

Absorption et régénération de l'azote dans la zone frontale du courant Algérien (Méditerranée Occidentale): réévaluation de la production nouvelle

Azote
Absorption
Régénération
Méditerranée
Méthode ^{15}N

Nitrogen
Absorption
Regeneration
Mediterranean
 ^{15}N method

Valérie GENTILHOMME* et Patrick RAIMBAULT

Centre d'Océanologie de Marseille, Observatoire des Sciences de l'Univers,
URA 41, Faculté des Sciences de Luminy, case 901, 13288 Marseille Cedex 9.

* Adresse actuelle: Station Marine, 28, avenue Foch, BP 80, 62930 Wimereux, France.

Reçu le 15/03/94, révisé le 6/09/94, accepté le 13/09/94

RÉSUMÉ

L'absorption et la régénération de quatre formes azotées (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ et urée) ont été étudiées simultanément dans la couche euphotique d'une zone frontale de la Méditerranée occidentale (courant algérien), en relation avec les paramètres hydrologiques, chimiques et biologiques. Cette zone est caractérisée par une stratification verticale marquée et par la présence, à la base de la couche euphotique, d'un maximum profond de chlorophylle très accentué. Les résultats obtenus dans cette étude montrent l'importance de la prise en compte de l'urée dans le cycle de l'azote, puisque ce composé organique peut être reminéralisé aussi rapidement que l'ammonium, et qu'il constitue une source d'azote pour le phytoplancton. De même, cette étude met en évidence des taux d'oxydation de l'ammonium en nitrate non négligeables, en particulier à la base de la couche euphotique. La présence d'un tel processus dans la couche euphotique constitue une source de nitrate régénéré *in situ* et peut conduire à une mauvaise estimation de la production nouvelle par la méthode isotopique. Enfin, il apparaît que le maximum profond de chlorophylle, s'il est caractérisé par une production azotée maximale, ne correspond pas à un niveau privilégié pour la production nouvelle, en particulier si l'on tient compte de la nitrification. Par conséquent, la production régénérée prédomine dans toute la couche euphotique du bassin algérien.

ABSTRACT

Nitrogen uptake and regeneration in a frontal region
of the Algerian current (western Mediterranean Sea):
new evaluation of new production.

The uptake and regeneration of four forms of nitrogen (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ and urea) have been studied, in the euphotic layer of a frontal area (Algerian current), in relation with hydrological, chemical and biological parameters. In this area vertical stratification is pronounced; a deep chlorophyll maximum at the bottom of the euphotic layer is present. Results show the importance of measuring urea uptake and regeneration in the study of nitrogen cycling, because this component can be regenerated as rapidly as ammonia, and is a source of nitrogen for phytoplankton. Other results show the oxidation of ammonia to nitrate in the euphotic layer, and particularly at the base of this layer. This nitrification is a source of *in situ* regenerated nitrate, and could lead to a wrong estimation of the new production estimation.

In the deep chlorophyll maximum, there is a maximum of nitrogen primary production but not a maximum of new production. In fact, regenerated production is the most important process over the whole euphotic layer of the Algerian basin.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 5, 555-562.

INTRODUCTION

Le sud du bassin occidental méditerranéen a été étudié, d'un point de vue hydrodynamique, par Millot (1985, 1987), Taupier-Letage et Millot (1988) et Millot *et al.* (1989). Ces auteurs montrent la présence d'un courant d'origine atlantique, appelé « courant algérien ». Ce dernier coule vers l'est le long des côtes africaines en formant une veine bien structurée jusqu'à la longitude de 0°. Plus à l'est, le courant montre des instabilités de type tourbillonnaire.

En juin 1990, la zone étudiée montre une structure dynamique complexe, détaillée par Raimbault *et al.* (1993) et l'existence d'une zone frontale plus ou moins continue entre 1 et 4°E.

La répartition horizontale et verticale du phytoplancton dans le courant algérien montre des particularités liées à la structure hydrodynamique (Raimbault *et al.*, 1993). En effet, Raimbault et ses collaborateurs observent une langue d'eau très riche en chlorophylle longeant la côte algérienne à une distance d'environ 15 milles entre 1° et 4°E. La biomasse chlorophyllienne, intégrée sur 100 mètres de profondeur, peut atteindre 80 mg.m⁻² dans cette zone. Récemment, l'imagerie satellitaire (CZCS) a effectivement permis d'observer de forts taux de pigments chlorophylliens dans cette zone (Arnone et La Violette, 1986; Lohrenz *et al.*, 1988b). Toutefois, l'imagerie satellitaire n'a pas permis de montrer que l'essentiel de cette chlorophylle est localisé à la base de la couche euphotique sous la forme d'une couche peu épaisse (15-20 m), où les concentrations de chlorophylle peuvent atteindre la valeur de 6 mg.m⁻³. Cette richesse en chlorophylle, comparable à celle des zones d'upwelling, fait du site du bassin algérien une zone privilégiée pour l'étude des capacités de production du phyto-

plancton. En effet, Takahashi et Hori (1984) indiquent que les maxima de chlorophylle profonds (DMC) pourraient être responsables d'une importante fraction de la production océanique totale. Gieskes et Kraay (1986) et Roman *et al.* (1986) suggèrent que le DCM correspond à un niveau privilégié pour la production nouvelle, alors que la couche supérieure serait le siège de la production régénérée.

L'étude des processus biologiques intervenant au niveau d'un tel maximum, et en particulier les taux d'absorption et de régénération de l'azote minéral (nitrate, nitrite, ammonium) et d'une forme organique de l'azote (urée), a été réalisée dans le bassin algérien au cours de la campagne Medipro VI. Ce type d'étude constitue une nouveauté dans cette zone, en particulier en ce qui concerne la quantification des flux de régénération.

