

CONTINUITÉ ZONALE ET CIRCULATION MÉRIDIENNE DU MAXIMUM DE NITRITE DANS LE PACIFIQUE ÉQUATORIAL SUD-OUEST

II. Interprétation : un aspect de la régénération des sels nutritifs

CLAUDE OUDOT

Océanographe Physicien O.R.S.T.O.M.
C.R.O. B.P. V 18 Abidjan (R.C.I.)

RÉSUMÉ

La distribution comparée du nitrite à celles des autres paramètres biochimiques (nitrate, ammoniacale, phosphate, oxygène, biomasse végétale) permet de dégager l'originalité de la zone étudiée. Les différentes hypothèses rendant compte de la formation de nitrite dans l'océan sont passées en revue. La nitrification paraît la voie la mieux adaptée au cas particulier de la « poche à nitrite ». La question de la régénération des sels nutritifs dans les couches supérieures de l'océan est discutée.

ABSTRACT

ZONAL CONTINUITY AND MERIDIAN CIRCULATION OF THE NITRITE MAXIMUM IN THE SOUTH-WEST EQUATORIAL PACIFIC. II. INTERPRETATION : A LOOK AT THE REGENERATION OF NUTRIENTS

The nitrite distribution is compared to the distributions of the other biochemical parameters (nitrate, ammonia, phosphate, oxygen and phytoplankton biomass) in order to show the originality of this area. In contrast to the situations usually described by several authors, the nitrite maximum does not coincide exactly with the pycnocline. The highest ammonia concentrations are found just above the nitrite accumulation layer, and ammonia plus nitrite make up for the deficit of nitrate versus phosphate in the N-P regression. The different hypotheses trying to explain the nitrite formation in the sea are reviewed: the nitrification is the most likely process responsible for the nitrite accumulation. The close relationship between the nitrite maximum and the upper high gradient of nitrate considered in the hypothesis of nitrate assimilation by phytoplankton is not observed in the "nitrite pouch"; moreover the nitrite production is higher than the nitrate diminution. The bacterial reduction of nitrate is not realistic in a well oxygenated layer. Some arguments for the nitrification (distributions of pH, CO₂ and dissolved organic nitrogen, intermediate position of nitrite maximum between ammonia maximum and nitrate reinforced gradient) are put forward.

A relatively short residence time of the nitrite (about 30 days) associated with an important fraction of the nitrite within the inorganic nitrogen compounds (30 to 40 %) emphasize the major influence of regeneration processes in the nutrients distribution and the estimate of primary production in the equatorial ecosystem.

1. INTRODUCTION

L'attrait manifesté par les océanographes pour l'étude du nitrite ne peut s'expliquer uniquement par la facilité analytique reconnue depuis longtemps d'accéder à un paramètre, dont la distribution parti-

culière dans certaines situations hydrologiques fournit des renseignements très utiles sur la circulation des masses d'eau (WOOSTER *et al.*, 1965; OUDOT *et al.*, 1969; HATTORI et WADA, 1971). Par le caractère ambivalent du nitrite dans les mécanismes d'oxydo-réduction du cycle de l'azote, l'origine des concentra-

tions plus ou moins élevées de ce sel nutritif rencontrées çà et là dans l'océan est souvent un sujet de controverse entre chercheurs.

On distingue habituellement dans les régions tropicales, le maximum primaire situé au sommet de la thermocline du maximum secondaire relevé dans des couches plus profondes, généralement appauvries en oxygène. La plupart des auteurs qui ont étudié la distribution du maximum profond, notamment dans les parties orientales nord et sud du Pacifique (BRANDHORST, 1959; THOMAS, 1966; WOOSTER, 1967; GOERING, 1968; FIADDEIRO et STRICKLAND, 1968; GOERING et CLINE, 1970; CODISPOTI et RICHARDS, 1976) s'accordent pour attribuer l'origine du nitrite à la réduction du nitrate : dans des eaux épuisées en oxygène (teneur $< 0,1$ ml O_2/l), des bactéries marines hétérotrophes seraient susceptibles d'utiliser l'azote du nitrate comme accepteur d'électrons à la place de l'oxygène. La réduction du nitrate a été vérifiée expérimentalement à l'aide d'azote marqué (^{15}N) jusqu'au stade nitrite et même au-delà (dénitrification) jusqu'à l'apparition d'oxyde nitreux (N_2O) et d'azote moléculaire (N_2) (GOERING et DUGDALE, 1966; GOERING, 1968; WADA et HATTORI, 1972). CARLUCCI et SCHUBERT (1969) ont isolé dans le maximum secondaire au large du Pérou des bactéries hétérotrophes capables d'assurer la réduction du nitrate en nitrite. Dernièrement DUGDALE *et al.* (1977) ont découvert, dans la même région, que la dénitrification pouvait parfois conduire à l'épuisement total en nitrate et nitrite avec apparition d'ammoniaque accompagnée d'une forte odeur d'hydrogène sulfuré. VOITURIEZ et HERBLAND (1977 a) font remarquer que dans l'Atlantique aucun maximum profond de nitrite associé à des valeurs d'oxygène inférieures à 0,5 ml/l n'a été rapporté, et en s'appuyant sur les travaux de CARLUCCI et McNALLY (1969) ils estiment par contre que le maximum secondaire de nitrite observé dans le Dôme de Guinée au niveau d'un minimum d'oxygène ($[O_2]$) est de l'ordre de 0,6 ml/l pourrait être dû à un ralentissement du processus de nitrification.

En revanche l'origine du maximum primaire dans des couches bien oxygénées est largement controversé et il est vraisemblable qu'un mécanisme unique ne puisse pas rendre compte de toutes les accumulations de nitrite rencontrées à la base de la couche euphotique. Le processus le plus souvent retenu aujourd'hui est celui suggéré par VACCARO et RYTHER (1960) et vérifié par des études de laboratoire de CARLUCCI *et al.* (1970) : le nitrate, présent en abondance et dans des conditions limitantes de lumière, est réduit en nitrite extracellulaire (HISARD et PITON, 1969; HATTORI et WADA, 1971; WADA et HATTORI 1971); KIEFER *et al.* (1976) et VOITURIEZ et HERBLAND (1977 b) tirent argument de cette

explication pour utiliser le maximum de nitrite comme indicateur de production nouvelle et de la limite inférieure de la zone euphotique. HATTORI et WADA (1971) admettent également, pour avoir rencontré partout dans les eaux peu profondes du Pacifique sud équatorial des bactéries réductrices de nitrate, que le maximum primaire de nitrite résulte dans cette région de la réduction bactérienne du nitrate. Cependant, déjà en 1959 BRANDHORST fait remarquer que le rôle de bactéries hétérotrophes devant assurer leur croissance aux dépens de substances organiques dans des eaux largement oxygénées paraît improbable à ce niveau. Cet auteur, le premier, a attribué l'accumulation de nitrite dans le maximum primaire à l'action de bactéries nitrifiantes oxydant l'ammoniaque et qui, elles, sont autotrophes : ces bactéries (*Nitrosomonas* et *Nitrosococcus*) peuvent vivre en absence de matière organique en puisant le carbone à travers l'assimilation du gaz carbonique et l'énergie à travers l'oxydation d'ammoniaque en nitrite. Bon nombre d'études ultérieures dans des régions diverses (VACCARO, 1962; MIYAKE et WADA, 1968; CALVERT et PRICE, 1971; WADA et HATTORI, 1971; MIYAZAKI *et al.*, 1975) sont en faveur d'un tel processus. Pour notre part nous retenons cette interprétation pour argumenter une théorie de reminéralisation des déchets de la production équatoriale (OUDOT *et al.*, 1972).

Signalons enfin que, outre les agents biologiques, certains processus photochimiques peuvent intervenir dans le cycle de l'azote minéral : photooxydation de l'ammoniaque (RAKESTRAW et HOLLANDER, 1936) et photoréduction du nitrate (HAMILTON, 1964). Mais il est peu probable que ces réactions jouent un rôle important dans la transformation des composés azotés minéraux dans la mer (SPENCER, 1975), sauf peut-être dans les couches largement éclairées immédiatement sous la surface de la mer.

Le nitrite, contrairement au nitrate, est une forme instable de l'azote minéral. Pour BRANDHORST (1959) qui le qualifie de « ephemeral nutrient », la concentration de nitrite est déterminée par l'équilibre entre les processus de formation et de disparition qui dépend de facteurs biologiques, chimiques et de conditions océanographiques hautement variables. Après avoir discuté des facteurs hydrologiques d'équilibre régulant la distribution du nitrite dans le Pacifique tropical sud-ouest au niveau de la « poche à nitrite » (OUDOT, 1978 a) nous voulons examiner maintenant pourquoi l'oxydation de l'ammoniaque nous paraît être le processus le plus approprié pour expliquer l'accumulation de nitrite, nous permettant ainsi d'illustrer un aspect de la régénération des sels nutritifs en zone équatoriale.

