

60036

Doctorat
Nouveau Régime
N° Ordre : 386

THÈSE

présentée à

**L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE
U.F.R. SCIENCES ET TECHNIQUES**

en vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

"Chimie appliquée : Chimie marine"

JEAN-FRANÇOIS MAGUER

***"ABSORPTION ET RÉGÉNÉRATION DE L'AZOTE DANS
LES ÉCOSYSTÈMES CÔTIERS ; RELATIONS AVEC LE RÉGIME DE MÉLANGE
VERTICAL DES MASSES D'EAUX ; CAS DU DOMAINE HOMOGÈNE PEU
PROFOND DE LA MANCHE OCCIDENTALE."***

Soutenue le 18 décembre 1995 devant la commission d'examen :

Mr. A. HERBLAND, Directeur Équipe Productivité Planctonique, CREMA, L'Houmeau.

Mr. J. M. ROBERT, Professeur Université de Nantes.

Mr. H. J. MINAS, Directeur de Recherche au CNRS, Centre Océanologique de Marseille, Université Aix-Marseille II.

Mr. A. TOULMOND, Professeur Université Paris VI, Directeur de la Station Biologique de Roscoff.

Mr. P. APPRIOU, Professeur Université de Bretagne Occidentale.

Mr. P. LE CORRE, Professeur Université de Bretagne Occidentale.

IFREMER Bibliothèque de BREST



0EL06623

THÈSE

présentée à

**L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE
U.F.R. SCIENCES ET TECHNIQUES**

en vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

"Chimie appliquée : Chimie marine"

JEAN-FRANÇOIS MAGUER

***"ABSORPTION ET RÉGÉNÉRATION DE L'AZOTE DANS
LES ÉCOSYSTÈMES CÔTIERS ; RELATIONS AVEC LE RÉGIME DE MÉLANGE
VERTICAL DES MASSES D'EAUX ; CAS DU DOMAINE HOMOGENÈ PEU
PROFOND DE LA MANCHE OCCIDENTALE."***

Soutenue le 18 décembre 1995 devant la commission d'examen :

Mr. A. HERBLAND, Directeur Équipe Productivité Planctonique, CREMA, L'Houmeau.

Mr. J. M. ROBERT, Professeur Université de Nantes.

Mr. H. J. MINAS, Directeur de Recherche au CNRS, Centre Océanologique de Marseille, Université Aix-Marseille II.

Mr. A. TOULMOND, Professeur Université Paris VI, Directeur de la Station Biologique de Roscoff.

Mr. P. APPRIOU, Professeur Université de Bretagne Occidentale.

Mr. P. LE CORRE, Professeur Université de Bretagne Occidentale.

Cette thèse a été financée par la Région Bretagne.

AVANT-PROPOS

Ce travail a été effectué au Laboratoire d'Océanographie Chimique de l'Université de Bretagne Occidentale, sous la direction de Monsieur Le Professeur P. Le Corre. Je tiens à lui exprimer ici ma plus sincère reconnaissance pour son accueil, pour ses conseils qu'il m'a toujours prodigués avec bienveillance, et pour l'honneur qu'il me fait en présidant la commission d'examen.

Monsieur A. Herbland, Directeur de l'équipe "Productivité Planctonique" à L'Houmeau, et Monsieur J.-M. Robert, Professeur à l'Université de Nantes, me font l'honneur de bien vouloir juger ce mémoire. Je les remercie très vivement pour l'intérêt qu'ils y ont porté.

Monsieur H.J. Minas, Directeur de Recherche au Centre Océanologique de Marseille, a accepté de faire partie de ce jury. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Mes remerciements vont également à Monsieur P. Appriou, Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale, qui me fait l'honneur d'examiner ce mémoire.

Une partie de ces travaux a été réalisée à la Station Biologique de Roscoff, dirigé par Monsieur A. Toulmond, Professeur à l'Université de Paris VI. Il a bien voulu faire partie de ce jury de thèse. Je lui en suis infiniment gré.

Je tiens également à remercier S. L'Helguen, C. Madec et P. Morin pour leur amitié et leur aide précieuse qu'ils m'ont apportés tout au long de ce travail, tant en mer qu'au laboratoire.

Que soient aussi remerciées toutes les personnes qui à divers titres m'ont prêté leur concours et m'ont manifesté leur sympathie lors de l'élaboration de cette thèse, notamment, M. Wafar, R. Riso et A. Masson.

Je remercie également l'équipe de marins de la Station Biologique de Roscoff qui m'ont permis d'effectuer le travail à la mer dans les meilleures conditions.

Je remercie enfin tout particulièrement la Région Bretagne qui, en m'accordant une allocation de recherche, m'a permis de réaliser cette thèse.

Ce travail a été effectué dans le cadre du Programme National d'Océanographie Côtière (I.F.R.E.M.E.R. - C.N.R.S.).

