade 2. À 10 m de profondeur, la distinction entre les stations côtières et celles du large est plus marquée. En effet, les stations côtières présentent une allure typique du stade

2 alors que celles du large restent en situation intermédiaire entre les stades 1 et 2. En allant vers le fond (30 et 50 m), la majorité des stations reprennent l'aspect pionnier du stade 1 de Frontier.

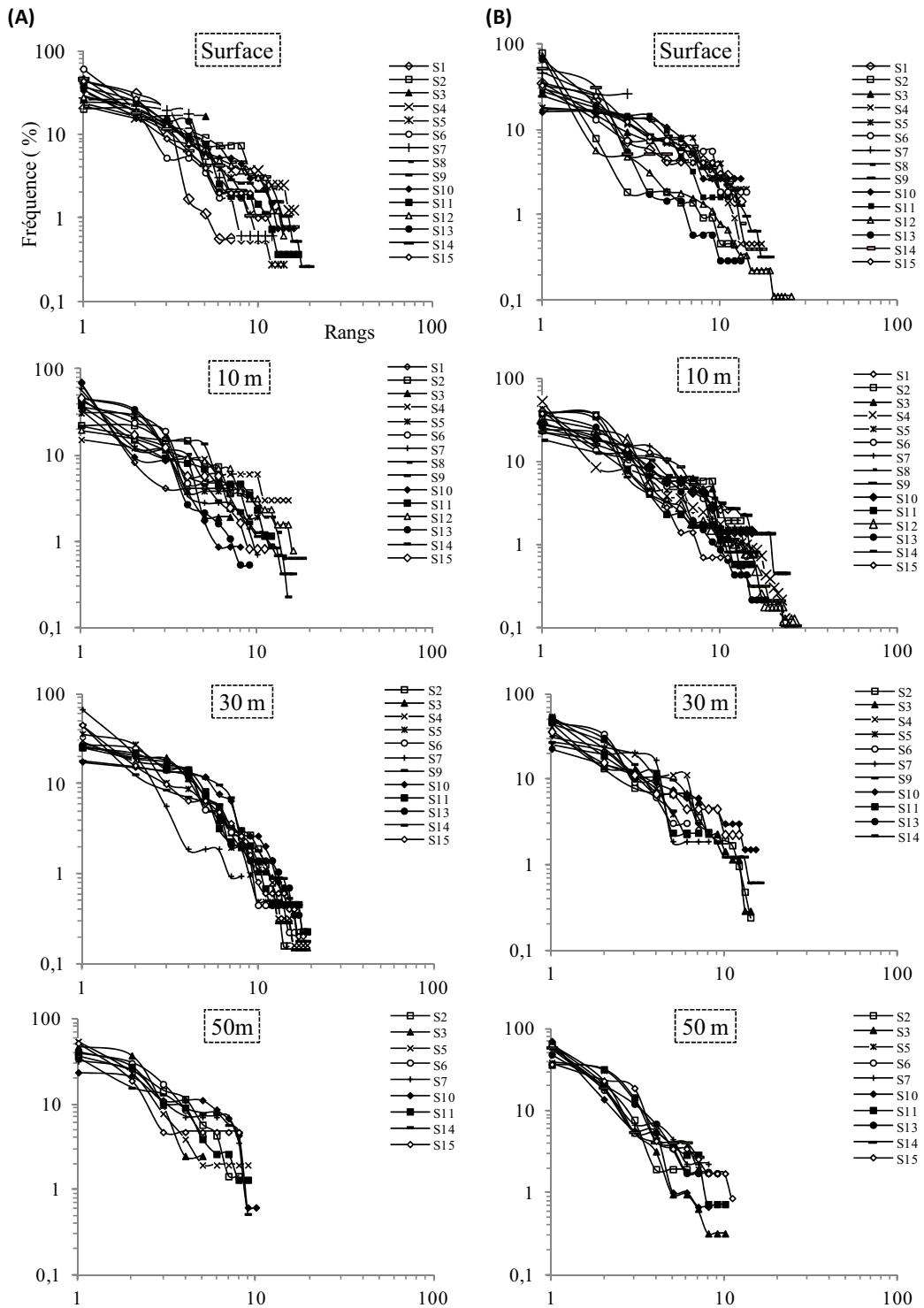


Fig. 4. Diagrammes rang-fréquence du peuplement phytoplanctonique au niveau des stations d'étude par niveau de profondeur : (A) en hiver et (B) en été 2002.

3.2. Distribution spatiale de la densité phytoplanctonique pendant l'hiver et l'été 2002

Pendant la saison froide, les densités algales maximales sont notées à 30 m au niveau des quatre radiales. Au sud, les valeurs dépassent généralement 20 000 cell/L (le maximum est de 68 600 cell/L enregistré au large de la radiale IV) alors qu'au nord, les valeurs fluctuent généralement entre 700 et 10 000 cell/L avec une densité maximale côtière au niveau de la radiale II (68 000 cell/L) (Fig. 5A).