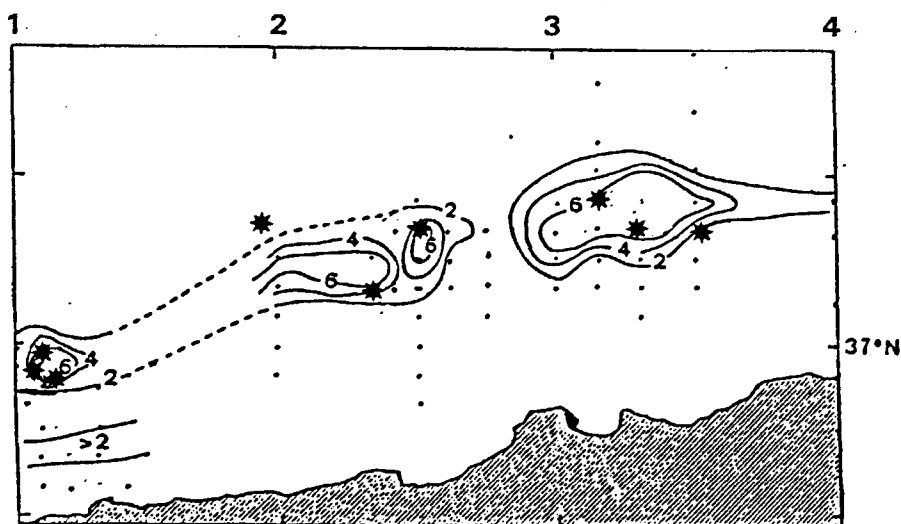
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements ont été effectués à bord du N.O. *Jean Charcot* dans le bassin occidental de la Méditerranée, au sein du courant algérien caractérisé par d'importantes biomasses phytoplanctoniques (fig.1). A chaque station, réalisée avant le lever du soleil, des profils verticaux de température, salinité et densité sont obtenus en continu à l'aide d'une bathysonde Seabird. La pénétration de l'énergie radiative dans la couche euphotique est mesurée au moyen d'un quantamètre « Licor » équipé d'un capteur plan immergeable. Les valeurs absolues sont transformées en pourcentages de lumière incidente. Les prélèvements d'eau de mer ont été effectués à l'aide de bouteilles Niskin de 12 litres fixées sur la rosette associée à la bathysonde.

Figure 1

Position des stations de prélèvement (étoiles) et de la veine riche en chlorophylle (Raimbault *et al.*, 1993) définie par la concentration maximale (mg.m⁻³) trouvée dans le maximum profond (DCM).

Location of the stations (stars) and of the rich-chlorophyll area (Raimbault et al., 1993) with maximum chlorophyll concentration (mg.m⁻³) found in the deep maximum (DCM).



Analyses chimiques et biologiques:

La chlorophylle *a* est dosée selon la méthode décrite par Herbland *et al.* (1985). L'eau de mer (250 ml) est filtrée sur un filtre Whatman GF/F (25 mm) et la chlorophylle *a* est extraite au méthanol puis dosée par fluorimétrie à l'aide d'un fluorimètre « Turner design ».

Pour mesurer l'azote organique particulaire, 1 à 3 litres d'eau de mer sont filtrés sur un filtre Whatman GF/F (25 mm) précalciné. Une fois les filtres séchés, la détermination de la teneur en azote est faite au laboratoire à l'aide d'un analyseur CHN « Leco 800 ».

Les dosages de sels nutritifs (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+) et d'urée sont effectués immédiatement après les prélèvements à la rosette. Les concentrations en ammonium et en urée sont déterminées manuellement selon les méthodes de Koroleff (1969) et d'Aminot et Kerouel (1982). Les concentrations en nitrate et nitrite sont mesurées automatiquement sur un « Autoanalyseur Technicon II » selon les méthodes de Tréguer et Le Corre (1975) quand les concentrations sont supérieures à 100 nmol.l^{-1} , et selon les méthodes de Oudot et Montel (1988) améliorées par Raimbault *et al.* (1990) quand les concentrations sont inférieures à 100 nmol.l^{-1} .

Analyses isotopiques:

Des flacons de polycarbonate de 2 litres sont utilisés pour les incubations. Le taux d'absorption de l'azote dissous (sous forme de nitrate, nitrite, ammonium et urée) est mesuré en utilisant l'isotope stable ^{15}N comme traceur (Dugdale et Goering, 1967). L'échantillon est enrichi en ^{15}N sous la forme de $\text{Na}^{15}\text{NO}_3$, de $\text{Na}^{15}\text{NO}_2$, de $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$, ou de ^{15}N -urée (99 % d' ^{15}N) de façon à obtenir un enrichissement initial de la phase dissoute de l'ordre de 10% d' ^{15}N . Les échantillons sont mis à incuber sur le pont du navire dans des incubateurs refroidis par de l'eau de mer de surface. La lumière incidente est atténuée par des écrans de nickel permettant d'exposer l'échantillon à une intensité lumineuse proche de celle mesurée à la profondeur de prélèvement. A la fin de l'incubation (4 à 6 heures), l'échantillon est filtré (Whatman GF/F, 47 mm, précalciné) sous faible dépression ($< 0,13 \text{ atm}$) et le filtre est rincé à l'eau de mer filtrée, séché puis stocké en présence de dessiccant. L'enrichissement en ^{15}N de la phase particulaire en début et en fin d'incubation est mesuré à l'aide d'un spectromètre de masse (V.G. Micromass, modèle M.M.601) après conversion de l'azote particulaire en azote gazeux par une combustion de Dumas.

