

# PRODUCTION PRIMAIRE, NITRATE ET NITRITE DANS L'ATLANTIQUE TROPICAL

## I. — DISTRIBUTION DU NITRATE ET PRODUCTION PRIMAIRE

ALAIN HERBLAND ET BRUNO VOITURIEZ

*Océanographes O.R.S.T.O.M.*  
*C.R.O., B.P. V 18, Abidjan, Côte d'Ivoire*

### RÉSUMÉ

*La structure verticale des différents paramètres liés à la production primaire dans l'Atlantique tropicale orientale montre qu'il existe un décalage quasi permanent entre la pycnocline et la « nitratocline » (zone à fort gradient de nitrate). Le sommet de la nitratocline sépare la zone euphotique en deux couches : la couche profonde à lumière limitante et la couche supérieure à sels nutritifs limitants.*

*Il existe une bonne corrélation entre la profondeur du sommet de la nitratocline et la valeur de la production primaire intégrée ( $r = -0.87$ ). La profondeur du sommet de la nitratocline coïncide exactement avec celle du début de la sous-saturation en oxygène, si bien que l'on peut à partir d'un profil vertical d'oxygène déterminer le niveau de la nitratocline et évaluer de façon satisfaisante la production primaire dans la colonne d'eau considérée.*

### ABSTRACT

*In the tropical areas of the eastern Atlantic Ocean, the called « typical tropical structure » is characterized by a mixed layer exhausted in nitrate. In such situations the following vertical stratification of the parameters of the primary production occurs (fig. 2 and 5) :*

*Pycnocline and « phosphatocline »  
Oxygen maximum  
« Nitratocline » (gradient of nitrate)  
Primary Production maximum  
Nitrite primary maximum  
Subsuperficial oxygen minimum*

*The distance between the top of the pycnocline and the top of the nitratocline can reach 30 meters (fig. 2) and the nitratocline has a particular ecological significance :*

*1 - - The top of the nitratocline divides the euphotic zone into two layers : the upper layer is exhausted in nitrate and nutrient limited, the deeper one is light limited. The top of the nitratocline is the level where the new primary production is maximum (fig. 2) and where the light conditions are such as the vertical nutrient flux balances the nutrient uptake.*

*2 — A good correlation ( $r = 0.87$ ) exists between the depth of the nitratocline and the primary production integrated over the water column (fig. 3) and it is possible to evaluate the primary production from the vertical nitrate distribution.*

3 — When the nitratocline deepens the new production decreases (fig. 4) and the upward vertical nutrient flux must also decrease.

4 — The distance between the phosphatocline and the nitratocline corresponds to the difference of the remineralization processes of phosphorus and nitrogen.

5 — The top of the nitratocline coincides exactly with the 100 % oxygen saturation level (fig. 6) so that the vertical distribution of oxygen can be used to determine the integrated primary production in the eastern tropical Atlantic Ocean (fig. 7).

