

PRODUCTION PRIMAIRE, NITRATE ET NITRITE DANS L'ATLANTIQUE TROPICAL

II — DISTRIBUTION DU NITRATE ET PRODUCTION DE NITRITE

BRUNO VOITURIEZ ET ALAIN HERBLAND

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

RÉSUMÉ

Dans les régions tropicales on ne trouve pas de nitrite en l'absence de nitrate et le maximum primaire de nitrite est étroitement associé à la « nitratocline » qui définit, dans la zone euphotique, la couche où la lumière est limitante. La formation du nitrite par excretion par le phytoplancton dans des conditions déficientes de lumière est l'explication la plus en accord avec cette distribution. Cette explication permet d'interpréter le maximum primaire de nitrite comme un indicateur de production nouvelle (consommation de nitrate) et de définir avec précision les limites de la couche profonde de la zone euphotique où la lumière est limitante.

ABSTRACT

In the tropical areas nitrite never occurs when nitrate is absent (fig. 2, 3, 4). The primary nitrite maximum is always associated with the « nitratocline » which defines the light-limited layer of the euphotic zone (fig. 5 and 6). From this association nitrate-nitrite and from the ecological significance of the « nitratocline » (HERBLAND and VOITURIEZ 1977) it is concluded that the excretion of nitrite by phytoplankton in deficient light conditions is the most suitable explanation for the primary nitrite maximum formation.

The phytoplanktonic origin of the primary nitrite maximum and its position in the euphotic layer give to the nitrite the following biological significance:

- (1) The nitrite which is an indicator of nitrate uptake can be used as an indicator of « new production ».*
- (2) The primary nitrite maximum layer defines precisely the deep layer of the euphotic zone in which light is a limiting factor of the primary production.*
- (3) The depth of the isoline $\text{NO}_2 - \text{N} = 0.1 \mu\text{at g/l}$ beneath the primary nitrite maximum can be used to define the thickness of the production layer (see table).*

1. INTRODUCTION

On peut rencontrer dans les régions tropicales océaniques deux types de maximum de nitrite. Le maximum secondaire situé dans les couches pro-

fondes accompagne toujours les eaux à très faibles teneurs en oxygène ($< 0.02 \text{ ml/l}$) du Pacifique oriental (GLINE et RICHARDS, 1972). Sa formation attribuée aux processus de dénitrification n'est plus maintenant discutée (THOMAS 1966, FIADREIRO et

