

Nutrition azotée du phytoplancton dans les eaux brassées de la Manche occidentale

Azote
Absorption
Phytoplancton
Manche occidentale
Cycle saisonnier

Nitrogen
Uptake
Phytoplankton
English Channel
Seasonal cycle

Stéphane L'HELGUEN, Christian MADEC et Pierre LE CORRE

Laboratoire d'Océanographie Chimique, Université de Bretagne Occidentale, 6, avenue Le Gorgeu, B.P. 452, 29275 Brest Cedex, France.

RÉSUMÉ

La nutrition azotée du phytoplancton a été étudiée dans les eaux fortement brassées de la Manche occidentale. Les taux d'absorption de l'azote minéral (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+) et de l'urée ont été déterminés au cours d'un cycle saisonnier par la méthode du traceur ^{15}N . Le cycle saisonnier de l'absorption de l'azote est caractérisé par un maximum unique qui s'étend pendant toute la période estivale. Le phytoplancton utilise, tout au long de l'année, simultanément les différents composés azotés pour son développement. L'ammonium est utilisé de manière importante dès le début du printemps, son utilisation demeure élevée jusqu'en automne ; près de la moitié (48 %) de l'azote assimilé au cours de l'année est sous cette forme. Les nitrates sont relativement peu utilisés, l'absorption de ce composé représente seulement un tiers (32 %) de l'absorption totale bien que les nitrates constituent l'essentiel du stock d'azote minéral disponible. En hiver et au printemps, les nitrates et l'ammonium sont assimilés à des taux comparables. L'absorption des nitrates, en période estivale, est nettement plus faible que celle de l'ammonium ; elle doit être inhibée à cette époque par les concentrations élevées en ammonium. La contribution de l'urée et des nitrites à la nutrition azotée du phytoplancton est peu importante (respectivement 13 et 7 %). La production régénérée, sur une base annuelle, représente près de 70 % de la production primaire ; la part de la production régénérée est plus importante dans ce système fortement brassé que dans la majeure partie des systèmes côtiers.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 5-6, 653-660.

ABSTRACT

Nitrogen nutrition of the phytoplankton in the well-mixed waters of the western English Channel

Uptake of nitrogenous nutrients (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ and urea) by phytoplankton was measured over an annual cycle at a coastal station in the well-mixed waters of the western English Channel. Seasonal changes of nitrogen uptake showed a single, but spread-out, maximum in summer. The phytoplankton took up the various forms of nitrogen simultaneously. Ammonium uptake accounted for 48 % of the total nitrogen uptake and was quantitatively important from the beginning of spring until early autumn. Nitrate uptake was relatively less important (32 % of total nitrogen uptake) though nitrate was the major component of available inorganic nitrogen. Nitrate uptake rates were comparable to those of ammonium in winter and spring, but were much lower than the latter in summer as a result of inhibition by high ambient ammonium concentrations. Urea and nitrite contributed much less (respectively 13 and 7 %) to nitrogen nutrition of phytoplankton. Regenerated production accounts for about 70 % of the annual production; this proportion is much higher than in several other coastal ecosystems.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 5-6, 653-660.

INTRODUCTION

La production primaire présente dans les eaux fortement brassées de la Manche occidentale un cycle saisonnier nettement différent du cycle classique observé en zone tempérée (Grall, 1972 ; Boalch *et al.*, 1978 ; Wafar *et al.*, 1983). Des courants de marée intenses associés à des vents souvent forts empêchent la stratification de la colonne d'eau ; sous l'action du brassage vertical, les cellules phytoplanctoniques sont entraînées en permanence en dehors de la zone euphotique et le niveau moyen d'éclairement est insuffisant au printemps pour permettre un développement rapide du phytoplancton. Le maximum printanier de production qui caractérise le régime stratifié n'est pas observé. La production primaire dans ce système est maximale en été lorsque l'éclairement incident est élevé. A ce cycle particulier de développement du phytoplancton correspond un cycle saisonnier original des éléments nutritifs (Wafar *et al.*, 1983). Les nitrates ne sont pas épuisés dans la colonne d'eau en été et la production primaire n'est pas habituellement limitée en azote (Wafar *et al.*, 1983). Les teneurs en ammonium augmentent au printemps parallèlement à la diminution des nitrates et au développement du phytoplancton (Wafar *et al.*, 1983 ; Morin *et al.*, 1985) ; ceci paraît en contradiction avec l'idée habituellement admise d'une utilisation préférentielle des formes réduites de l'azote par le phytoplancton (McCarthy, 1980).

Nos travaux, menés en Manche occidentale au cours d'un cycle saisonnier, ont eu pour objet d'étudier la dynamique de l'azote dans un système fortement brassé. Dans ce texte, nous présentons les résultats qui concernent la nutrition azotée des populations phytoplanctoniques. L'absorption des différentes formes de l'azote minéral (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+) et de l'urée a été mesurée par la méthode du traceur ^{15}N .

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les travaux ont été réalisés en Manche occidentale, à une station située au nord-ouest de la baie de Morlaix (fig. 1),

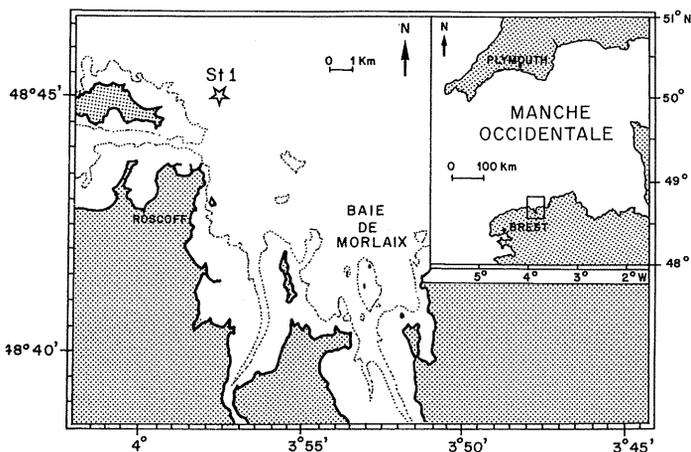


Figure 1

Position de la station de prélèvement (48°45'N, 3°58'W).