SOMMAIRE

SOMMAIRE

INTRODUCTION	9
 CHAPITRE I . DYNAMIQUE DE L'AZOTE DANS LE MILIEU MARIN	
I. Introduction	15
II. Généralités sur l'absorption des composés azotés	17
II.1. Introduction	17
II.2. Absorption et assimilation de l'azote	19
II.2.1. Absorption des composés azotés	
II.2.2. Assimilation des composés azotés	
II.2.2.1. Assimilation de l'azote moléculaire	
II.2.2.2. Assimilation de l'azote minéral	
II.2.2.3. Assimilation de l'azote organique : l'urée	
II.3. Production nouvelle et production régénérée	21
II.4. Facteurs influençant l'absorption	22
III. Généralités sur la régénération des composés azotés	24
III.1. Introduction	24
III.2. Régénération de l'ammonium	25
III.2.1. Les macrohétérotrophes	
III.2.2. Les microhétérotrophes	
III.2.2.1. Les protozoaires et les métazoaires	
III.2.2.2. Les bactéries	
III.3. La nitrification.....	29
III.3.1. Les étapes de la nitrification	
III.3.2. La nitrification dans la colonne d'eau	
 CHAPITRE II . MATERIEL ET METHODES	
I. Cadre d'étude	35
II. Prélèvements	35
III. Techniques de mesures et protocoles d'analyse	38
III.1. Paramètres hydrologiques.....	38
III.1.1 Température	
III.1.2 Salinité	
III.1.3. Oxygène dissous	
III.2. Les éléments nutritifs	39
III.2.1. Nitrites	
III.2.2. Nitrates	

III.2.3. Phosphates	
III.2.4. Silicates	
III.2.5. Ammonium	
III.2.6. Urée	
III.3. Paramètres biologiques	41
III.3.1. Pigments chlorophylliens	
III.3.2. Matière organique particulaire (NOP, COP)	
III.3.3. Numération de la flore bactérienne	
III.3.4. Composition taxonomique et numération des espèces	
III.3.5. Biomasse zooplanctonique	
III.4 Mesures optiques	42

CHAPITRE III . MESURES DES FLUX D'AZOTE PAR LA TECHNIQUE ISOTOPIQUE ¹⁵N

I. Introduction	45
II. Protocole expérimental	46
II.1. Prélèvements	46
II.2. Analyses chimiques et biologiques des échantillons	47
II.3. Expérimentation azote-15	47
II.3.1. Inoculation du traceur	
II.3.2. Incubation	
II.3.3. Filtration	
II.3.4. Extraction des composés azotés minéraux	
II.3.4.1. Extraction de l'ammonium	
II.3.4.2. Extraction des nitrites	
II.3.4.3. Extraction des nitrates	
II.3.5. Analyses isotopiques par spectrométrie d'émission	
II.3.5.1. Introduction	
II.3.5.2. Principe	
II.3.5.3. Préparation et analyse des échantillons	
II.3.6. Etalonnages et calculs des enrichissements en azote-15	
II.3.7. Détermination des taux d'absorption et de régénération	
II.3.7.1. Détermination des taux d'absorption	
II.3.7.2. Détermination des taux de régénération	

CHAPITRE IV . VARIATIONS SAISONNIERES DES CARACTERISTIQUES PHYSIQUES, CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES DU SYSTEME HOMOGENE PEU PROFOND

I. Climatologie.....	69
I.1. Variations de l'insolation et du rayonnement solaire	69
I.2. Variations de la température de l'air	69
I.3. Variations de la pluviosité	70
II. Cycle hydrologique	71
II.1. Variations de la température	71
II.2. Variations de la salinité	72

II.3. Variations des concentrations en oxygène	72
II.4. Variations saisonnières des concentrations des éléments nutritifs	74
II.4.1. Variations des nitrates	
II.4.2. Variations de l'ammonium	
II.4.3. Variations des nitrites	
II.4.4. Variations de l'urée	
II.4.5. Variations des silicates	
II.4.6. Variations des phosphates	
II.5. Variations saisonnières de la chlorophylle α , de l'azote organique particulaire et des populations planctoniques.....	81
II.5.1. Variations de la chlorophylle α et répartition par classe de taille	
II.5.2. Succession des espèces planctoniques	
II.5.3. Variations de l'azote organique particulaire ; relation avec la chlorophylle α	

CHAPITRE V . ABSORPTION DES COMPOSES AZOTES

I. Variations saisonnières des taux d'absorption de l'azote ; contribution des principaux composés azotés à la nutrition azotée du phytoplancton.....	91
I.1. Variations saisonnières de l'absorption des différents composés azotés	91
I.2. Variations saisonnières de l'absorption totale	95
I.3. Contribution des différents composés azotés à la nutrition azotée du phytoplancton	96
II. Contribution des différents groupes planctoniques.....	100
II.1. Absorption par le microplancton	100
II.2. Absorption par le nanoplancton	103
III. Interaction entre les différents composés azotés.....	105
III.1. Préférence	105
III.1. Inhibition	108
IV. Facteurs contrôlant l'absorption azotée	110
IV.1. Importance de la concentration en azote	111
IV.2. Influence de la lumière	113
V. Variations verticales des taux d'absorption des différents composés azotés	117
VI. Conclusions	121