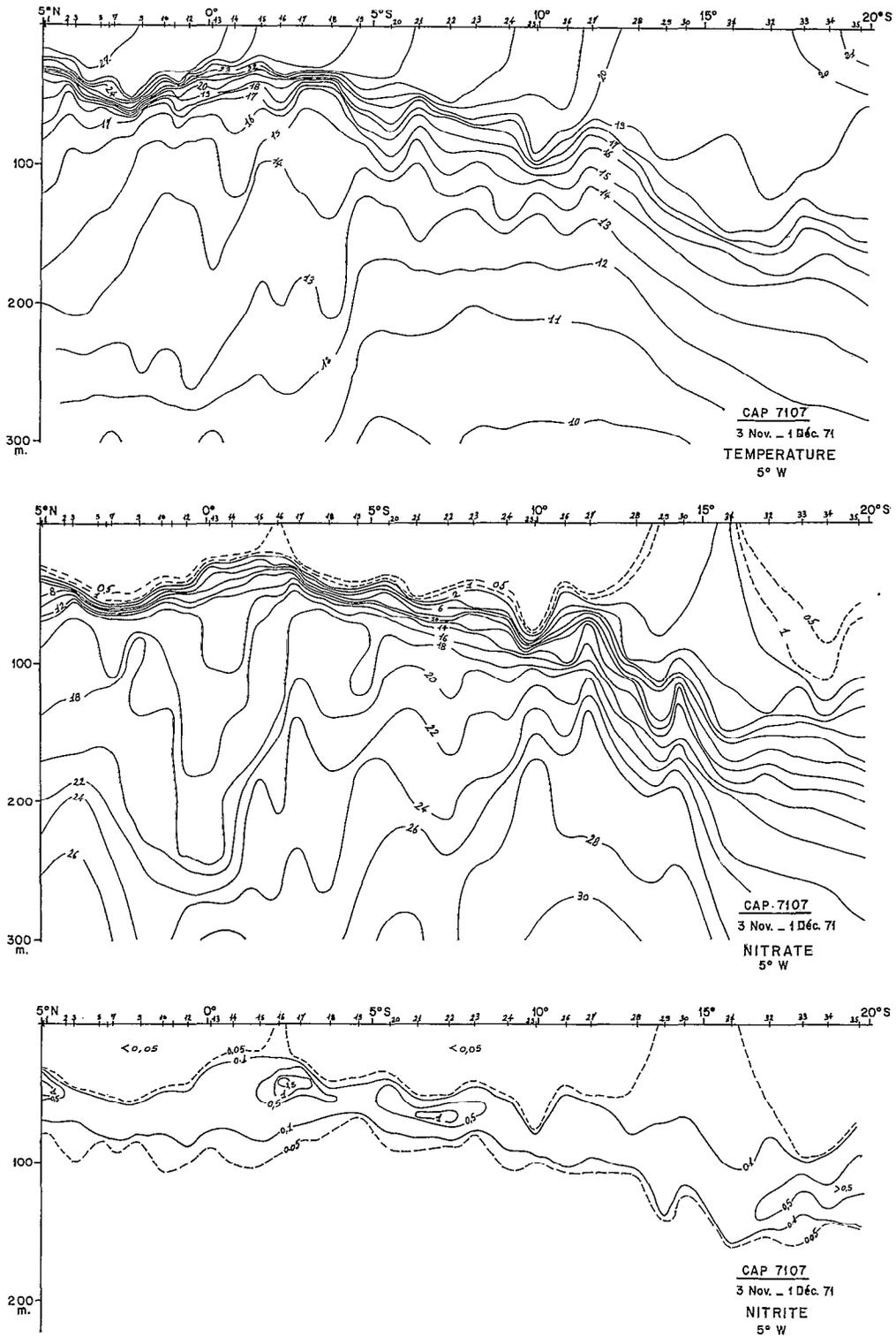


Fig. 1. — Distribution verticale du nitrite, du nitrate et de la température dans l'Atlantique tropical est le long de 5° W entre Abidjan et l'île de Sainte Hélène (campagne 7107 du N.O. « CAPRICORNE »).
 Vertical distribution of nitrite, nitrate and temperature in the eastern tropical Atlantic along 5° W between Abidjan and St Helena Island (cruise 7107 of R/V « CAPRICORNE »).

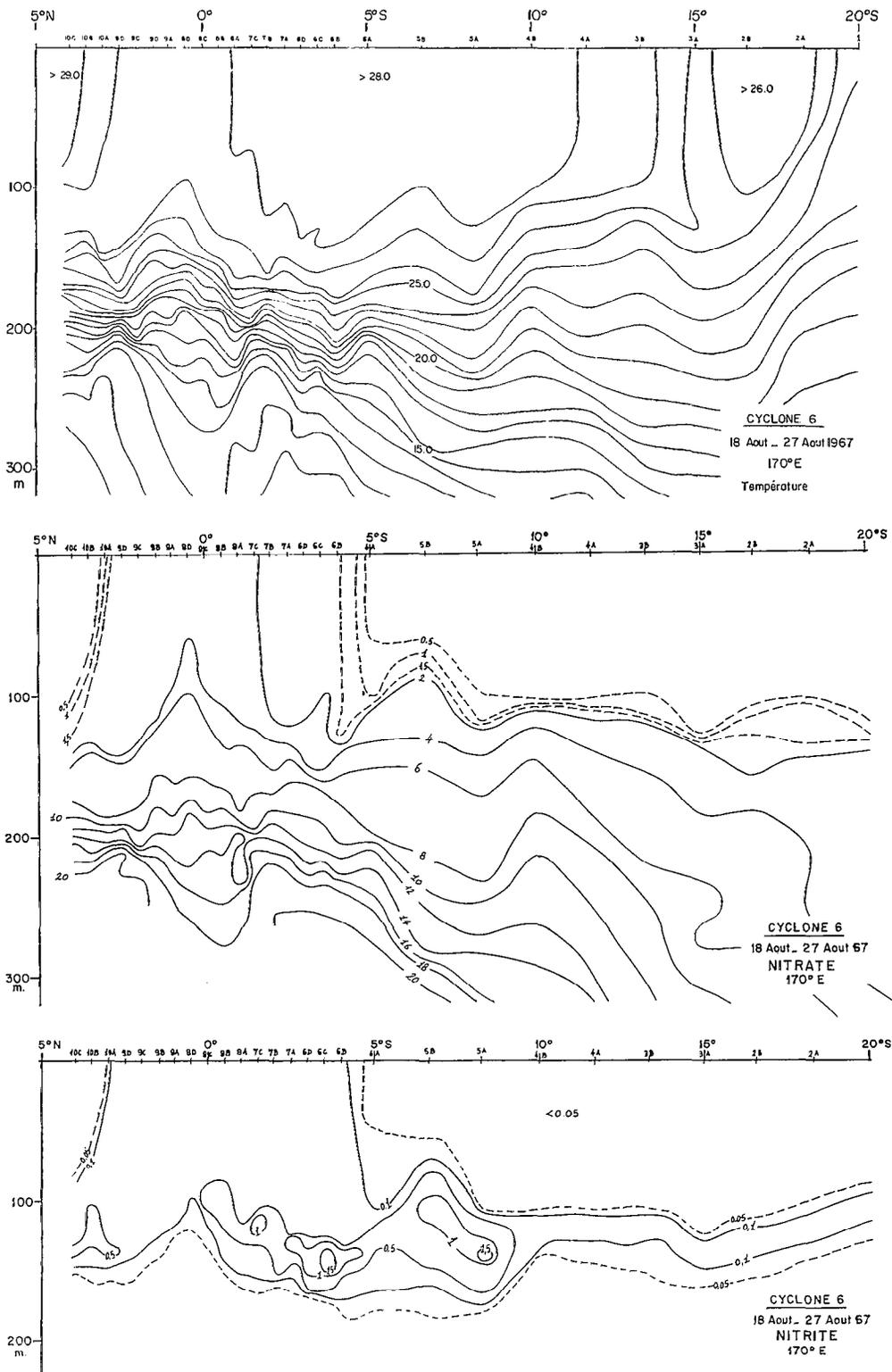


Fig. 2. — Distribution verticale du nitrite, du nitrate et de la température dans le Pacifique tropical ouest le long de 170° E (Campagne Cyclone 6 du N.O. « CORIOLIS »).
 Vertical distribution of nitrite, nitrate and temperature in the western tropical Pacific Ocean along 170° E (cruise Cyclone 6 of the R/V « CORIOLIS »).