Position of the sampling station (48°45'N, 3°58'W).

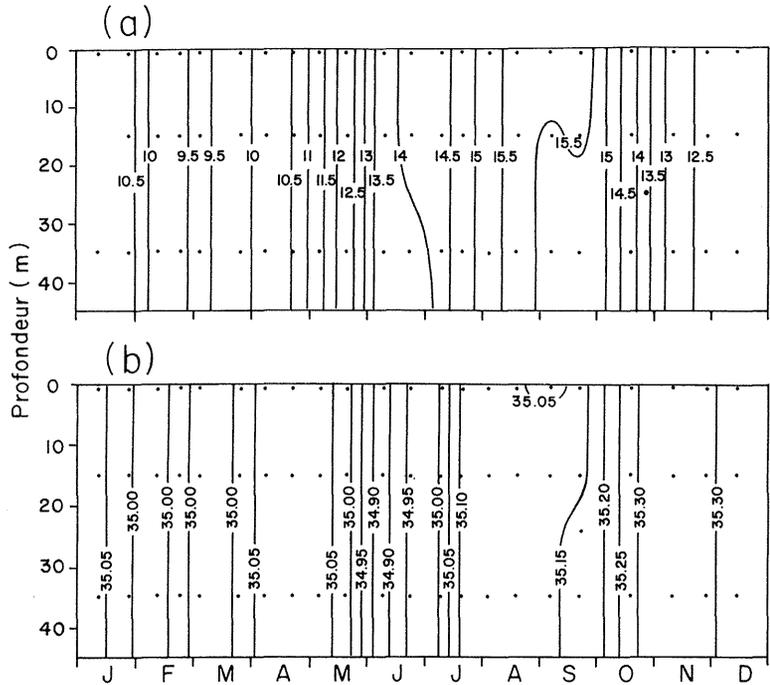
dans un secteur peu influencé par les apports côtiers (Wafar *et al.*, 1983). La profondeur moyenne de la colonne d'eau à la station de prélèvement est de 45 m. Une série de 22 campagnes à la mer (N.O. *La Mysis*) a été menée de janvier 1988 à décembre 1988, en périodes de mortes-eaux. Les prélèvements ont été effectués deux fois par mois. Trois profondeurs (0, 15 et 35 m) ont été échantillonnées pour la détermination des paramètres hydrologiques, chimiques et biologiques. Les échantillons d'eau de mer ont été collectés à l'aide de bouteilles Niskin de 5 ou de 30 l. La température a été mesurée à l'aide de thermomètres de type Richter et Wiese ; les mesures de salinité ont été effectuées avec un salinomètre Guildline Autosol 8400. Les échantillons pour l'analyse des composés azotés (nitrates, nitrites, urée) ont été congelés immédiatement après prélèvement pour une analyse ultérieure au laboratoire ; les mesures ont été réalisées sur un Auto-Analyseur II Technicon suivant les procédures décrites par Tréguer et Le Corre (1975) pour les nitrates et les nitrites et selon la procédure de Aminot et Kerouel (1982) pour l'urée. Le dosage de l'ammonium a été effectué immédiatement après prélèvement ; il a été réalisé manuellement par la méthode colorimétrique de Koroleff (1970). La méthode fluorimétrique de Yentsch et Menzel (1963) a été utilisée pour déterminer la chlorophylle *a* (fluorimètre Turner) ; le comptage des cellules (diatomées, nanoflagellés) a été effectué en microscopie inversée selon une méthode de sédimentation. Les teneurs en azote particulaire ont été déterminées à l'aide d'un analyseur CHN de type Perkin-Elmer (modèle 240). Le profil de pénétration de l'énergie radiative photosynthétique (350-700 nm) a été déterminé au moyen d'un photomètre submersible de type Licor ou indirectement à l'aide d'un disque de Secchi.

Les flux d'azote ont été mesurés sur des échantillons collectés à la profondeur correspondant à 50 % de l'éclairement incident de surface ; les échantillons ont été préfiltrés à 200 μm . Les taux d'absorption ont été déterminés en suivant l'incorporation du traceur ^{15}N (Dugdale et Goering, 1967) ; les taux de régénération de l'ammonium ont été mesurés par dilution isotopique (Harrison, 1978). Les échantillons ont été enrichis par de l'azote marqué sous la forme de nitrates ($^{15}\text{NO}_3\text{Na}$, 97,4 %), d'ammonium ($^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$, 95 %), de nitrites ($^{15}\text{NO}_2\text{Na}$, 95 %) ou d'urée (95 %) à des teneurs correspondant à environ 10 % de celles de ces mêmes composés non marqués dans l'eau de mer. La moitié de l'échantillon a été filtrée immédiatement après l'inoculation de manière à déterminer les enrichissements initiaux en ^{15}N de la matière particulaire et de l'ammonium (voir ci-après). Les incubations ont été réalisées dans des flacons en polycarbonate de 2,5 l ; elles ont été menées dans des conditions simulées. L'éclairement correspondant à la profondeur de prélèvement (50 %) a été reproduit en couvrant les incubateurs de filtres en nickel ; la température a été maintenue stable par un écoulement continu d'eau de mer. Après trois à quatre heures d'incubation, les échantillons ont été filtrés sur des filtres en fibre de verre (Whatman, GF/F ; diamètre : 47 mm) (dépression de filtration < 20 cm Hg) ; les filtres ont été séchés à 60 °C puis conservés en présence d'un déshydratant. Dans le cas de l'ammonium, les filtrats ont été récupérés afin de déter-

Figure 2

Variations saisonnières de la distribution verticale : a) de la température ; et b) de la salinité à la station de prélèvement.