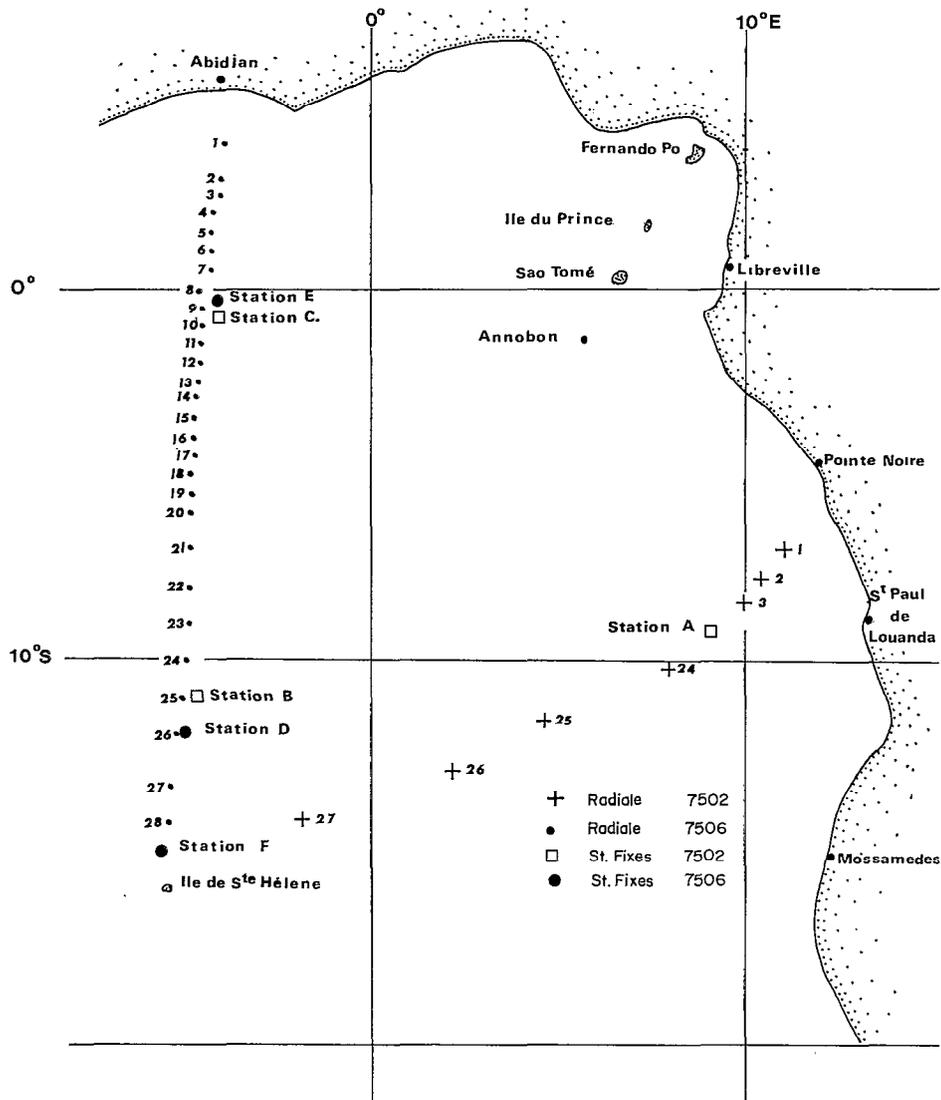


Fig. 1. — Position des stations pendant les campagnes 7502 et 7506 du N.O. «CAPRICORNE». Position of the stations during the cruises 7502 (Feb. 1975) and 7506 (July-August 1975) of the R/V «CAPRICORNE».

1. INTRODUCTION

Dans l'océan tropical, la couche homogène est généralement épuisée en nitrate alors qu'elle contient encore du phosphate et du silicate. Cette situation tropicale typique s'oppose aux situations d'upwelling où le nitrate est présent en surface. L'absence de nitrate dans la couche homogène a conduit DUGDALE (1967) à proposer un modèle théorique de la limitation de la production primaire par le nitrate; il conçoit la zone euphotique comme un système à deux couches : une couche supérieure où l'azote est limitant et une couche inférieure où la lumière est limitante. On a l'habitude, comme EPPLEY *et al.* (1973), de faire coïncider la couche épuisée en nitrate avec la couche homogène, et la pycnocline avec la couche où la lumière est limitante. Or VOITURIEZ et DANDONNEAU (1974) ont montré que dans le Dôme de Guinée l'équilibre entre les processus physiques et biologiques provoquait une stratification caractéristique des paramètres liés à la production primaire (sels nutritifs, oxygène et chlorophylle) et en particulier un décalage permanent entre la pycnocline et la nitratocline (zone à fort gradient de nitrate).

L'étude de la nitratocline et de sa signification écologique dans diverses régions de l'Atlantique tropical fait l'objet du présent article.

2. MÉTHODES

Les données ont été recueillies lors des campagnes 7502 et 7506 du N.O. « CAPRICORNE » faites à deux saisons opposées, caractérisées respectivement par l'absence en février et la présence en juillet-août d'un upwelling équatorial. Les campagnes comportaient des radiales descriptives sans mesure de production et 6 points fixes de 3-4 jours dans des situations pycnoclinales variées avec des mesures de production (fig. 1).

Un échantillonnage serré (tous les 5 mètres) a été réalisé dans la pycnocline de manière à bien préciser les niveaux caractéristiques des différents paramètres. Température, salinité et oxygène ont été mesurés avec une sonde STDO (Bissett-Berman) couplée à une rosette de 12 bouteilles dont la fermeture était commandée depuis le pont; l'oxygène était également mesuré à chaque niveau par la méthode de Winkler. Les sels nutritifs ont été analysés par auto-analyseur (Technicon). La chlorophylle « a » était mesurée par fluorimétrie après extraction (HERBLAND et VOITURIEZ, 1976). La production primaire était mesurée *in situ* à 8-10 niveaux avec un temps d'incubation de 8 heures, par la technique du carbone 14. Les comptages de radio-activité étaient réalisés à bord avec un compteur à scintillation liquide (Beckman).

Quatre des six points fixes correspondaient à une situation tropicale typique définie par l'existence d'une couche homogène épuisée en nitrate : la

station A (croisière 7502, à 9°30' S et 9°30' E) dans le Dôme d'Angola; la station B (croisière 7502, à 11° S et 5°30' W); la station C (croisière 7502, à 0°30' S et 4°30' W) à l'équateur et la station D (croisière 7506, à 12° S et 5°30' W). Les deux autres stations fixes correspondaient à des situations d'upwelling (stations E à l'équateur en période d'upwelling et station F dans la dérive de Benguela). Elles ne seront pas prises en compte dans cette étude qui ne traite que des situations tropicales typiques.