STRICKLAND 1968, GOERING 1968, CODIPPOSTI et RICHARDS 1976). En revanche l'origine du maximum primaire que l'on rencontre partout associé à la thermocline (VACCARO, 1965) est encore controversée. Les processus possibles de production de nitrite sont (1) l'oxydation bactérienne de l'ammoniaque, (2) l'excrétion du nitrite par le phytoplancton, (3) la réduction du nitrate par les bactéries réductrices. Ils ont tous été invoqués pour expliquer la formation du maximum primaire de nitrite. BRANDHORST (1959) se basant sur la bonne oxygénation de la couche du maximum primaire concluait qu'il était formé par oxydation de l'ammoniaque. VACCARO et RYTHER (1960) ont mis en évidence l'excrétion de nitrite par le phytoplancton dans de mauvaises conditions de lumière. CARLUCCI *et al.* (1970) estimèrent qu'aux concentrations d'ammoniaque observées dans la mer la production de nitrite par les bactéries nitrifiantes était trop lente pour expliquer les quantités de nitrite observées et que l'excrétion de nitrite par le phytoplancton était sans doute plus importante que l'action des bactéries nitrifiantes même dans de bonnes conditions d'éclairement. Certains auteurs ont même fait appel à plusieurs de ces mécanismes pour expliquer la formation de ce maximum dans des régions différentes. HISARD et PITON (1969) pensaient que dans le Pacifique à l'équateur le nitrite était produit par oxydation alors qu'à 5° S dans la « Poche à nitrite » qu'ils décrivaient il était plutôt dû à l'excrétion du phytoplancton suivant le processus mis en évidence par VACCARO et RYTHER (1960). Dans le Pacifique également HATTORI et WADA font appel aux trois processus pour expliquer le maximum primaire de nitrite le long du méridien 155° W : oxydation bactérienne à 40° N et 10° N (WADA et HATTORI, 1971) excrétion du phytoplancton au nord de l'équateur (2°27' N) et réduction bactérienne du nitrate dans la « Poche à nitrite » de 4-5° S (HATTORI et WADA, 1971). Il y a cependant contradiction entre la variété des processus et l'uniformité de la distribution du maximum primaire de nitrite dans la couche de discontinuité à la base de la couche euphotique. En complément à l'étude *in vitro* des processus qui se font toujours dans des conditions éloignées de la réalité, l'étude comparée de la distribution du nitrite avec celle d'autres paramètres physiques et biologiques dans des conditions hydrologiques différentes apporte des informations permettant de déterminer quel processus est le plus en accord avec les distributions observées dans le milieu.

Le maximum primaire de nitrite a un intérêt certain. Étant donnée la distribution verticale très particulière du nitrite la connaissance des mécanismes de sa formation peut fournir des renseignements sur les mécanismes physiques et biologiques liés à la formation du nitrite. Ainsi dans le Pacifique ouest,

LOUDOT *et al.* (1969), ROTSCHI et WAUTHY (1973), OUDOT et WAUTHY (1976), tirent argument de la formation du maximum de nitrite par oxydation de l'ammoniaque pour étayer leur schéma de circulation méridienne équatoriale.

2. MÉTHODE

Les données utilisées ici sont celles des campagnes O.R.S.T.O.M. du N. O. « CORIOLIS » dans le Pacifique (Rotschi *et al.*, 1972) et du N. O. « CAPRICORNE » dans l'Atlantique. Ont été plus particulièrement utilisées les campagnes 7502 et 7506 du « CAPRICORNE » dont le plan et les méthodes ont été décrits par HERBLAND et VOITURIEZ (1977). Au cours de ces deux campagnes qui avaient pour but l'étude de la structure verticale de la couche productive en fonction de la structure de la pycnocline, un échantillonnage très serré a été fait au niveau de la pycnocline pour permettre une bonne étude du maximum primaire de nitrite dans des conditions pycnoclinales variées.

3. RÉSULTATS

3.1. Distribution du maximum primaire de nitrite

Le maximum primaire de nitrite est partout présent dans la couche pycnoclinale de l'océan tropical comme le montrent les sections faites dans l'Atlantique et le Pacifique (fig. 1 et 2). Les valeurs du maximum sont variables. Elles atteignent 1.50 $\mu\text{at g/l}$ dans l'Atlantique et peuvent dépasser 2.5 $\mu\text{at g/l}$ dans la région équatoriale du Pacifique (HISARD et PITON 1969; HATTORI et WADA 1971).

Quelle que soit l'influence de la circulation sur la distribution du nitrite la présence systématique de ce maximum primaire dans les régions tropicales implique qu'il y a partout production *in situ* de nitrite et incline à penser qu'il a partout la même origine. Origine que l'on devrait reconnaître en comparant sa distribution dans les différentes situations hydrologiques rencontrées.

3.2. Nitrite et nitrate

HISARD et PITON (1969) avaient déjà écrit que dans le Pacifique il ne semblait pas y avoir de teneurs décelables de nitrite en l'absence de nitrate. L'étude des différentes situations rencontrées dans l'Atlantique tropical confirme cette observation.