Seasonal changes of the vertical distribution of: a) temperature; and b) salinity at the sampling station.



miner la concentration et l'enrichissement en ^{15}N de ce composé. L'enrichissement en ^{15}N des échantillons a été mesuré par spectrométrie optique (Sopra, modèle GS1 à réseau concave fixe) selon le protocole décrit par Guiraud et Fardeau (1980). L'azote contenu dans les échantillons a été transformé en azote gazeux par une oxydation à 500°C en présence d'oxyde de cuivre. L'ammonium a été préalablement extrait de l'eau de mer par diffusion en milieu basique (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 de Dugdale et Goering (1967), ceux de l'ammonium à partir de l'équation de Laws (1984) qui prend 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 prise en compte dans les calculs ; les taux d'absorption de ces composés représentent par conséquent des valeurs minimales. Les taux de régénération de l'ammonium ont été calculés selon l'équation proposée par Laws (1984).

RÉSULTATS

Variations de la distribution verticale des températures et de la salinité

La colonne d'eau demeure thermiquement homogène pendant pratiquement toute l'année (fig. 2 a). Un écart de température maximal de $0,5^\circ\text{C}$ entre la surface et le fond est noté à la fin du mois de juin. Cet écart a été observé à une période où le coefficient de marée était très faible (< 45) ; une intensité moindre des courants de marée, combinée à des vents faibles, a permis un réchauffement momentané des eaux de surface. Les températures demeurent relativement faibles durant toute l'année ; l'écart entre le minimum thermique relevé en hiver ($9,1^\circ\text{C}$) et le maximum mesuré à

la fin de l'été ($\# 16^\circ\text{C}$) est seulement de 7°C . Les variations verticales de la salinité sont très faibles (fig. 2 b) ; les valeurs moyennes (voisines de 35) sont conformes à celles généralement relevées dans les eaux de la Manche occidentale (Armstrong *et al.*, 1972).

Variations saisonnières des concentrations en azote minéral (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+) et en urée

En période hivernale, l'azote minéral est essentiellement sous la forme de nitrates (fig. 3). Les concentrations maximales sont relevées aux mois de février et de mars (fig. 3 a) ; elles coïncident avec les minima de salinité observés en hiver (34,95) et traduisent l'influence des rivières qui est relativement peu marquée : les apports par les rivières entraînent en hiver une augmentation des nitrates de 2 à $4 \mu\text{mol N l}^{-1}$ dans les eaux situées au nord de la baie de Morlaix (Riou, 1990). A partir du mois d'avril, les nitrates diminuent lentement dans la colonne d'eau (fig. 3 a) ; cette diminution est associée au développement printanier du phytoplancton. Les concentrations sont minimales en été ; elles demeurent toujours supérieures à $0,8 \mu\text{mol N l}^{-1}$. Dès le mois d'août, les teneurs augmentent et tendent, au cours de l'automne, à se rapprocher des valeurs hivernales. Les concentrations en ammonium augmentent au cours du printemps pour atteindre des valeurs d'environ $0,6 \mu\text{mol N l}^{-1}$ (fig. 3 b) ; elles restent ensuite relativement élevées durant toute la période estivale. Les nitrites présentent un maximum marqué qui s'étend de septembre à novembre (fig. 3 c) ; les concentrations à cette époque sont supérieures à $0,6 \mu\text{mol N l}^{-1}$. Cette accumulation de nitrites coïncide avec la diminution des concentrations en ammonium et précède l'accroissement des teneurs en nitrates ; elle a été associée aux processus de nitrification (Wafar *et al.*, 1983). Les concentrations en urée sont relativement faibles (de $0,04$ à $0,21 \mu\text{mol N l}^{-1}$) et varient peu durant l'année (fig. 3 d).

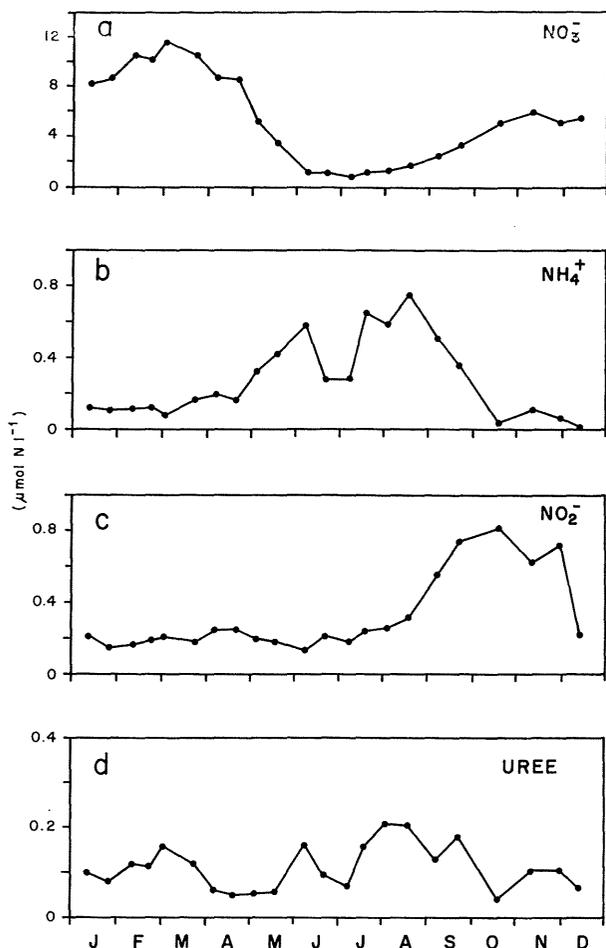


Figure 3

Variations saisonnières des concentrations moyennes : a) des nitrates ; b) de l'ammonium ; c) des nitrites ; et d) de l'urée à la station de prélèvement.

Seasonal changes of the mean concentrations of: a) nitrate; b) ammonium; c) nitrite; and d) urea at the sampling station.

