

Variations saisonnières de l'absorption de l'azote dans un système brassé peu profond (Manche occidentale)

Azote
Absorption
Cycle saisonnier
Manche occidentale

Nitrogen
Uptake
Seasonal variations
Western English Channel

Jean-François MAGUER, Pierre LE CORRE et Christian MADEC

Laboratoire d'Océanographie Chimique, Université de Bretagne Occidentale et UPR 9042 Roscoff, 6, avenue Le Gorgeu, B.P. 809, 29285 Brest Cedex, France.

Reçu le 03/08/95, révisé le 07/02/96, accepté le 22/02/96.

RÉSUMÉ

Les variations saisonnières de l'absorption de l'azote minéral (NH_4^+ ; NO_3^- ; NO_2^-) et de l'urée ont été étudiées par la technique ^{15}N à une station peu profonde (22 m) du domaine brassé de la Manche occidentale. Les taux d'absorption de l'azote présentent un maximum marqué au printemps. L'absorption des nitrates représente un tiers de l'absorption totale lors du développement printanier. Elle est réduite en été, ce qui est lié aux faibles concentrations en nitrates dans la colonne d'eau au début de l'été et à l'effet inhibiteur de l'ammonium à la fin de l'été. L'ammonium est assimilé de manière importante dès le début du printemps (46 % de l'absorption totale) et son utilisation demeure élevée durant tout l'été (59 %). À l'inverse des nitrates, ce composé se maintient à des concentrations suffisantes pendant toute la période estivale, et empêche une limitation par l'azote. Sur une base annuelle, l'ammonium est la principale source d'azote utilisé par le phytoplancton (48 % de l'absorption totale), devant les nitrates (33 %) ; l'urée et les nitrites sont peu assimilés durant la majeure partie de l'année. La contribution annuelle de ces composés à la nutrition azotée du phytoplancton représente respectivement 15 % et 5 % de l'absorption totale. Nos résultats suggèrent que la lumière contrôle le développement du phytoplancton durant tout le cycle saisonnier.

ABSTRACT

Seasonal variations in nitrogen uptake in shallow well-mixed waters (Western English Channel).

Seasonal changes in inorganic (NH_4^+ ; NO_3^- ; NO_2^-) and organic (urea) nitrogen uptake were studied with ^{15}N as a tracer at a shallow station (depth: 22 m) in permanently well-mixed waters of the Western English Channel. Uptake of all the four nutrients was maximum in spring. Nitrate uptake accounted for a third of the total during spring phytoplankton growth, but decrease in summer. This decrease was related to the low ambient nitrate concentrations in early summer and to an inhibition of uptake by high concentrations in late summer. Ammonium was taken up in significant amounts from the beginning of spring (46 % of total uptake), increasing to 59 % in summer. In contrast with nitrate, ammonium concentrations during summer were sufficiently high to saturate uptake and prevent nitrogen limitation. Ammonium supplied about half of the nitrogen required by the phytoplankton in an annual cycle (48 %), followed by nitrate (33 %). Urea and nitrite were taken up at relatively low rates during a major part of the year and satisfied only 15 and 5 % of the total phytoplankton nitrogen requirements. Our results suggest that light controls phytoplankton growth throughout the seasonal cycle.

Oceanologica Acta, 1996, 19, 5, 529-537.

INTRODUCTION

Le cycle annuel de production primaire dans les eaux côtières fortement brassées de la Manche occidentale est différent de ceux habituellement observés dans les systèmes stratifiés (Grall, 1972 ; Boalch *et al.*, 1978). Le développement intense du phytoplancton au printemps, caractéristique de ces systèmes, n'est pas observé. Le cycle de production présente un maximum unique qui s'étend durant toute la période estivale (Wafar *et al.*, 1983).

Dans le secteur où la colonne d'eau brassée est importante, les cellules phytoplanctoniques sont entraînées en dehors de la couche éclairée. L'énergie moyenne disponible pour le phytoplancton est réduite et son développement est limité par le faible niveau moyen d'éclairement toute l'année (L'Helguen *et al.*, 1996). En raison de la grande profondeur de la colonne d'eau, le stock d'azote mis à la disposition du phytoplancton est très important ; il diminue lentement au printemps et en été et des teneurs relativement élevées en nitrates subsistent en période estivale. L'ammonium présente un cycle de variations particulier : les teneurs augmentent parallèlement au développement du phytoplancton pour atteindre un maximum en été. Cette accumulation a été attribuée à l'intensification des processus de régénération sous l'effet du brassage de la colonne d'eau (L'Helguen, 1991). Dans ce système, l'azote se maintient à des teneurs élevées toute l'année dans la zone euphotique et n'intervient jamais pour limiter le développement du phytoplancton (L'Helguen *et al.*, 1996).

Dans le secteur côtier où la colonne d'eau brassée est moins profonde (profondeur de la zone euphotique voisine de celle de la couche de mélange), la situation est différente : le phytoplancton bénéficie d'une énergie lumineuse plus importante pour se développer. En raison d'une profondeur moindre de la colonne d'eau, le stock d'azote disponible au printemps pour le développement du phytoplancton est plus faible. Jusqu'à présent, les résultats concernent uniquement le secteur homogène profond. Ils ne peuvent être vraisemblablement généralisés à l'ensemble du domaine brassé.

Nos travaux sont consacrés à l'étude des flux d'azote dans un système fortement brassé peu profond (Manche occidentale). Les variations des flux d'absorption des composés azotés (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , urée), mesurés par la technique ^{15}N au cours du cycle annuel, sont examinées en relation avec les variations des teneurs en azote dans la colonne d'eau et les variations de la lumière.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les travaux ont été réalisés en Manche occidentale, à une station peu profonde ($z = 22$ m) située dans la baie de Morlaix (fig. 1). Une série de 14 campagnes à la mer (N.O. *Mysis*) a été menée en période de mortes-eaux entre mars 1992 et mars 1993. Les prélèvements ont été effectués aux environs de 8 h de manière à débiter les incubations deux heures avant midi solaire (voir ci-après). Ils ont été réalisés à l'aide de bouteilles Niskin de 5 ou 30 litres ; trois profondeurs ont été échantillonnées pour la détermination des paramètres hydrologiques, chimiques et biologiques.

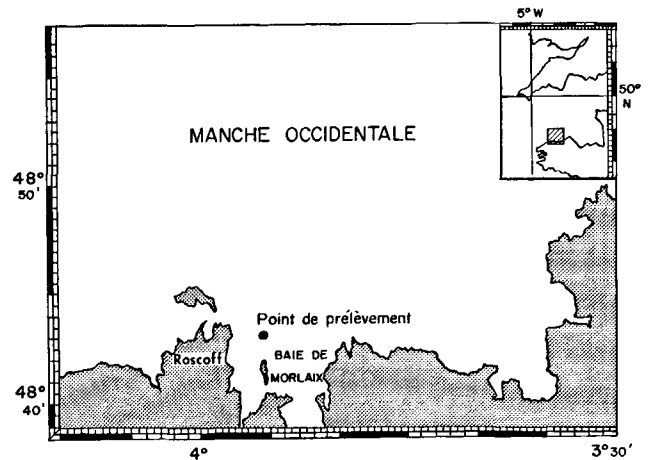


Figure 1

Position de la station de prélèvement ($48^{\circ} 43' \text{N}$; $3^{\circ} 55' \text{W}$).