La saison d'été est caractérisée par des maxima côtiers de densités, notés à 10 m pour les quatre radiales, excepté pour la radiale I où le maximum est à 30 m. Au sud, les valeurs varient entre 900 et 165 500 cell/L, alors qu'au nord, les densités micro-algues ne dépassent pas 43 000 cell/L. La forte densité (254 100 cell/L) rencontrée au niveau de la radiale II est due à la prolifération exceptionnelle de *Pseudonitzschia delicatissima* (Fig. 5B).

Statistiquement, aucune différence significative des densités n'est perceptible entre les stations ni en hiver ni en été (Tableau 3). Cependant, une différence significative entre les niveaux de profondeur est observée en hiver dans les quatre radiales alors qu'en été cette différence n'est révélée qu'au niveau de la radiale I (Tableau 4).

3.3. Affinité spatio-temporelle entre les différentes espèces recensées

Le plan F1 × F2 explique 40 %, 43 %, 48 % et 62 % de l'inertie totale en hiver (Fig. 6) et 41 %, 36 %, 51 % et 53 % de l'inertie totale en été (Fig. 7), respectivement en surface, 10 m, 30 m et 50 m de profondeur. Des associations spatiales d'espèces ont été identifiées à différents niveaux de profondeur.

3.3.1. Situation hivernale

Les stations de la zone sud, principalement celles de la radiale IV, sont nettement démarquées dans les couches superficielles (0 et 10 m). La station côtière 12 (Groupe I) est caractérisée par une forte abondance de dinoflagellés principalement *Dinophysis acuminata*, *Ceratium lineatum* et *Prorocentrum* spp. Les stations du large 14 et 15 (Groupe II), caractérisées par leurs fortes densités algales, sont marquées par une dominance des espèces d'eaux froides *Rhizosolenia* et *Melosira* et particulièrement les espèces du genre *Gymnodinium*, dont la majorité est côtière. La présence de ces dernières dans ces stations pourrait témoigner d'une dérive des eaux littorales vers le large.

Dans les couches profondes (30 et 50 m), les stations de la zone nord sont plus distinguées dans le plan de projection (Groupes I et II). Elles sont caractérisées par une forte abondance des espèces *Asterionellopsis glacialis* et *Thalassionema nitzschioides*, espèces d'eaux froides, considérées comme de principaux marqueurs de l'upwelling. La station 7 située au large est, en outre, marquée à 50 m par une abondance d'*Alexandrium* spp.

Le reste des stations constituant le groupe II en surface et le groupe III aux autres strates semble présenter des caractéristiques floristiques similaires.

3.3.2. Situation estivale

Un gradient nord-sud est nettement visible aux différents niveaux de la colonne d'eau. Inversement à la saison froide, les stations de la zone nord se distinguent plus dans les couches superficielles alors que celles de la zone sud se démarquent en profondeur.

Dans les couches superficielles, les stations des radiales nord (Groupe I) sont marquées par un développement des dinoflagellés : *D. acuminata*, *Prorocentrum* spp., *Alexandrium*, *Heterocapsa circularisquama*, *Ceratium furca* et *Protoperdinium*. La majorité de ces espèces, dont la