Les données utilisées sont celles de la campagne ÉPONITE 2, qui ont servi précédemment à décrire

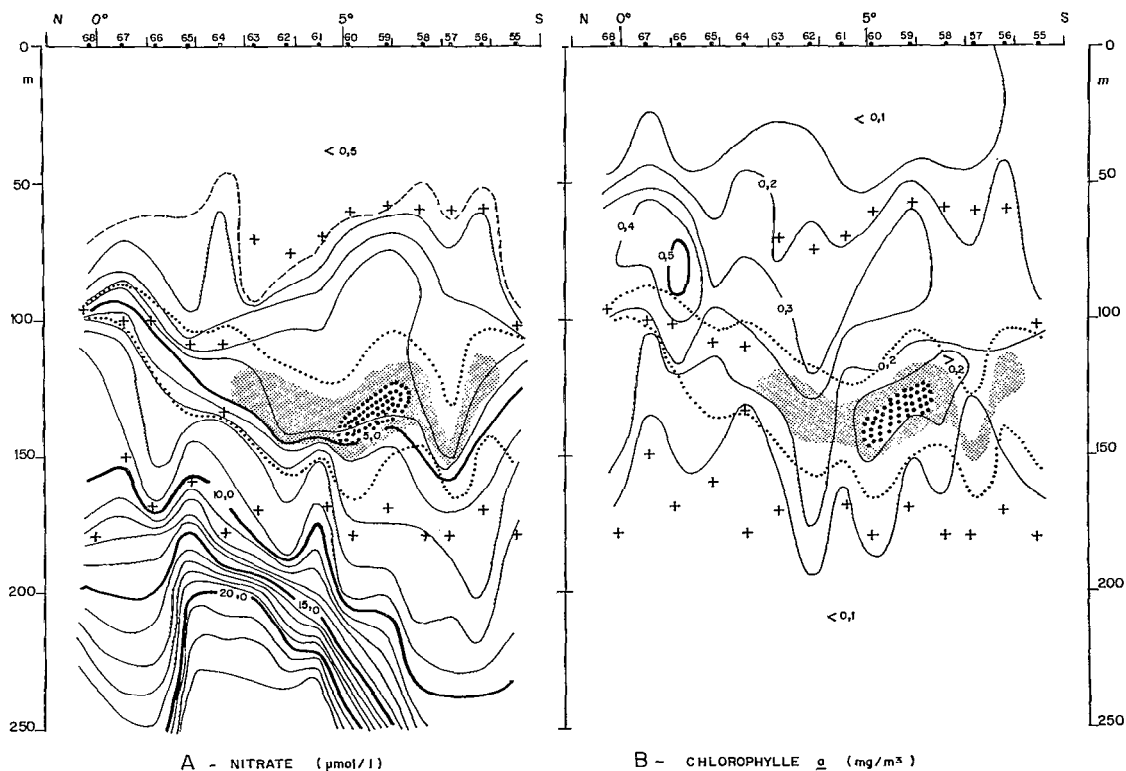


Fig. 1. — Distributions verticales de nitrate et de chlorophylle *a* le long du méridien 166° E (campagne ÉPONITE 2). En pointillés et en zones hachurées : limites (0,5 - 2,0 - 3,0 $\mu\text{mol/l}$) de nitrite. Les croix indiquent les gradients maximums de densité.
Vertical distributions of nitrate and chlorophyll a along the 166° E meridian (cruise EPONITE 2). In dotted lines and in dotted areas, nitrite limits (0.5 - 2.0 - 3.0 $\mu\text{mol/l}$). Crosses show the maximal density gradients.

l'évolution dans l'espace de la couche d'accumulation de nitrite (OUDOT, 1978 a).

2. DISTRIBUTION DU NITRITE DANS L'ENVIRONNEMENT BIOCHIMIQUE

Tous les auteurs qui ont étudié jusqu'à présent le maximum primaire de nitrite l'ont décrit situé à la base de la couche euphotique, associé au sommet de la thermocline et au début du gradient de sels nutritifs, nitrate en particulier.

2.1. Nitrite et nitrate

Dans le Pacifique tropical occidental le gradient vertical de nitrate (nitracline) à la base de la couche homogène est plus ou moins aigu suivant la latitude, mais reste toujours bien inférieur à celui mentionné dans les régions orientales, comme le suggère la comparaison entre Atlantique et Pacifique de VOITURIEZ et HERBLAND (1977 b).

La figure 1 A rapporte la distribution de nitrate observée à 166° E durant ÉPONITE 2, avec en

surimpression l'emplacement de la couche d'accumulation de nitrite. À l'Équateur où en absence d'upwelling le gradient vertical de nitrate est très accentué, nitrite et nitracline sont étroitement liés. La coïncidence entre le niveau maximum de nitrite et les niveaux de gradients maximums de densité et de sels nutritifs est parfaite (fig. 2 : st. 68). À 5° S, au cœur de la « poche à nitrite », la disposition du maximum de nitrite dans le champ de nitrate est tout autre (fig. 1 A) : le maximum de nitrite est situé à environ 70 mètres en dessous de la nitracline supérieure, base de la couche épuisée en nitrate, et qui reste attachée à un gradient maximum de densité (fig. 2 : st. 60). Le maximum de nitrite se trouve également à proximité d'un gradient maximum de nitrate (et de phosphate), mais cet accroissement subit de nitrate est sans doute de nature différente du premier, car il ne correspond pas à une pycnocline. La comparaison entre ces deux situations suggère que la relation entre nitrite et nitrate est différente : à 5° 10 S pour un gradient de nitrate moitié de celui relevé à l'Équateur, la teneur en nitrite du maximum est 6 fois plus élevée.

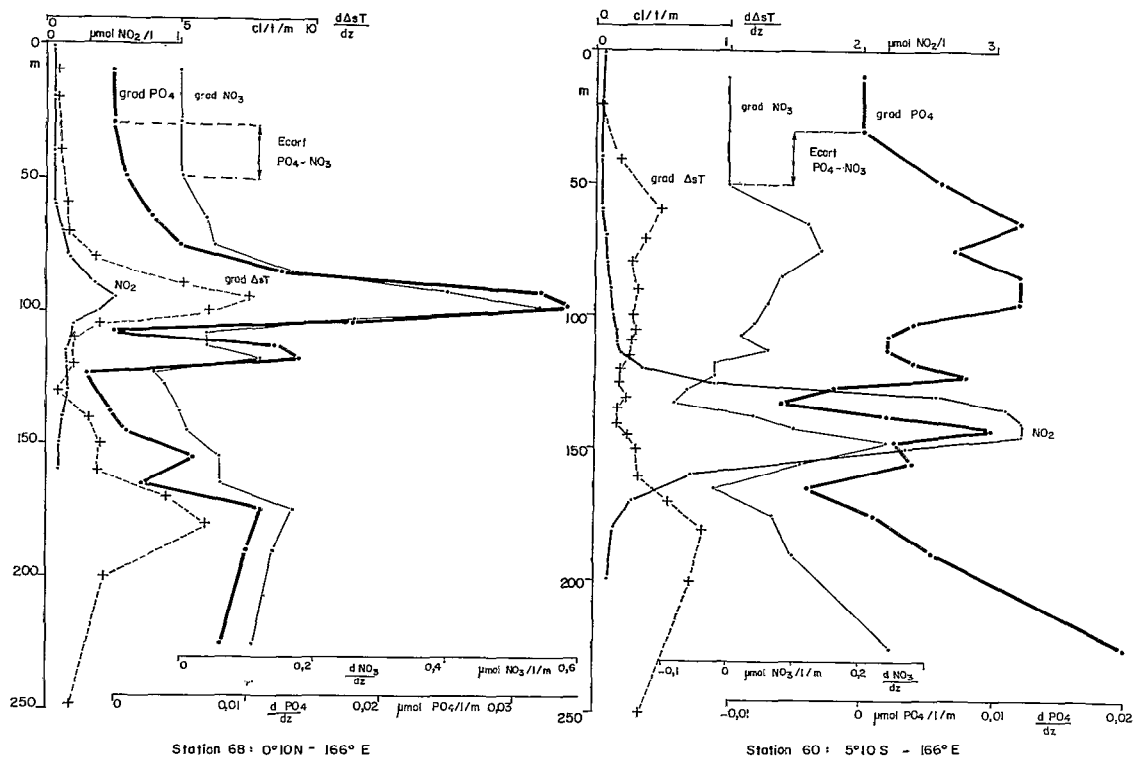


Fig. 2. — Distributions verticales de nitrite et des gradients verticaux de densité, de nitrate et de phosphate (campagne ÉPONITE 2).
Vertical distributions of nitrite and vertical gradients of density, nitrate and phosphate (cruise EPONITE 2).