Variations saisonnières de la chlorophylle *a* et des populations phytoplanctoniques

Les concentrations en chlorophylle *a* sont comprises entre 0,1 et 1,8 $\mu\text{g l}^{-1}$ (fig. 4 a) ; la concentration moyenne est de 0,6 $\mu\text{g l}^{-1}$. Ces valeurs sont assez faibles, intégrées sur l'ensemble de la colonne d'eau, elles correspondent néanmoins à une biomasse phytoplanctonique relativement importante (27 mg m^{-2} en moyenne). Le microplancton est composé essentiellement de diatomées ; les maxima de chlorophylle *a* au printemps et en été correspondent aux développements successifs de différentes espèces (fig. 4 c). Les nanoflagellés, qui incluent des organismes autotrophes et hétérotrophes, sont abondants tout au long de l'année (fig. 4 d) ; leur densité est très élevée aux mois de janvier et de mars ($> 10^6$ cellules l^{-1}) et au mois de mai ($> 2 \times 10^6$ cellules l^{-1}).

Le rapport entre les concentrations en azote organique particulaire et en chlorophylle *a* (NOP/Chl *a*) est relativement élevé pendant la période de développement du phytoplancton (fig. 4 b) ; il est en moyenne de 2,4. Le rapport moyen NOP/Chl *a* du phytoplancton est environ

de 1,0 (Strickland, 1965) ; ceci semble indiquer que l'azote particulaire est composé d'une quantité importante d'azote non-phytoplanctonique qui peut correspondre à de la matière organique détritique et/ou à des organismes hétérotrophes. Les variations du rapport NOP/Chl *a* au cours de l'année (fig. 4 b) semblent liées à des changements de la composition phytoplanctonique : les valeurs minimales coïncident avec les maximums de diatomées, alors que les valeurs maximales sont relevées lorsque leur densité est faible (fig. 4). Ces variations peuvent s'expliquer par le fait que le microplancton est plus riche en chlorophylle *a* que le nanoplancton et le picoplancton ; ceci a été mis en évidence par des mesures effectuées sur différentes classes de taille du plancton (L'Helguen, 1991). Les teneurs en chlorophylle *a* relativement faibles du nanoplancton et du picoplancton peuvent traduire l'existence d'un nombre important d'organismes hétérotrophes (nanoflagellés et picoflagellés hétérotrophes, bactéries hétérotrophes) ; elles peuvent aussi être liées au fait que les cellules phytoplanctoniques de petite taille ont une teneur en chlorophylle *a* plus faible que les cellules de grande taille.

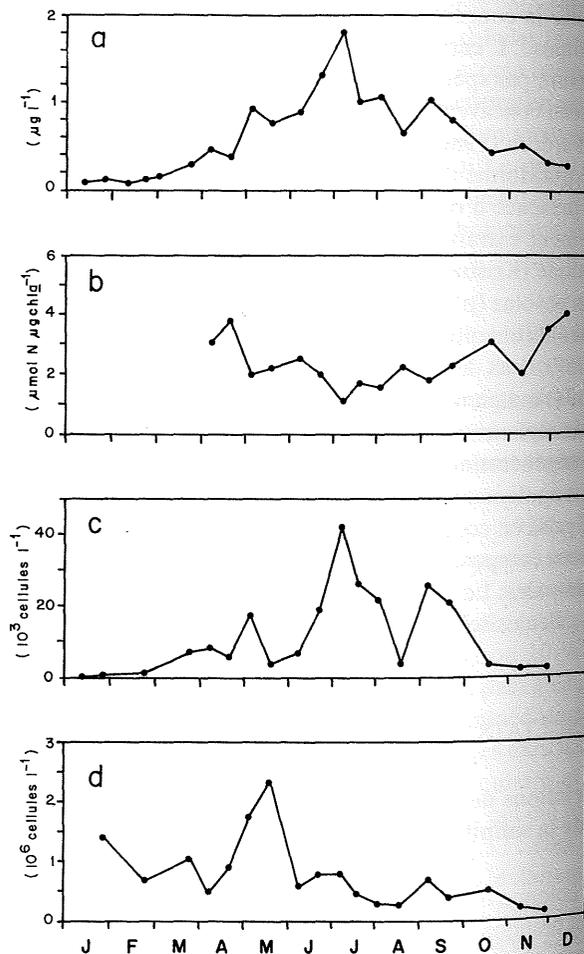


Figure 4

Variations saisonnières : a) de la concentration moyenne en chl *a* ; b) du rapport NOP/Chl *a* ; c) des densités des cellules de diatomées ; et d) des densités des cellules de nanoflagellés à la station de prélèvement.

Seasonal changes of: a) mean chl *a* concentration; b) PON/Chl *a* ratio; c) diatom cell counts; and d) nanoflagellate cell counts at the sampling station.

Variations saisonnières des taux d'absorption

Les taux d'absorption absolus (ρ) des nitrates, de l'ammonium, de l'urée et des nitrites montrent des variations saisonnières similaires (fig. 5). Les taux d'absorption augmentent au cours du printemps et présentent un maximum marqué à la fin du mois de juin ; ils restent ensuite relativement élevés durant toute la période estivale. Pendant la période de développement du phytoplancton, les variations des taux d'absorption absolus sont tout à fait comparables à celles des activités d'assimilation ($\rho / \text{Chl } a$, $\mu\text{mol N } \mu\text{g chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$), ceci quel que soit le composé azoté (fig. 5). Ces similitudes indiquent que les variations de ρ correspondent principalement à des modifications de la croissance phytoplanctonique et peu à des changements de la biomasse. Il existe néanmoins des exceptions ; le maximum d'absorption à la fin du mois de juin, en particulier, résulte à la fois d'une augmentation de l'activité d'assimilation et d'un accroissement de la biomasse. Ceci est lié à la stratification qui s'est établie à cette époque dans la colonne d'eau (fig. 2 a) ; la stabilité relative de la couche de surface permet alors au phytoplancton de bénéficier de conditions d'éclairement favorables à son développement. Les variations des activités d'assimilation sont souvent plus marquées que celles des taux d'absorption absolus (fig. 5). Les activités d'assimilation varient en fonction de la composition phytoplanctonique ; les faibles valeurs sont associées généralement aux populations de diatomées, c'est le cas en particulier pour les trois maxima de diatomées. Ce résultat peut indiquer que la croissance des diatomées est plus faible que celle des espèces de petite taille (nanoplancton, picoplancton), mais il peut aussi correspondre à des variations de la teneur en chlorophylle a selon les populations comme le suggère les fluctuations du rapport NOP/Chl a (fig. 4 b).