La distribution du nitrate dans les régions tropicales permet de distinguer deux types de situation :

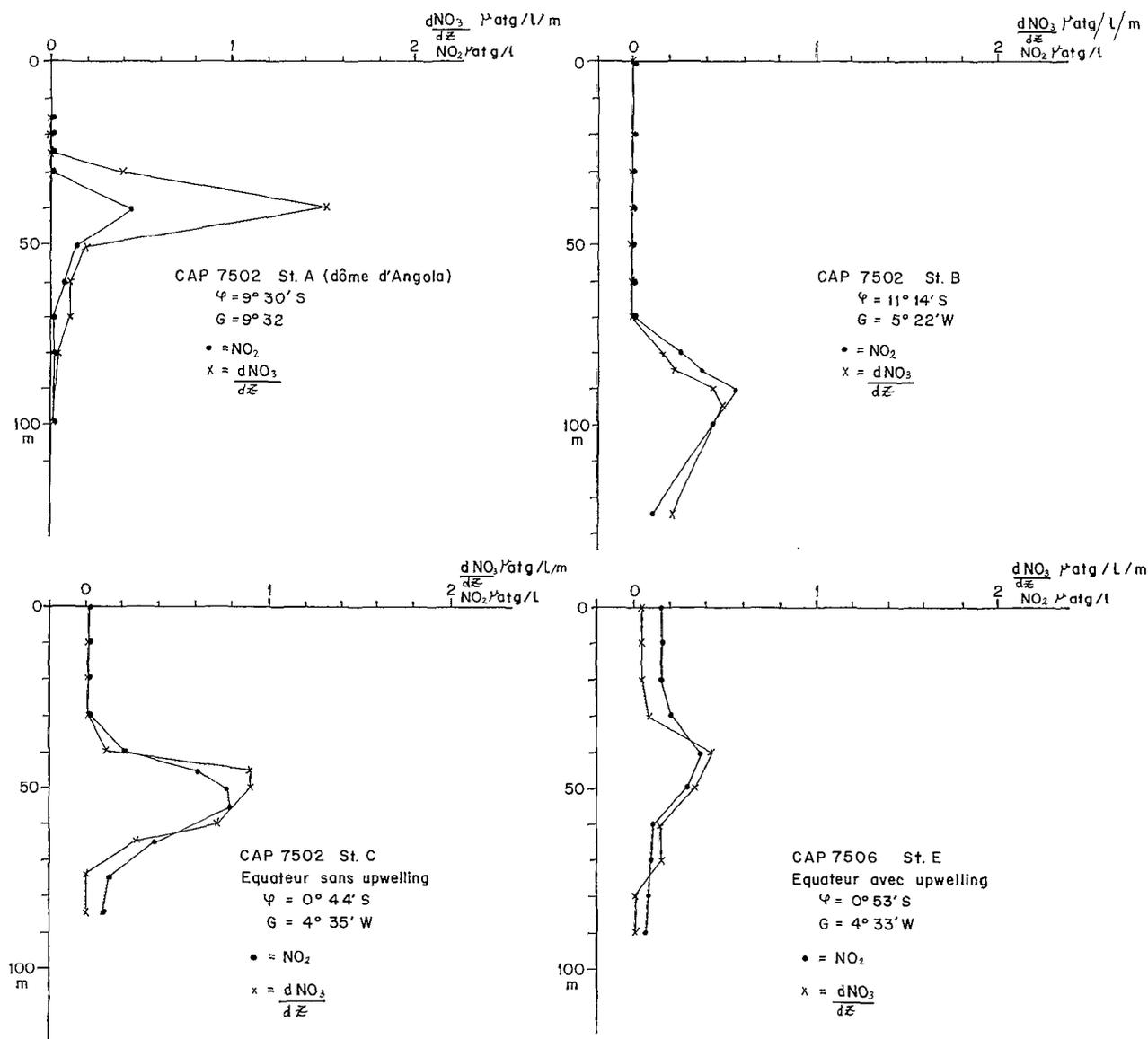


Fig. 5. — Distribution verticale du nitrite et du gradient vertical de nitrate en 4 points de l'Atlantique tropical durant les campagnes 7502 (février 1975) et 7506 (juillet-août 1975) du R/V «CAPRICORNE». (Voir plans de croisière dans HERBLAND et VOITURIEZ 1977).

Les Stations A, B, C correspondent à des situations tropicales typiques.

La station E, à l'équateur, est une station d'upwelling avec nitrate en surface.

Vertical distribution of nitrite and vertical nitrate gradient at 4 stations in the tropical Atlantic during the cruises 7502 (Feb. 1975) and 7506 (July-August 1975) of the R/V «CAPRICORNE». (See the cruises maps in HERBLAND et VOITURIEZ 1977).

The stations A, B, C correspond to typical tropical situations (mixed layer exhausted in nitrate).

The station E near the equator is an upwelling station with nitrate in the mixed layer.

correspondre le maximum primaire de nitrite à la nitratocline, associe vraisemblablement la formation du maximum primaire de nitrite aux mécanismes qui contrôlent la nitratocline.