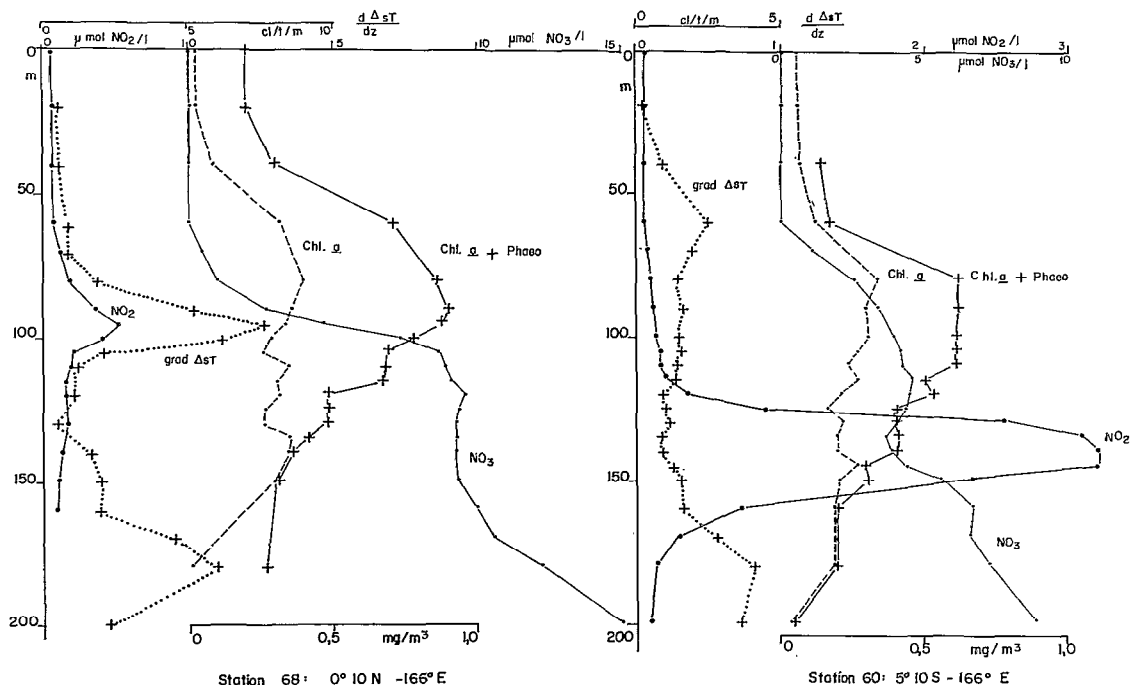


Fig. 3. — Distributions verticales de nitrite, de nitrate, de biomasse végétale et de gradient vertical de densité (campagne ÉPONITE 2).
Vertical distributions of nitrite, nitrate, phytoplankton biomass and vertical density gradient (cruise EPONITE 2).

2.2. Nitrite et biomasse végétale

Les concentrations de chlorophylle *a* les plus fortes (fig. 1 B) sont observées à l'Équateur, juste au-dessus de la pycnocline supérieure, là où les gradients élevés de densité et de nitrate (fig. 2 et 3) fournissent à la base de la zone euphotique des conditions favorables à la croissance du phytoplancton. Au sud de 2° S au contraire, le maximum de chlorophylle *a* se développe sous la pycnocline supérieure (fig. 1 B) dans une couche où la stabilité (grad. Δ st.) et le gradient de nitrate sont beaucoup plus faibles. A 5° S (fig. 3), le maximum de nitrite est situé dans une couche où la biomasse végétale active et dégradée (Chl. *a* + Phaeo.) est deux fois moindre qu'à l'Équateur.

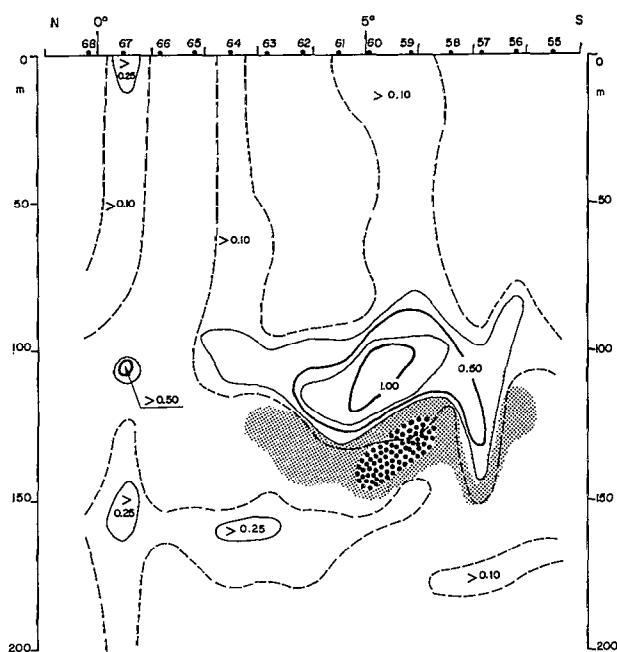


Fig. 4. — Distribution verticale d'ammoniaque ($\mu\text{mol NH}_4/\text{l}$) le long du méridien 166° E (campagne ÉPONITE 2). En zones hachurées : limites (2,0 et 3,0 $\mu\text{mol/l}$) de nitrite. Vertical distribution of ammonia ($\mu\text{mol NH}_4/\text{l}$) along the 166° E meridian (cruise EPONITE 2). In dotted areas, nitrite limits (2,0 and 3,0 $\mu\text{mol/l}$).

2.3. Nitrite et ammoniacque

La distribution méridienne de l'ammoniacque (fig. 4) ressemble à celle du nitrite dans la mesure où elle présente une couche d'accumulation analogue à celle-ci et située immédiatement au-dessus. Les plus fortes concentrations d'ammoniacque ($>1 \mu\text{mol NH}_4/\text{l}$) sont trouvées à la même latitude (5°-6° S) que celles de nitrite ($>3 \mu\text{mol NO}_2/\text{l}$). Cette super-

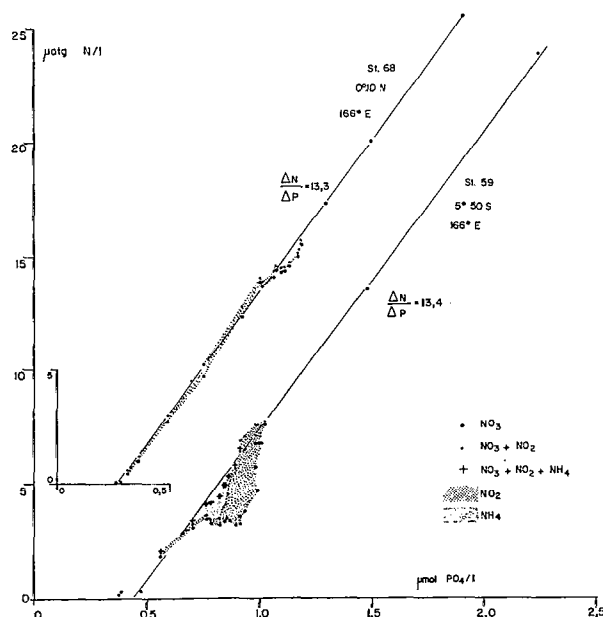


Fig. 5. --- Diagramme azote minéral - phosphate à deux stations de la campagne ÉPONITE 2.

Inorganic nitrogen - phosphorus diagram at two stations of the EPONITE 2 cruise.

position des accumulations d'ammoniacque et de nitrite se retrouve à chaque coupe méridienne (Oudot, 1978 a). De plus la disparition d'ammoniacque à l'approche de l'Équateur quand la biomasse végétale augmente (fig. 4 et 1) est un trait constant durant toute la campagne.

Par contre verticalement il semble y avoir une certaine relation d'exclusion entre ammoniacque et nitrite, car à chaque station de la « poche à nitrite », la concentration de NH_4 diminue rapidement ($<0,25 \mu\text{mol NH}_4/\text{l}$) quand la concentration de NO_2 augmente ($>2 \mu\text{mol NO}_2/\text{l}$).

La complémentarité entre nitrite et ammoniacque est encore plus manifeste quand on dresse pour une station la corrélation azote minéral-phosphore minéral (fig. 5). A 5° 50' S l'ammoniacque, puis le nitrite combrent pratiquement le déficit de nitrate observé par rapport au phosphore, en considérant une régénération dans des proportions classiques de REDFIELD *et al.* (1963). A l'Équateur (fig. 5 : st. 68) nitrate et phosphate augmentent dans un rapport constant avec la profondeur ; il n'y a donc pas à attendre à cet endroit d'accumulations importantes d'ammoniacque ou de nitrite.