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. Pycnocline et nitratocline

L'écart entre le sommet de la pycnocline et le sommet de la nitratocline mis en évidence dans le Dôme de Guinée a été retrouvé dans la plupart des

TABEAU I

La profondeur de la nitratocline a été définie par l'épaisseur de la couche épuisée en nitrate ( $NO_3-N < 0.1 \mu g/l$ ). La profondeur de la pycnocline a été définie graphiquement à partir des profils de densité tirés des mesures de la sonde STDO

*The depth of the « nitratocline », has been defined by the thickness of the nitrate depleted layer ( $NO_3-N < 0.1 \mu g/l$ ). The depth of the pycnocline has been defined from the vertical density profiles calculated with STDO probe data*

Campagne (n°)	Station (n°)	Profondeur Pycnocline (m)	Profondeur Nitratocline (m)	Différence Pycno-Nitrato (m)
7502	A	15 ( $\sigma = 4,5$ )	20 ( $\sigma = 5,2$ )	-5
	B	32 ( $\sigma = 5,3$ )	66 ( $\sigma = 5,8$ )	-33
	C	17 ( $\sigma = 2,2$ )	40 ( $\sigma = 5,1$ )	-23
	24	15	20	-5
	25	27	37	-10
	26	28	45	-17
7506	27	40	60	-20
	D	76 ( $\sigma = 4,8$ )	80 ( $\sigma = 0$ )	-4
	1	35	45	-10
	2	35	45	-10
	3	35	45	-10
	4	30	35	-5
	5	25	30	-5
	6	15	18	-3
	7	10	0	-0
	19	42	50	-8
	20	45	55	-10
	21	45	50	-5
	22	45	50	-15
	23	45	70	-25
24	35	60	-25	
25	60	70	-10	
26	70	70	-0	
27	80	70	+10	