Les taux de régénération de l'ammonium et de l'urée, ainsi que les taux de nitrification (régénération du nitrite et du nitrate) sont mesurés à partir du même échantillon par la détermination de la dilution isotopique (diminution de l'enrichissement en ^{15}N de la phase dissoute, due à l'apport de ^{14}N par la régénération, Blackburn, 1979). Cette analyse est réalisée au laboratoire, à partir du filtrat stocké au congélateur dans un flacon en Pyrex de 500 ml. L'analyse isotopique du filtrat au spectromètre de masse nécessite l'extraction préalable des composés azotés dissous. L'ammonium est extrait par diffusion selon la méthode de Paasche et Kristiansen (1982) améliorée par L'Helguen

(1991). L'urée est extraite selon la même méthode après avoir été transformée en ammonium sous l'action de l'uréase (Slawyk *et al.*, 1990). L'extraction du nitrite se fait suivant la méthode de Shell (1978) améliorée par Lipschultz (1984). Le nitrate est extrait après avoir été réduit en nitrite selon la méthode de Wood *et al.* (1967).

Les taux d'absorption absolus des composés azotés sont calculés selon la formule de Dugdale et Wilkerson (1986) qui tient compte des phénomènes de dilution isotopique de la phase dissoute. Les taux de régénération des composés azotés sont calculés selon la formule développée par Glibert *et al.* (1982). Les enrichissements en ^{15}N de l'ammonium, de l'urée, du nitrite et du nitrate dans la phase dissoute sont calculés respectivement selon les méthodes de Glibert *et al.* (1982), Slawyk *et al.* (1990) et L'Helguen (1991).

La précision des méthodes isotopiques utilisées au cours de cette étude a été testée au laboratoire à l'aide de répliqués dont l'enrichissement initial en azote-15 varie de 1 à 10 % d'azote, gamme d'enrichissement comparable à celle appliquée dans nos expériences. Ces répliqués ont subi le même traitement que les échantillons jusqu'au passage au spectromètre de masse.

Les coefficients de variation moyen obtenus sont de 7 % pour la mesure de régénération de l'ammonium et de l'urée, de 10 % pour la mesure de nitrification, et de 4 % pour la mesure d'absorption.

RESULTATS

Les neuf stations échantillonnées pour la mesure des taux d'absorption et de régénération de l'azote sont comparables en ce qui concerne leur structure hydrologique et chimique (Gentilhomme, 1992) puisqu'elles appartiennent toutes à la zone riche en chlorophylle (fig.1) définie par Raimbault et ses collaborateurs (1993). La thermocline (10-20 m) sépare la colonne d'eau en deux couches, une couche de surface chaude et une couche profonde froide. La limite inférieure de la couche euphotique se situe entre 60 et 80 mètres de profondeur selon les stations. La nitracline, définie comme la couche de gradient vertical maximal de nitrate, est située à la base de la couche euphotique, soit en moyenne à 45 mètres sous la thermocline. La répartition verticale du nitrite montre un maximum primaire associé à la nitracline. Les concentrations en ammonium et en urée dans la couche euphotique ne dépassent pas les valeurs de $0,202$ et $0,235 \text{ } \mu\text{mol.l}^{-1}$ respectivement et leur répartition est variable.

Les répartitions verticales de la chlorophylle *a* et de l'azote organique particulaire (NOP) suivent des profils comparables, mais pas identiques, caractérisés par une couche de concentration maximale entre 40 et 70 mètres de profondeur. La concentration maximale de chlorophylle se situe aux alentours de 60 mètres de profondeur alors que celle de l'azote organique particulaire est observée à 50 mètres. Ces deux maxima, bien que légèrement décalés l'un par rapport à l'autre, sont situés au sein de la nitracline et juste au dessus du maximum primaire de nitrite.

Comparaison entre l'activité assimilatrice dans la couche de surface et dans le maximum de chlorophylle *a* :

La répartition des paramètres hydrologiques, chimiques et biologiques dans la couche euphotique de la zone d'étude nous a incités à choisir deux niveaux aux caractéristiques très différentes - la couche de surface (SL, échantillonnée à 10 m) et le niveau du maximum de chlorophylle (DCM) - afin de déterminer les processus biologiques intervenant à ces niveaux et ceux pouvant expliquer la formation ou le fonctionnement du maximum profond de chlorophylle *a*.

Pour chaque station, le taux d'absorption absolu total d'azote, qui correspond à la somme des absorptions absolues de chaque composé azoté ($\Sigma\rho = \rho\text{H}_4^+ + \rho\text{urée} + \rho\text{NO}_2^- + \rho\text{NO}_3^-$) a été calculé. Ce taux d'absorption représente une mesure de la production primaire en terme d'azote. L'absorption absolue totale a ensuite été rapportée à la biomasse, celle-ci étant exprimée en terme d'azote organique particulaire ($\Sigma\rho/\text{NOP}$) et en terme de chlorophylle *a* ($\Sigma\rho/\text{chl}a$). Ces rapports représentent respectivement l'absorption spécifique totale, qui est une estimation du taux de croissance des populations, et l'indice d'activité assimilatrice. Ces termes sont généralement considérés comme des indices de productivité (Le Bouteiller, 1986). L'ensemble des valeurs a permis le calcul de moyennes rassemblées dans le tableau I.

Tableau I

Moyennes et écart-types des taux d'absorption absolus totaux d'azote ($\Sigma\rho$ en $\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$), des taux d'absorption spécifiques totaux ($\Sigma\rho/\text{NOP}$ en h^{-1}), et des indices d'activité assimilatrice ($\Sigma\rho/\text{chl}a$ en $\mu\text{mol}.\text{(\mu g chl}a\text{)}^{-1}.\text{h}^{-1}$), pour la couche de surface (SL) et le niveau du maximum de chlorophylle *a* (DCM).