2.4. Nitrite et oxygène

Comme l'ont décrit HISARD et PITON (1969) le maximum de nitrite se trouve dans la couche de

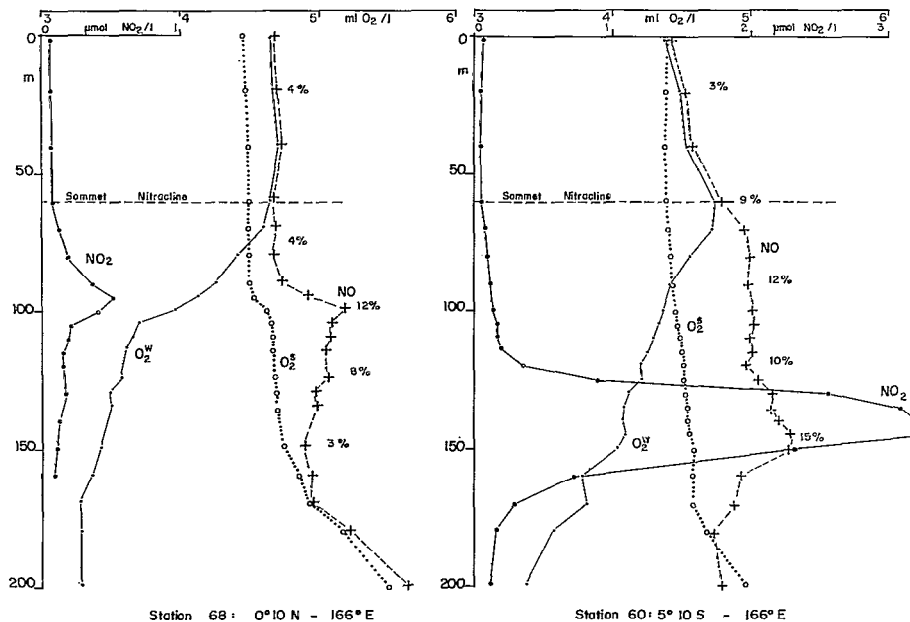


Fig. 6. — Distributions verticales de nitrite et d'oxygène : O_2^W (oxygène mesuré par la méthode de Winkler) - O_2^S (solubilité d'oxygène) - NO (oxygène corrigé de la respiration). On a chiffré les pourcentages de sursaturation de NO (campagne ÉPONITE 2)

Vertical distributions of nitrite and oxygen : O_2^W (measured by Winkler method) - O_2^S (oxygen solubility) - NO (oxygen corrected of respiration). The numbers on NO profiles mean supersaturation percentages (cruise EPONITE 2).

gradient d'oxygène (fig. 6), sous la profondeur de 100 % de saturation ($O_2^W = O_2^S$) (1), c'est-à-dire là où la consommation d'oxygène par respiration l'emporte sur la production photosynthétique : le maximum est à 20 m en dessous de cette profondeur à l'Équateur et à 50 m à 5° 10 S. Le gradient d'oxygène au niveau du maximum de NO_2 est, à l'image de celui des sels nutritifs (NO_3-PO_4), plus élevé à l'Équateur qu'à 5° S. La profondeur de 100 % de saturation, contrairement aux observations de HERBLAND et VOITURIEZ (1977), ne coïncide pas exactement avec le sommet de la nitraclina : l'écart grandit entre l'Équateur (15 m) et 5° 10 S (30 m). Malgré une biomasse végétale moins élevée à 5° 10 S qu'à l'Équateur, les sursaturations d'oxygène dissous (O_2^W) dans la couche euphotique sont plus élevées à 5° 10 S, ce qui peut expliquer le plus grand décalage de niveau entre la profondeur de 100 % de saturation ($O_2^W = O_2^S$) et le sommet de la nitraclina.

L'oxygène corrigé de la respiration NO (OUDOT, 1978 b) (2) est plus ou moins en excès sur la solubilité d'oxygène. Théoriquement la concentration en oxygène d'une masse d'eau corrigée de la respiration devrait être égale à sa teneur initiale proche de

l'équilibre avec l'atmosphère, comme c'est le cas en surface (sursaturation $\leq 4\%$) et en profondeur en dessous de 180 m (fig. 6). La sursaturation des couches d'eau subsurface en oxygène corrigé (NO) est interprétée comme le résultat d'un passage en surface à l'occasion d'un upwelling antérieur (OUDOT, 1978 b). Cette sursaturation est beaucoup plus importante à 5° S qu'à l'Équateur tant par l'épaisseur de la tranche d'eau sursaturée que par le nombre des valeurs élevées de sursaturation ($>10\%$) : au niveau de la profondeur de 100 % de saturation ($O_2^W = O_2^S$), la sursaturation de NO est 3 fois plus grande à la station 60 qu'à la station 68 (fig. 6). Au niveau du maximum de nitrite, à 5° 10 S, la sursaturation maximale de NO, témoigne d'un enrichissement passé plus important en oxygène, comme le suggère d'ailleurs l'inversion dans la diminution régulière de l'oxygène dissous (O_2^W) lorsque la profondeur croît.

3. DISCUSSION SUR L'ORIGINE DU NITRITE

3.1. Hypothèse de la réduction phytoplanctonique

VOITURIEZ et HERBLAND (1977 b) s'appuyant sur l'association étroite nitrite-nitrate à la base de la

(1) O_2^W = oxygène mesuré par la méthode de WINKLER.
 O_2^S = solubilité d'oxygène.

(2) NO représente l'oxygène corrigé de la respiration en évaluant l'oxygène consommé à partir de la concentration de nitrate :
 $NO = O_2 + 7NO_3$.

couche euphotique, systématiquement vérifiée dans différentes situations de l'Atlantique et du Pacifique, pensent qu'il existe un processus unique de formation du maximum primaire de nitrite dans les régions tropicales : la réduction du nitrate par le phytoplancton. Nous pouvons considérer, d'après l'analyse précédente de la distribution du nitrite dans le Pacifique équatorial ouest, que les conditions pour une telle explication sont satisfaites à l'Équateur en absence d'upwelling, où la situation hydrologique est très proche de celle d'un dôme. Dans ce cas le maximum de nitrite se situe au niveau du gradient maximum de nitrate entretenu par les échanges verticaux à partir des couches inférieures riches en sels nutritifs. Comme le suggèrent les exemples présentés par VOITURIEZ et HERBLAND (1977 b) et confirmés par nos observations, il pourrait y avoir une certaine relation de proportionalité entre la valeur du maximum de nitrite et celle du gradient maximum de nitrate (fig. 7) : plus le gradient de nitrate est élevé, plus la concentration de nitrite est élevée. Cette relation s'accorderait bien avec l'idée d'une production de nitrite à partir de nitrate, l'agent réducteur le plus probable étant le phytoplancton.

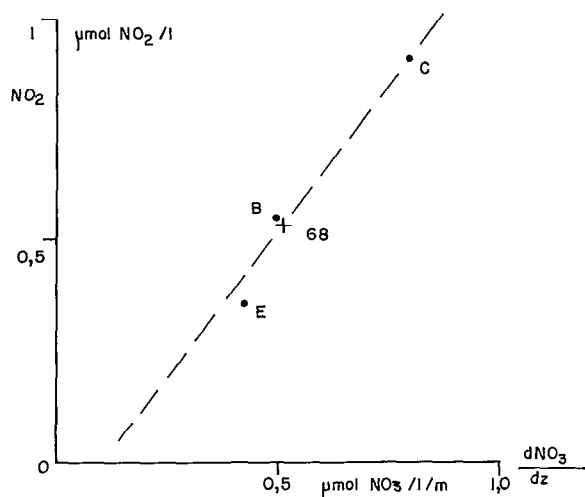


Fig. 7. - Variation du maximum de nitrite associé à la nitracline en fonction du gradient vertical de nitrate (stations B-C-E : VOITURIEZ et HERBLAND, 1977 b - station 68 : campagne ÉPONITE 2).

Maximum of nitrite associated to upper nitrate gradient versus nitrate gradient (stations B.C.E: VOITURIEZ and HERBLAND, 1977b - station 68: cruise EPONITE 2).

Au niveau de la « poche à nitrite » où l'on rencontre les plus fortes concentrations (supérieures à $2 \mu\text{mol NO}_2/\text{l}$) la situation est toute différente. Le maximum de nitrite est largement en dessous des

niveaux critiques reconnus pour contrôler la production de nitrite (sommets de la thermocline et de la nitracline). Les expériences de VACCARO et RYTHER (1960) sur la formation de nitrite conduisent à supposer que le phytoplancton au-dessus du maximum de nitrite se trouve dans des conditions limitantes en azote minéral : ce n'est pas le cas à 5°S où d'une part la concentration de nitrate dépasse $4 \mu\text{mol/l}$ et la concentration d'ammoniaque est la plus forte ($>1 \mu\text{mol NH}_4/\text{l}$). De plus si l'on s'en tient à la relation empirique signalée précédemment (fig. 7) entre maximum de nitrite et gradient maximum de nitrate, le maximum de nitrite ($3 \mu\text{mol/l}$), pour la station 60 par exemple, nécessiterait un gradient vertical de nitrate phénoménal de l'ordre de $3 \mu\text{mol/l/m}$ soit un ordre de grandeur supérieur à celui observé figure 2, ce qui est rarement atteint même dans les dômes.