Position of sampling station ($48^{\circ} 43' \text{N}$; $3^{\circ} 55' \text{W}$).

La température a été mesurée à l'aide de thermomètres à renversement de type Richter et Wiese. Les concentrations des composés azotés (nitrate, nitrite et urée) ont été déterminées par analyse automatique (auto-Analyseur II Technicon) selon les procédures décrites par Tréguer et Le Corre (1975) pour les nitrates et les nitrites, et selon la procédure de Aminot et Kérouel (1982) pour l'urée. Les teneurs en ammonium ont été obtenues manuellement par la méthode colorimétrique de Koroleff (1970). Les précisions des mesures pour les nitrates, les nitrites, l'urée et l'ammonium sont respectivement de $\pm 0,1$; $\pm 0,01$; $\pm 0,01$ et $\pm 0,05 \mu\text{mol N l}^{-1}$. Les teneurs en chlorophylle *a* ont été déterminées par la méthode fluorimétrique de Yentsch et Menzel (1963) avec une précision de $\pm 0,1 \mu\text{g l}^{-1}$ (fluorimètre Turner). Le comptage des cellules phytoplanctoniques, conservées en présence de lugol, a été effectué en microscopie inversée selon la méthode de sédimentation. L'azote organique particulaire (NOP) a été collecté sur des filtres GF/F (diamètre 47 mm) prétraités au four à 400°C pendant quatre heures ; les mesures ont été effectuées sur un analyseur CHN Perkin Elmer modèle 240 avec une précision de $\pm 0,1 \mu\text{mol l}^{-1}$. La pénétration de la lumière a été déterminée à l'aide d'un disque de Secchi.

Les flux d'azote ont été mesurés sur des échantillons collectés à une profondeur correspondant à 50 % de l'éclairement incident de surface. Des mesures ont également été

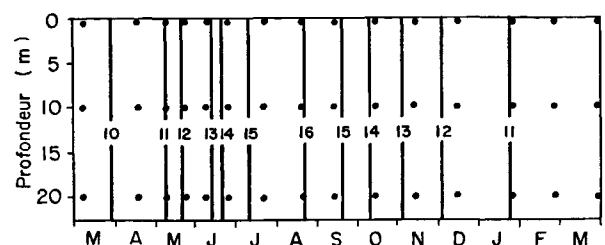


Figure 2

Variations saisonnières de la répartition verticale de la température.

Seasonal changes in vertical temperature distribution.

réalisées à différentes profondeurs de la colonne d'eau du mois d'avril au mois de juillet à 100 ; 50 ; 14,5 ; 8 ; 3,5 % de la lumière incidente. Les échantillons ont été préfiltrés à 200 μm avant d'être enrichis avec de l'azote marqué sous forme de nitrate ($^{15}\text{NO}_3\text{Na}$; 97,4 %), d'ammonium ($^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$; 95 %), de nitrite ($^{15}\text{NO}_2\text{Na}$; 95 %) ou d'urée (95 %) à des teneurs voisines de 10 % de ces mêmes composés non marqués dans l'eau de mer. Lorsque la concentration du composé azoté est en dessous de la limite de détection, une quantité de traceur de $0,05 \mu\text{mol N l}^{-1}$ a été ajoutée aux échantillons. À chaque prélèvement, les taux d'absorption à saturation (ρ_{max}) ont également été déterminés en additionnant $5 \mu\text{mol } ^{15}\text{N l}^{-1}$ pour l'ammonium, l'urée et les nitrites, et $20 \mu\text{mol } ^{15}\text{N l}^{-1}$ pour les nitrates. La moitié de l'échantillon a été filtrée immédiatement après l'inoculation afin de déterminer les enrichissements initiaux en ^{15}N de la matière particulaire et de l'ammonium dans le filtrat. Les incubations ont été réalisées dans des flacons en polycarbonate de 2,5 l. L'éclairement correspondant à la profondeur de prélèvement a été reproduit en couvrant les incubateurs de filtres de nickel. Une circulation continue d'eau de mer de surface dans les incubateurs a permis de maintenir la température constante dans les flacons. Les incubations ont duré entre trois et quatre

heures. Elles ont débuté deux heures après les prélèvements et ont été réalisées de part et d'autre de midi solaire. Durant les incubations, l'intensité d'éclairement a été enregistrée à l'aide d'un photomètre LiCor. Les échantillons ont été ensuite filtrés, sous une dépression $< 150 \text{ mm Hg}$, sur des filtres Whatman GF/F (diamètre 47 mm) prétraités à $400 \text{ }^\circ\text{C}$ pendant quatre heures. Dans le cas des mesures d'absorption de l'ammonium, le filtrat a également été récupéré afin de déterminer l'enrichissement en ^{15}N de la fraction dissoute. La procédure d'extraction de l'ammonium par diffusion en milieu basique a été utilisée (Kristiansen et Paasche, 1989). Les taux d'absorption absolus (ρ) des nitrates, des nitrites et de l'urée ont été calculés en appliquant l'équation (7) de Dugdale et Wilkerson (1986). Les taux d'absorption de l'ammonium ont été calculés à partir de l'équation de Laws (1984) afin de prendre en compte la dilution isotopique résultant de la régénération de ce composé au cours de l'incubation. La régénération des nitrates, des nitrites et de l'urée, qui peut également entraîner une dilution isotopique, n'a pas été considérée dans les calculs. Les taux d'absorption de ces composés représentent par conséquent les valeurs minimales.

RÉSULTATS

Variations saisonnières des paramètres hydrologiques, chimiques et biologiques

Température

La température ne présente pas de variations sur la verticale lors du cycle saisonnier (fig. 2). Le caractère homogène de la colonne d'eau est lié à l'existence de courants de marée intenses qui empêchent la mise en place d'une stratification estivale. Les températures varient au cours de l'année de $9,5 \text{ }^\circ\text{C}$ à $16 \text{ }^\circ\text{C}$. L'écart entre le minimum thermique en hiver et le maximum estival est réduit ($\Delta T = 6,5 \text{ }^\circ\text{C}$). Le réchauffement au printemps et en été, en raison du brassage, s'effectue sur toute la colonne d'eau ; les températures augmentent lentement et restent relativement faibles en été.