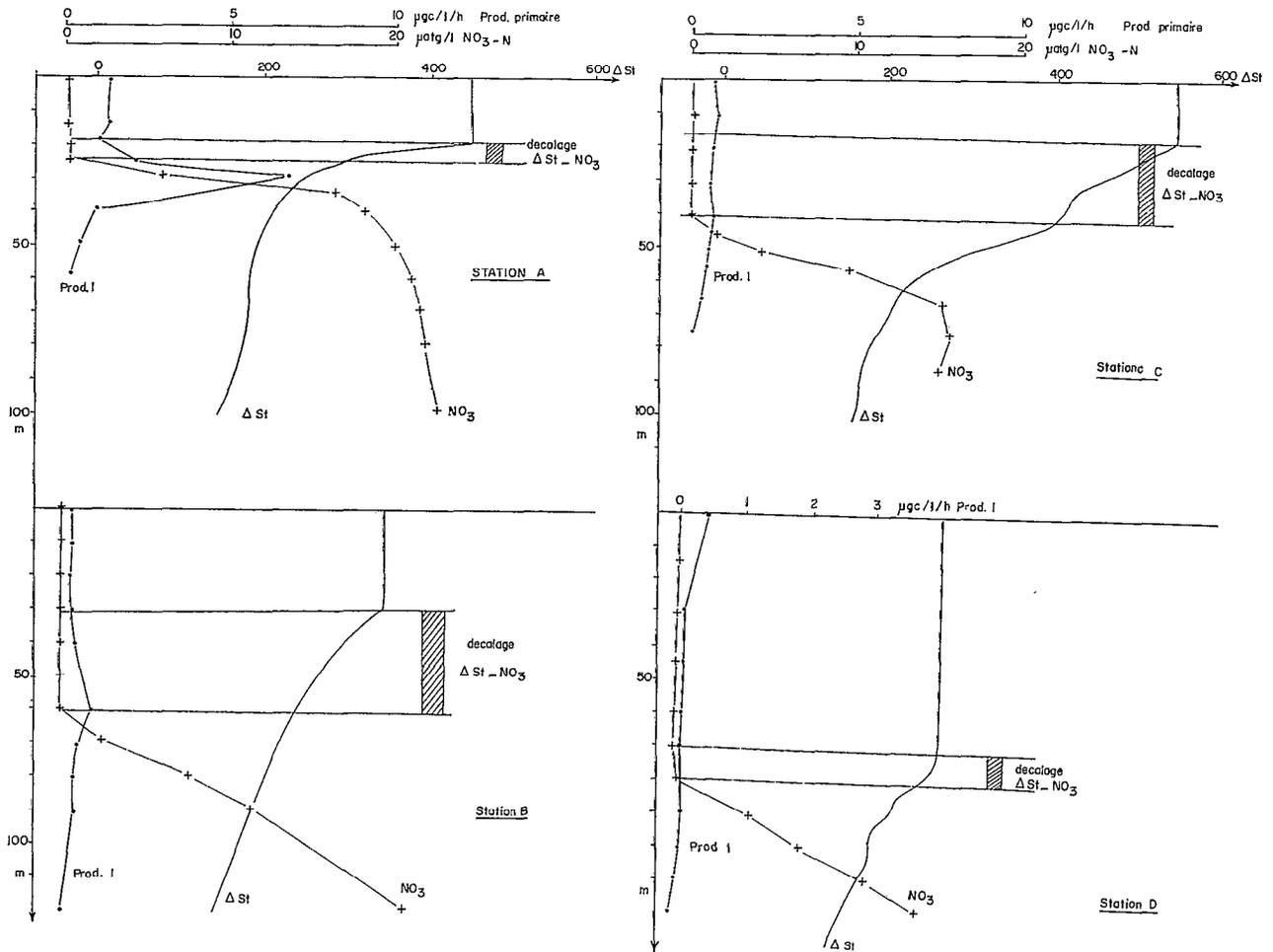


Fig. 2. — Distribution verticale de l'anomalie thermostérique ( $\Delta\text{St}$ ), du nitrate et de la production primaire dans 4 situations tropicales typiques.  
 Vertical distribution of thermocline anomaly ( $\Delta\text{St}$ ), nitrate and primary production in 4 typical tropical situations where the mixed layer is exhausted in nitrate.

stations (tabl. I) Cet écart semble donc être une caractéristique des situations tropicales typiques.

Les mécanismes contrôlant la nitratocline sont principalement la production primaire qui consomme des sels nutritifs, et les échanges verticaux (turbulence et advection) qui se traduisent par un flux vertical de sels nutritifs vers la surface. La nitratocline résulte de l'équilibre entre un mécanisme biologique et un mécanisme physique alors que la pycnocline est contrôlée uniquement par des mécanismes physiques. Il n'est donc pas étonnant qu'elles soient distinctes et l'on peut s'attendre à ce que la distribution verticale du nitrate reflète la distribution verticale de la production primaire.

La zone euphotique a été interprétée comme un système à deux couches, l'une supérieure, aux sels nutritifs limitants, l'autre, inférieure, à la lumière limitante (DUGDALE, 1967). GOERING *et al.* (1970) et EPPLEY *et al.* (1973) faisaient coïncider la couche homogène avec la couche épuisée en nitrate et la pycnocline avec la couche à lumière limitante. L'existence d'une nitratocline distincte de la pycnocline montre que si la zone euphotique est bien séparée en deux couches, c'est le sommet de la nitratocline et non pas celui de la pycnocline qui les sépare. Cette distinction peut être importante : aux stations B et C, la nitratocline est deux fois plus profonde que la pycnocline (fig. 2) et la comparaison des

figures 2 et 3 d'ANDERSON (1969) fait apparaître un décalage d'une trentaine de mètres alors que la thermocline est à 25 mètres.

### 3.2. Nitratocline et production primaire

L'importance de la production primaire dans une région est conditionnée par celle de la production nouvelle définie par DUGDALE et GORRING (1967) qui correspond à une consommation d'azote sous forme de nitrate. La nitratocline permet de localiser avec précision la couche de production nouvelle qui coïncide avec la couche riche en nitrate (GOERING *et al.*, 1970).

Dans les régions tropicales, typiques, au sommet de la nitratocline les conditions de lumière sont telles que la consommation des sels nutritifs équilibre exactement le flux vertical de ces sels. La profondeur de ce niveau est donc contrôlée à la fois, par les conditions de lumière, la production primaire (consommation de sels nutritifs) et les échanges verticaux. C'est aussi le niveau où les conditions de lumière sont maximales pour la production nouvelle. Ceci se traduit par un maximum très aigu de production primaire au sommet de la nitratocline lorsque celle-ci est peu profonde donc bien éclairée, comme c'est le cas dans les Dômes de Guinée (VOITURIEZ et DANDONNEAU, 1974) et d'Angola (fig. 2). Lorsque la nitratocline s'enfonce, ce maximum de production tend à disparaître à cause de la diminution de la production nouvelle, faute de lumière dans la nitratocline. L'association nitratocline-production nouvelle se traduit par une très bonne corrélation ( $r = -0.87$ ) entre la production primaire intégrée et la profondeur du sommet de la nitratocline (fig. 3). Cette relation permet d'évaluer la production primaire en un point à partir de la profondeur de la nitratocline. Si toute la production nouvelle se trouve dans la nitratocline, la production mesurée dans la nitratocline ne représente pas seulement de la production nouvelle : en effet, les processus de régénération de sels nutritifs sont importants à ce niveau où le microzooplancton est abondant (BEERS et STEWART, 1969 a et b) et l'activité des bactéries hétérotrophes importante (HERBLAND et DANDONNEAU, 1975). Néanmoins on peut considérer la production dans la nitratocline comme un indice de production nouvelle et l'on constate qu'il existe une relation inverse ( $r = -0.88$ ) entre le pourcentage de la production dans la nitratocline et la profondeur de la nitratocline montrant bien la diminution de la production nouvelle quand la nitratocline s'enfonce (fig. 4). Parallèlement, la nitratocline étant en équilibre, le flux vertical de nitrate doit diminuer lorsque la nitratocline s'enfonce, puisque la production primaire, reflet de la consom-