Mean values and standard deviations of the absolute uptake rates ($\Sigma\rho$, $\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$), specific uptake rates ($\Sigma\rho/\text{NOP}$, h^{-1}) and assimilation activity ratios ($\Sigma\rho/\text{chl}a$, $\mu\text{mol}.\text{(\mu g chl}a\text{)}^{-1}.\text{h}^{-1}$), calculated for the surface layer (SL) and the deep chlorophyll maximum (DCM).

	SL (n = 3)	DCM (n = 5)	SL/DCM
$\Sigma\rho$	0,041 (0,013)	0,108 (0,103)	0,40
$\Sigma\rho/\text{NOP}$	0,042 (0,008)	0,045 (0,029)	0,94
$\Sigma\rho/\text{chl}a$	0,461 (0,148)	0,027 (0,031)	17,07

Le taux d'absorption absolu total ($\Sigma\rho$) est plus élevé au niveau du maximum de chlorophylle que dans la couche de surface. Le maximum de chlorophylle correspond, par conséquent, à un maximum de production primaire en terme d'azote. Le taux d'absorption spécifique ($\Sigma\rho/\text{NOP}$) est du même ordre de grandeur pour les deux niveaux, ce qui suggère que leurs populations possèdent des taux de croissance peu différents. En revanche, l'indice d'activité assimilatrice est beaucoup plus élevé dans la couche mélangée qu'au niveau du maximum de chlorophylle. Ces deux derniers résultats suggèrent que le maximum de chlorophylle ne constitue pas un maximum de productivité. Ces résultats nous ont incités à nous interroger sur les processus responsables de la formation du maximum

profond de chlorophylle *a* marqué que l'on observe dans la zone frontale. En effet, si ce dernier n'est pas dû à une croissance accrue des populations, associée à une augmentation de production, comment et pourquoi se forme-t-il ?

L'étude comparative des rapports entre les résultats pour la couche mélangée et ceux du maximum de chlorophylle (SL/DCM, tab. I) calculés, d'une part à partir des taux d'absorption absolus et spécifiques et, d'autre part de l'indice d'activité assimilatrice, nous permet de répondre partiellement à cette question. En effet, le rapport SL/DCM calculé pour l'indice d'activité assimilatrice est très supérieur à 1, alors que celui calculé pour le taux de croissance est proche de 1. L'augmentation de la chlorophylle avec la profondeur est donc plus importante que celle de l'azote organique particulaire. Ce résultat suggère que le maximum de chlorophylle pourrait être dû à une surproduction de ce pigment par les cellules phytoplanctoniques.

Importance des processus de régénération dans la couche euphotique:

Les taux de régénération de l'ammonium, de l'urée, du nitrate et du nitrite, ces derniers correspondant aux étapes successives de la nitrification, ont été mesurés dans les deux couches d'eau citées précédemment.

La régénération de l'ammonium est de l'ordre de $25 \text{ nmol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ dans la couche de surface et peut atteindre la centaine de $\text{nmol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ au niveau du maximum de chlorophylle (fig.2). Le taux de régénération de l'urée est de 10 à $50 \text{ nmol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ aussi bien en surface qu'à la base de la couche euphotique.

La régénération du nitrite, première étape de la nitrification, est de faible amplitude, mais atteint $20 \text{ nmol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ au niveau du maximum de chlorophylle. L'oxydation du nitrite en nitrate est également plus importante au niveau du maximum de chlorophylle que dans la couche de surface.

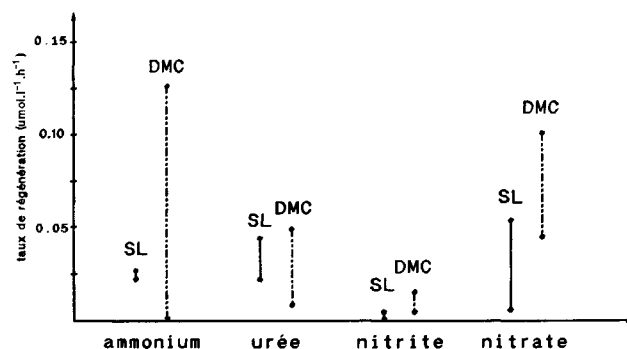


Figure 2

Taux de régénération ($\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$) de l'ammonium, de l'urée, du nitrite et du nitrate mesurés dans la couche de surface (SL) et au niveau du maximum de chlorophylle profond (DCM) au cours de la campagne Medipro VI.

Regeneration rates ($\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$) of ammonium, urea, nitrite and nitrate measured in the surface layer (SL) and in the deep chlorophyll maximum (DCM) during the Medipro VI.

Le taux de régénération du nitrate, rarement quantifié dans les études du cycle de l'azote, semble pouvoir égaler celui de l'ammonium dans la zone du courant algérien.

Afin de déterminer la part de la production nouvelle dans la production totale, le rapport f (Eppley et Peterson, 1979) a été calculé pour les deux couches étudiées (tab. II). Ce rapport a été calculé, dans un premier temps, avec les taux d'absorption non corrigés par l'effet de dilution isotopique et, dans un second temps, en tenant compte de cet effet. A 10 mètres, les deux résultats sont comparables et la production nouvelle représente un faible pourcentage de la production totale. La valeur de f obtenue après correction de la dilution

Tableau II

Rapports f ($\rho\text{NO}_3/\Sigma\rho$) calculés pour la couche de surface (SL) et le maximum de chlorophylle (DCM) à la station 14N (37°01'N, 1°11'E). f « sans correction »: calculé à partir des taux d'absorption non corrigés de la dilution isotopique due à la régénération, f « NH_4^+ , urée »: corrigés de la dilution isotopique due à la régénération de l'ammonium et de l'urée, f « NO_2 , NO_3 »: corrigés de la dilution isotopique due à la nitrification, f « avec corrections »: corrigés des deux précédentes régénérations.

f ratios ($\rho\text{NO}_3/\Sigma\rho$) calculated for the surface layer (SL) and the deep chlorophyll maximum (DCM) of the station 14N (37°01'N, 1°11'E). f "sans correction": calculated without correction of the isotopic dilution effect, f " NH_4^+ , urée": with only correction of isotopic dilution effect of ammonium and urea regeneration, f " NO_2 , NO_3 ": with only correction of isotopic dilution effect of nitrification, f "avec corrections": with correction of isotopic dilution effect of the two processes.