3.4. Nitrite et production primaire

Les mécanismes contrôlant la nitratocline sont principalement la production primaire qui consomme

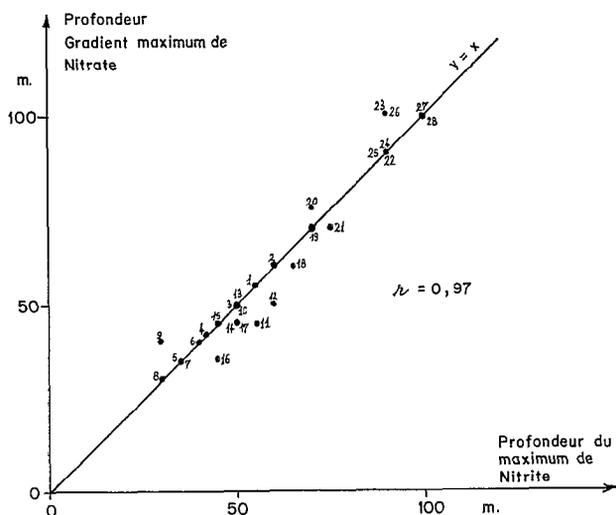


Fig. 6. — Relation entre la profondeur du gradient vertical maximum de nitrate et la profondeur du maximum de nitrite durant la campagne 7506 du N.O. «CAPRICORNE» entre Abidjan et Sainte-Hélène (voir plan de campagne dans HERBLAND et VOITURIEZ 1977).

Relationship between the depth of the maximum vertical gradient of nitrate and the depth of the nitrite maximum during the cruise 7506 (July-August 1975) of the R/V «CAPRICORNE» (See the cruise map in HERBLAND and VOITURIEZ 1977).

des sels nutritifs et les échanges verticaux (advection et turbulence) qui se traduisent par un flux vertical de sels nutritifs vers la surface. L'équilibre de la nitratocline résulte donc de l'équilibre entre ces deux mécanismes l'un biologique, l'autre physique et il est logique de penser que le nitrite qui est d'origine biologique est associé à la production primaire. Il ressort de l'étude de HERBLAND et VOITURIEZ (1977) que cet équilibre affecte l'ensemble des paramètres de la production primaire et qu'il lui correspond une stratification qui est caractéristique des situations tropicales typiques et dans laquelle le maximum primaire de nitrite est dans la nitratocline.

HERBLAND et VOITURIEZ en ont conclu que la nitratocline permet de préciser la structure de la couche euphotique : le sommet de la nitratocline, point d'équilibre entre les conditions d'éclairement et le flux vertical de sels nutritifs sépare la zone euphotique en deux couches, la couche supérieure où la production primaire est limitée par les sels nutritifs (absence de nitrate) et la couche profonde, où le facteur limitatif est la lumière, et qui est le siège de la production nouvelle. Le sommet de la nitratocline correspond au maximum de production nouvelle et la décroissance de la production dans la nitratocline correspond à la décroissance de l'énergie lumineuse (HERBLAND et VOITURIEZ, 1977). Le

nitrite qui apparaît seulement dans la couche profonde associée à la décroissance de la production primaire semble donc lié à la production nouvelle (consommation de nitrate) et à des conditions limitantes de lumière et bien correspondre au mécanisme de VACCARO et RYTHER (1960) : excrétion de nitrite par le phytoplancton dans des conditions limitantes de lumière. Le maximum primaire de nitrite serait alors le résultat d'un équilibre entre un taux d'excrétion croissant de nitrite et une consommation décroissante de nitrate, par le phytoplancton lorsque en profondeur les conditions de lumière sont de plus en plus défavorables. Le maximum de nitrite serait d'autant plus fort que la consommation de nitrate serait forte et que l'énergie lumineuse serait faible.

4. CONCLUSION

L'origine phytoplanctonique du maximum primaire de nitrite et sa position dans la couche euphotique permettent de lui donner une signification biologique complétant les conclusions tirées de la structure de la nitratocline (HERBLAND et VOITURIEZ, 1977).

(1) Le nitrite qui apparaît dans la couche euphotique lorsqu'il y a consommation de nitrate par le phytoplancton peut être considéré qualitativement comme un indicateur de production nouvelle.

(2) Dans les régions tropicales typiques la couche riche en nitrite qui coïncide avec la nitratocline définit avec précision la couche profonde de la zone euphotique, dans laquelle la lumière est l'élément limitant de la production et où est concentrée toute la production nouvelle. Elle permet en particulier de définir l'épaisseur de la couche de production, car, en profondeur, la disparition du nitrite coïncide nécessairement avec le niveau où cesse la consommation de nitrate et donc la production primaire. Aux stations fixes des campagnes 7502 et 7506 du «CAPRICORNE» où ont été faites des mesures de production 96 % de la production primaire se situe au-dessus du niveau $0.1 \mu\text{at g/l}$ de nitrite qui représente donc une bonne définition de la profondeur de la couche productive (tabl. I).