Contribution relative des composés azotés à la nutrition azotée du phytoplancton

Les composés azotés contribuent de manière différente à la nutrition azotée du phytoplancton au cours de l'année (tableau). Les nitrates sont relativement peu utilisés bien que la majeure partie de l'azote soit tout au long de l'année sous cette forme. En hiver et au printemps, l'absorption des nitrates représente en moyenne 39 % de l'absorption azotée totale alors que ce composé constitue plus de 90 % du stock d'azote disponible (azote minéral + urée). En été, l'absorption des nitrates, bien qu'elle soit maximale, représente seulement 27 % de l'absorption totale ; à cette époque, les concentrations en nitrates sont minimales mais ce composé constitue encore 60 % de l'azote total (azote minéral + urée). L'absorption relative de l'ammonium, à l'inverse de celle des nitrates, est importante toute l'année (tableau). Ce composé est utilisé simultanément aux nitrates et à des taux comparables au cours de l'hiver et du printemps ; en été, par contre, l'absorption de l'ammonium est deux fois plus élevée que celle des nitrates et représente 55 % de l'absorption azotée totale (tableau). En automne, 42 % de l'azote absorbé par le phytoplancton est toujours sous forme d'ammonium. L'urée est relativement peu utilisée en hiver, au printemps et en été (tableau). L'absorp-

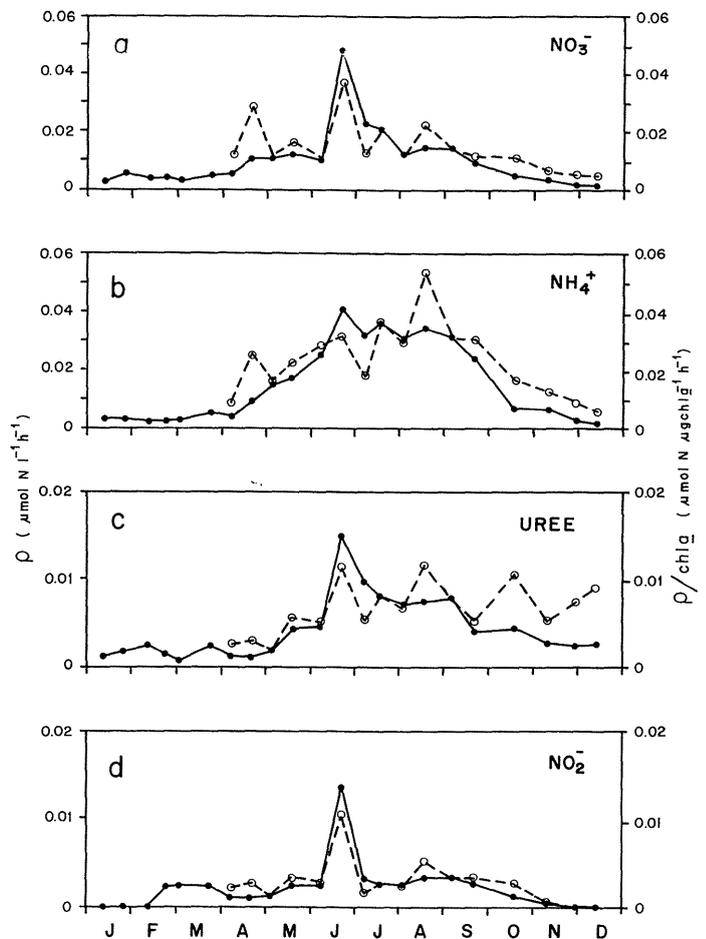


Figure 5

Variations saisonnières des taux d'absorption absolus (symboles pleins) et des activités d'assimilation (symboles vides) : a) des nitrates ; b) de l'ammonium ; c) de l'urée ; et d) des nitrites à la station de prélèvement.

Seasonal changes of absolute uptake rates (closed circles) and assimilation activities (open circles): a) nitrate; b) ammonium; c) urea; and d) nitrite at the sampling station.

tion de l'urée représente, par contre, en automne 29 % de l'absorption azotée totale ; ce composé constitue alors la seconde source d'azote pour le phytoplancton après l'ammonium mais avant les nitrates. L'activité d'assimilation de l'urée est également plus élevée à cette époque (fig. 5). Seulement 4 à 12 % de l'absorption phytoplanctonique correspond à l'utilisation des nitrites (tableau).

DISCUSSION

Dans les zones tempérées, caractérisées par la formation d'une thermocline saisonnière, le maximum de production primaire, au printemps, est basé pour l'essentiel sur l'utilisation du stock hivernal de nitrates ; il correspond généralement à un développement de diatomées. La production primaire diminue rapidement en raison de l'épuisement des nitrates dans la couche de surface. Au cours de l'été, le développement du phytoplancton est habituellement faible et résulte pour une large part de l'utilisation de composés azotés régénérés au sein de la zone euphotique ; la popula-

Tableau

Valeurs moyennes saisonnières et annuelles des taux d'absorption absolus de l'azote minéral et de l'urée. Les taux d'absorption moyens ont été calculés en prenant en compte toutes les données disponibles pour les quatre saisons (6, 6, 6 et 4 de l'hiver à l'automne) et pour l'ensemble de l'année (22). Les taux d'absorption moyens, exprimés en pourcentages de l'absorption totale, sont indiqués entre parenthèses.

Mean seasonal and annual values of the absolute uptake rates of inorganic nitrogen and urea. The average uptake rates were calculated with all the data available for the four seasons (6,6,6 et 4 for winter through autumn) and for the whole year (22). Average uptake rates, expressed as a percentage of total uptake, are shown in brackets.