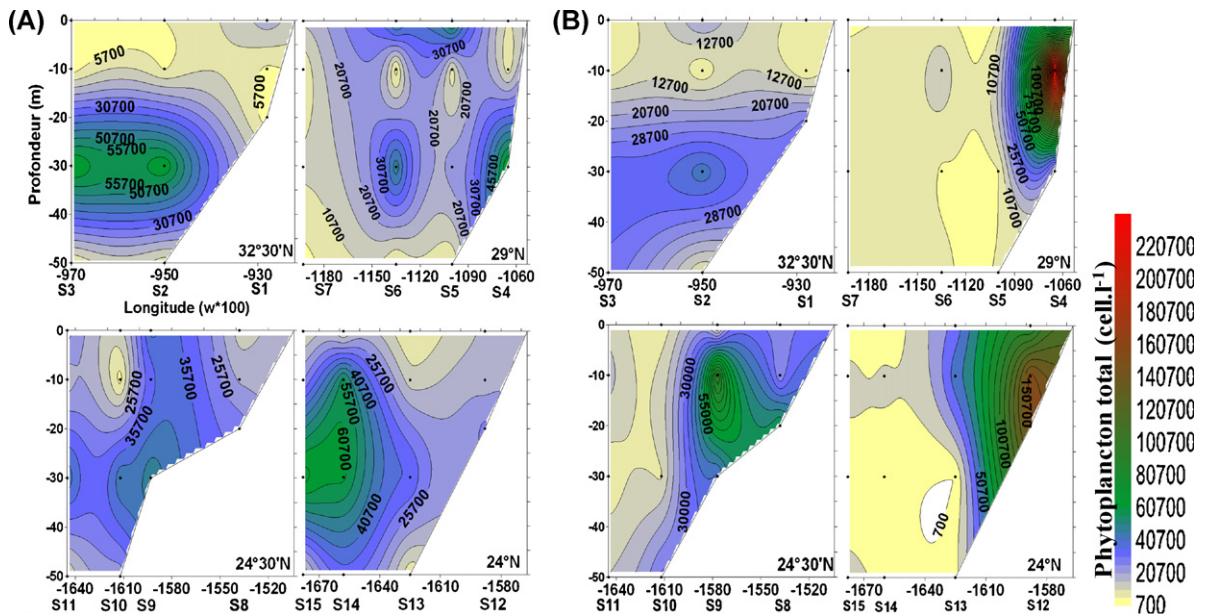


Fig. 5. Variabilité verticale et côte-large des densités totales du phytoplancton : (A) en hiver et (B) en été.

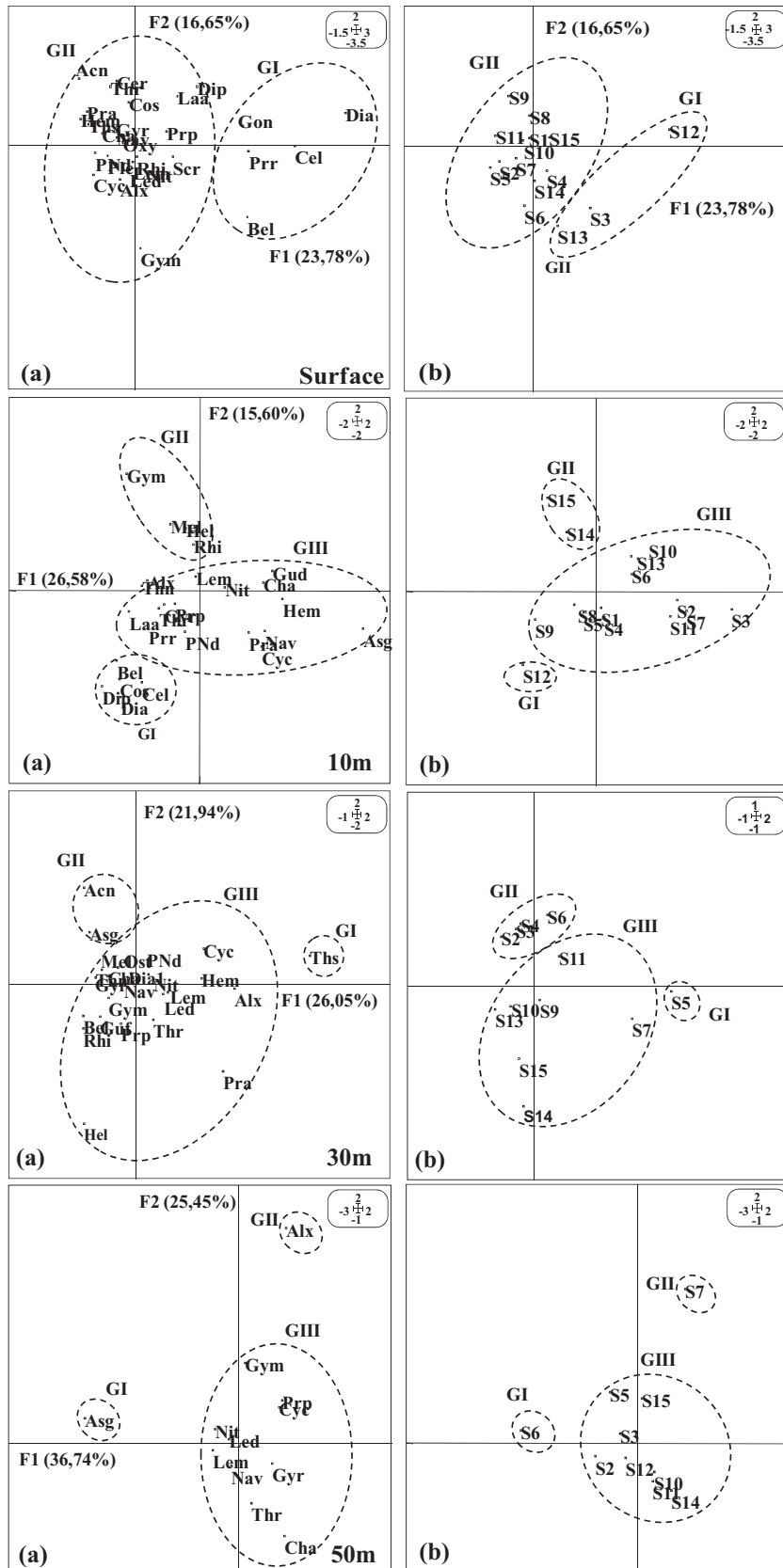


Fig. 6. Projection des points espèces (a) et stations (b) sur le plan factoriel F1 x F2 par niveau de profondeur (hiver 2002).