KIEFER *et al.* (1976), partisans de cette hypothèse ont cherché à quantifier la production de nitrite par réduction phytoplanctonique du nitrate diffusant des couches profondes vers la surface. Ils trouvent, en analysant différents profils du Pacifique central nord que le rapport entre la vitesse de production de nitrite et la vitesse de disparition de nitrate $\frac{R \text{ NO}_2}{R \text{ NO}_3}$ varie entre $-0,2$ et $-0,7$, résultat confirmé par des expériences sur des cultures de diatomées en laboratoire ($\frac{R \text{ NO}_2}{R \text{ NO}_3} = -0,3$). En appliquant leur raisonnement aux distributions de la « poche à nitrite », le nitrite au niveau du maximum serait produit à 3 fois la vitesse à laquelle le nitrate est consommé ($\frac{R \text{ NO}_2}{R \text{ NO}_3} = -2,8$ et $-2,7$ respectivement pour les stations 60 et 59 de ÉPONITE 2) : ceci tend à prouver que le nitrite ne peut être logiquement produit par assimilation phytoplanctonique de nitrate. De même la complémentarité presque parfaite entre nitrite et nitrate dans la régression azote minéral-phosphate, s'accorde mal avec l'idée d'une excretion de nitrite par le phytoplancton assimilant incomplètement l'azote nitrique.

3.2. Hypothèse de la réduction bactérienne

Si cette hypothèse ne fait plus de doute pour expliquer la formation du maximum secondaire où les conditions d'oxygénation sont très particulières, elle est rarement retenue aujourd'hui au niveau du maximum primaire dans une couche à peine épuisée en oxygène (90 % de saturation). De l'analyse des divers aspects du cycle de l'azote dans l'eau de mer faite par SPENCER (1975), il ressort que la réduction

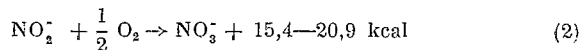
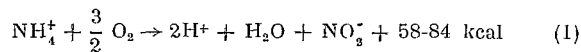
respiratoire du nitrate est inhibée par des concentrations d'oxygène supérieures à 0,2 ml/l.

Lors de la réduction bactérienne du nitrate, une faible part seulement apparaît sous forme de nitrite. CALVERT et PRICE (1971) dans l'Atlantique oriental l'évaluent à 15 % et FIADEIRO et STRICKLAND (1968) dans le maximum secondaire du Pérou à 8-24 %. Les distributions respectives de nitrite et nitrate dans notre cas sont telles que le nitrate n'est pas suffisant pour supporter la production de nitrite.

Il nous semble donc improbable que le nitrite au sein de la « poche à nitrite » soit produit par réduction bactérienne du nitrate.

3.3. Hypothèse de la nitrification

La nitrification constitue la voie de régénération du nitrate dans la mer. Elle est assurée par des bactéries nitrifiantes oxydant l'ammoniaque en nitrite (genre *Nitrosomonas*) et le nitrite en nitrate (genre *Nitrobacter*) suivant les équations (SHARMA et AHLER, 1977) :



Ces réactions libèrent de l'énergie pour les bactéries autotrophes qui tirent leur source de carbone à travers l'assimilation du gaz carbonique. Le processus de nitrification s'accompagne donc d'une diminution du pH (réaction 1) et de la quantité de gaz carbonique (consommation de CO_2). C'est en effet ce qu'on observe figure 8 : au niveau du maximum de nitrite il y a un minimum relatif de pH et de l'alcalinité des carbonates, alors que généralement dans l'océan pH et alcalinité varient en sens inverse l'un de l'autre avec la profondeur (SKIRROW, 1975). Le minimum d'alcalinité correspondant à un maximum de NO (oxygène corrigé de la respiration), il pourrait tout aussi bien être attribué à l'influence du processus photosynthétique (consommation de CO_2 et libération de O_2) : mais dans ce cas le pH devrait augmenter.

WADA et HATTORI (1971) dans le Pacifique nord-est ont établi que si dans la couche superficielle (<30 m) il y a production de nitrite par activité phytoplantonique, en revanche dans la couche du maximum de nitrite localisée entre 50 et 80 m l'oxydation d'ammoniaque fournit la contribution majeure à la concentration de nitrite. Pour CALVERT et PRICE (1971) les valeurs élevées de nitrite de surface dans le courant de Benguela peuvent être regardées comme le stade intermédiaire dans l'oxydation de l'azote organique en nitrite via l'ammoniaque. Nos mesures

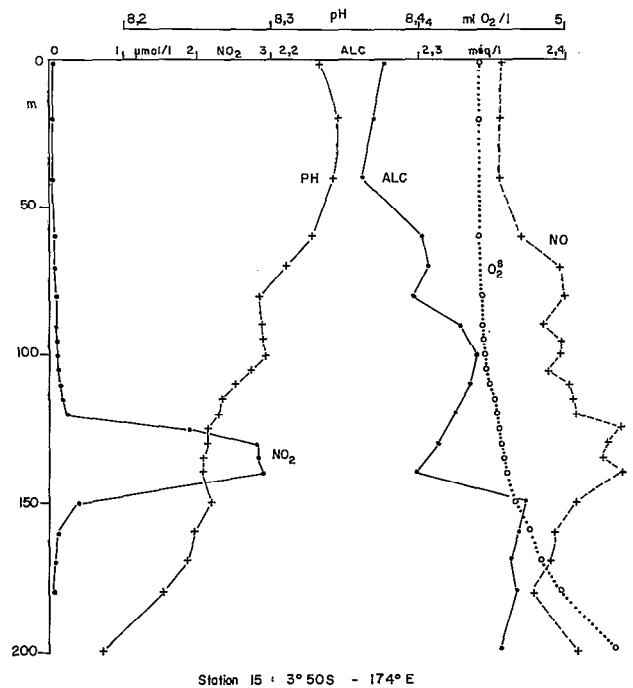


Fig. 8. — Distributions verticales du nitrite, du pH, de l'alcalinité des carbonates, de l'oxygène corrigé de la respiration (NO) comparé à la solubilité (O_2^s) (campagne ÉPONITE 2).

Vertical distributions of nitrite, pH, carbonate alkalinity (ALC), oxygen corrected of respiration (NO) compared to the solubility (O_2^s) (cruise EPONITE 2).

d'azote organique dissous (fig. 9) corroborent ce point de vue : en plus d'un maximum superficiel vers 60 m lié au métabolisme phytoplantonique au sommet de la thermocline, la valeur maximale de N.O.D. est relevée entre les niveaux d'accumulations d'ammoniaque et de nitrite. En dehors de la surface de la mer, la principale source d'ammoniaque est l'excrétion par le zooplancton (SPENCER, 1975), mais l'ammonification bactérienne de l'azote organique est également une voie possible ; l'azote organique dissous est libéré principalement par le phytoplanton (LE BORGNE, 1977; LE BORGNE, 1978).

La rencontre successive, lorsqu'on s'éloigne de la surface, d'un maximum d'ammoniaque puis d'un maximum de nitrite au-dessus du réservoir de nitrate, ressemble étonnamment au cycle saisonnier de l'azote minéral aux latitudes tempérées (SPENCER, 1975) et au cycle de régénération de l'azote sous les conditions contrôlées des expériences de laboratoire (VACCARO, 1965). D'autre part WADA et HATTORI (1971) lors d'expériences d'incubation à l'obscurité ont établi que l'addition d'ammoniaque stimule la production de nitrite.