	ρ ($\mu\text{mol N l}^{-1} \text{h}^{-1}$)			
	NO_3^-	NH_4^+	Urée	NO_2^-
Hiver	0.0039 (38)	0.0033 (33)	0.0017 (17)	0.0012(12)
Printemps	0.0168 (39)	0.0184 (42)	0.0046 (11)	0.0036 (8)
Été	0.0154 (27)	0.0312 (55)	0.0073 (13)	0.0029 (5)
Automne	0.0026 (25)	0.0043 (42)	0.0030 (29)	0.0004 (4)
MOYENNE				
ANNUELLE	0.0103 (32)	0.0152 (48)	0.0043 (13)	0.0022 (7)

tion phytoplanctonique est alors dominée par les flagellés. La situation est nettement différente dans les eaux fortement brassées de la Manche occidentale. Les différentes sources d'azote sont utilisées simultanément par le phytoplancton tout au long de l'année : les nitrates sont assimilés, non seulement au printemps, mais également en été et en automne ; l'azote régénéré, en particulier l'ammonium, est utilisé de manière importante dès le début du développement phytoplanctonique et son utilisation demeure élevée jusqu'en automne. On assiste néanmoins au cours de l'année à une diminution de l'absorption relative des nitrates et à une augmentation de l'absorption relative des formes d'azote régénéré, d'abord de l'ammonium, puis également de l'urée en automne (tableau). Ce changement de source d'azote, contrairement au système stratifié, s'effectue progressivement et n'aboutit pas à l'utilisation exclusive des formes d'azote régénéré. Il ne s'accompagne pas non plus d'un changement de la population phytoplanctonique ; les diatomées comme les nanoflagellés sont présents tout au long de l'année. Il est reconnu que le développement du microplancton est basé principalement sur l'absorption des nitrates alors que celui du nanoplancton et du picoplancton est le plus souvent contrôlé par l'ammonium (Malone, 1980 ; Glibert *et al.*, 1982 ; Probyn, 1985). Une augmentation de l'absorption relative des nitrates est relevée, au cours du printemps et au début de l'été, à chaque fois que le développement des diatomées s'intensifie. Ceci suggère également que les nitrates ont un rôle important dans la nutrition azotée du microplancton.

L'absorption relative des nitrates ($\rho \text{NO}_3^- / \sum \rho$) diminue à la fin du printemps et en période estivale vraisemblablement en raison de l'inhibition de l'absorption des nitrates par l'ammonium dont les concentrations sont à cette époque maximales. Les teneurs en nitrates en été demeurent assez élevées ($> 0,8 \mu\text{mol N l}^{-1}$) ; l'utilisation relativement faible de ce composé ne doit donc pas correspondre à une limitation par la concentration ambiante. L'effet inhibiteur est

mis en évidence par la diminution du rapport $\rho \text{NO}_3^- / \sum \rho$ avec l'augmentation de la concentration en ammonium (fig. 6). L'inhibition de l'absorption des nitrates par l'ammonium a souvent été signalée dans les systèmes côtiers (McCarthy *et al.*, 1977 ; Garside, 1981 ; Paasche et Kristiansen, 1982 ; Carpenter et Dunham, 1985 ; Cochlan, 1986). Le mécanisme par lequel l'ammonium exerce sa fonction d'inhibiteur est relativement peu connu mais il semble qu'il agit, d'une part sur le transport membranaire du nitrate, d'autre part sur sa réduction intracellulaire en inhibant l'activité de la nitrate réductase et en supprimant sa synthèse (Syrett, 1981). La concentration en ammonium pour laquelle les nitrates ne sont plus utilisés est très variable selon les systèmes. L'arrêt complet de l'absorption du nitrate a été observé en présence de concentrations en ammonium de 1 à 2 $\mu\text{mol N l}^{-1}$ (McCarthy *et al.*, 1977 ; Paasche et Kristiansen, 1982) alors que dans certains systèmes très eutrophes (parc à huîtres) une concentration dix fois plus élevée ($> 20 \mu\text{mol N l}^{-1}$) peut être nécessaire pour la stopper (Maestrini *et al.*, 1982) ; l'inhibition n'est pas cependant toujours complète (Conover, 1975 ; Garside, 1981 ; Cochlan, 1986). Dans notre cas, l'absorption relative des nitrates commence à diminuer lorsque la concentration en ammonium est supérieure à 0,2 $\mu\text{mol N l}^{-1}$ et elle est réduite de 50 % à une concentration de 0,5 $\mu\text{mol N l}^{-1}$ (fig. 6). Cette valeur est identique à la constante de demi-inhibition (K_i) estimée par Harrison *et al.* (1987) pour les régions côtières. Au delà de cette concentration, l'absorption relative des nitrates tend à se stabiliser (fig. 6) ; elle représente toujours plus de 20 % de l'absorption azotée totale quand la concentration en ammonium est maximale. La persistance de concentrations relativement élevées en nitrates limite vraisemblablement l'action inhibitrice de l'ammonium. Une utilisation simultanée des nitrates et de l'ammonium, en présence d'ammonium, a déjà été observée lorsque les nitrates sont présents en excès (Maestrini *et al.*, 1982 ; Carpenter et Dunham, 1985). Le rapport très élevé existant au printemps entre les concentrations des nitrates et de l'ammonium (# 15), peut expliquer que ces deux composés soient, à cette époque, utilisés simultanément.

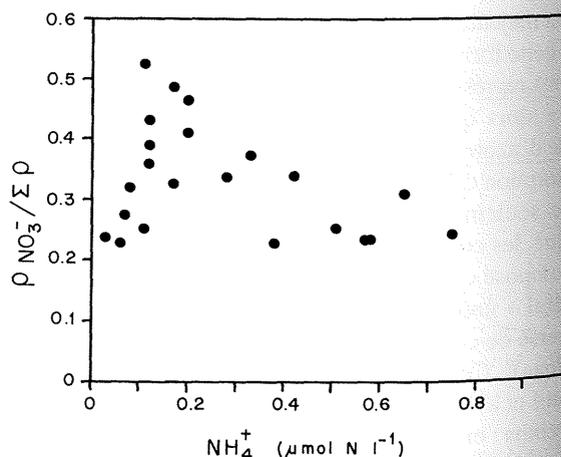


Figure 6

Variations du rapport $\rho \text{NO}_3^- / \sum \rho$ en fonction de la concentration en ammonium.

