Alfred Clarence Redfield (1890 – 1983). Physiologiste et océanographe américain. Professeur à l'Université de Harvard. Un des premiers membres du Woods Hole Marine Biological Laboratory, fondé en 1930, où il fit toute sa carrière de chercheur, jusqu'en 1970.

Le concept de Redfield

En 1934, Redfield avait observé que, quelles que soient les concentrations, il existait un rapport sensiblement constant entre le contenu en nitrate et en phosphate des eaux de mer, que ces éléments étaient apparemment extraits du milieu ambiant par le plancton dans les proportions où ils se trouvaient et qu'ils retournaient en solution simultanément à la mort des organismes.

Ces vues se trouvaient confortées et précisées en 1940, par les analyses de plancton réalisées par Flemming, analyses montrant que le plancton marin possédait un rapport C/N/P voisin de 106/16/1.

Mais c'est surtout un article publié en 1963 par Redfield, Ketchum et Richards qui a contribué à populariser le *concept de Redfield* dans la communauté des océanographes.

Selon les vues de Redfield, la photosynthèse (ou la décomposition) du plancton produit (ou consomme) 138 moles de O_2 par mole de P, selon le bilan réactionnel :

$$106\,CO_2 + 16\,HNO_3 + H_3PO_4 + 122\,H_2O \underset{\text{décomposition}}{\overset{\text{photosynthèse}}{\rightleftarrows}} (CH_2O)_{106}(NH_3)_{16}H_3PO_4 + 138\,O_2$$

Rapports entre P, N, C et O_2 dans les eaux de mer

L'activité biologique des organismes doit donc modifier la teneur en oxygène, en carbone inorganique, en azote et en phosphore des eaux de mer selon les proportions :

$$\Delta P / \Delta N / \Delta C / \Delta O_2 = 1 / 16 / 106 / - 138$$

A la lumière des innombrables mesures de phosphate, de nitrate et d'oxygène qui ont été réalisées dans les 30 dernières années, il apparaît que les rapports de Redfield seraient quelque peu différents des valeurs initialement proposées par l'auteur, ce qui n'enlève rien à l'intérêt du concept.

Le rapport entre phosphate et nitrate étant le même dans l'eau de mer et dans le plancton, soit $N / P \approx 16$, il s'ensuit que le prélèvement ou la restitution de nutriments dans un rapport $\Delta N / \Delta P \approx 16$ ne modifient pas la valeur de ce rapport. Les données océanographiques font clairement apparaître une relation linéaire entre N et P, surtout si ces données sont nombreuses et couvrent un large domaine de concentrations, depuis les eaux superficielles pauvres, jusqu'aux eaux profondes (Fig. 1).

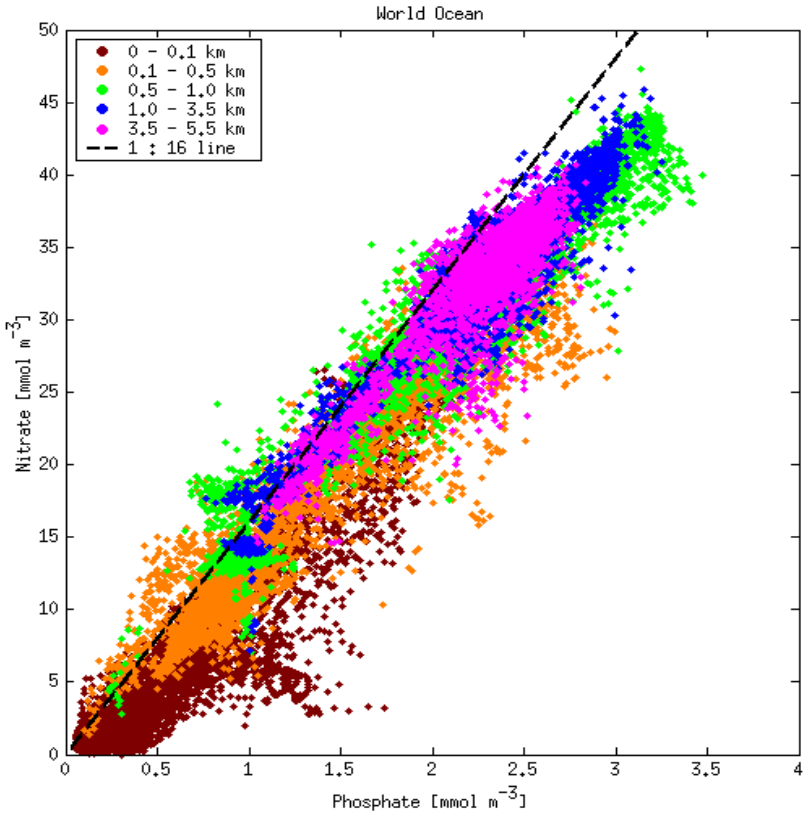


Fig. 1 – Diagramme nitrate-phosphate pour l'Océan Mondial, d'après les données de l'Atlas de Levitus. De toute évidence, le rapport N / P serait plus près de 15 que de 16.
Figure présentée par Yool & Tyrrel, *http://www.soc.soton.ac.uk/GDD/bio/Yool/Diatoms/*

En ce qui concerne les rapports ΔO_2 / ΔN / ΔP, c'est l'UAO, l'utilisation apparente de l'oxygène, qu'il convient de considérer.