Nitrate, ammonium, urée, nitrite

Les variations des éléments nutritifs en surface sont présentées figure 3. Les nitrates constituent l'essentiel du stock d'azote disponible en hiver. Les concentrations maximales ($14 \mu\text{mol N l}^{-1}$) sont relevées au mois de janvier (fig. 3a). À partir du mois d'avril, les nitrates diminuent rapidement. Cette diminution est associée au développement printanier du phytoplancton. Les concentrations sont minimales au mois de juin ($0,3 \mu\text{mol N l}^{-1}$) et demeurent peu élevées jusqu'à la fin du mois de juillet ($< 0,5 \mu\text{mol N l}^{-1}$). Dès le mois d'août, elles augmentent et tendent au cours de l'automne à se rapprocher des valeurs hivernales. Les concentrations en ammonium présentent un cycle de variations inhabituel (fig. 3b) : il est caractérisé par une augmentation des concentrations au printemps et la persistance de teneurs élevées durant l'été (entre $0,35$ et $0,50 \mu\text{mol N l}^{-1}$). Les concentrations en urée présentent des variations similaires à celles de l'ammonium (fig. 3c). Les

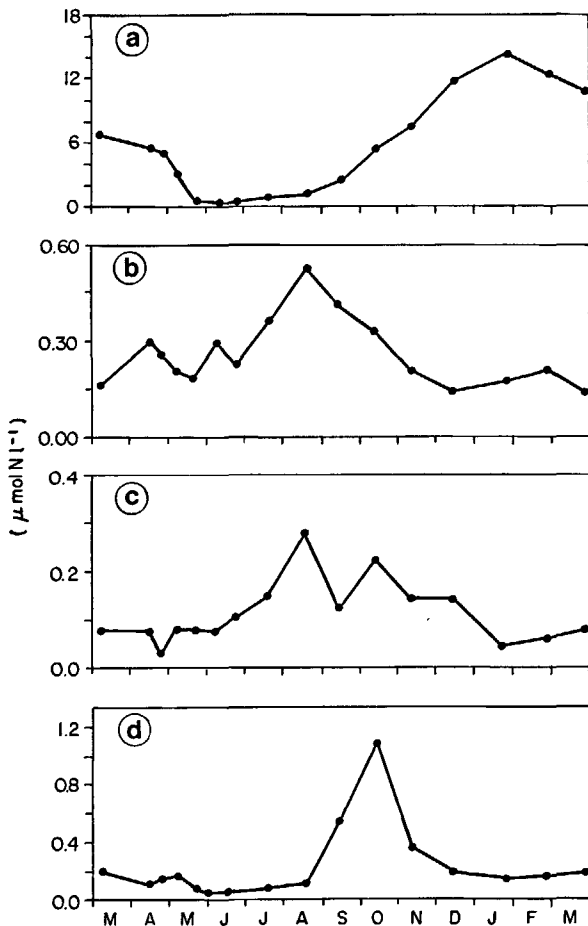


Figure 3

Variations saisonnières des concentrations en surface a) des nitrates, b) de l'ammonium, c) de l'urée et d) des nitrites.

Seasonal changes in surface concentrations of a) nitrate; b) ammonium; c) urea; and d) nitrite.

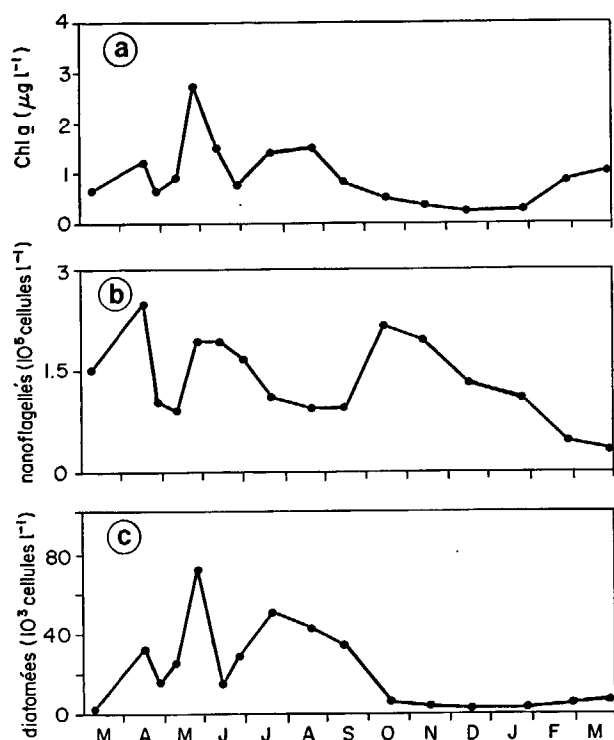


Figure 4

Variations saisonnières a) de la concentration moyenne en chlorophylle *a*, b) de la densité des cellules de nanoflagellés, et c) de la densité des cellules de diatomées.

Seasonal changes in a) mean chlorophyll *a* concentration; b) nanoflagellate cell counts; and c) diatom cell counts.

concentrations en nitrites demeurent inférieures à $0,2 \mu\text{mol N l}^{-1}$ jusqu'en été (fig. 3d). Elles augmentent à la fin du mois d'août et atteignent un maximum de $1,05 \mu\text{mol N l}^{-1}$ au mois d'octobre. Cette accumulation des nitrites coïncide avec la diminution des concentrations en ammonium et précède l'augmentation des teneurs en nitrates.

Chlorophylle *a* et populations phytoplanctoniques

Les concentrations en chlorophylle *a* sont faibles durant l'année : elles varient de $0,2$ et $2,8 \mu\text{g. l}^{-1}$ (fig. 4a). Intégrée sur l'ensemble de la colonne d'eau, la biomasse phytoplanctonique est cependant relativement importante (en moyenne 29 mg/m^2). Le cycle annuel est caractérisé par deux maxima : le premier relativement élevé ($2,8 \mu\text{g. l}^{-1}$) est observé au mois de mai et traduit la floraison printanière du phytoplancton. Le second, nettement plus faible, est observé en été ; il est caractéristique du système brassé (Wafar *et al.*, 1983).

La communauté phytoplanctonique est dominée par les nanoflagellés. Leurs densités varient au cours de l'année de 19.10^3 à $243.10^3 \text{ cell. l}^{-1}$ (fig. 4b), celles des diatomées de $1,2$ à $71.10^3 \text{ cell. l}^{-1}$ (fig. 4c). Au maximum de diatomées, correspond le maximum de chlorophylle *a*.