TABLEAU I

Pourcentage de la Production Primaire dans la couche limitée par l'isoligne $\text{NO}_2 - \text{N} = 0.1 \mu\text{at g/l}$

Campagne	7502	7502	7506	7506	7506
St	A	C	D	E	F
% production au-dessus de $\text{NO}_2 - \text{N} = 0.1 \mu\text{at g/l}$	96 %	97 %	95 %	96 %	98 %

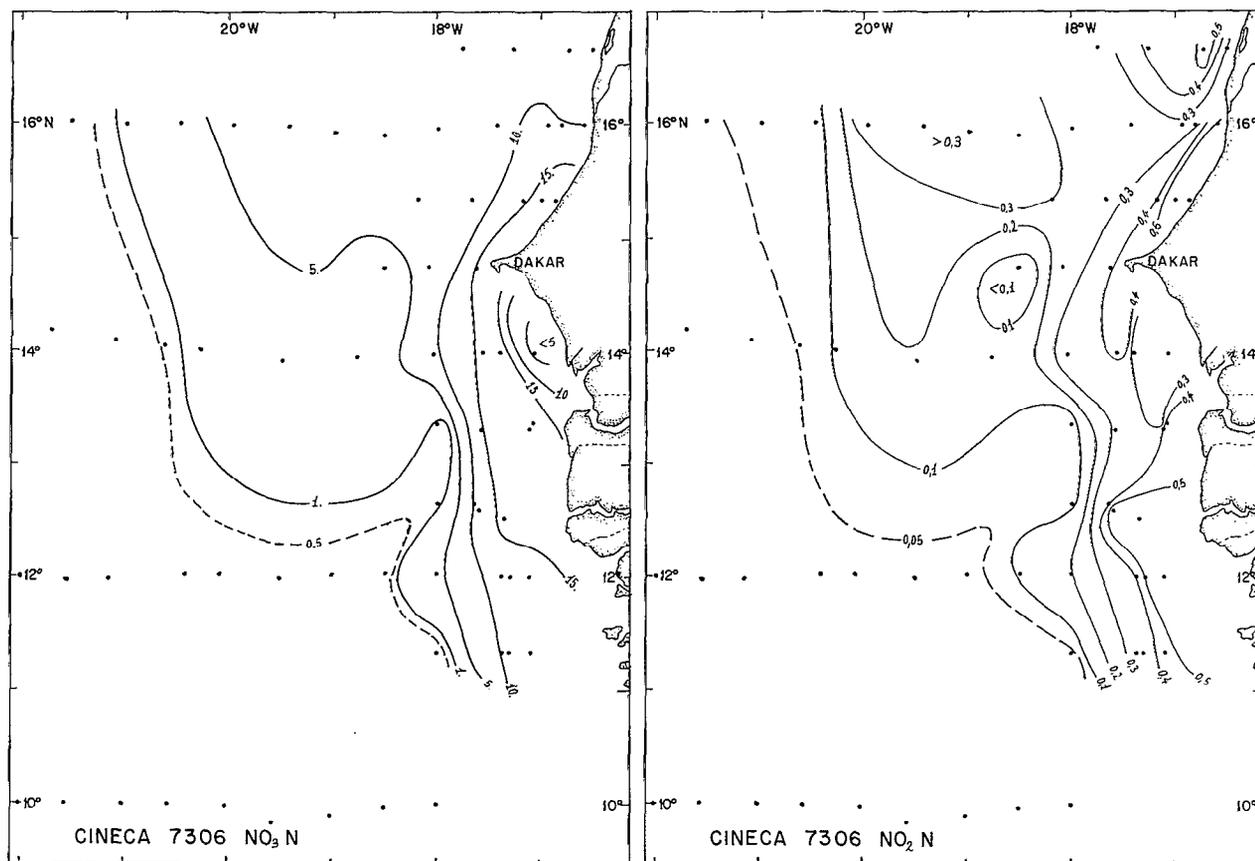


Fig. 3. — Distribution, en surface, du nitrite et du nitrate dans l'upwelling du Nord-Ouest Africain en février 1973 (CINECA Multi Ship Survey 7306 du N.O. «CAPRICORNE»).
 Surface distribution of nitrite and nitrate in the north-western african upwelling in February 1973 during the CINECA Multi Ship Survey (Cruise 7306 of the R/V «CAPRICORNE »).

la situation typique caractérisée par une couche homogène épuisée en nitrate et les situations d'upwelling où le nitrate apparaît en surface (HERBLAND et VOITURIEZ, 1977). Les sections transéquatoriales dans le Pacifique et l'Atlantique (fig. 1 et 2), montrent que le nitrite apparaît en surface uniquement là où le nitrate y est également présent : dans l'upwelling équatorial et, dans l'Atlantique, dans ce que LEMASSON et REBERT (1973) ont appelé la dérive de Benguela vers 15° S. Il en est de même dans les upwellings côtiers (fig. 3) et HERBLAND *et al.* (1973) ont montré en suivant une drogue dans l'upwelling de Mauritanie que le nitrite abondant en surface tant qu'il y avait du nitrate disparaissait en même temps que le nitrate.

De même, dans les régions tropicales typiques à couche homogène épuisée en nitrate les distributions verticales de nitrite et de nitrate montrent que le

nitrite et le nitrate apparaissent toujours exactement au même niveau (fig. 4).

On peut conclure de ces observations que dans les régions tropicales il n'y a jamais dans les couches superficielles de quantités significatives de nitrite en l'absence de nitrate. Cette étroite association du nitrite avec le nitrate incite à penser que, au niveau du maximum primaire, le nitrite pourrait être produit à partir du nitrate.