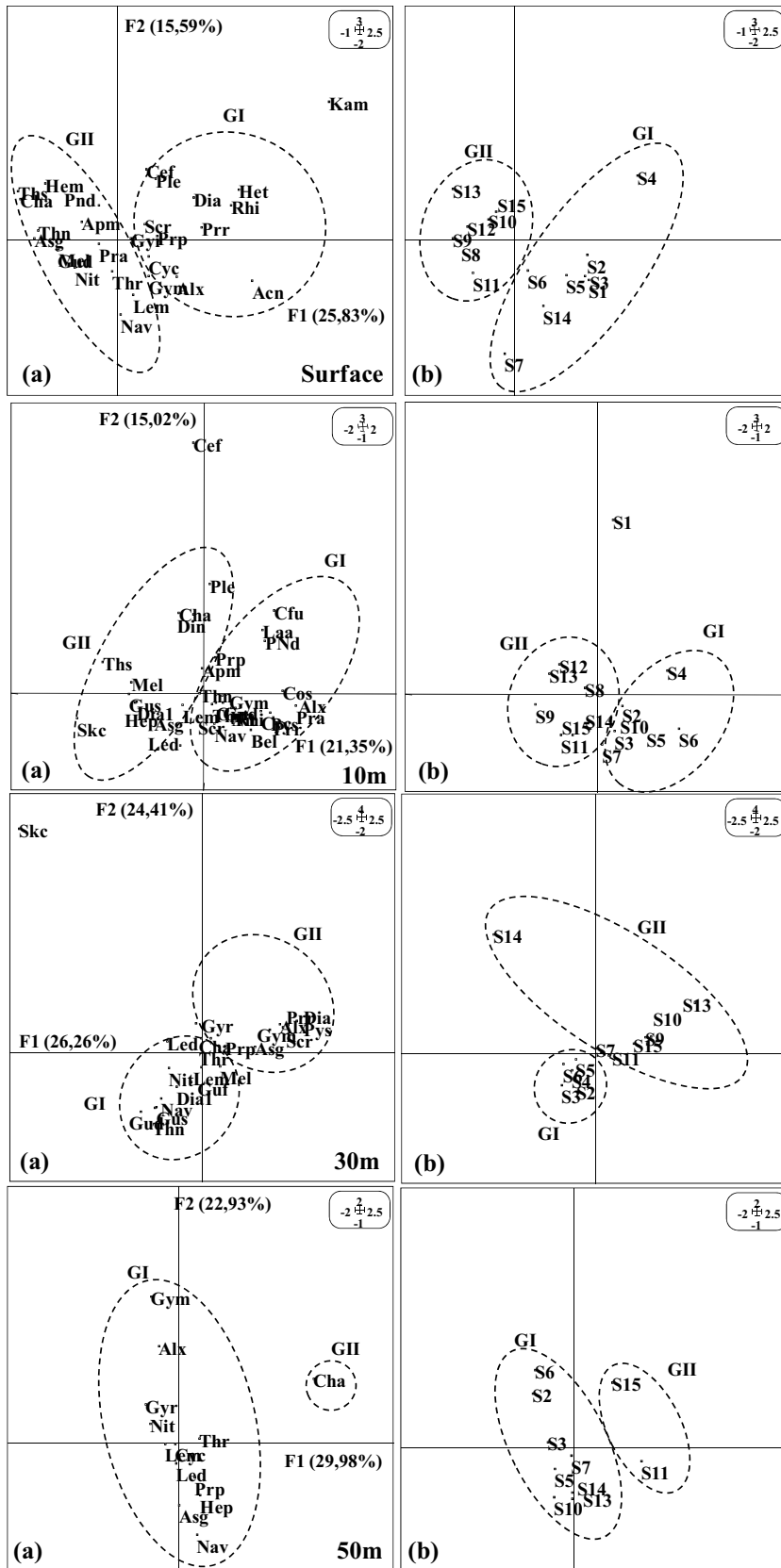


Fig. 7. Projection des points espèces (a) et stations (b) sur le plan factoriel F1 × F2 par niveau de profondeur (été 2002).

concentration a été assez importante, sont potentiellement toxiques et/ou ichthyotoxiques. Les stations des radiales sud (Groupe II) sont, en revanche, caractérisées par une dominance des diatomées accompagnatrices de la remontée des eaux froides. Il s'agit essentiellement des espèces pélagiques (*Leptocylindrus minimus*, *Leptocylindrus danicus* et *Chaetoceros* spp.), benthiques à tycho-pélagiques (*Melosira*, *Cylindrotheca clostrium*, *Thalassiosira*, et *Nitzschia*) et néritiques d'eaux froides (*A. glacialis* et *Thalassionema nitzschioides*).

Dans les couches profondes et particulièrement à 30 m, les espèces *Leptocylindrus minimus*, *Leptocylindrus danicus*, *Chaetoceros* spp., *Melosira* et *Nitzschia* caractérisent les stations du nord. Celles du sud sont, en revanche, marquées par la présence des dinoflagellés (*Protoperidinium*, *Alexandrium* et *Scrippsiella*). À 50 m, la composition phytoplanctonique des stations est plus homogène avec un léger détachement des stations sud 11 et 15 (Groupe II), dû à une abondance de *Chaetoceros* spp.