Variations saisonnières des taux d'absorption des différents composés azotés

Les taux d'absorption (déterminés à 50 % de la lumière incidente) de l'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-) et de l'urée

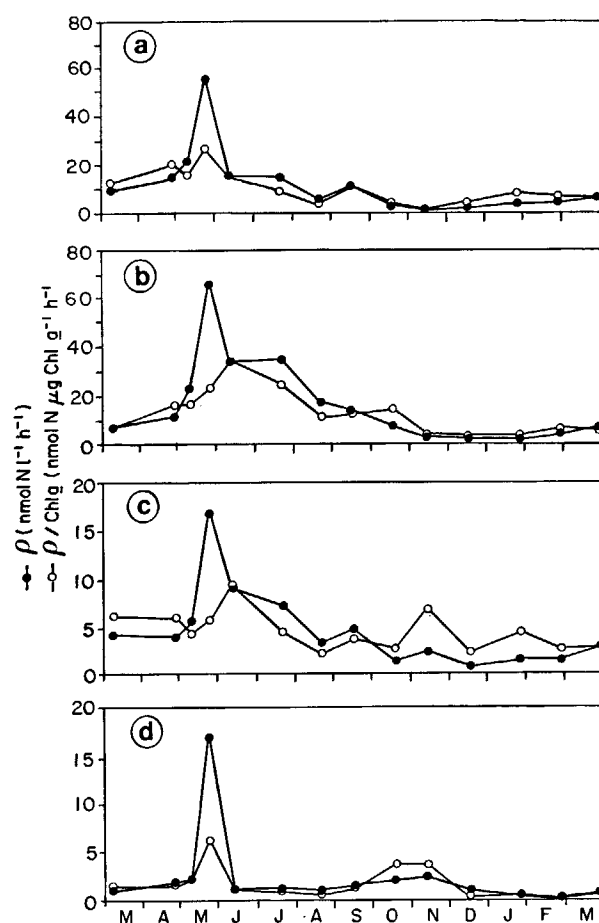


Figure 5

Variations saisonnières des taux d'absorption absolus (cercles pleins) et des activités d'assimilation (cercles vides) à 50 % de lumière incidente a) des nitrates, b) de l'ammonium, c) de l'urée et d) des nitrites.

Seasonal changes in absolute uptake rates (closed circles) and uptake indices (open circles) at 50 % of light of a) nitrate; b) ammonium; c) urea ; and d) nitrite.

présentent des variations saisonnières marquées (fig. 5). Les taux d'absorption des nitrates varient de $0,3$ à $54,7 \text{ nmol N l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Le maximum d'absorption est relevé au mois de mai, il coïncide avec le maximum printanier de chlorophylle *a*. L'utilisation des nitrates est réduite à la fin du printemps et durant toute la période estivale ($5 - 15 \text{ nmol N l}^{-1} \text{ h}^{-1}$). En automne et en hiver, les taux d'absorption sont généralement inférieurs à $5 \text{ nmol N l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. L'absorption de l'ammonium varie entre $1,3$ et $68,3 \text{ nmol N l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Elle présente un maximum marqué au mois de mai qui coïncide avec le maximum d'absorption des nitrates. À cette époque, les taux d'absorption de l'ammonium et des nitrates sont comparables. Au mois de juin et de juillet, l'absorption de l'ammonium, à l'inverse de celle des nitrates, se maintient à des taux élevés (de l'ordre de $35 \text{ nmol N l}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Les taux diminuent fortement à la fin de l'été. Du mois de novembre au mois de février, l'absorption de l'ammonium est très faible ($1-2 \text{ nmol N l}^{-1} \text{ h}^{-1}$). L'urée et les nitrites sont relativement peu utilisés par le phytoplancton lors du cycle saisonnier (de $0,6$ à $16,6 \text{ nmol N l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et de 0 à $16,9 \text{ nmol N l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ respectivement). Les taux d'absorption de l'urée

présentent des variations similaires à celles de l'ammonium. Ceux des nitrites, à l'exception du maximum printanier, sont inférieurs à $3 \text{ nmol N l}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Les activités d'assimilation ($\rho/\text{chl } a$) des nitrates présentent un maximum au mois de mai ($18,4 \text{ nmol N } (\mu\text{g Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$) ; elles diminuent ensuite rapidement et sont inférieures à $10 \text{ nmol N } (\mu\text{g Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ en automne et en hiver. Les activités d'assimilation de l'ammonium augmentent dès le mois d'avril et atteignent un maximum au mois de juin ($34,6 \text{ nmol N } (\mu\text{g Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$) ; elles se maintiennent durant toute la période estivale à un niveau élevé. Les activités d'assimilation de l'urée présentent deux maxima : le plus important est relevé au mois de juin ($9,6 \text{ nmol N } (\mu\text{g Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$) ; le second est observé au mois de novembre ($4,1 \text{ nmol N } (\mu\text{g Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$). Les variations saisonnières des activités d'assimilation des nitrites mettent en évidence un maximum au mois de mai ($5,7 \text{ nmol N } (\mu\text{g Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$). Un second maximum moins marqué ($4,1 \text{ nmol N } (\mu\text{g Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$) est relevé en automne.

Contribution et préférence des composés azotés dans la nutrition du phytoplancton

La contribution des composés azotés à la nutrition du phytoplancton varie de manière importante au cours de l'année (tab. 1). En hiver, les nitrates constituent la principale source d'azote pour le phytoplancton (50 % de l'absorption totale). Lors de la poussée printanière, l'absorption de ce composé représente seulement 35 % de l'azote total absorbé. La contribution des nitrates est réduite en été (26 %) et en automne (16 %). L'absorption de l'ammonium est importante dès le printemps (46 %) ; elle reste élevée en été (59 %) et en automne (49 %). La contribution de l'urée à la nutrition du phytoplancton varie peu au cours des saisons : elle se situe entre 12 à 19 %. La contribution des nitrites est maximale en automne (15 %) ; elle est comparable à cette époque à celle des nitrates et de l'urée. Au printemps elle représente 7 % de l'absorption totale. Elle est réduite en hiver et en été (2 %). Sur une base annuelle, l'ammonium est la principale source d'azote du phytoplancton (48 % de l'absorption totale), suivi des nitrates (33 %), de l'urée (13 %) et des nitrites (6 %).

Préférence azotée

La préférence du phytoplancton pour l'une ou l'autre des formes azotées a été examinée en comparant les taux d'absorption à saturation (ρ_{max}) (tab. 2) ; elle se traduit par un ρ_{max} plus élevé pour un composé que pour les autres (Dortch, 1990). Les taux d'absorption à saturation mettent en évidence l'ordre de préférence suivant $\text{NH}_4^+ > \text{NO}_3^- > \text{urée} > \text{NO}_2^-$. Cet ordre n'est cependant pas toujours respecté au cours de l'année : jusqu'au mois d'avril, les taux d'absorption à saturation des nitrates sont du même ordre de grandeur que ceux de l'ammonium, indiquant que le phytoplancton n'a pas de préférence marquée pour l'une ou l'autre forme d'azote. Les taux maximum de l'urée au printemps et en été sont nettement inférieurs à ceux de

Tableau 1

Valeurs moyennes saisonnières des taux d'absorption absolus de l'azote minéral (NO_3^- , NH_4^+ , NO_2^-) et de l'urée ($\text{nmol l}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Les taux d'absorption moyens exprimés en pourcentage de l'absorption totale sont indiqués entre parenthèses.