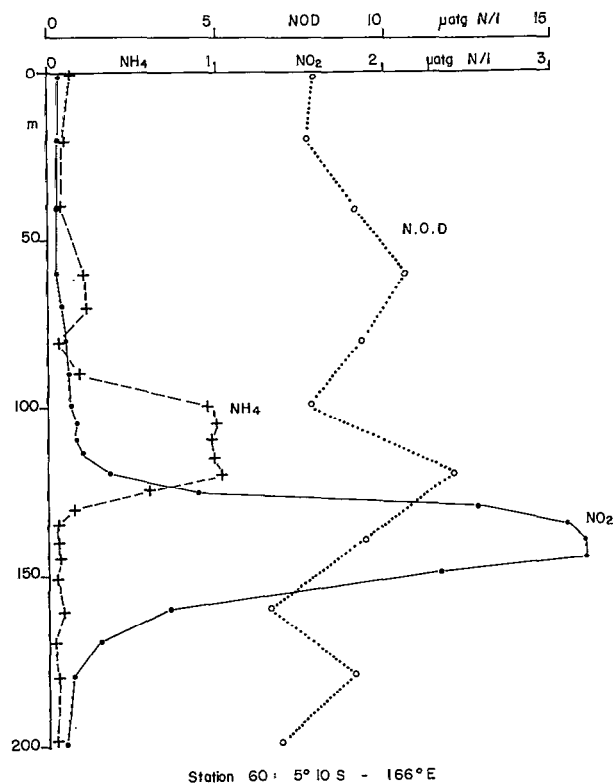


Fig. 9. — Distributions verticales de nitrite, d'ammoniaque et d'azote organique dissous (campagne ÉPONITE 2).
Vertical distributions of nitrite, ammonia and dissolved organic nitrogen (cruise EPONITE 2).

La place du nitrite dans le cycle de régénération de l'azote minéral comparativement à celle de phosphate est clairement mis en évidence sur le diagramme N-P (fig. 5). Lorsqu'on s'enfonce dans la colonne d'eau, phosphate et nitrate augmentent théoriquement dans un rapport constant, voisin de 16 (REDFIELD *et al.*, 1963), par minéralisation de la matière organique. A une certaine profondeur dans notre cas (fig. 5) apparaît une couche où la régénération de nitrate semble stoppée alors que celle de phosphate continue. Le déficit d'azote minéral par rapport au phosphate à ce niveau, se trouve en fait sous forme ammoniacale et nitreuse, stades intermédiaires entre azote organique et nitrate. Cette couche qui devait, en effet, être fortement sursaturée en oxygène au départ de la surface (valeurs élevées en NO) a été vraisemblablement le siège d'une importante production primaire. La quantité accrue de matière organique à ce niveau peut être à l'origine d'une minéralisation moins avancée ou ralentie de l'azote, la matière organique ayant un effet dépressif sur la nitrification (SHARMA et AHLER, 1977).

4. RÉGÉNÉRATION DES SELS NUTRITIFS ET CIRCULATION MÉRIDIENNE

A plusieurs reprises par le passé (OUDOT *et al.*, 1969; OUDOT et WAUTHY, 1976) et dernièrement (OUDOT, 1978 a), le rôle de la circulation méridienne sur la distribution du nitrite en zone tropicale a été souligné. Une hypothèse sur la régénération des sels nutritifs au cours de la circulation méridienne (et zonale) de la production organique de l'upwelling équatorial a été proposée (OUDOT *et al.*, 1972).

Cette hypothèse, repose sur la constatation que, outre la présence de nitrite, les distributions verticales de nitrate et de phosphate, de part et d'autre de l'Équateur, présentent des anomalies par rapport à celles attendues d'un pur mélange physique entre les eaux de surface et de subsurface (OUDOT et WAUTHY, 1976). Les nombreuses inversions dans les distributions verticales de nitrate et de phosphate, sont interprétées comme des étapes plus ou moins avancées de la reminéralisation de la matière organique synthétisée lors de différentes poussées planctoniques. Ainsi, figure 10, le profil vertical de phosphate au voisinage de 100 m présente-t-il des irrégularités : chaque accident de phosphate est l'image d'un maximum relatif d'ammoniaque, indiquant à ce niveau une régénération certaine de sels nutritifs. Sur la même figure le maximum de nitrite correspond à une légère inversion dans les profils de nitrate, de phosphate et d'oxygène dissous (O_2^w) indiquant vraisemblablement un ralentissement de la minéralisation à ce niveau précis).

Le maximum de nitrate et de phosphate immédiatement sous le maximum de nitrite (fig. 10) est de même nature que le renforcement des gradients de nitrate et de phosphate signalé précédemment à proximité du maximum de nitrite (fig. 2 : st. 60) et qui n'est pas relié à un maximum de gradient de densité. Il est logique de penser qu'à ce niveau le nitrite disparaît par transformation en nitrate avec l'avancement de la régénération. A ce sujet on a examiné l'évolution vers l'ouest (dans le sens d'écoulement de la masse d'eau) des sels nutritifs sur le niveau isanostérique 440 cl/t (tabl. I), où la disparition isentropique du nitrite est la plus nette (OUDOT, 1978 a). D'après les résultats du tableau I, pour que l'augmentation de nitrate entre 174° E et 166° E soit compatible avec celle de phosphate, on est conduit à considérer le nitrite comme du nitrate en puissance, c'est-à-dire comme une étape de la nitrification : le rapport $\frac{\Delta N}{\Delta P} = 11,4$ est en effet plus proche de la valeur 13,4 représentative de la région (fig. 5).

Entre 174° E et 166° E, soit en trois semaines il disparaît 2,1 $\mu\text{mol NO}_2/\text{l}$ (tabl. I), ce qui conduit à estimer approximativement le temps de résidence

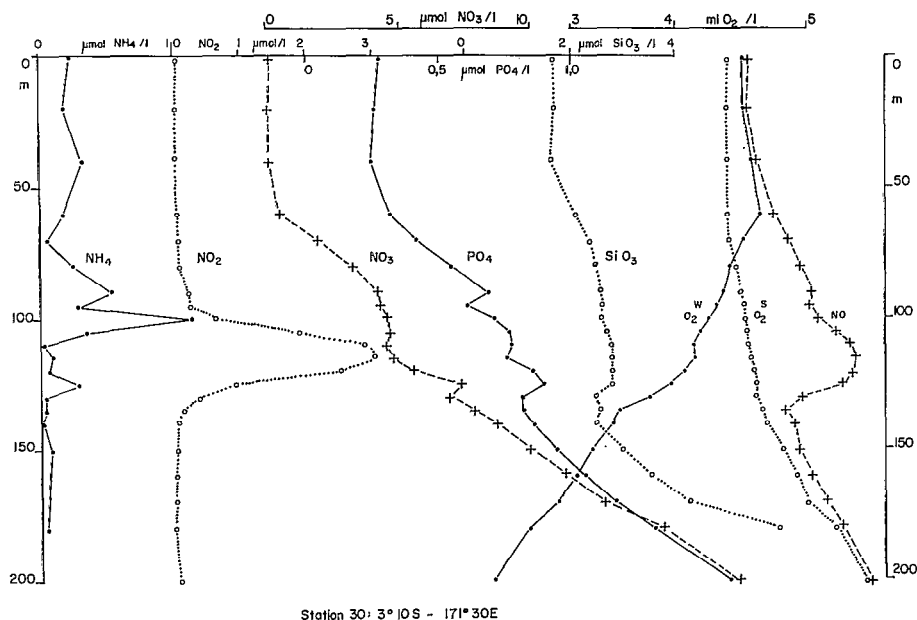


Fig. 10. — Distributions verticales d'ammoniaque, de nitrite, de nitrate, de phosphate, de silicate et d'oxygène (id. fig. 6) (campagne ÉPONITE 2).

Vertical distributions of ammonia, nitrite, nitrate, phosphate, silicate and oxygen (id. fig. 6) (cruise EPONITE 2).

TABLEAU I

Variation isentropique (440 cl/t) des sels nutritifs et de la salinité

	174° E 5° 30 S	171° 30 E 5° 10 S	169° E 3° 50 S	166° E 3° 50 S
NO ₂ (μmol/l).....	3,0	2,2	2,1	0,9
NO ₃ (μmol/l).....	1,9	3,1	4,3	6,4
NO ₂ +NO ₃ (μmol/l)...	4,9	5,3	6,4	7,3
PO ₄ (μmol/l).....	0,70	0,76	0,92	0,91
SiO ₃ (μmol/l).....	2,5	2,5	2,7	2,8
S (‰).....	35,78	35,91	35,80	35,73

Entre 174° E et 166° E: $\frac{\Delta \text{NO}_3}{\Delta \text{PO}_4} = 21,4$ $\frac{\Delta (\text{NO}_2 + \text{NO}_3)}{\Delta \text{PO}_4} = 11,4$

du nitrite au niveau du maximum (3 μmol NO₂/l) à une trentaine de jours. Cette estimation rejoint les résultats de WADA et HATTORI (1971) dans le Pacifique central nord (23-36 jours) et HATTORI et WADA (1971) dans le Pacifique sud (30 jours). Ce temps de résidence s'entend dans l'hypothèse où le devenir du nitrite est l'oxydation en nitrate. Mais il peut être considérablement raccourci dans le cas où le nitrite est consommé par le phytoplancton lors d'un retour

en surface par le processus d'upwelling (OUDOT et WAUTHY, 1976).