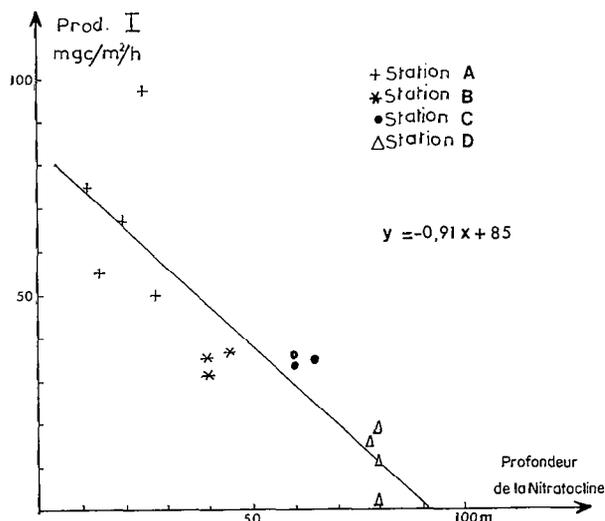


Fig. 3. — Relation entre la profondeur de la nitratocline et la production primaire intégrée dans l'Atlantique tropical. *Relationship between the depth of the nitratocline and the integrated values of the primary production in the tropical Atlantic.*

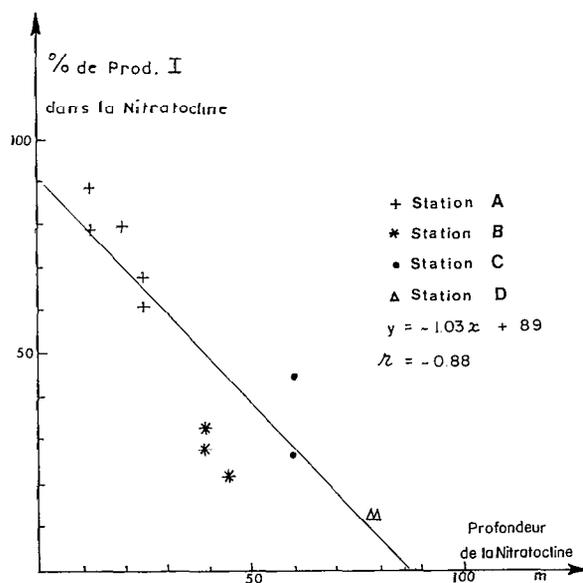


Fig. 4. — Relation entre la profondeur de la nitratocline et le pourcentage de production primaire situé dans la nitratocline. *Relationship between the depth of the nitratocline and the percent of primary production located in the nitratocline layer.*

mation biologique, diminue et qu'il n'apparaît pas de nitrate dans la couche homogène. Dans les régions tropicales typiques la profondeur de la nitratocline peut donc être considérée comme une image