Seasonal averages of absolute uptake rates ($\text{nmol l}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Percentages are in parentheses.

	$\rho \text{ NO}_3^-$	$\rho \text{ NH}_4^+$	$\rho \text{ Urée}$	$\rho \text{ NO}_2^-$
hiver	7,8 (50)	4,8 (30)	2,7 (17)	0,3 (2)
printemps	26,4 (35)	34,0 (46)	8,8 (12)	5,3 (7)
été	10,4 (26)	23,4 (59)	4,9 (12)	0,8 (2)
automne	1,1 (16)	3,4 (49)	1,3 (19)	1,1 (15)

l'ammonium et des nitrates mais aussi parfois à ceux des nitrites.

Influence de la concentration

Le rapport entre le taux à saturation et le taux *in situ* (ρ_{max}/ρ) peut être utilisé pour étudier la limitation de l'absorption d'un composé en relation avec sa concentration (Glibert et McCarthy, 1984). Lorsque ce rapport est égal ou voisin de 1, l'absorption n'est pas limitée par la concentration en substrat. Si ce rapport est supérieur à 1, la concentration est insuffisante pour soutenir la capacité d'absorption maximale du phytoplancton et le développement phytoplanctonique est limitée par l'azote.

Le rapport ρ_{max}/ρ pour les nitrates est proche de 1 pratiquement toute l'année (fig. 6a). Des valeurs élevées (supérieures à 2) sont mesurées au mois de juin et de juillet. Des valeurs voisines de 1 sont obtenues pour l'ammonium

Tableau 2

Variations saisonnières des taux d'absorption à saturation des nitrates, de l'ammonium, de l'urée et des nitrites ($\text{nmol l}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

Seasonal changes in saturation uptake rates ($\text{nmol l}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

Date	$\rho_{\text{max}} \text{ NH}_4^+$	$\rho_{\text{max}} \text{ NO}_3^-$	$\rho_{\text{max}} \text{ Urée}$	$\rho_{\text{max}} \text{ NO}_2^-$
22/04/92	19,5	15,2	9,1	3,7
06/05/92	25,2	24,2	10,2	4,1
22/05/92	61,7	58,8	23,8	37,9
12/06/92	29,8	25,4	8,6	1,9
22/07/92	45,1	32,4	12,4	12,5
20/08/92	15,4	5,9	5,9	2,6
16/09/92	10,4	5,8	5,1	0,9
16/10/92	10,3	4,3	2,8	0,9
17/11/92	5,1	3,8	3,0	1,2
17/12/92	2,4	2,0	1,6	0,3
29/01/93	3,6	2,9	2,7	0,7
26/02/93	6,0	4,8	3,4	1,0
30/03/93	9,6	12,0	7,9	1,6

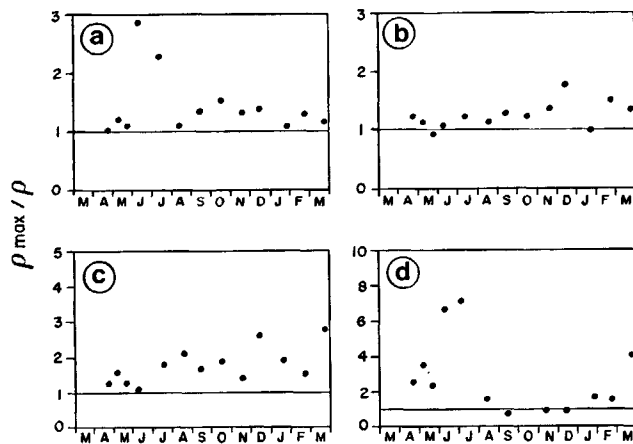


Figure 6

Variations saisonnières du rapport ρ_{\max}/ρ a) des nitrates, b) de l'ammonium, c) de l'urée et d) des nitrites.

Seasonal changes in saturation to trace uptake ratios of a) nitrate; b) ammonium; c) urea; and d) nitrite.

durant la majeure partie du cycle saisonnier ($\rho_{\max}/\rho = 1,1$ en moyenne) (fig. 6b). Le rapport ρ_{\max}/ρ excède 1,5 uniquement en hiver lorsque les concentrations sont inférieures à $0,15 \mu\text{mol N l}^{-1}$. Les rapports ρ_{\max}/ρ pour l'urée sont généralement supérieurs à 1 ($\rho_{\max}/\rho = 1,8$ en moyenne) quelle que soit la concentration en substrat (fig. 6c). Ceux des nitrites sont compris entre 0,9 et 7. Ils sont supérieurs à 6 au mois de juin et de juillet (fig. 6d).

DISCUSSION

Absorption des nitrates

Les taux d'absorption des nitrates sont faibles durant toute l'année comparés à ceux observés habituellement dans les écosystèmes côtiers, mais les activités d'assimilation sont comparables (Paasche et Kristiansen, 1982 ; Furnas, 1983 ; LaRoche, 1983 ; Pennock, 1987). Les faibles taux d'absorption sont à relier aux faibles biomasses phytoplanctoniques. La présence de faibles biomasses doit être attribuée d'abord au fort brassage qui redistribue dans l'ensemble de la colonne d'eau le phytoplancton produit dans la couche de surface. Elle peut aussi correspondre, du moins en partie, à un broutage accru du zooplancton ; ceci semble cependant peu probable, les biomasses en zooplancton restant faibles durant toute l'année (Sournia *et al.*, 1987 ; Maguer, résultats non publiés).

Les activités d'assimilation des nitrates sont réduites en été (juin et juillet) ; les rapports ρ_{\max}/ρ ($\rho_{\max}/\rho > 2$) indiquent clairement que l'assimilation des nitrates diminue à cette époque de l'année en raison des faibles concentrations dans la colonne d'eau. Le système brassé peu profond se différencie alors nettement du système brassé profond qui ne présente aucune limitation par ce composé (L'Helguen *et al.*, 1996). Les activités d'assimilation des nitrates demeurent très faibles à la fin de l'été bien que ce composé soit en concentration suffisante pour saturer le processus d'absorption. Ceci peut être attribué

à la présence d'ammonium ; le rapport $\rho_{\text{NO}_3}/\text{Chl } a$ décroît avec l'augmentation des teneurs en ammonium (fig. 7). L'effet inhibiteur de l'ammonium sur l'activité d'assimilation des nitrates est observé pour des teneurs en ammonium supérieures à $0,20 \mu\text{mol N l}^{-1}$. L'activité d'assimilation des nitrates est réduite à 50 % de l'activité maximale mesurée lorsque les concentrations en ammonium atteignent $0,35 \mu\text{mol N l}^{-1}$. Au-delà de $0,45 \mu\text{mol N l}^{-1}$, elle représente entre 20 et 25 % de l'absorption maximale. L'inhibition de l'absorption des nitrates par l'ammonium a été observée à maintes reprises (McCarthy *et al.*, 1977 ; Paasche et Kristiansen, 1982 ; Cochlan, 1986). Wheeler et Kokkinakis (1990) ont observé une inhibition totale de l'absorption des nitrates pour des teneurs de 0,2 à $0,3 \mu\text{mol N l}^{-1}$. La suppression totale de l'utilisation de nitrates est cependant très variable et peut être observée dans différents écosystèmes côtiers uniquement lorsque les concentrations en ammonium atteignent 1 à $2 \mu\text{mol N l}^{-1}$ (McCarthy *et al.*, 1977 ; Paasche et Kristiansen, 1982 ; Carpenter et Dunham, 1985). Les faibles activités d'assimilation des nitrates à la fin de l'été peuvent aussi s'expliquer par une utilisation préférentielle plus marquée pour l'ammonium ($\rho_{\max\text{NH}_4}/\rho_{\max\text{NO}_3} > 2$ au mois d'août).