3.3. Maximum primaire de nitrite et nitratocline

L'association du maximum de nitrite avec la thermocline et le bas de la couche euphotique est bien connue (VACCARO, 1965) mais peut être précisée. HISARD et PITON (1969) ont montré que dans le Pacifique le maximum primaire de nitrite était

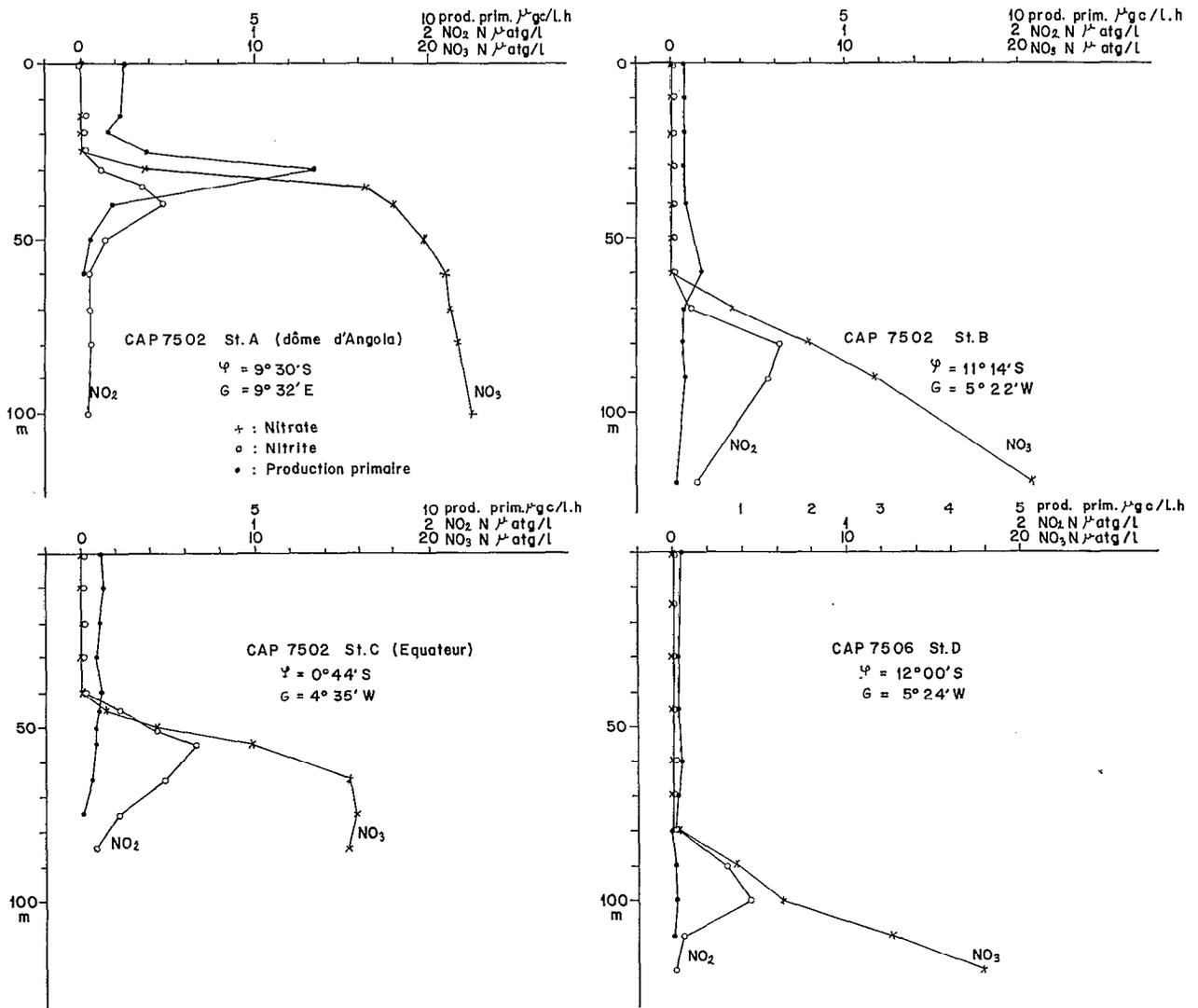


Fig. 4. — Distribution verticale du nitrite, du nitrate et de la production primaire en 4 points de l'Atlantique correspondant à des situations tropicales typiques durant les campagnes 7502 en février 1975 et 7506 en juillet-août 1975 du N.O. « CAPRICORNE ».

(Voir plans de croisière dans HERBLAND et VOITURIEZ 1977).

Vertical distribution of nitrite, nitrate and primary production at 4 stations in the Atlantic corresponding to « typical tropical situations » (mixed layer exhausted in nitrate) during the cruises 7502 (Feb. 1975) and 7506 (July August 1975) of the R/V « CAPRICORNE » (See the cruises maps in HERBLAND and VOITURIEZ 1977).

associé au gradient vertical maximum de nitrate. Or HERBLAND et VOITURIEZ (1977) ont montré que l'on pouvait définir dans les régions tropicales une « nitratocline » très nettement différente de la pycnocline. La distribution du maximum primaire de nitrite par rapport à celle du gradient vertical de nitrate durant les stations fixes des campagnes 7502 et 7506 montre à l'évidence qu'il y a une étroite association entre le maximum primaire de nitrite et

la nitratocline (fig. 5) même dans les zones tropicales atypiques tel l'upwelling équatorial (fig. 5, st E). Il existe d'ailleurs une excellente corrélation ($r = 0.97$) entre la profondeur du maximum de nitrite et la profondeur du gradient maximum de nitrate (fig. 6). Ceci généralise les observations de HISARD et PITON (1969) dans le Pacifique et l'on peut conclure que l'association nitrite-nitrate observée plus haut est aussi une association de structure qui, faisant

(3) Dans les régions d'upwelling tel l'upwelling équatorial l'association du maximum de nitrite avec la nitratocline est conservée (fig. 5 et 6) et cette association permet de conclure que, comme dans les régions tropicales typiques, la nitratocline et la couche du maximum de nitrite définissent la couche où la lumière est l'élément limitant de la production.