	SL	DCM
f « sans corrections »	2,4 %	55,2
f « NH_4^+ , urée »	0,8 %	7,3 %
f « NO_2 , NO_3 »	7,0 %	55,9 %
f « avec corrections »	2,2 %	7,4 %

isotopique due à la régénération de l'ammonium et de l'urée, est très faible (0,8 %). La couche mélangée est par conséquent le siège d'une forte régénération d'ammonium et d'urée. Toutefois, l'influence de la nitrification n'est pas négligeable puisqu'elle agit en sens inverse et aboutit à une estimation de f de l'ordre de 2%. Les valeurs de f obtenues pour le maximum de chlorophylle sont très différentes puisque la correction due à la dilution isotopique fait passer le rapport f de 55,2 à 7,4 %. La régénération de l'ammonium et de l'urée ainsi que la nitrification ont par conséquent une influence déterminante sur le calcul du rapport f , et tendent à en diminuer la valeur. La valeur de 7,4 % calculée pour le maximum de chlorophylle est faible et peu différente de celle de la couche de surface, alors que le DCM est caractérisé par la présence de nitrate en quantité importante.

DISCUSSION

La répartition verticale des paramètres hydrologiques, chimiques et biologiques telle qu'elle a été décrite permet de

différencier deux zones dont les caractéristiques et les mécanismes biologiques sont très différents: la couche de surface et la couche du maximum de chlorophylle.

La couche de surface est pauvre en phytoplancton et en sels nutritifs, et représente une situation typiquement oligotrophe. Dans notre étude, les taux d'absorption spécifique d'azote, toutes formes confondues, suggèrent que le taux de croissance des populations de micro-organismes dans cette couche oligotrophe est de l'ordre de $0,042 \text{ h}^{-1}$, soit $1,01 \text{ j}^{-1}$, si l'on considère une activité de 24 heures. De nombreux auteurs se sont déjà penchés sur le problème du taux de croissance réel des populations phytoplanctoniques des zones oligotrophes du large. La plupart des travaux (Beers *et al.*, 1975, 1982; Eppley, 1981) ont montré des taux de croissance peu élevés de l'ordre de $0,1-0,2 \text{ j}^{-1}$. Toutefois, des études plus récentes ouvrent de nouvelles perspectives en ce qui concerne ces taux de croissance. Herbland et Le Bouteiller (1983) mesuraient des taux de croissance, en terme d'azote, supérieurs à 1 j^{-1} dans la couche de surface très pauvre en nitrate. De même, dans les eaux oligotrophes de la côte hawaïenne, Laws et collaborateurs (1984) ont obtenu des valeurs comprises entre $0,66$ et $2,1 \text{ j}^{-1}$.

La seconde couche étudiée est celle qui contient le maximum profond de chlorophylle. Si les océans stratifiés sont généralement caractérisés par la présence d'un maximum de chlorophylle en profondeur, la zone du courant algérien a la particularité de montrer un maximum au sein duquel les teneurs en chlorophylle a sont très élevées, ainsi que l'ont déjà montré plusieurs études (Lohrenz *et al.*, 1988a,b; Arnone *et al.*, 1990). Cette particularité est vraisemblablement liée à la structure hydrodynamique particulière du bassin algérien. En effet, le courant algérien est le résultat du contact des masses d'eau atlantique et méditerranéenne (Millet, 1985, 1987), interface caractérisant les zones frontales. Or ces zones frontales sont souvent le siège d'une forte production (Pingree *et al.*, 1975; Simpson *et al.*, 1979; Holligan, 1981; Townsend *et al.*, 1983; Sournia *et al.*, 1990). Dans le cas du courant algérien, Raimbault *et al.* (1993) montrent que le transfert des nutriments de la couche aphotique vers la couche euphotique est favorisé par ce type de structure. Cet apport de nutriments permettrait le développement d'une forte production photosynthétique.

Parmi les nombreuses hypothèses émises à propos de la formation du maximum de chlorophylle a , l'accumulation passive des cellules au niveau d'une barrière physique (Pingree, 1978) est à rejeter dans le cas du courant algérien, car la pycnocline est moins profonde que le maximum de chlorophylle. De même, la présence, au niveau du maximum, d'espèces différentes contenant plus de chlorophylle n'apparaît pas dans les déterminations et comptages effectués sur le site (Beker, 1991). L'observation d'un maximum de production en terme d'azote coïncidant avec ce maximum de chlorophylle tend à prouver que le maximum de chlorophylle est le siège d'une activité biologique intense. Les estimations du taux de croissance donnent des valeurs identiques dans la couche de surface et dans le maximum de chlorophylle a . Le fait que la teneur en chlorophylle augmente avec la profondeur dans des proportions beaucoup plus élevées que la quantité d'azote organique particulaire a été noté la première fois dans la région du courant algérien par Raimbault (1991).

Ces résultats, ainsi que ceux obtenus en estimant l'indice d'activité assimilatrice, confirment que les cellules phytoplanctoniques augmentent leur teneur cellulaire en chlorophylle *a* en réponse aux faibles éclaircissements (photo-adaptation).