Absorption de l'ammonium

L'ammonium, contrairement aux nitrates, constitue une source d'azote importante pour le phytoplancton durant tout son développement. Dès le début du printemps, les taux d'absorption sont comparables à ceux des nitrates. Cette situation est nettement différente de celle observée dans le domaine côtier où se met en place une thermocline saisonnière : dans ces systèmes, jusqu'à 80 % de l'azote utilisé au cours de la poussée printanière peut être sous forme de nitrates (Sahlsten *et al.*, 1988 ; Pettersson, 1991). En période estivale, le rôle de l'ammonium dans la nutrition azotée du phytoplancton demeure prépondérant, l'absorption de ce composé est deux à quatre fois plus élevée que celle des nitrates et représente plus de la moitié de l'absorption totale. Les rapports ρ_{\max}/ρ voisins de 1 au printemps et en été montrent que les concentrations en

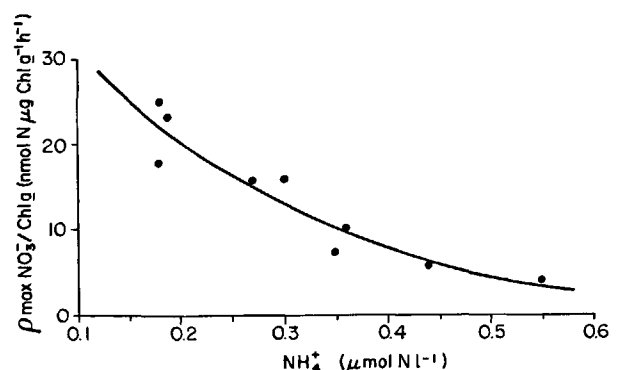


Figure 7

Variations de l'activité d'assimilation des nitrates en fonction de la concentration en ammonium.

Variations in nitrate uptake index vs ammonium concentration.

ammonium, pendant toute la période de développement, sont suffisantes pour satisfaire la capacité d'absorption maximale du phytoplancton. Le maintien d'ammonium à des concentrations élevées est lié à un recyclage intense de l'azote. Les mesures de régénération, effectuées parallèlement aux mesures d'assimilation, montrent que les taux de régénération de l'ammonium par les microhétérotrophes ($< 200 \mu\text{m}$) sont élevés durant toute la période de développement du phytoplancton (Maguer, 1995).

Absorption de l'urée

L'urée est relativement peu utilisée par le phytoplancton durant l'année ; ce résultat est conforme à ceux obtenus dans différents écosystèmes côtiers (McCarthy *et al.*, 1977; Kristiansen, 1983 ; Carpenter et Dunham, 1985 ; L'Helguen *et al.*, 1993). La concentration réduite de l'urée durant tout le cycle saisonnier ($< 0,3 \mu\text{mol N l}^{-1}$) doit être à l'origine de la faible contribution de ce composé à la nutrition azotée du phytoplancton : le rapport ρ_{max}/ρ moyen (1,8) montre que, à de telles concentrations, l'absorption de l'urée couvre uniquement 55 % de la capacité d'absorption maximale du phytoplancton. L'absorption de l'urée, comme celle des nitrates, peut aussi être inhibée par l'ammonium (Kristiansen, 1983 ; Molloy et Syrett, 1988). Nos résultats ne montrent aucune réduction des activités d'assimilation de l'urée avec l'augmentation des concentrations en ammonium. L'augmentation à la fois de la préférence et des activités d'assimilation de l'urée en automne indique, néanmoins, que la faible utilisation de l'urée, durant la période de développement du phytoplancton, peut aussi être liée à des interactions entre ces deux composés.

Absorption des nitrites

Sur une base annuelle, la contribution des nitrites au développement du phytoplancton est réduite. L'utilisation peu importante de ce composé doit être liée, comme dans le cas de l'urée, aux faibles concentrations dans la colonne d'eau. Elle doit aussi correspondre au fait que ce composé n'est jamais utilisé préférentiellement à l'ammonium et aux nitrates, et rarement à l'urée. Cependant, d'octobre à novembre, les nitrites sont assimilés dans des proportions comparables aux nitrates (entre 15 et 20 % de l'absorption totale). L'augmentation des concentrations à cette période, associée à une intensification des processus de nitrification, favorise l'utilisation de ce composé. McCarthy *et al.* (1977) montre également que plus de 50 % de l'absorption de l'azote est sous forme de nitrites en automne alors que l'absorption de ce composé ne représente sur l'année que 7 % de l'absorption totale.

Absorption totale

Le cycle de variations des taux d'absorption de l'azote est caractérisé par un maximum unique printanier ; il est nettement différent des cycles de production des systèmes brassés profonds où le développement du phytoplancton est maximal en période estivale (Wafar *et al.*, 1983). Il est par contre voisin de ceux des systèmes stratifiés qui sont caractérisés par un maximum d'absorption printanier et

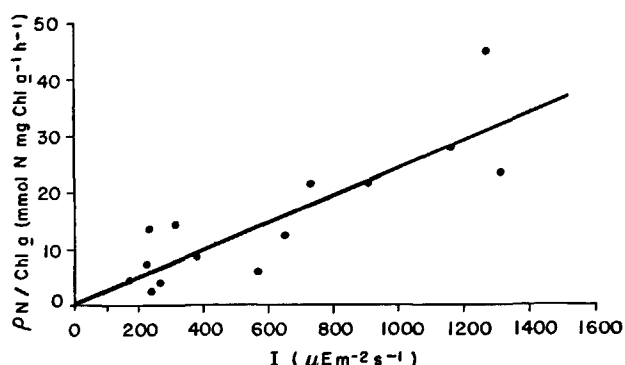


Figure 8

Variations de l'activité d'assimilation de l'azote intégrée sur la colonne d'eau en fonction de la lumière incidente.

$$\rho/\text{Chl } a = 2,4 \cdot 10^{-5} \times (I) + 0,00049 \quad (n = 14; r = 0,85; P < 0,01).$$

Variations in nitrogen uptake index integrated on the water column vs incident radiation.

$$\rho/\text{Chl } a = 2,4 \cdot 10^{-5} \times (I) + 0,00049 \quad (n = 14; r = 0,85; P < 0,01).$$

une assimilation réduite en été (Sahlsten *et al.*, 1988 ; Pettersson, 1991). Cependant, à l'inverse de ce qui est observé dans ces systèmes, l'absorption reste élevée en période estivale. Le maintien de fortes concentrations en ammonium, à cette époque de l'année, lève la limitation en azote.