Dans différentes masses d'eaux soumise aux effets de la décomposition planctonique, on observe des relations linéaire entre l'UAO et les teneurs en N ou en P. Mais ces droites ne passent pas nécessairement par l'origine des axes. Ces points limites d'UAO = 0 sont interprétés comme représentant les caractéristiques initiales des eau, avant que la dégradation planctonique n'en ait modifié le contenu. Les valeurs de N ou de P à l'origine sont appelées *azote préformé* N_p ou *phosphore préformé* P_p (Fig. 2).

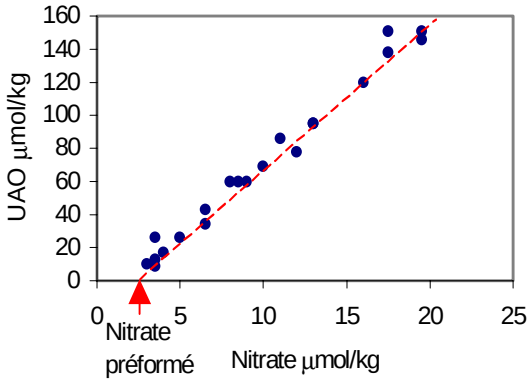


FIG. 2 – Exemple de relation UAO-Nitrate

On peut évaluer le N_p (ou le P_p) d'une masse d'eau en faisant la différence entre le nitrate total, fourni par les mesures, et le nitrate régénéré, évalué à partir de l'UAO, soit

$$N_p = N_{tot} - \frac{16}{138} UAO$$

Mais la relation entre oxygène et nutriments n'est souvent pas facile à mettre en évidence car les caractéristiques des masses d'eaux résultent non seulement des phénomènes biologiques mais aussi des processus de mélange.

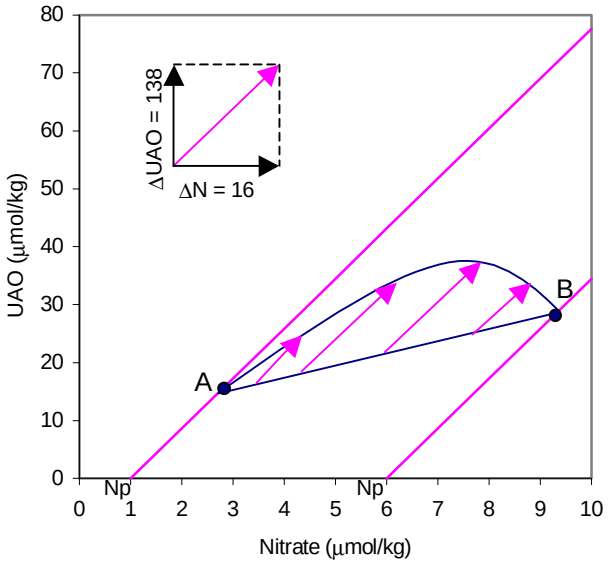


FIG. 3 – Effet du mélange de deux eaux sur la relation UAO-Nitrate.

Soit 2 eaux-types A et B ayant un contenu en N préformé différent, par exemple 1 µmol kg^{-1} pour A et 6 µmol kg^{-1} pour B (Fig. 3). Les points correspondant aux différents états du mélange de ces deux eaux seront situés une droite dont la pente ne correspond pas du tout au rapport 138 / 16. De plus si des débris planctoniques viennent se décomposer au sein de ce mélange, les points seront déplacés dans la même direction mais à des distances différentes selon l'intensité de la minéralisation en chaque point du mélange.