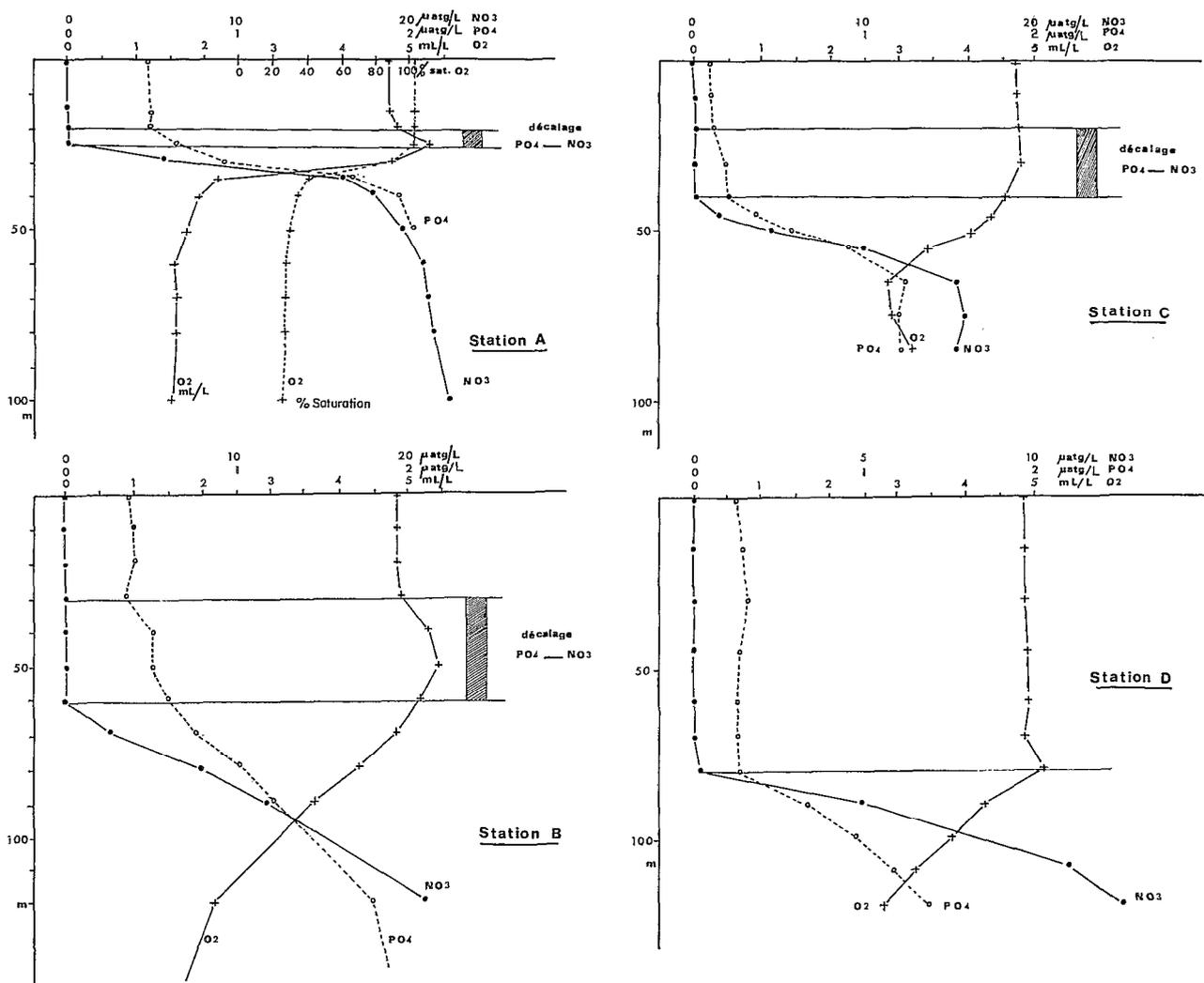


Fig. 5. — Distribution verticale du nitrate du phosphate et de l'oxygène dans les 4 situations tropicales typiques (voir fig. 2 pour comparer à la densité et à la production primaire).  
*Vertical distribution of nitrate phosphate and oxygen in 4 typical tropical situations (to compare with density and primary production see fig. 2).*

de l'intensité des échanges verticaux dans la thermocline : plus elle est importante et plus faibles sont les flux verticaux.

### 3.3. Nitratocline, phosphatocline et oxycline

VOITURIEZ et DANDONNEAU (1974) ont mis en évidence dans le Dôme de Guinée une stratification verticale permanente. De la surface vers le fond on rencontrait successivement :

- la thermocline équivalente à la pycnocline et la phosphatocline
- le maximum d'oxygène

- la nitratocline
- le maximum de production primaire
- le maximum de nitrite
- le minimum subsuperficiel d'oxygène.

Cette stratification a été retrouvée à la station A (Dôme d'Angola) et aux stations B et C (fig. 2 et fig. 5). A la station D où la pycnocline est profonde, pycnocline, phosphatocline et nitratocline sont au même niveau et les pics de production primaire et d'oxygène ont quasiment disparu faute de lumière. Il y a donc, dans la plupart des cas une structure verticale reproductible caractéristique des situations tropicales typiques.