4. Discussion et conclusion

Les radiales prospectées au cours de ce travail sont situées sur les principaux centres actifs d'upwelling le long du plateau continental. La variation spatio-temporelle de la remontée des eaux profondes contrôle la structure et l'abondance des communautés phytoplanctoniques dans chaque écosystème.

L'étude de la composition spécifique du peuplement du phytoplancton des quatre radiales prospectées (32°30'N, 29°N, 24°30'N et 24°N) à différents niveaux (surface, 10, 30 et 50 m de profondeur), en hiver et en été 2002, nous a permis de recenser 142 taxons répartis en six groupes. Quatre-vingt-six taxons sont des Diatomées, 54 des Dinoflagellés, cinq des Coccolithophoridés, deux des Euglénophycées, deux des Silicoflagellés et un Raphidophycé.

Les diatomées dominent largement le peuplement phytoplanctonique avec plus de 84 % du total, et ce aux différents niveaux de la colonne d'eau échantillonnés. Les dinoflagellés viennent au second plan, avec généralement 10 %. Ce résultat corrobore celui de Somoue [4], qui a montré que les diatomées constituent plus de 70 % de la communauté phytoplanctonique à chaque niveau de profondeur échantillonné de la zone comprise entre Cap Blanc et Cap Boujdor. Selon [17–19], le rapport diatomées/dinoflagellés dépend étroitement du brassage vertical de la colonne d'eau qui favorise le développement des diatomées. La croissance des dinoflagellés étant, au contraire, associée à une stratification de la colonne d'eau. Ainsi, les diatomées prolifèrent de préférence dans les milieux fertiles, vu leur grand pouvoir compétitif, vis-à-vis de l'utilisation des nutriments, par rapport aux autres groupes phytoplanctoniques [20].

L'analyse de la richesse et de la diversité des zones prospectées a montré que les peuplements côtiers sont les plus structurés et riches en espèces aussi bien en hiver qu'en été 2002. L'exception est faite en été, à 24°N, où les peuplements, aux différents niveaux de la colonne d'eau, étaient plus équilibrés au large. Près de la côte, la faible diversité spécifique enregistrée au niveau de cette radiale

est due à une forte poussée de *Melosira* et *Chaetoceros*. La variation spatiale de ces deux indices de structure du peuplement (richesse et diversité) a montré des différences significatives entre les stations prospectées. En effet, les fortes valeurs sont observées dans les stations des radiales sud (24°30'N et 24°N) pendant les deux saisons. La variation verticale dans chaque radiale a, en revanche, révélé une homogénéité entre les différents niveaux bathymétriques.

L'examen des diagrammes rang-fréquence obtenus pour toutes les stations aux différents niveaux de la colonne d'eau permet de les situer par rapport aux trois stades de Frontier. En effet, les DRF ont montré que pendant les deux saisons, les peuplements fluctuent spatialement autour du stade 1, stade 2 et des stades intermédiaires entre les deux, avec une absence du stade 3 qui indique un état de maturité maximale du peuplement. En hiver 2002, les peuplements de surface présentent un stade 2, indiquant un état de maturité en milieu côtier, alors qu'au large, les peuplements sont en stade juvénile (stade1). Vers 30 m, l'ensemble des stations prennent le stade 2. En été 2002, les peuplements ont généralement tendance à se maintenir entre le stade juvénile (stade 1) et dans un état plus ou moins proche de l'état de maturité (stade2). Le stade 2 semble, en revanche, s'établir à 10 m au niveau des stations côtières.

En termes de densité phytoplanctonique, sa variabilité spatio-temporelle aux différentes radiales a révélé des maxima estivaux enregistrés principalement près de la côte durant les deux saisons. L'exception est faite en hiver à 32°30'N et à 24°N, où les densités phytoplanctoniques maximales étaient notées vers le large. La densité hivernale élevée rencontrée au large de la radiale 24°N pourrait être expliquée par la présence d'un filament provoqué par des courants chauds au niveau de la baie de Dakhla [21], favorisant l'exportation des eaux froides riches en nutriments vers le large de la radiale. Cependant, Somoue [4], a signalé que cette forte concentration algale peut être expliquée par une remontée d'eaux froides au large de Dakhla.

En outre, la forte productivité estivale côtière s'explique par l'activité intense de l'upwelling côtier en été par rapport à l'hiver, au niveau des différentes radiales [22,23]. Cette forte activité de résurgence a été confirmée par l'analyse de la variabilité verticale des densités du phytoplancton au niveau de chaque radiale, qui a révélé l'absence de différence significative entre les niveaux échantillonnés, dénotant une certaine homogénéité du phytoplancton due à un fort mélange vertical de la masse d'eau. En revanche, en hiver, la variation verticale des densités était significativement différente, avec des maxima enregistrés à 30 m de profondeur aux quatre radiales. Cela peut être expliqué par la faible activité de résurgence en cette période le long de la côte atlantique marocaine [23].