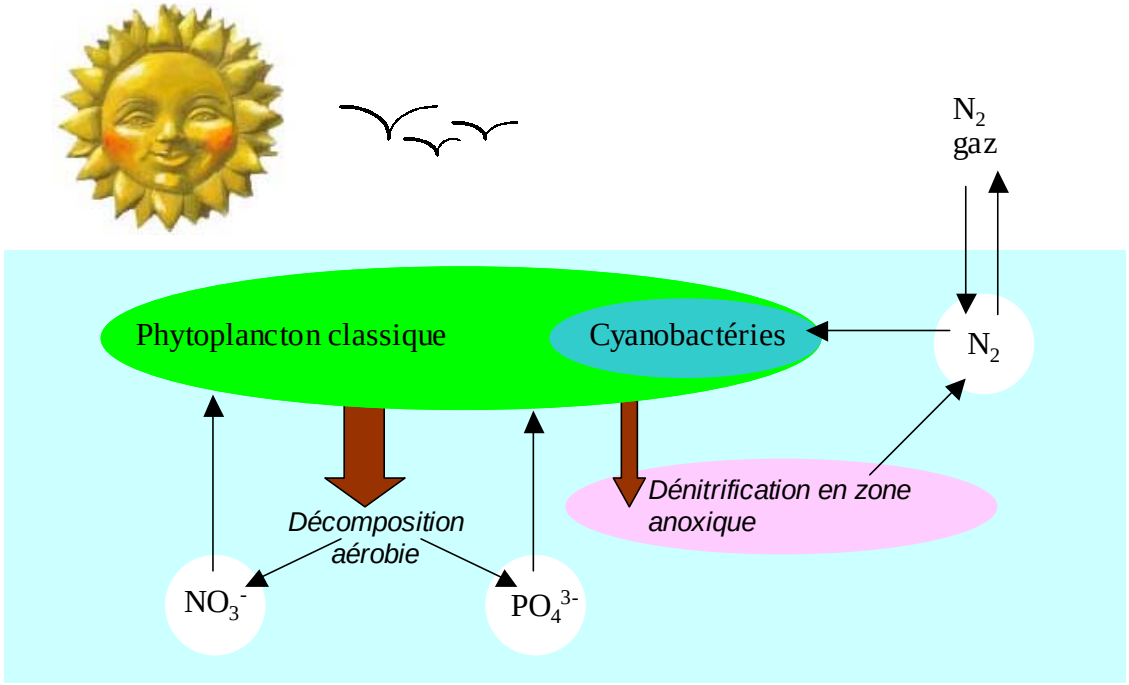
En ce qui concerne les rapports $\Delta C / \Delta N / \Delta P$, c'est l'augmentation du contenu en carbone inorganique total (CT) entre les eaux de surfaces et les eaux profondes qu'il conviendrait d'examiner. Mais la "production apparente du carbone" est beaucoup plus difficile à évaluer que l'utilisation apparente de l'oxygène, car il n'est pas possible de se référer à une concentration normale en carbone pour les eaux de surface, calculable à partir des seules données de température et de salinité (des eaux de surface de même salinité et température peuvent avoir des contenus en carbone différents parce qu'elles ne sont pas en équilibre avec l'atmosphère et -ou- parce qu'elles n'ont pas la même alcalinité). De plus la précipitation biologique du carbonate de calcium dans les eaux de surface et sa remise en solution dans les eau profondes est responsable d'une partie des variations du contenu en carbone inorganique total, variations qui ne sont absolument pas liées à celles de l'oxygène et des éléments nutritifs.

Les Ivrognes, ou le triomphe de Bacchus.
Velasquez, musée du Prado

– Qui feut premier, soif ou beuverye ?
– Soif, car qui eust beu sans soif durant le temps de innocence ?
–Beuverye, car "privatio presupponit habitum". Je suis clerc

Les propos des bien yvres.
Gargantua Chap. V

Qui fut premier ?

Le plancton s'est-il adapté au rapport N / P de l'eau de mer ou bien, par son activité poursuivie au fil des temps, est-il à l'origine de ce rapport ? C'est les deux à la fois, car il s'agit d'une adaptation interactive du plancton à son milieu.

Dans l'Océan mondial à l'état stationnaire, il doit y avoir équilibre entre fixation d'azote moléculaire et dénitrification. La fixation de N_2 est régulée par la compétition entre les espèces qui sont incapables d'utiliser l'azote et celles qui en sont capables. En revanche le taux de dénitrification dépend de l'extension géographique des régions anoxiques, donc, de la circulation océanique générale. Si pour une raison quelconque, le rapport N / P venait à diminuer dans l'océan, les espèces capables d'utiliser N_2 tireraient avantage de la situation. La captation d'azote augmenterait sans que pour autant le taux de dénitrification augmente. Il en résulterait une accumulation du nitrate dans l'océan et un réajustement à la hausse du rapport N / P. Si, pour une raison quelconque, le rapport N / P venait à augmenter, les organismes incapables de fixer N_2 seraient avantagés et le scénario inverse se produirait. Par contre, si par suite d'un bouleversement géologique ou climatique, la circulation océanique générale venait à changer, l'extension des zones de dénitrification serait modifiée et l'océan évoluerait probablement vers un nouvel état stationnaire avec un rapport N / P différent de celui existant actuellement.