Nous pouvons, par conséquent, estimer que le maximum de chlorophylle est dû, au moins pour une part, à une adaptation physiologique du phytoplancton. Ce ne peut donc être un réel maximum de biomasse en terme de quantité de cellule ou en terme de carbone organique. Un problème capital se pose alors quant au choix de l'estimateur de la biomasse dans ce type de milieu.

La mesure des taux de régénération des quatre formes azotées est rarement effectuée dans les études des processus biologiques intervenant dans la couche euphotique. Or, si la régénération de l'ammonium est connue pour être élevée dans les zones oligotrophes (Glibert *et al.*, 1982; Laws *et al.*, 1985), celle de l'urée, plus rarement prise en compte, est également d'une grande importance, puisqu'elle peut atteindre des taux comparables à ceux de l'ammonium. En effet l'urée régénérée semble être utilisée avec une grande efficacité par les micro-organismes. L'importance de l'urée dans la nutrition azotée du phytoplancton a été mise en évidence dans les eaux côtières par Sørensen et Sahlsten (1987) et dans les eaux océaniques par Remsen (1971) et Sahlsten (1987).

L'oxydation de l'ammonium en nitrite et du nitrite en nitrate (nitrification) dans la couche euphotique des zones oligotrophes a été jusqu'à présent peu étudiée. Ward (1985) et Ward et Zafiriou (1988) ont mis en évidence l'existence de ces processus à la base de la couche euphotique de l'océan Pacifique tropical. Nos travaux montrent également l'existence d'une régénération de nitrite et de nitrate assez importante, essentiellement à la base de la couche euphotique. Cette localisation subsuperficielle de la nitrification est due à l'inhibition de cette réaction par la lumière (Olson, 1980; Horrigan *et al.*, 1981; Lipschultz *et al.*, 1985; Ward, 1985). La nitrification aboutit, dans la couche euphotique, à un apport de nitrate régénéré sur place, qui s'ajoute à l'apport, par mélange vertical, du nitrate « frais » régénéré en profondeur.

Le fait que le nitrate produit par régénération *in situ* soit suffisant pour compenser l'utilisation de ce sel par le phytoplancton pose un problème important pour l'estimation de la production nouvelle. En effet, le rapport *f* (Eppley et Peterson, 1979) est calculé à partir de l'importance relative du taux d'absorption du nitrate dans la production totale. Or, s'il se confirme qu'une partie du nitrate absorbé a été régénéré dans la couche euphotique, la production nouvelle, ou production exportable, serait surestimée. Par conséquent, la prise en compte de la régénération du nitrate au sein de la couche euphotique est capitale si nous voulons obtenir de meilleures estimations de la production exportable.

Ceci est confirmé par l'observation de l'effet de la dilution isotopique sur le rapport *f*. La production nouvelle serait égale à 7,4 % de la production totale au niveau du maximum de chlorophylle, ce qui correspond aux valeurs les plus faibles de la littérature pour des zones oligotrophes (Eppley et Peterson, 1979; Eppley, 1989; Harrison *et al.*, 1987).

L'ensemble de ces résultats suggère que le maximum de chlorophylle ne fonctionne pas sur la production nouvelle

mais sur la production régénérée. Le maximum de chlorophylle serait l'image d'une population dont le taux de croissance, basé sur la régénération, serait en phase stationnaire. Les taux de production mesurés à ce niveau seraient alors suffisants pour assurer le maintien de cette structure, mais sa formation serait due à d'autres événements antérieurs. Il est possible que cette formation soit à relier à une production nouvelle intense à un moment donné, que nous n'avons pu observer. Les faibles taux de production nouvelle peuvent sans doute expliquer les faibles teneurs en azote de ces populations du maximum de chlorophylle et donc la faible valeur du rapport azote particulaire/chlorophylle.

CONCLUSION

Il existe peu de travaux concernant les processus de croissance algales dans le maximum de chlorophylle de subsurface qui tiennent compte à la fois des facteurs hydrologiques, chimiques et biologiques, et des mesures d'absorption et de régénération de l'ensemble des quatre formes azotées essentielles au fonctionnement du cycle de la matière: l'ammonium, l'urée, le nitrate et le nitrite. Harrison (1990) a fait une analyse de l'importance relative des productions nouvelle et régénérée dans le maximum de chlorophylle et dans le maximum de production primaire. Toutefois, cette analyse ne se base que sur l'absorption de l'ammonium et du nitrate et ne tient pas compte des processus de régénération de ces sels. Nos résultats montrent la nécessité de mesurer tous les flux d'absorption et de régénération dans l'ensemble de la couche euphotique, ainsi que les paramètres hydrochimiques et biologiques, si nous voulons mieux comprendre comment se forme et évolue le maximum profond de chlorophylle.

La compréhension des processus biologiques intervenant dans le cycle de la matière dans la couche euphotique des océans, et plus particulièrement du carbone, est actuellement une des préoccupations principales de la communauté scientifique internationale. Les travaux présentés ici, bien que d'importance locale et difficilement généralisables, montrent clairement la nécessité de mesurer simultanément les flux d'absorption et de régénération des principales formes azotées. En effet, les flux de régénération de l'urée, du nitrite et du nitrate semblent être d'une grande importance pour l'écosystème pélagique. L'importance des processus de nitrification au sein de la couche euphotique pose un problème capital quant à l'estimation de la production nouvelle et il est nécessaire de généraliser ce type de mesure.

Les populations de micro-organismes de la couche de surface, couche pauvre mais non dépourvue de sels nutritifs, ont un taux de croissance élevé de l'ordre de 1 j^{-1} . Ce résultat conforte les hypothèses concernant le milieu oligotrophe, selon lesquelles ce type de milieu serait plus productif que les « déserts biologiques » auxquels il était comparé dans le passé.