Généralement, les densités phytoplanctoniques sont élevées dans le sud de la zone d'étude (radiales 24°30'N et 24°N), bien que la variation inter-stations n'était pas assez significative. En effet, la zone sud (26°N–24°N) se caractérise par un upwelling plus intense que celui du nord (32°30'N–28°N) contribuant à une production

primaire plus élevée [3,24,25]. Il est à noter par ailleurs, que la zone nord (29°N–28°N) est soutenue par un intense processus de reminéralisation qui constitue une source importante d'enrichissement en éléments minéraux en période estivale [26]. Cela a été confirmé au niveau de la radiale 29°N, qui a révélé une forte densité côtière marquée par un bloom de *Pseudonitzschia* spp. D'après Parsons et Dortch [27], ces espèces se développent en priorité dans les milieux trop fertiles dont l'enrichissement en éléments minéraux est principalement dû à la reminéralisation de la matière organique, suggérant une production régénérée de phytoplancton [28].

L'analyse factorielle des densités du phytoplancton nous a permis de mettre en évidence différentes associations spatio-temporelles d'espèces phytoplanctoniques selon leurs affinités. Certaines de ces associations ont témoigné de la présence de la remontée des eaux froides au niveau des secteurs prospectés.

Pendant la saison d'hiver, la distinction des stations de la radiale sud 24°N dans les couches superficielles (0–10 m) est due à une abondance des dinoflagellés à la côte, indiquant des masses d'eaux chaudes à faible turbulence [29,30] et la coexistence, au large, des espèces d'eaux froides pélagiques (*Rhizosolenia*) et benthiques (*Melosira*) et des espèces côtières (*Gymnodinium*). Cette distribution des espèces semble témoigner d'une dérive des eaux de résurgence vers le large.

Par ailleurs, dans les couches profondes (30–50 m), les stations du nord sont marquées par une abondance de *Thalassionema nitzschioides* et *A. glacialis*, espèces indicatrices de la résurgence des eaux profondes [31,32]. Leur localisation en profondeur témoigne de la faible activité d'upwelling dans la zone nord.

Pendant la saison chaude, un gradient nord-sud est bien visible aux différents niveaux de la colonne d'eau. Les stations du sud ont été caractérisées, dans les couches superficielles, par une abondance des espèces *Melosira*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros*, *Leptocylindrus minimus*, *A. glacialis* et *Nitzschia*, qui constituent un mélange entre formes benthiques et pélagiques d'eaux froides. Ces dernières ont été mentionnées par plusieurs auteurs [33–38] comme caractéristiques des périodes d'upwelling. Leur localisation en surface est due au fort mélange vertical, mettant en évidence un upwelling de forte intensité. En profondeur, les stations sud ont été plutôt marquées par la présence des dinoflagellés.

Un schéma inverse s'observe pour les stations du nord. En effet, ces dernières se caractérisent par un développement de dinoflagellés (*Protoperdinium*, *Alexandrium* et *Scrippsiella*) en surface, indiquant une faible turbulence des masses d'eaux superficielles [29,30], et une abondance d'espèces d'upwelling (*Chaetoceros* spp., *Leptocylindrus minimus* et *Nitzschia*) en profondeur signalant une faible intensité de résurgence.

Les résultats de l'analyse factorielle des correspondances confirment ce qui a été observé dans l'analyse descriptive saisonnière, verticale et côte-large du peuplement phytoplanctonique. Ainsi, l'activité de l'upwelling détermine en grande partie la variabilité spatio-temporelle qualitative et quantitative des peuplements algaux des écosystèmes étudiés.

Les radiales sud, particulièrement la radiale 24°N, s'avèrent plus productives que celles du nord, notamment en été où l'intensité d'upwelling est plus importante. Il faut noter, par ailleurs, que bien que la zone nord, située entre 28°N et 29°N, soit sous l'influence d'eaux upwellées moins riches en nutriments (origine de la remontée ne dépassant pas 75 m [3]), elle est, cependant, enrichie par des processus intenses de reminéralisation [26] témoignant de l'effet non négligeable de ces derniers dans la productivité de la zone.

En outre, l'analyse des affinités spatio-temporelles entre les principales espèces phytoplanctoniques a montré que les espèces *Melosira*, *Thalassionema nitzschioides*, *A. glacialis*, *Chaetoceros*, *Leptocylindrus minimus* et *Nitzschia* peuvent être considérées comme de principales indicatrices d'upwelling dans les écosystèmes étudiés. L'étude réalisée sur les écosystèmes d'upwelling au niveau de Cap Blanc (côte NO africaine) et sur la côte du Pérou (15°S) [39] a montré que les peuplements phytoplanctoniques de ces régions étaient dominés par *Thalassiosira*, *Chaetoceros*, *Rhizosolenia* et *Nitzschia*. Ces espèces sont, en outre, les plus citées dans la littérature comme dominantes dans les régions d'upwellings côtiers [40,41].