Changes of $\rho \text{NO}_3^- / \sum \rho$ ratio as a function of ammonium concentrations.

ment et à des taux comparables. En été, ce rapport demeure important (> 2) ; ceci doit être une des raisons pour lesquelles les nitrates continuent à être assimilés de manière importante malgré des concentrations élevées en ammonium. Aux faibles concentrations en ammonium ($< 0,15 \mu\text{mol N l}^{-1}$), le rapport $\rho \text{NO}_3^- / \sum \rho$ est très variable (fig. 6) ; ceci semble indiquer que l'absorption des nitrates, en l'absence de concentrations élevées en ammonium, est contrôlée par d'autres facteurs.

La différenciation des sources d'azote utilisées par le phytoplancton permet généralement de distinguer une production nouvelle et une production régénérée (Dugdale et Goering, 1967) : la production nouvelle résulte de l'utilisation de composés azotés provenant d'apports d'origine externe à la couche éclairée de surface, l'azote est alors utilisé principalement sous forme de nitrates ; la production régénérée est basée sur l'utilisation de composés, tels que l'ammonium ou l'urée, résultant d'une régénération rapide de l'azote au sein même de la zone euphotique. Dans le modèle de production établi par Dugdale et Goering (1967) pour un océan à deux couches, le transfert des nitrates des couches profondes vers les couches superficielles représente quasiment la seule source d'azote pour la production nouvelle ; son importance peut alors être estimée à partir du rapport entre l'absorption des nitrates et l'absorption azotée totale (rapport f , $f = (\rho \text{NO}_3^- / \sum \rho)$, Eppley et Peterson, 1979). Dans les domaines côtiers, la situation est différente ; les sources d'azote d'origine externe à la zone euphotique sont multiples. L'azote «nouveau» se présente sous différentes formes chimiques ; il peut être sous la forme, non seulement de nitrates, mais aussi d'ammonium ou d'urée (apports terrestres et benthiques). Il est alors difficile de différencier les diverses sources d'azote. Dans le secteur de la Manche occidentale que nous avons étudié, les apports d'azote par les rivières sont essentiellement sous la forme de nitrates (Wafar *et al.*, 1983) et la majeure partie des apports benthiques se présentent également sous cette forme (Lerat, 1990) ; le stock hivernal d'azote, qui, sur une base annuelle, doit être considéré comme un apport «nouveau» pour l'écosystème, est aussi constitué pour l'essentiel de nitrates. Le rapport f doit donc permettre d'évaluer la part de la production nouvelle d'une manière satisfaisante. La distinction faite par Dugdale et Goering (1967) entre les sources externes et internes à la zone euphotique n'est cependant pas possible dans un système brassé où l'azote régénéré dans la zone euphotique est transféré rapidement dans la zone euphotique sous l'action du brassage ; dans ce cas la colonne d'eau est considérée de la surface au fond. Le rapport f calculé sur une base annuelle est de 0,32 ; il se situe parmi les plus faibles valeurs dans la gamme donnée pour les zones côtières par Eppley et Peterson [1979 (0,3 à 0,46)]. La faible valeur du rapport f indique que la production primaire dans les eaux fortement brassées de la Manche occidentale est principalement de nature régénérée. L'importance de la production régénérée suppose un recyclage intense de l'azote ; nos mesures de régénération montrent que l'ammonium est régénéré de manière importante tout au long de l'année (L'Helguen, en préparation). Les réserves hivernales de nitrates paraissent nettement insuffisantes pour assurer la totalité des besoins du phyto-

plancton ; ceci suggère que ce composé est également renouvelé dans la colonne d'eau au cours de l'année. Les apports de nitrates d'origine externe au système sont peu importants : les apports par les rivières sont faibles et se limitent à la période hivernale (Wafar *et al.*, 1983) ; quant aux apports de nitrates à partir du sédiment, ils sont réduits comparés au flux d'absorption dans la colonne d'eau (Lerat, 1990). Une partie des nitrates assimilés par le phytoplancton doit être régénérée sur place. Si au printemps le stock hivernal représente vraisemblablement la principale source de nitrates pour le phytoplancton, la production de nitrates dans la colonne d'eau par nitrification doit être, au cours de l'été et de l'automne, à l'origine de la majeure partie des nitrates utilisés. Le recyclage particulièrement intense de l'azote dans les eaux de la Manche occidentale doit être associé au brassage permanent de la colonne d'eau, il accélère vraisemblablement la dégradation et la minéralisation de la matière organique. Le faible niveau moyen d'éclairement qui résulte du brassage doit aussi intensifier les processus de nitrification (Olson, 1981 ; Ward *et al.*, 1984 ; Lipschultz *et al.*, 1985) ; ces processus sont, par ailleurs, favorisés par les fortes teneurs en oxygène dissous qui résultent du brassage et par les concentrations élevées en ammonium (Hashimoto *et al.*, 1983 ; Ward *et al.*, 1984).

CONCLUSION

L'absorption de l'azote minéral (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+) et de l'urée, dans les eaux fortement brassées de la Manche occidentale, présente un maximum unique qui s'étend pendant toute la période estivale. Ce cycle saisonnier de production primaire est différent du cycle classique des zones tempérées. Le développement du phytoplancton, tout au long de l'année, est basé à la fois sur l'utilisation des nitrates et de l'azote régénéré. Les nitrates et l'ammonium sont utilisés à des taux comparables en hiver et au printemps. En période estivale, l'absorption relative des nitrates diminue en raison de l'effet inhibiteur de l'ammonium. Sur une base annuelle, les nitrates sont relativement peu assimilés bien que le stock d'azote minéral disponible soit principalement sous cette forme durant toute l'année ; l'absorption de ce composé représente seulement un tiers de l'absorption totale. La production primaire est essentiellement de nature régénérée ; le recyclage de l'azote est vraisemblablement accentué en Manche occidentale par le brassage permanent des masses d'eaux.