Le maximum de chlorophylle de subsurface observé dans la zone frontale du bassin algérien ne constitue pas un maximum de productivité. Son maintien est assuré par l'utilisation d'azote régénéré, mais les processus responsables de sa formation pourraient être liés à l'utilisation antérieure d'azote « frais ».

RÉFÉRENCES

- Aminot A. et R. Kerouel (1982). Dosage automatique de l'urée dans l'eau de mer: une méthode très sensible au diacétylmonoxime. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 174-183.
- Arnone R.A. et P.E. La Violette (1986). Satellite definition of the biological and thermal variation of coastal eddies associated with the African current. *J. Geophys. Res.*, **91**, 2351-2364.
- Arnone R.A., D.A. Wiesenburg et K.D. Saunders (1990). Origins and characteristics of the Algerian Current. *J. Geophys. Res.*, **95**, 1587-1598.
- Beers J.R., M.H. Reid et G.L. Stewart (1975). Microplankton of the north Pacific central gyre. Population structure and abundance, June 1973. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **60**, 607-638.
- Beers J.R., M.H. Reid et G.L. Stewart (1982). Seasonal abundance of the microplankton population in the north Pacific central gyre. *Deep-Sea Res.*, **29**, 227-245.
- Beker B. (1991). Détermination et comptage des populations phytoplanctoniques. in: « *Production pélagique de la Méditerranée sud-occidentale (courant algérien), mesures hydrologiques, chimiques et biologiques.* », P. Raimbault et M.C. Bonin, éditeurs, Campagnes Océanographiques Françaises, IFREMER, **16**, 172-176.
- Blackburn T.H. (1979). Method for measuring rates of NH₄⁺ turnover in anoxic marine sediments, using a 15N-NH₄⁺ dilution technic. *Appl. environ. Microbiol.*, **37**, 760-765.
- Dugdale R.C. et J.J. Goering (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 196-206.
- Dugdale R.C. et F.P. Wilkerson (1986). The use of 15N to measure nitrogen uptake in eutrophic oceans: experimental considerations. *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 673-689.
- Eppley R.W. (1981). Autotrophic production of particulate matter. in: « *Analysis of marine ecosystems* », A.R. Longhurst, editor, Academic Press, 343-361.
- Eppley R.W. (1989). New-production: History, methods, problems. in: « *Productivity of the ocean: present and past* », W.H. Berger, V.S. Smetacek et G. Wefer, editors, J. Wiley and sons, New-York, 85-97.
- Eppley R.W. et B.J. Peterson (1979). Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, **282**, 677-680.
- Gentilhomme V. (1992). Quantification des flux d'absorption et de régénération de l'azote minéral (nitrate, nitrite, ammonium) et organique (urée) dans la couche euphotique des océans oligotrophes. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille II, 141p.
- Gieskes W.W. et G.W. Kraay (1986). Floristic and physiological differences between the shallow and the deep nanophytoplankton community in the euphotic zone of the open tropical Atlantic revealed by HPLC analysis of pigments. *Mar. Biol.*, **91**, 567-576.
- Glibert P.M., F. Lipschultz, J.J. McCarthy et M. Altabet (1982). Isotope dilution models of uptake and remineralization of ammonium by marine plankton. *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 639-650.
- Harrison W.G. (1990). Nitrogen utilization in chlorophyll and primary productivity maximum layers: an analysis based on the f ratio. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **60**, 85-90.
- Harrison W.G., T. Platt et M.R. Lewis (1987). F ratio and its relationship to ambient nitrate concentration in coastal waters. *J. Plankton Res.*, **9**, 235-248.
- Herbland A., et A. Le Bouteiller (1983). Dynamique du phytoplancton et matière organique particulaire dans la zone euphotique de l'Atlantique équatorial. *Mar. Biol.*, **72**, 265-278.
- Herbland A., A. Le Bouteiller et P. Raimbault (1985). Size structure of phytoplankton biomass in the Equatorial Atlantic Ocean. *Deep-sea Res.*, **32**, 819-836.
- Holligan P.M. (1981). Biological implications of fronts on the northwest European continental shelf. *Phil. Trans. R. S. Lond.*, **A302**, 563-581.
- Horrigan S.G., A.F. Carlucci et P.M. Williams (1981). Light inhibition of nitrification in sea-surface films. *J. mar. Res.*, **39**, 557-565.
- Koroleff F. (1969). Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Int. Cons. Explor. Sea*, **C9**, 1-6.
- Laws E.A., D.G. Redalje, L.W. Haas, P.K. Bienfang, R.W. Eppley, W.G. Harrison, D.M. Karl et J. Marra (1984). High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic Hawaiian coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 1161-1169.
- Laws E.A., W.G. Harrison et G.R. DiTullio (1985). A comparison of nitrogen assimilation rates based on 15N uptake and autotrophic protein synthesis. *Deep-Sea Res.*, **32**, 85-95.
- Le Bouteiller A. (1986). Environmental control of nitrate and ammonium uptake by phytoplankton in the equatorial Atlantic ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **30**, 167-179.
- L'Helguen S. (1991). Absorption et régénération de l'azote dans les écosystèmes pélagiques du plateau continental de la Manche occidentale. Relations avec le régime vertical de mélange des masses d'eau; cas du front thermique d'Ouessant. Thèse de l'Université de Bretagne occidentale, Brest, « *Chimie appliquée : Chimie Marine* ».
- Lipschultz F. (1984). Environmental factors affecting rates of nitrogen cycling. Ph. D., Harvard University.
- Lipschultz F., S.C. Wofsy et L.E. Fox (1985). The effect of light and nutrients on rates of ammonium transformation in a eutrophic river. *Mar. Chem.*, **16**, 329-341.
- Lohrenz S.E., R.A. Arnone, D.A. Wiesenburg et I.P. De Palma (1988a). Satellite detection of transient enhanced primary production in the western Mediterranean Sea. *Nature*, **335**, 245-247.
- Lohrenz S.E., D.A. Wiesenburg, I.P. De Palma, K.S. Johnson et D.F. Gustafson jr. (1988b). Interrelationships among primary production, chlorophyll and environmental conditions in frontal regions of the western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res.*, **35**, 793-810.
- Millot C. (1985). Some features of the algerian current. *J. Geophys. Res.*, **90**, 7169-7176.
- Millot C. (1987). The circulation of the levantine intermediate water in the algerian current. *J. Geophys. Res.*, **92**, 8265-8276.
- Millot C., I. Taupier-Letage et M. Benzohra (1989). The algerian eddies. *Earth-Science Reviews*, **27**, 203-219.
- Olson R.J. (1980). Studies of biological nitrogen cycle processes in the upper water of the ocean, with special reference to the primary nitrite maximum. Ph. D. Thesis, University of California, San Diego.
- Oudot C. et Y. Montel (1988). A high sensitivity method for the determination of nanomolar concentrations of nitrate and nitrite in seawater with a Technicon autoanalyser II. *Mar. Chem.*, **24**, 239-252.
- Paasche E. et S. Kristiansen (1982). Ammonium regeneration by microzooplankton in the Oslofjord. *Mar. Biol.*, **69**, 55-63.
- Pingree R.D. (1978). Mixing and stabilization of phytoplankton distributions on the Northwest European Continental shelf. in: « *Spatial patterns in plankton communities.* », J.H. Steele, editor, Plenum Press, New-York, 181-220.
- Pingree R.D., P.R. Pugh, P.M. Holligan et G.R. Forster (1975). Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. *Nature*, **258**, 672-677.
- Raimbault P. (1991). Détermination de l'azote particulaire et de l'azote organique dissous à l'aide d'une procédure oxydative au persulfate de potassium. in: « *Production pélagique de la Méditerranée sud-occidentale (courant algérien), mesures hydrologiques, chimiques et biologiques.* », P. Raimbault & M.C. Bonin, éditeurs, Campagnes Océanographiques Françaises, IFREMER, **16**, 125-130.
- Raimbault P., G. Slawyk, B. Coste et J. Fry (1990). Feasibility of using an automated colorimetric procedure for the determination of seawater nitrate in the 0-100 nM range: example from field and culture. *Mar. Biol.*, **104**, 347-351.