Déclaration d'intérêts

Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflits d'intérêts en relation avec cet article.

Remerciements

Les auteurs remercient toute l'équipe du laboratoire d'océanographie biologique de l'Institut National de Recherche Halieutique (INRH, centre de Casablanca, Maroc) pour l'aide très efficace et pour l'appui logistique apportée à la réalisation de ce travail. Nous ne manquons pas de remercier tout l'équipage qui a participé aux campagnes d'échantillonnage à bord du Navire Al Amir Moulay Abdellah.

Références

- [1] D. Berrada, F. Berrada, A. Benzekri, E. Jabry, Évolution saisonnière des peuplements phytoplanctoniques dans le lac-réservoir El Kansera (Maroc), en relation avec certains paramètres abiotiques et biotiques, *Hydrocol. Appl.* 12 (1–2) (2000) 207–231.
- [2] D. Blasco, M. Estrada, B. Jones, Relations between the phytoplankton distribution and composition and the hydrography in the upwelling region near Cabo Corbeiro, *Deep-Sea Res.* 27 (1980) 799–821.
- [3] K.H. Brink, B.H. Jones, J.C. Van Leer, C.N.K. Mooers, D.W. Stuart, M.R. Stevenson, R.C. Dugdale, G.W. Heburn, Physical and biological structure and variability in an upwelling center off Peru near 15°S during March 1977, in: F.A. Richards (Ed.), *Coastal upwelling*, American Geophysical Union, Washington, DC, 1980, pp. 473–495.
- [4] L. Somoue, Structure des communautés planctoniques de l'écosystème pélagique de l'atlantique sud marocain entre Cap Boujor et Cap Blanc (26°30–21°N), Thèse Doct. Océanogr., Univ. Hassan II. Ain Chock, 2004, 211 p.
- [5] A. Maskaoui, A. Orbi, K. Hilmi, S. Zizah, J. Larissi, M. Talbi, L'upwelling de la côte atlantique du Maroc entre 1994 et 1998, *C. R. Geoscience* 337 (2005) 1518–1524.
- [6] H. Utermöhl, Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik, *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 9 (1958) 1–38.
- [7] G. Tregouboff, M. Rose, *Manuel de planctologie méditerranéenne* : I & II, 1, CNRS, Paris, 1957, pp. 1–181.
- [8] C.R. Tomas, *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*, Academic Press, Inc., San Diego, 1996, pp. 1–858.