Il existe une relation linéaire ($n = 14$; $r = 0,85$; $P < 0,01$) entre les activités d'assimilation de l'azote et l'intensité d'éclairement incident (fig. 8). Ce résultat suggère que le développement du phytoplancton est contrôlé durant toute l'année par la lumière. En raison du brassage, les cellules phytoplanctoniques sont sans cesse déplacées à des niveaux photométriques différents ; elles ne bénéficient pas, comme dans un système stratifié, d'un niveau d'éclairement particulier dans la zone euphotique, mais plutôt de l'énergie lumineuse moyenne dans la couche de mélange. Celle-ci peut être calculée à partir de l'équation de Sverdrup (1953) qui prend en compte le rayonnement solaire incident, le coefficient d'extinction vertical et la profondeur de la colonne d'eau brassée. Dans le système brassé peu profond de la Manche occidentale (couche de mélange = 22 m), le coefficient d'extinction vertical a varié au cours de l'année de $0,16$ à $0,24 \text{ m}^{-1}$ et les intensités d'éclairement incident à midi solaire de $170 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ à $1310 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Dans ces conditions, l'énergie lumineuse moyenne disponible est comprise entre 40 et $380 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Les taux d'absorption de l'azote ont été mesurés mois par mois aux profondeurs photométriques (Maguer, 1995). La colonne d'eau étant parfaitement homogène et l'azote n'étant pas limitant, les variations verticales des activités d'assimilation, observées sur la verticale, résultent des variations de la lumière. En prenant en compte les profils obtenus au printemps et en été, dans la période de développement du phytoplancton, nous avons établi la courbe des variations des activités d'assimilation en fonction de la lumière (fig. 9). Elle suit le modèle classique établi pour l'azote par Prisco (1989). L'activité d'assimilation maximale est atteinte pour un éclairement d'environ $500 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La lumière moyenne disponible pour le phytoplancton en été reste sensiblement au dessous de ce

Tableau 3

Comparaison entre le système brassé peu profond ($z = 20$ m) et le système brassé profond ($z = 50$ m) de la Manche occidentale durant la période de maximum d'éclairement.

* $\rho N/chla$ estimé à partir de la figure 9 ($I_{moyen} = 380 \mu E m^{-2} s^{-1}$).

Comparison between shallow ($z = 20$ m) and deep ($z = 50$ m) well-mixed waters of the English Channel during the period of maximum light.

* $\rho N/chla$ estimated from Figure 9 ($I_{mean} = 380 \mu E m^{-2} s^{-1}$).

	Système brassé peu profond	Système brassé profond
Chl <i>a</i> ($\mu g l^{-1}$)	1,3	1,0
NO_3^- ($\mu mol l^{-1}$)	< 0,5	> 1,1
NH_4^+ ($\mu mol l^{-1}$)	0,4	0,6
ρNO_3^- ($nmol l^{-1} h^{-1}$)	14,7	20,7
ρNH_4^+ ($nmol l^{-1} h^{-1}$)	37,5	36,0
$\rho_{max} NO_3^- / \rho NO_3^-$	> 2	# 1
$\rho_{max} NH_4^+ / \rho NH_4^+$	# 1	# 1
$\frac{I_{moyen}}{I_0} \times 100$	34,1	15,1
$\frac{(\rho N/Chl a)^*}{(\rho N/Chl a)_{max}} \times 100$	90	65

seuil ($I_{moyen max} < 380 \mu E m^{-2} s^{-1}$) et, au maximum d'éclairement (juillet), l'activité d'assimilation représente environ 90 % de l'activité maximale (tab. 3). Ces résultats confortent l'idée d'une limitation par la lumière de l'absorption de l'azote dans le domaine homogène peu profond. L'influence de la lumière est d'autant plus marquée que le rapport entre la profondeur de la zone euphotique sur celle de la couche de mélange est faible et la situation est nettement différente dans le système brassé profond (L'Helguen *et al.*, 1996). Seulement 65 % (tab. 3) de l'activité d'assimilation maximale est atteinte en été dans ce système. La limitation par la lumière apparaît alors très nettement. La courbe assimilation-lumière (fig. 9) révèle l'existence d'une photo-inhibition aux plus fortes intensités lumineuses. Ce résultat paraît en contradiction avec l'idée d'une limitation par la lumière dans le domaine brassé peu profond. Cette photo-inhibition peut aussi correspondre à un artefact lié aux techniques de manipulation qui reproduisent imparfaitement les conditions naturelles ; les cellules phytoplanctoniques des échantillons de surface sont soumises durant plusieurs heures à de fortes intensités lumineuses. Ce n'est vraisemblablement pas le cas dans une colonne fortement brassée où les cellules changent sans cesse de niveaux photométriques. En définitive, si nos mesures suggèrent un rôle limitant pour la lumière dans le système brassé peu profond, des interrogations subsistent.

RÉFÉRENCES

Aminot A.E., R. Kérouel (1982). Dosage automatique de l'urée dans l'eau de mer : une méthode très sensible à la diacétylmonoxime. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **39**, 174-183.

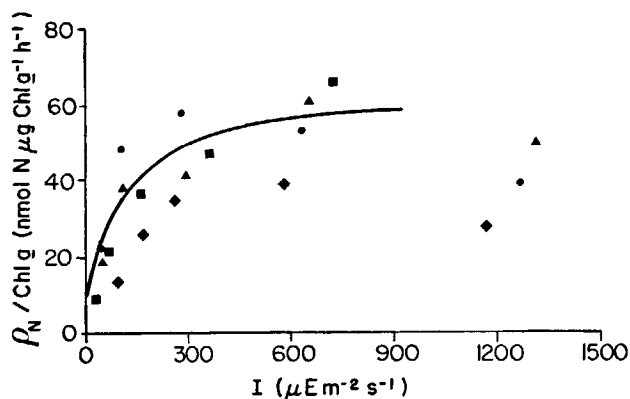


Figure 9

Variations de l'activité d'assimilation de l'azote en fonction de la lumière : carrés (avril) ; cercles (mai) ; triangles (juin) ; losanges (juillet).

Variations in nitrogen uptake index vs light, squares (April) ; circles (May) ; triangles (June) ; lozenge (July).

De nouvelles expériences sont nécessaires pour préciser son influence.