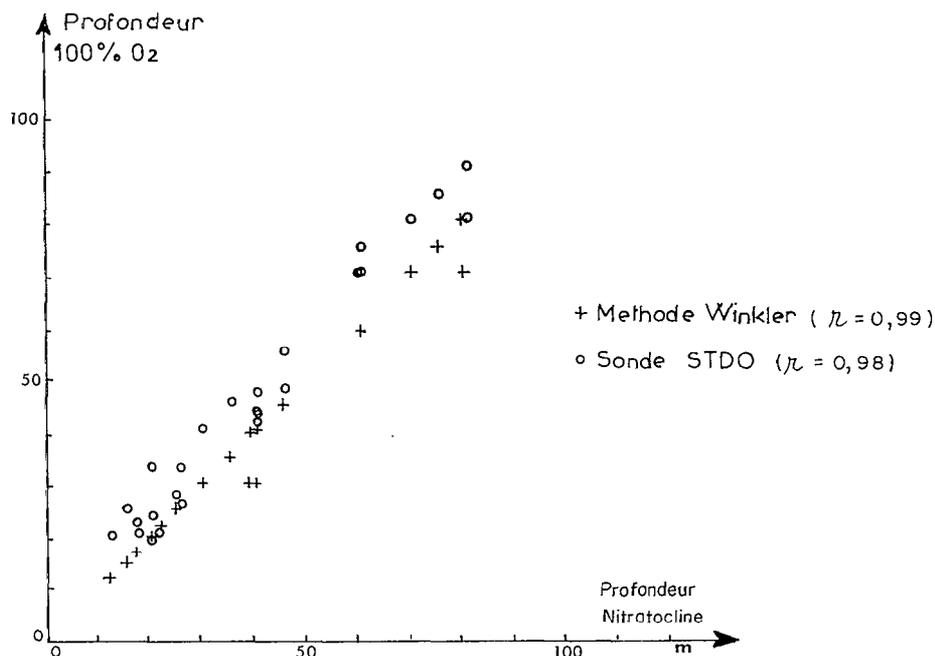


Fig. 6. — Relation entre la profondeur de la nitratocline et la profondeur du 100 % de saturation de l'oxygène (campagne 7502 du N.O. «CAPRICORNE»). Le décalage entre les valeurs Winkler et les valeurs de la sonde résultent de l'inertie du capteur d'oxygène de la sonde.

*Relationship between the depth of the nitratocline and the depth of the 100 % saturation oxygen level. (cruise 7502 of the R/V «CAPRICORNE»).*

La relation phosphate-nitrate est le reflet de l'équilibre consommation-reminéralisation (BANSE, 1973). Dans la couche euphotique, la consommation du nitrate l'emporte largement sur sa reminéralisation : tandis qu'une partie du phosphate est régénérée rapidement, par le biais de l'excrétion des hétérotrophes (JOHANNES, 1968), l'azote est reminéralisé essentiellement sous forme d'ammoniaque. Cette reminéralisation différentielle se traduit par un décalage nitratocline-phosphatocline (fig. 5).

La distribution de l'oxygène dans la zone euphotique est régie par trois éléments : un réservoir pauvre en profondeur, un réservoir riche : l'atmosphère, et une source *in situ* : la production primaire. La combinaison de ces trois éléments aboutit à une distribution de l'oxygène qui varie peu dans les eaux tropicales : une couche voisine de la saturation qui coïncide souvent avec la couche homogène, un maximum plus ou moins étalé d'origine photosynthétique, compris entre le sommet de la pycnocline et celui de la nitratocline et une diminution plus ou moins rapide en profondeur. Remarquons qu'à ce maximum d'oxygène ne correspond pas nécessairement un maximum de sur-saturation car il se situe dans la thermocline à des températures

relativement froides où les valeurs de saturation sont élevées (fig. 5 stations A).

En utilisant les valeurs ponctuelles d'oxygène mesurées par la méthode de Winkler durant la campagne 7502 du «CAPRICORNE» on constate qu'il existe une excellente corrélation ( $r = 0.99$ ) entre le début de la nitratocline et le dernier niveau où l'oxygène est encore saturé (fig. 6). La sonde STD0 donne des profondeurs du 100 % de saturation légèrement supérieures en raison de l'inertie du capteur d'oxygène mais la relation demeure très satisfaisante ( $r = 0.98$ ). Cette relation est d'une grande importance pratique, car elle permet de localiser précisément la profondeur de la nitratocline et, par conséquent, d'estimer la valeur de la production primaire intégrée à partir d'un profil vertical d'oxygène obtenu à la sonde. On a pu ainsi évaluer la production primaire intégrée sur une radiale effectuée entre Abidjan et l'île de Sainte Hélène à partir des seules mesures d'oxygène données par la sonde STD0 (fig. 7).

#### 4. CONCLUSION

· · Dans une situation tropicale typique, définie

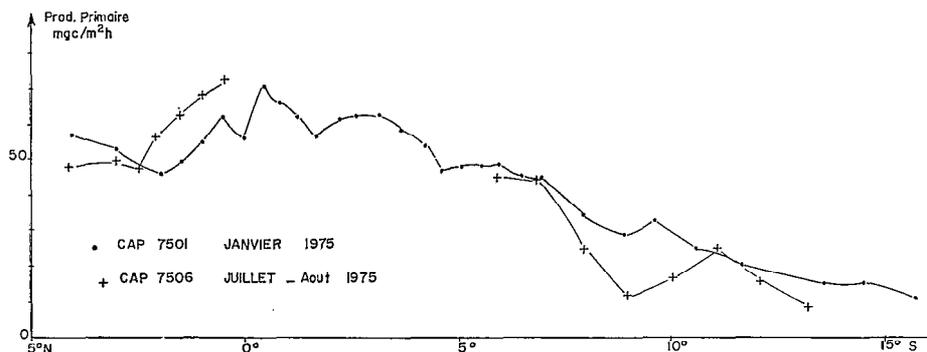


Fig. 7. — Distribution de la production primaire dans l'Atlantique tropical entre Abidjan et Sainte Hélène en janvier 1975 et en juillet-août 1975, d'après la profondeur du 100 % de saturation de l'oxygène.