Dans l'Océan les distributions verticales des sels nutritifs et de l'oxygène reflètent l'équilibre qui s'établit entre les paramètres de la production primaire.

Partant de ces distributions, dans les situations tropicales typiques, il a été possible de préciser la structure de la couche productive et d'établir des

relations empiriques simples permettant d'évaluer, en un point, la production primaire à partir de mesures de sels nutritifs ou d'oxygène. On peut espérer que l'étude systématique de l'ensemble des distributions verticales sur un grand nombre de cas permette d'évaluer les processus de la production. Cette méthode d'approche différente de celle des modèles analytiques habituels devrait permettre l'élaboration de modèles empiriques qui ont l'avantage de ne nécessiter aucune hypothèse sur les mécanismes physiques et biologiques de la production.

Manuscrit reçu au Service des Publications le 13 décembre 1976

BIBLIOGRAPHIE

- BRANDHORST (W.), 1959. — Nitrification and denitrification in the Eastern Tropical North Pacific. *J. Conseil, Conseil Perm. Intern. Exploration Mer*, 25 : 3-20.
- CARLUCCI (A. F.), HARTWIG (E. O.) et BOWES (P. M.), 1970. — Biological Production of nitrite in sea water. *Mar. Biol.*, 7 : 161-166.
- CLINE (J. D.) et RICHARD (F. A.), 1972. — Oxygen deficient conditions and nitrate reduction in the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 885-900.
- CODISPOTI (L. A.) et RICHARDS (F. A.), 1976. — An analysis of the horizontal regime of denitrification in the Eastern Tropical North Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 379-388.
- FIADREIRO (M. F.) et STRICKLAND (J. D. H.), 1968. — Nitrate reduction and the occurrence of a deep nitrite maximum in the ocean off the west coast of South America. *J. Mar. Res.*, 26 : 187-201.
- GOERING (J. J.), 1968. — Denitrification in the oxygen minimum layer of the eastern Tropical Pacific Ocean. *Deep Sea Res.*, 15 : 157-164.
- HATTORI (A.) et WADA (E.), 1971. — Nitrite distribution and its regulating processes in the equatorial Pacific Ocean. *Deep Sea Res.*, 18 : 557-568.
- HERBLAND (A.), LE BORGNE (R.) et VOITURIEZ (B.), 1973. — Production primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. Scient. Centre Recherches Océanogr. Abidjan*, 4 (1) : 1-75.
- HERBLAND (A.) et VOITURIEZ (B.), 1977. — Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. I — Distribution du nitrate et production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 1 : 47-55.
- HISARD (Ph.) et PIRON (B.), 1969. — La distribution du nitrite dans le système des courants équatoriaux de l'Océan Pacifique, à 170° E. *J. Conseil, Conseil Perm. Intern. Exploration Mer*, 32 : 303-317.
- LEMASSON (L.) et REBERT (J. P.), 1973. — Circulation dans la partie orientale de l'Atlantique sud. *Doc. Scient. Centre Recherches Océanogr. Abidjan*, 4 (1) : 91-124.
- OUDOT (C.), HISARD (Ph.) et VOITURIEZ (B.), 1969. — Nitrite et circulation méridienne à l'équateur dans l'Océan Pacifique occidental. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. VII, n° 4 : 67-82.
- OUDOT (C.) et WACHY (B.), 1976. — Upwelling et dôme dans le Pacifique tropical occidental : distributions physico-chimiques et biomasse végétale. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIV, n° 1 : 27-48.
- ROTSCHI (H.), HISARD (Ph.) et JARRIGE (F.), 1972. — Les eaux du Pacifique occidental à 170° E entre 20° S et 4° N. *Trav. et Doc. de l'O.R.S.T.O.M.*, n° 19 : 113 pp.
- ROTSCHI (H.) et WACHY (B.), 1973. — Hydrologie et dynamique dans le Pacifique occidental tropical, en relation avec les mécanismes de fertilisation. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 147, Écologie générale 3 : 65-81.
- THOMAS (W. H.), 1966. — On denitrification in the north-eastern tropical Pacific Ocean. *Deep sea Res.*, 13 : 1109-1114.
- VACCARO (R. F.), 1965. — Inorganic Nitrogen in Sea water. In *Chemical Oceanography*, RILEY J. P. and G. SKIRROW Ed. Academic Press London and New York.
- VACCARO (R. F.) et RYTHER (J. H.), 1960. — Marine phytoplankton and the distribution of nitrite in the sea. *J. Conseil, Conseil Perm. Intern. Exploration Mer*, 25 : 260-271.
- WADA (E.) et HATTORI (A.), 1971. — Nitrite metabolism in the euphotic layer of the Central North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 16 : 766-772.