Remerciements

Nous remercions A. Aminot (Laboratoire Chimie et Modélisation des Cycles Naturels, Direction de l'Environnement et de l'Aménagement Littoral, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Centre de Brest) pour avoir réalisé les analyses de l'urée. Ce travail est une contribution de l'U.P.R. CNRS 4601 de l'Observatoire Océanologique de Roscoff.

RÉFÉRENCES

- Aminot A. et R. Kerouel** (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.
- Armstrong F.A.J., E.I. Butler and G.T. Boalch** (1972). Hydrographic and nutrient chemistry surveys in the western English Channel during 1963 and 1964. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, **52**, 915-930.
- Boalch G.T., D.S. Harbour and 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. and 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**, 513-526.
- Cochlan W.P.** (1986). Seasonal study of uptake and regeneration of nitrogen on the Scotian Shelf. *Continent. Shelf Res.*, **5**, 555-577.
- Conover S.A.M.** (1975). Nitrogen utilization during spring blooms of marine phytoplankton in Bedford Basin, Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, **32**, 247-261.
- Dugdale R.C. and J.J. Goering** (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 196-206.
- Eppley R.W. and B.J. Peterson** (1979). Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, **282**, 677-680.
- Garside C.** (1981). Nitrate and ammonia uptake in the apex of the New York bight. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 731-739.
- Glibert P.M., J.C. Goldman and E.J. Carpenter** (1982). Seasonal variations in the utilization of ammonium and nitrate by phytoplankton in Vineyard Sound, Massachusetts, USA. *Mar. Biol.*, **70**, 237-249.
- 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, France*, 259 pp.
- Guiraud G. et J.-C. Fardeau** (1980). Détermination isotopique par spectrométrie optique de composés faiblement enrichis en azote-15. *Analisis*, **8**, 148-152.
- Harrison W.G.** (1978). Experimental measurements of nitrogen remineralization in coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 684-694.
- Harrison W.G., T. Platt and M.R. Lewis** (1987). *f*-ratio and its relationship to ambient nitrate concentration in coastal waters. *J. Plankt. Res.*, **9**, 235-248.
- Hashimoto L.K., W.A. Kaplan, S.C. Wofsy and M.B. McElroy** (1983). Transformations of fixed nitrogen and N₂O in the Cariaco Trench. *Deep-Sea Res.*, **30**, 575-590.
- Koroleff F.** (1970). Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue, in: Information on techniques and methods for seawater. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **3**, 19-22.
- Kristiansen S. and E. Paasche** (1989). An improved method for determining relative ¹⁵N abundance in ammonium regeneration studies by direct diffusion. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **54**, 203-207.
- Laws E.A.** (1984). Isotope dilution models and the mystery of the vanishing ¹⁵N. *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 379-386.
- Lerat Y.** (1990). Cycles annuels de la matière organique et des éléments nutritifs dans les sédiments d'un écosystème côtier (baie de Morlaix, France). Interactions avec le compartiment pélagique. *Thèse de Doctorat de spécialité, Chimie Appliquée : Chimie Marine, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France*, 212 pp.
- 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, France*, 212 pp.
- Lipschultz F., S.C. Wofsy and L.E. Fox** (1985). The effects of light and nutrients on rates of ammonium transformation in a eutrophic river. *Mar. Chem.*, **16**, 329-341.
- Maestrini S.-Y., J.-M. Robert and I. Truquet** (1982). Simultaneous uptake of ammonium and nitrate by oyster-pond algae. *Mar. Biol. Letts.*, **3**, 143-153.
- Malone T.C.** (1980). Algal size, in: *The Physiological Ecology of Phytoplankton*, I. Morris, editor, Blackwell, London, UK, 433-463.
- McCarthy J.J.** (1980). Nitrogen, in: *The Physiological Ecology of Phytoplankton*, I. Morris, editor, Blackwell, London, UK, 191-233.
- McCarthy J.J., W.R. Taylor and J.L. Taft** (1977). Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. 1 : Nutrient availability and phytoplankton preferences. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 996-1011.
- Morin P., P. Le Corre and J. Le Fèvre** (1985). Assimilation and regeneration of nutrients off the west coast of Brittany. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **65**, 677-695.
- Olson R.J.** (1981). Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria: a possible mechanism for the formation of the primary nitrite maximum. *J. mar. Res.*, **39**, 227-238.
- Paasche E. and S. Kristiansen** (1982). Nitrogen nutrition of the phytoplankton in the Oslo fjord. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **14**, 237-249.
- Probyn T.A.** (1985). Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in the southern Benguela upwelling system. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **22**, 249-258.
- Riou J.** (1990). Modèle d'écosystème phytoplanctonique marin sur le littoral nord-breton (Manche occidentale). *Thèse de Doctorat de Spécialité, Physique et Chimie de l'Environnement, Institut National Polytechnique, Toulouse, France*.
- Strickland J.D.** (1965). Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain, in: *Chemical oceanography*, J.P. Riley and G. Skirrow, editors. Academic Press, London, UK, 1, 477-610.
- Syrett P.J.** (1981). Nitrogen metabolism of microalgae. *Can. Bull. Fish. aquat. Sci.*, **210**, 182-210.
- Tréguer P. et P. Le Corre** (1975). Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'Auto-analyser II. Technicon), 2^{ème} édition. Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 110 pp.
- Wafar M.V.M., P. Le Corre and J.-L. Birrien** (1983). Nutrients and primary production in permanently well-mixed temperate coastal waters. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **17**, 431-446.
- Ward B.B., M.C. Talbot and M.J. Perry** (1984). Contributions of phytoplankton and nitrifying bacteria to ammonium and nitrite dynamics in coastal waters. *Continent. Shelf Res.*, **3**, 383-398.
- Yentsch C.S. and D.W. Menzel** (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, **10**, 221-231.