- Raimbault P., B. Coste, M. Boulhadid et B. Boudjellal** (1993). Origin of high phytoplankton concentration in deep chlorophyll maximum (DCM) on a frontal region of the South-western Mediterranean sea (Algerian current). *Deep-Sea Res.*, **40**, 791-804.
- Remsen C.C.** (1971). The distribution of urea in coastal and oceanic waters. *Limnol. Oceanogr.*, **16**, 732-740.
- Roman M.R., C.S. Yentsch, A.L. Gauzens et D.A. Phinney** (1986). Grazer control of fine-scale distribution of phytoplankton in warm-core Gulf Stream rings. *J. Mar. Res.*, **44**, 795-813.
- Sahlsten E.** (1987). Nitrogenous nutrition in the euphotic zone of the central north Pacific gyre. *Mar. Biol.*, **96**, 433-439.
- Shell D.M.** (1978). Chemical and isotopic methods in nitrification studies. in: « *Microbiology* », D. Schlessinger, editor, Amer. Soc. Microbiol., Washington, D.C, 292-295.
- Simpson J.H., D.J. Edlestein, A. Edwards, N.C.G. Morris et P.B. Tett** (1979). The Island front: Physical structure and phytoplankton distribution. *Estuar. coast. Mar. Sci.*, **9**, 713-726.
- Slawyk G., P. Raimbault et S. L'Helguen** (1990). Recovery of urea nitrogen from seawater for measurement of ^{15}N abundance in urea regeneration studies using the isotope-dilution approach. *Mar. Chem.*, **30**, 343-362.
- Sörenson F. et E. Sahlsten** (1987). Nitrogen dynamics of a cyanobacteria bloom in the Baltic Sea: new versus regenerated production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **37**, 277-284.
- Sournia A., J.M. Brylinski, S. Dallot, P. Le Corre, M. Leveau, L. Prieur et C. Froget** (1990). Fronts hydrologiques au large des côtes françaises: les sites ateliers du programme Frontal. *Oceanol. Acta*, **13**, 413-438.
- Takahashi M. et T. Hori** (1984). Abundance of picophytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum layer in subtropical and tropical waters. *Mar. Biol.*, **79**, 177-186.
- Taupier-Letage I. et C. Millot** (1988). Surface circulation in the Algerian basin during 1984. in: « *Océanographie pélagique Méditerranéenne* », H.J. Minas et P. Nival, éditeurs, *Oceanol. Acta*, n°sp **9**, 79-85.
- Townsend D.W., C.M. Yentsch, C.E. Parker, W.M. Balch et E.D. True** (1983). An island mixing effect in the coastal Gulf of Maine. *Helgoländer Meeresunters.*, **36**, 347-356.
- Tréguer P. et P. Le Corre** (1975). Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer. Lab. Océanogr. Chim., Université de Bretagne Occid., Brest, 110 p.
- Ward B.B.** (1985). Light and substrate concentration relationships with marine ammonium assimilation and oxidation rates. *Mar. Chem.*, **16**, 301-316.
- Ward B.B. et O.C. Zafiriou** (1988). Nitrification and nitric oxide in the oxygen minimum of the Eastern Tropical North Pacific. *Deep-Sea Res.*, **35**, 1127-1142.
- Wood E.D., F.A.J. Armstrong et F.A. Richards** (1967). Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction to nitrite. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **47**, 23-31.