Dans le diagramme azote minéral-phosphate (fig. 5 : st. 60), l'ammoniaque et le nitrite ne corrigent pas exactement le manque d'azote minéral par rapport au phosphate : il y a un léger défaut au niveau du maximum d'ammoniaque et un léger excès au niveau du maximum de nitrite. Le défaut supérieur (de l'ordre de 0,5 μatg N/l) peut être dû à une autre forme d'azote telle que l'urée excrétée en même temps que l'ammoniaque par la communauté pélagique animale (SPENCER, 1975; LE BORGNE, 1977). L'hydroxylamine, stade intermédiaire entre ammoniaque et nitrite (SHARMA et AHLER, 1977), est peu vraisemblable dans un milieu aussi oxygéné (FIADEIRO *et al.*, 1967). Ce pourrait être également une perte d'azote minéral pour la couche correspondante par transfert d'azote organique, plus lent à reminéraliser que le phosphore organique, vers les couches inférieures avec la sédimentation des particules ; ce mécanisme expliquerait par la même occasion l'excès d'azote minéral relevé à la base de la couche de nitrite.

La régénération des sels nutritifs dans la zone de convergence implique une source de matière organique à dégrader et à reminéraliser. Cette source ne peut valablement provenir de la production au sein des couches sus-jacentes, car cette zone est la plus pauvre de toute la région (LE BOURHIS et WAUTHY,

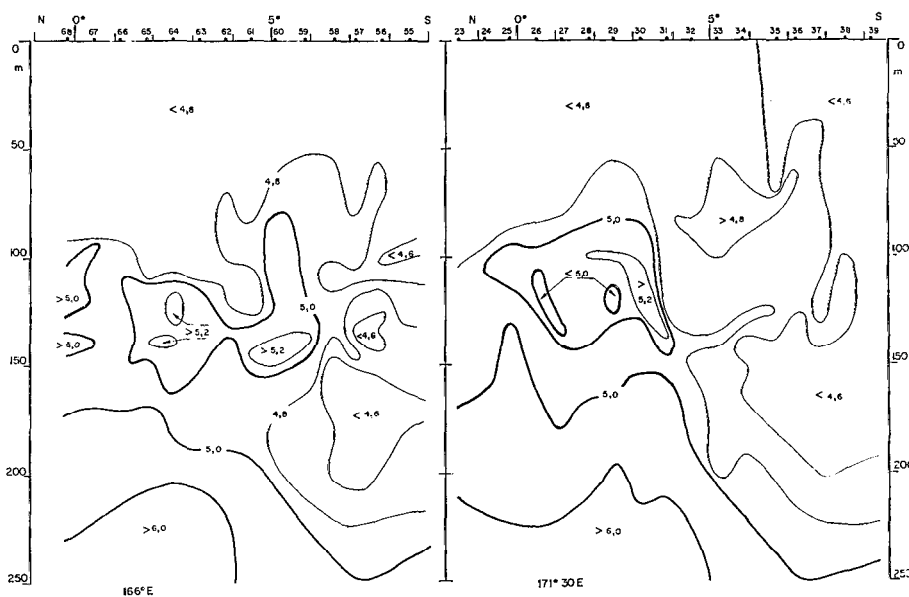


Fig. 11. — Distributions verticales de l'oxygène corrigé de la respiration NO (ml/l) le long des méridiens 171° 30 E et 166° E (campagne ÉPONITE 2).

Vertical distributions of oxygen corrected of respiration NO (ml/l) along the meridians 171° 30 E and 166° E (cruise EPONITE 2).

1969). Elle doit plutôt être recherchée dans les écosystèmes productifs que sont l'upwelling équatorial et le dôme sud-équatorial (OUDOT et WAUTHY, 1976) qui bordent la zone de convergence au nord et au sud : l'eau profonde ramenée vers la surface par la divergence des eaux de surface reste plus froide et plus salée que les eaux adjacentes et plonge au contact d'une masse plus chaude et moins salée qu'elle, et chemine en subsurface vers le nord et/ou vers le sud. Un argument en faveur de la circulation méridienne de cette masse d'eau de remontée est fourni par l'étude de la distribution verticale de l'oxygène corrigé de la respiration (NO), figurant la teneur initiale de la masse d'eau (OUDOT, 1978 b). L'eau antérieurement remontée, qui présente les valeurs maximales (> 5 ml/l) d'oxygène corrigé, peut être suivie assez loin de l'Équateur en subsurface (fig. 11). La masse d'eau d'une résurgence ancienne, repérée entre 100 et 150 m, s'avance vers le sud lorsqu'on se déplace d'est en ouest, à l'instar du noyau maximum de nitrite ($> 3 \mu\text{mol NO}_2/\text{l}$) (OUDOT, 1978 a) : de 171° 30 E à 166° E le noyau supérieur à 5,2 ml O_2/l est déporté de 2 degrés vers le sud, comme le noyau supérieur à 3 $\mu\text{mol NO}_2/\text{l}$. HISARD et PITON (1969) avaient déjà constaté qu'au niveau de la « poche à nitrite » le gradient vertical d'oxygène est plus faible. Cette diminution du gradient vertical d'oxygène pourrait être la conséquence de l'intrusion à ce niveau d'eau de remontée enrichie en oxygène dissous (OUDOT, 1978 b). Le

passage par l'upwelling équatorial de cette masse d'eau subsuperficielle, où sont relevés des indices de régénération, est confirmé également par un maximum relatif de silicate au niveau de l'accumulation de nitrite (fig. 10) : la seule source de silicate au sud de l'Équateur est l'eau équatoriale de remontée (OUDOT et WAUTHY, 1976).

On admet généralement que les mécanismes contrôlant la distribution des sels nutritifs dans les couches supérieures de l'océan sont principalement la production primaire qui les consomme et les échanges verticaux (advection et diffusion) qui les apportent vers la surface. C'est négliger le processus de régénération qu'on sait pourtant être très rapide pour l'ammoniaque et le phosphate. La régénération d'ammoniaque n'est pas facile à mettre en évidence car l'azote ammoniacal est réutilisé aussitôt par le phytoplancton ou oxydé en nitrite (réaction hautement énergétique) et cette forme d'azote a rarement l'occasion de s'accumuler. La régénération de phosphate est montrée par le décalage entre phosphacline et nitracline (VOITURIEZ et DANDONNEAC, 1974) : à chaque station, à l'image de la figure 2, l'augmentation de phosphate avec la profondeur intervient toujours plus près de la surface que celle de nitrate, alors que la consommation et le flux vertical affectent la distribution de ces deux sels dans un rapport constant. Pendant l'expérience de poursuite de drogue dérivante à l'Équateur (OUDOT *et al.*, 1979) on a estimé la régénération journalière de phosphate

à la base de la couche homogène à 6 % du phosphate présent : en 17 jours environ le stock de phosphate pourrait donc être entièrement reconstitué. La régénération de nitrite et de nitrate dès les couches supérieures de la thermocline est loin d'être négligeable dans le Pacifique tropical sud-ouest. Au niveau de la « poche à nitrite », le nitrite représente le tiers environ de l'azote minéral combiné (fig. 1 A) et peut même dépasser 50 % au niveau des concentrations maximales de nitrite. A la limite sud de la « poche à nitrite », OUDOT et WAUTHY (1976) ont calculé que le nitrate régénéré pouvait constituer 30 à 40 % du nitrate présent. Cette régénération importante des sels nutritifs dans les couches supérieures s'accordent bien avec l'idée de MENZEL (1974) suivant laquelle l'oxydation de la matière organique a lieu principalement dans les 200 premiers mètres. Ces sels nutritifs régénérés ramenés dans la couche euphotique par l'upwelling équatorial ou le dôme sud-équatorial pourront être utilisés lors d'une nouvelle phase de production primaire : LE BORGNE (1977) attribue, en zone équatoriale, à la régénération par les animaux planctoniques la part essentielle dans la fourniture des sels nutritifs nécessaires à la production végétale.

5. CONCLUSIONS

L'abondante accumulation de nitrite au creux de la convergence sud équatoriale, jointe à une accumulation plus restreinte d'ammoniaque, constitue un site privilégié de la régénération de l'azote minéral

dans les couches supérieures de la thermocline, en zone tropicale. En effet l'étude de l'environnement du nitrite dans cette région conduit à retenir la nitrification comme l'hypothèse la plus probable de la formation du nitrite :

(1) l'association étroite entre nitrite et nitrate, argument en faveur de l'assimilation phytoplanctonique de nitrate n'est pas vérifiée dans la « poche à nitrite »,

(2) la réduction bactérienne dans une couche presque saturée en oxygène est peu vraisemblable,

(3) la production de nitrite est plus importante que la consommation de nitrate,

(4) la présence du maximum de nitrite dans une couche où la production organique primaire a été relativement élevée, intercalé entre des fortes concentrations d'ammoniaque et un renforcement du gradient de nitrate, suggère fortement qu'on assiste là à la décomposition en étapes successives de la régénération de l'azote minéral.