CONCLUSION

Le domaine brassé peu profond présente un cycle de variations des taux d'absorption de l'azote original qui le différencie nettement de celui observé dans le système brassé profond : l'absorption de l'azote minéral (NO_3^- , NH_4^+ , NO_2^-) et de l'urée est caractérisée par un maximum marqué au printemps ; dès le début du développement printanier du phytoplancton, l'ammonium est assimilé à des taux comparables ou supérieurs à ceux des nitrates. L'absorption des nitrates est réduite en période estivale en raison des faibles teneurs en nitrates dans la colonne d'eau et de l'effet inhibiteur de l'ammonium. L'absorption de l'ammonium, à l'inverse de celle des nitrates, demeure élevée en été. Ce composé se maintient, durant toute la période estivale, à des concentrations suffisantes pour saturer le processus d'absorption. L'ammonium lève en été la limitation en azote introduite par les nitrates. Sur une base annuelle, l'ammonium représente près de 50 % de l'azote total utilisé par le phytoplancton. Les nitrates sont peu assimilés au cours de l'année (35 % de l'absorption totale). L'utilisation de l'urée et des nitrites est également peu importante ; l'absorption de ces deux composés représente respectivement, durant le cycle saisonnier, 15 % et 5 % de l'absorption totale. Dans ce système, la lumière disponible pour le phytoplancton est réduite en raison du brassage ; nos résultats suggèrent que la lumière contrôle durant toute l'année le développement du phytoplancton.

Boalch G.T., D.S. Harbour, E.I. Butler (1978). Seasonal phytoplankton production in the Western English Channel 1964-1974. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **58**, 943-953.

- Carpenter E.J., S. Dunham** (1985). Nitrogenous nutrient uptake, primary production and species composition of phytoplankton in the Carmans River estuary, Long Island, New York. *Limnol. Oceanogr.* **30**, 3, 513-526.
- Cochlan W.P.** (1986). Seasonal study of uptake and regeneration of nitrogen on the Scotian Shelf. *Continental Shelf Res.* **5**, 555-577.
- Dortch Q.** (1990). The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* **61**, 183-201.
- Dugdale R.C., F.P. Wilkerson** (1986). The use of ^{15}N to measure nitrogen uptake in eutrophic oceans; experimental considerations. *Limnol. Oceanogr.* **31**, 673-689.
- Furnas M.L.** (1983). Nitrogen dynamics in the lower Narragansett Bay, Rhode Island. I- Uptake by size-fractionated phytoplankton populations. *J. Plankt. Res.* **5**, 657-676.
- Glibert P.M., J.J. McCarthy** (1984). Uptake and assimilation of ammonium and nitrate by phytoplankton: indices of nutritional status for natural assemblages. *J. Plankt. Res.* **6**, 677-697.
- Grall J.R.** (1972). Recherches quantitatives sur la production primaire du phytoplancton dans les parages de Roscoff. *Thèse de doctorat ès Sciences naturelles, Université de Paris VI*, 259 p.
- Koroleff F.** (1970). Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. In: "Information on technics and methods for seawater", Rapp. P.-v. Réunion. *Cons. perm. int. Explor. Mer.* **3**, 19-22.
- Kristiansen S.** (1983). Urea as a nitrogen source for the phytoplankton in the Oslofjord. *Mar. Biol.* **74**, 17-24.
- Kristiansen S., E. Paasche** (1989). An improved method for determining relative ^{15}N abundance in ammonium regeneration studies by direct diffusion. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* **54**, 203-207.
- LaRoche J.** (1983). Ammonium regeneration: its contribution to phytoplankton nitrogen requirements in a eutrophic environment. *Mar. Biol.* **75**, 231-240.
- Laws E.A.** (1984). Isotope dilution models and the mystery of the vanishing ^{15}N . *Limnol. Oceanogr.* **29**, 379-386.
- 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 de mélange vertical des masses d'eaux ; cas du front thermique d'Ouessant. *Thèse de doctorat de spécialité, chimie appliquée : chimie marine, Université de Bretagne Occidentale, Brest*, 212 p.
- L'Helguen S., C. Madec, P. Le Corre** (1993). Nutrition azotée du phytoplancton dans les eaux brassées de la Manche Occidentale. *Oceanologica Acta* **16**, 653-660.
- L'Helguen S., C. Madec, P. Le Corre** (1996). Nitrogen uptake in permanently well-mixed temperate waters. *Estuar. coast. Shelf Sci.* (sous presse).
- Maguer J.F.** (1995). Absorption et régénération de l'azote dans les écosystèmes côtiers ; Relation avec le régime de mélange vertical des masses d'eaux ; Cas du domaine homogène peu profond de la Manche occidentale. *Thèse de doctorat de spécialité, chimie appliquée : chimie marine, Université de Bretagne Occidentale, Brest*, 194 p.
- McCarthy J.J., W.R. Taylor, J.L. Taft** (1977). Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. I. Nutrient availability and phytoplankton preferences. *Limnol. Oceanogr.* **22**, 996-1010.
- Molloy C.J., P.J. Syrett** (1988). Effect of light and N deprivation on inhibition of nitrate uptake by urea in microalgae. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **118**, 97-101.
- Paasche E., S. Kristiansen** (1982). Nitrogen nutrition of the phytoplankton in the Oslofjord. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **14**, 237-249.
- Pennock J.R.** (1987). Temporal and spatial variability in phytoplankton ammonium and nitrate uptake in the Delaware Estuary. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **24**, 841-857.
- Pettersson K.** (1991). Seasonal uptake of carbon and nitrogen and intracellular storage of nitrate in planktonic organisms in the Skarregak. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **151**, 121-137.
- Priscu J.C.** (1989). Photon dependence of inorganic nitrogen transport by phytoplankton in perennially ice-covered antarctic lakes. *Hydrobiologia* **172**, 173-182.
- Sahlsten E., F. Sorensen, K. Pettersson** (1988). Planktonic nitrogen uptake in the south-eastern Kattegat. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **121**, 227-246.
- Sournia A., J.L. Birrien, J.L. Douville, B. Klein, M. Viollier** (1987). A daily study of the diatom spring bloom at Roscoff (France) in 1985. I. The spring bloom within the annual cycle. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **25**, 355-367.
- Sverdrup H.U.** (1953). On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. int. Explor. Mer.* **18**, 287-295.
- Tréguer P., P. Le Corre** (1975). *Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'Autoanalyseur II. Technicon)*, 2^e édition. Université de Bretagne Occidentale, Brest, 110 p.
- Wafar M.V.M., P. Le Corre, J.L. Birrien** (1983). Nutrients and primary production in permanently well-mixed temperate coastal waters. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **17**, 431-446.
- Wheeler P.A., S.A. Kokkinakis** (1990). Ammonium recycling limits nitrate use in the oceanic subarctic Pacific. *Limnol. Oceanogr.* **35**, 1267-1278.
- Yentsch C.S., D.W. Menzel** (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* **10**, 221-231.