Le calcul de la production n'a pu être effectué de cette manière en juillet-août 1975 entre 0° 30N et 6° S dans l'upwelling équatorial car il ne lui correspondait pas une situation tropicale typique (présence de nitrate en surface).

*Distribution of the primary production in the tropical Atlantic between Abidjan and Saint Helena Island in January 1975 and July-August 1975. The primary production values are deduced from the depth of the 100 % saturation oxygen values (see fig. 6 and 3). There are no values in July-August 1975 between 0° 30N and 6°S in the equatorial upwelling where nitrate was present in surface: it was not a typical tropical situation and the relationship between primary production and the 100 % saturation oxygen level is not applicable.*

par l'absence de nitrate dans la couche homogène, il existe une stratification des paramètres liés à la production primaire. Cette stratification est reproductible avec des variations quantitatives dans l'Atlantique tropical. En particulier, il existe un décalage pycnocline-nitratocline qui peut devenir important dans certaines conditions.

— L'intensité de la production primaire de la colonne d'eau est plus liée à la profondeur de la nitratocline qu'à celle de la pycnocline. Il existe une relation linéaire hautement significative entre la profondeur de la nitratocline et la production primaire intégrée. C'est au sommet de la nitratocline que la production nouvelle est maximum et qu'un équilibre flux vertical des sels nutritifs-lumière s'établit. Cet équilibre règle l'intensité de la production primaire totale.

— Quand la nitratocline s'enfonce, la part de la production nouvelle dans la production totale diminue et le flux vertical ascendant des sels nutritifs doit diminuer également puisqu'il n'apparaît pas de nitrate dans les niveaux supérieurs.

— L'écart entre la phosphatocline et la nitratocline traduit la vitesse de reminéralisation différente entre le phosphate et le nitrate et la consommation par le phytoplancton de l'azote régénéré.

— Le début de la nitratocline coïncide exactement avec le début de la sous-saturation en oxygène. Cette propriété est très intéressante car il devient possible à partir d'un trait de sonde de déterminer le niveau de la nitratocline donc d'évaluer de façon satisfaisante la production primaire dans la colonne d'eau considérée.

*Manuscrit reçu au Service des Publications le 13 décembre 1976.*

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (G. C.), 1969. — Subsurface chlorophyll maximum in the North East Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 14 (3) : 386-391.
- BANSE (K.), 1974. — The nitrogen — to — phosphorus ratio in the euphotic zone of the sea and the elemental composition of the plankton. *Deep Sea Res.* 21 : 767-771.
- BEERS (J. R.) et STEWART (G. L.), a 1969. — The vertical distribution of microzooplankton and some ecological observations. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 33 : 30-44.  
b 1969. — Microzooplankton and its abundance relative to the larger and other seston components. *Mar. Biol.* 4 : 182-189.
- DUFOUR (Ph.) et STRETTA (J. M.), 1973. — Production primaire, biomasses du phytoplancton et du zooplankton dans l'Atlantique tropical. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 11 (4) : 419-429.
- DUGDALE (R. C.), 1967. — Nutrient limitation in the sea : dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (4) : 685-695.
- EPPLEY (R. W.), RENGER (E. H.), VENRICK (E. L.) et MULLIN (M. N.), 1973. — A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 18 (4) : 534-551.
- GOERING (J. J.), WALLEN (D. D.) et NAUMAN (R. M.), 1970. — Nitrogen uptake by phytoplankton in the discontinuity layer of the eastern subtropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 15 (5) : 789-796.
- HERBLAND (A.) et DANDONNEAU (Y.), 1975. — Excrétion organique du phytoplancton et activité bactérienne hétérotrophe dans le Dôme de Guinée (Océan Atlantique Tropical Est). *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan* 4 (2) : 1-18.
- HERBLAND (A.) et VOITURIEZ (B.), 1976. — Relation chlorophylle « a » — Fluorescence *in vivo* dans l'Atlantique tropical. Influence de la structure hydrologique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 15(1) : 67-77.
- JOHANNES (R. E.), 1968. — Nutrient regeneration in lakes and oceans. In, *Advances of Microbiology of the sea*, édité par M. R. Droops et E. J. F. Wood, Academic Press, New York : 203-213.
- LEMASSON (L.) et REBERT (J. P.), 1973. — Circulation dans la partie orientale de l'Atlantique sud. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 4 (1) : 91-124.
- VOITURIEZ (B.) et DANDONNEAU (Y.), 1974. — Relations entre la structure thermique, la production primaire et la régénération des sels nutritifs dans le Dôme de Guinée. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 12 (4) : 241-255.