Un temps de résidence relativement court (une trentaine de jours) joint à une représentation importante du nitrite dans l'azote minéral combiné (30 à 40 %) soulignent le rôle de la régénération sur la distribution des sels nutritifs en zone équatoriale et suggèrent l'importance probable de la production de régénération dans l'évaluation de la production organique primaire des écosystèmes équatoriaux (upwelling-dôme).

*Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M.,
le 27 juillet 1979*

BIBLIOGRAPHIE

- BRANDHORST (W.), 1959. — Nitrification and denitrification in the eastern tropical north Pacific. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, vol. 25 : 3-20.
- CALVERT (S. E.) & PRICE (N. B.), 1971. — Upwelling and nutrient regeneration in the Benguela Current (october 1968). *Deep Sea Res.*, vol. 18 : 505-523.
- CARLUCCI (A. F.) & Mc NALLY (P. M.), 1969. — Nitrification by marine bacteria in low concentrations of substrats and oxygen. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 14 : 736-739.
- CARLUCCI (A. F.) & SCHUBERT (H. R.), 1969. — Nitrate reduction in sea water of the deep nitrite maximum off Peru. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 14 : 187-193.
- CARLUCCI (A. F.), HARTWIG (E. O.) et BOWES (P. M.), 1970. — Biological production of nitrite in sea water. *Mar. Biol.*, vol. 7 : 161-166.
- CODISPOTI (L. A.) & RICHARDS (F. A.), 1976. — An analysis of the horizontal regime of denitrification in the eastern tropical Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 21 : 379-388.
- DUGDALE (R. C.), GOERING (J. J.), BARBER (R. T.), SMITH (R. L.) & PACKARD (T. T.), 1977. — Denitrification and hydrogen sulfide in the Peru upwelling region during 1976. *Deep Sea Res.*, vol. 24 : 601-608.
- FIADEIRO (M.), SOLORZANO (L.) & STRICKLAND (J. D. H.), 1967. — Hydroxylamine in sea water. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 12 : 555-556.
- FIADEIRO (M.) & 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.*, vol. 26 : 187-201.
- GOERING (J. J.), 1968. — Denitrification in the oxygen minimum layer of the eastern tropical Pacific Ocean. *Deep Sea Res.*, vol. 15 : 157-168.
- GOERING (J. J.) & DUGDALE (R. C.), 1966. — Denitrification rates in an island bay in the equatorial Pacific ocean. *Science, N.Y.*, vol. 154 : 505-506.
- GOERING (J. J.) & CLINE (J. D.), 1970. — A note on denitrification in sea water. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 15 : 306-309.
- HAMILTON (R. D.), 1964. — Photochemical processes in the inorganic nitrogen cycle of the sea. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 9 : 107-111.
- HATTORI (A.) & WADA (E.), 1971. — Nitrite distribution and its regulating processes in the equatorial Pacific Ocean. *Deep Sea Res.*, vol. 18 : 557-568.
- HERBLAND (A.) & 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 : 47-56.
- HISARD (Ph.) & PITON (B.), 1969. — La distribution du nitrite dans le système des courants équatoriaux de l'Océan Pacifique. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, vol. 32 : 303-317.
- KIEFER (D. A.), OLSON (R. I.) & HOLM-HANSEN (O.), 1976. — Another look at the nitrite and chlorophyll maxima in the central north Pacific. *Deep Sea Res.*, vol. 23 : 1199-1208.
- LE BORGNE (R. P.), 1977. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. — III. Respiration et excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 349-362.
- LE BORGNE (R. P.) 1978. — Ammonium formation in Cape Timiris (Mauritania) upwelling. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, vol. 31 : 253-265.
- LE BOURHIS (J.) & WAUTHY (B.), 1969. — Quelques aspects de la distribution de la production primaire le long du méridien 170° E entre 20° S et 5° N. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. VII, n° 4 : 83-93.
- MENZEL (D. W.), 1974. — Primary productivity, dissolved and particulate organic matter, and the sites of oxydation of organic matter. In *The Sea*, vol. 5, E. D. Goldberg, ed. Wiley Interscience, New York : 659-678.
- MIYAKE (Y.) & WADA (E.), 1968. — The nitrogen cycle in the sea. *Rec. Oceanogr. Works in Japan*, vol. 9 : 197-208.
- MIYAZAKI (T.), WADA (E.) et HATTORI (A.), 1975. — Nitrite production from ammonia and nitrate in the euphotic layer of the western North Pacific Ocean. *Mar. Sci. Commun.*, vol. 1 : 381-394.
- OUDOT (C.), 1978 a. — Continuité zonale et circulation méridienne du maximum de nitrite dans le Pacifique équatorial sud-ouest. I — Description de l'évolution spatiale du maximum de nitrite dans le contexte hydrologique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XVI, n° 3-4 : 349-361.
- OUDOT (C.), 1978 b. — Intérêt du concept NO (oxygène corrigé de la respiration) pour l'étude de l'écosystème de l'upwelling équatorial. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XVI, n° 2 : 191-199.

- OUDOT (C.), HISARD (Ph.) & 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 : 67-82.
- OUDOT (C.), RUAL (P.) & WAUTHY (B.), 1972. — Mineralization south of the Equator in relation to equatorial fertility. *International Symposium on Oceanography of the South Pacific, 1972*, Wellington, New Zealand, 524 p.
- OUDOT (C.) & WAUTHY (B.), 1976. — Upwelling et dôme dans le Pacifique tropical occidental : distributions physico-chimique et biomasse végétale. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIV, n° 1 : 27-48.
- OUDOT (C.), RUAL (P.) & WAUTHY (B.), 1979. — Upwelling équatorial du Pacifique Ouest : distributions physico-chimiques et biomasse végétale durant une poursuite de drogue dérivante. *Cah. Indo-Pacifique*, vol. 1 : 39-82.
- RAKESTRAW (N. W.) & HOLLAENDER (A.), 1936. — The photochemical oxydation of ammonia in sea water. *J. Phys. Chem.*, vol. 42 : 1211-1215.
- REDFIELD (A. C.), KETCHUM (B. H.) & RICHARDS (F. A.), 1963. — The influence of organisms on the composition of sea water. In *The Sea*, vol. 2., M. N. Hill, ed. Wiley Interscience New York : 26-77.
- SHARMA (B.) & AHLER (R. C.), 1977. — Nitrification and nitrogen removal. *Wat. Res.*, vol. 11 : 897-925.
- SKIRROW (G.), 1975. — The dissolved gases: carbon dioxide. In *Chemical Oceanography* 2nd edition, vol. 2, J. P. Riley and G. Skirrow, Ed. Academic Press, New York : 1-192.
- SPENCER (C. P.), 1975. — The micronutrient elements. In *Chemical Oceanography* 2nd edition, vol. 2, J. P. Riley and G. Skirrow. Ed. Academic Press, New York : 245-300.
- THOMAS (W. H.), 1966. — On denitrification in the north eastern tropical Pacific ocean. *Deep Sea Res.*, vol. 13 : 1109-1114.
- VACCARO (R. F.), 1962. — The oxydation of ammonia in sea water. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, vol. 17 : 3-14.
- VACCARO (R. F.), 1965. — Inorganic nitrogen in sea water. In *Chemical Oceanography*, vol. 1, J. P. Riley and G. Skirrow, Ed. Academic Press, London : 356-408.
- VACCARO (R. F.) & RYTHER (J. H.), 1960. — Marine phytoplankton and the distribution of nitrite in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, vol. 25 : 260-271.
- VOITURIEZ (B.) & DANDONNEAU (Y.), 1974. — Relation entre la structure thermique, production primaire et la régénération des sels nutritifs dans le dôme de Guinée. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* vol. XII, n° 4 : 241-255.
- VOITURIEZ (B.) et HERBLAND (A.), 1977 a. — Observation d'un maximum secondaire de nitrite dans l'Atlantique tropical (Dôme de Guinée). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* vol. XV, n° 1 : 39-46.
- VOITURIEZ (B.) & HERBLAND (A.), 1977 b. — Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. II — Distribution du nitrate et production du nitrite. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 1 : 57-65.
- WADA (E.) & HATTORI (A.), 1971. — Nitrite metabolism in the euphotic layer of the central north Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 16 : 766-772.
- WADA (E.) & HATTORI (A.), 1972. — Nitrite distribution and nitrate reduction in deep sea water. *Deep Sea Res.*, vol. 19 : 123-132.
- WOOSTER (W. S.), 1967. — Further observations in the secondary nitrite maximum in the northern equatorial Pacific. *J. Mar. Res.*, vol. 25 : 154-161.
- WOOSTER (W. S.), CHOW (T. J.) & BARRETT (I.), 1965. — Nitrite distribution in Peru current waters. *J. Mar. Res.*, vol. 23 : 210-221.