- [9] M. Ricard, Atlas du phytoplancton, Volume 2, in: Diatomophycées, Éditions du CNRS, Paris, 1987.
- [10] E. Nezan, G. Piclet, Guide pratique à l'usage des analyses du phytoplancton. Ifremer, Direction de l'Environnement et de l'Aménagement du Littoral, 1996, 66 p.
- [11] G. Drebes, M. Elbrachter, A checklist of planktonic diatoms and dinoflagellates from Helgoland and List (Sylt), German Bight. Bot. Mar. 19 (1976) 75–83.
- [12] E. Balech, Los dinoflagelados del Atlantico sudoccidental, Instituto Español de Oceanografía. No. 1, Madrid, 1988, 310 p.
- [13] C.E. Shannon, W. Weaver, The mathematical theory of communication Urban, Univ. Illinois Press, Illinois, 1949, 125 p.
- [14] A. Iltis, Phytoplancton des eaux natronées du Kamen (Tchad). VII. Structure des peuplements, Cah. Orstom Ser. Hydrobiol. 8 (1) (1974) 51–76.
- [15] S. Frontier, Utilisation des diagrammes rangs-fréquence dans l'analyse des écosystèmes, J. Rech. Oceanogr. 1 (3) (1976) 35–48.
- [16] J.P. Benzécri, L'Analyse des Données, Tome 1 : La Taxinomie, Tome 2 : L'Analyse des Correspondances, Dunod, Paris, 1973.
- [17] R. Margalef, M. Estrada, D. Blasco, Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence, in: D.L. Taylor, H.H. Seliger (Eds.), Toxic Dinoflagellate Blooms, Elsevier, North Holland Inc, 1979, pp. 89–94.
- [18] A.F. Rios, F. Fraga, F.G. Figueiras, F.F. Pérez, New and regenerated production in relation to the proliferations of diatoms and dinoflagellates in natural conditions, in: P. Lassus, G. Arzul, E. Erard-Le Denn, P. Gentien, C. Marcaillou-Le Baut (Eds.), Harmful Marine Algal Blooms - Proliférations d'algues nuisibles, Lavoisier, Paris, France, 1995, pp. 663–668.
- [19] T.J. Smayda, C.S. Reynolds, Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms, J. Plankton Res. 23 (5) (2001) 447–461.
- [20] R. Margalef, Perspectives in ecological theory, Univ. Chicago Press, Chicago, 111, 1968, 111 p.
- [21] B. Wauthy, Introduction à la climatologie du golfe de Guinée, Oceanogr. Trop. 18 (1983) 103–138.
- [22] R.H. Parrish, A. Bakum, D.M. Husby, C.S. Nelson, Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction, in: G.D. Sharp, J. Csirke (Eds.), Proc. Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources, 291, FAO Fish. Rep, San Jose, Costa Rica, 1983, pp. 731–778.
- [23] A. Makaoui, Étude de l'upwelling côtier de la côte atlantique marocaine (Aspects hydrologiques et sédimentologiques, Thèse Doc. Océanogr. Fac. Ben M'sik. 2008, 131 p.
- [24] H.J. Minas, L.A. Codispoti, R.C. Dugdale, Nutrient and primary production in the upwelling region of Northwest Africa, Rap. Cons. Int. Explor. Mer 180 (1982) 148–183.
- [25] D. Binet, Dynamique du plancton dans les eaux côtières ouest-africaines : écosystèmes équilibrés et déséquilibrés, in: P. Cury, C. Roy (Eds.), Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement, ORSTOM, Paris, 1991, pp. 117–136.
- [26] P. Le Corre, P. Treguer, Contribution à l'étude de la matière organique dissoute dans l'eau de mer. Caractéristiques chimiques du golfe de Gascogne et des upwellings de l'Afrique du nord-ouest, Thèse, Université de Bretagne Occidentale. 1976, 490 p.
- [27] M.L. Parsons, Q. Dortch, Sedimentological evidence of an increase in *Pseudonitzschia* (Bacillariophyceae) abundance in response to coastal eutrophication, Limnol. Oceanogr. 47 (2) (2002) 551–558.
- [28] S. Loureiro, C. Jauzein, E. Garcés, Y. Collos, J. Camp, D. Vaqué, The significance of organic nutrients in the nutrition of *Pseudonitzschia delicatissima* (Bacillariophyceae), J. Plankton. Res. 23 (2008) 399–410.
- [29] P.J. Havskum, E. Berdalet, Effect of turbulence on sedimentation and net sedimentation growth of the dinoflagellate *Ceratium tripos* and interactions with its predator, *Fragilidium subglobosum*, Limnol. Oceanogr. 50 (5) (2005) 1543–1551.
- [30] J.M. Sullivanand, E. Swift, Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates, J. Phycol. 39 (2003) 83–94.
- [31] H. Hong, F. Chai, C. Zhang, B. Huang, Y. Jiang, J. Hu, An overview of physical and biogeochemical processes and ecosystem dynamics in the Taiwan Strait, Cont. Shelf. Res. 31 (2011) S3–S12.
- [32] D. Zúñiga, F. Alonso-Pérez, C.G. Castro, B. Arbones, F.G. Figueiras, Seasonal contribution of living phytoplankton carbon to vertical fluxes in a coastal upwelling system (Ria de Vigo, NW Spain), Cont. Shelf. Res. 31 (5) (2011) 414–424.
- [33] R. Desrosieres, Observations sur le phytoplancton superficiel de l'océan indien oriental, Cah. ORSTOM. Oceanogr. 3 (1965) 31–37, 28.
- [34] G. Schuette, H.J. Schrader, Diatom taphocoenose in the coastal upwelling area of southwest Africa, Mar. Micropaleontol. 6 (1981) 131–155.
- [35] H.J. Schrader, Diatom biostratigraphy and laminated diatomaceous sediments from the Gulf of California Deep-Sea Drilling Project leg 64, in: J.R. Moore, P.D. Rabinowitz, et al. (Eds.), Initial Reports of the D.S.D.P. LXIV, part 2. US, Government Printing Office, Washington, 1984, pp. 973–981.
- [36] H.J. Schrader, Peruvian coastal primary palaeo-productivity during the last 200,000 years, in: C.P. Summerhayes, W.L. Prell, K.C. Emeis (Eds.), Upwelling systems: evolution since the Early Miocene, 64, Geological Society Special Publication, 1992, pp. 391–409.
- [37] F. Abrantes, Diatom assemblages as upwelling indicators in surface sediments off Portugal, Mar. Geol. 85 (1988) 15–39.
- [38] B. Casas, M. Varela, A. Bode, Seasonal succession of phytoplankton species on the coast of A Coruña (Galicia, northwest Spain), Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 15 (1–4) (1999) 413–429.
- [39] M. Estrada, D. Blasco, Phytoplankton assemblages in coastal upwelling areas, Simp. Int. Afr. Inst. Inv. Pesq. Barcelona I (1985) 379–402.
- [40] R. Margalef, Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment, Oceanol. Acta 1 (1978) 493–509.
- [41] F. Kobayashi, K. Takahashi, Distribution of diatoms along the equatorial transect in the western and central Pacific during the 1999 La Nina conditions, Deep-Sea Res II 49 (2002) 2801–2821.