CHAPITRE VI . REGENERATION DES COMPOSES AZOTES

I. Régénération de NH_4^+	125
I.1. Variations saisonnières des taux de régénération.....	125
I.2. Populations planctoniques responsables de la régénération de NH_4^+	126
I.2.1. Importance des différentes classes de taille	
I.2.2. Rôle des différents organismes	
I.3. Variations verticales des taux de régénération de NH_4^+	133
I.4. Variations nycthémérales des taux de régénération de NH_4^+	135

I.5. Couplage entre l'absorption et la régénération de NH_4^+	136
II. Régénération des NO_2^- et NO_3^-	137
II.1. Régénération des NO_2^-	137
II.2. Régénération des NO_3^-	141
III. Conclusions	144
CHAPITRE VII . FLUX D'AZOTE DANS LE SYSTEME HOMOGENE PEU PROFOND; BILAN ANNUEL PRODUCTIONS NOUVELLE ET REGENERE	
I. Introduction	149
II. Sources d'azote disponibles pour le développement du phytoplancton	150
II.1. Sources de nitrates	150
II.2. Sources d'ammonium	153
II.3. Sources de nitrites	154
III. Production nouvelle et production régénérée	155
IV. Estimation de la production primaire	157
CONCLUSION	163
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	169

INTRODUCTION

INTRODUCTION

La production primaire dans l'océan est généralement limitée par l'azote. Ceci a été mis en évidence dans le domaine océanique (Thomas, 1966 ; 1969 ; Eppley *et al.*, 1973) et dans les eaux côtières (Ryther et Dunstan, 1971 ; McCarthy *et al.*, 1977). Par ailleurs, dans l'eau de mer, les cycles biogéochimiques des principaux éléments (C, N, P) sont étroitement liés (Redfield *et al.*, 1963) et l'azote, en contrôlant la production primaire, règle pour une large part les flux des différents composés. Il régule en particulier les flux de carbone dans la zone euphotique et vers les couches profondes, déterminant ainsi la capacité des écosystèmes à exporter la matière organique.

Dugdale et Goering (1967) ont introduit un modèle qui différencie les flux d'azote dans la zone euphotique. Ils distinguent la production nouvelle, qui résulte de l'utilisation d'azote importé (essentiellement sous forme de nitrates) dans la zone euphotique par des processus physiques, de la production régénérée qui correspond à l'utilisation de composés azotés recyclés rapidement dans les masses d'eaux superficielles (par processus d'ammonification et de nitrification). Cette distinction importante permet d'évaluer la quantité de matière exportée par les différents systèmes. L'exportation de la matière organique en dehors de la couche éclairée (principalement par sédimentation) est en effet supposée, dans des conditions d'équilibre, être compensée par des apports nouveaux, essentiellement sous forme de nitrates. Le transfert de ce composé vers les couches superficielles est dans ce cas équivalent à la production nouvelle (Eppley et Peterson, 1979).

La mise en oeuvre des techniques utilisant la méthode du traceur ^{15}N a permis de quantifier directement les flux d'azote de la communauté planctonique. Elle a permis en particulier de montrer que le phytoplancton utilise préférentiellement les sources d'azote régénérées (McCarthy *et al.*, 1977) et que la production primaire est basée pour une large part sur un recyclage rapide dans la zone euphotique (Dugdale et Goering, 1967 ; Eppley et Peterson, 1979 ; Harrison, 1980). Les premiers travaux entrepris sur la

régénération de l'ammonium (Harrison, 1978), et ceux effectués récemment (voir pour une revue Harrison, 1992), ont démontré par ailleurs le rôle crucial des microhétérotrophes dans les processus de reminéralisation. La forte production d'ammonium attribuée à ces organismes résulterait de plusieurs étapes de broutage entre la communauté bactérienne et leurs prédateurs (Azam *et al.*, 1983). Les nitrates et les nitrites peuvent également constituer une source potentielle d'azote régénéré. Ils sont alors produits sur place par les bactéries nitrifiantes. Si les études sur les processus d'absorption et de régénération ont fait l'objet ces dernières années d'un nombre de plus en plus important de travaux, peu ont été réalisées à l'échelle annuelle. Les flux des différents composés azotés minéraux (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-) et l'urée ont en particulier rarement été examinés simultanément. La régénération de l'ammonium ainsi que les processus de nitrification ont également été peu étudiés.

Le plateau continental de l'Europe du nord-ouest, large et peu profond, est parmi les plus étendus de l'océan mondial. Les phénomènes de marée, reconnus comme des processus majeurs, y sont très accentués. Ils jouent un rôle tant au niveau géographique que saisonnier sur la structure hydrologique de la colonne d'eau. Dans les secteurs où l'énergie dissipée par la marée est suffisante pour contrecarrer l'effet de stratification induit par le réchauffement en été, la colonne d'eau reste homogène toute l'année. A l'inverse, dans les secteurs où l'énergie dissipée est trop faible, une stratification thermique (ou haline) peut se mettre en place. Il en résulte, selon le caractère homogène ou stratifié de la colonne d'eau, une mise en place d'écosystèmes pélagiques aux fonctionnements très différents. Les chaînes alimentaires, les interactions pélagos-benthos peuvent aussi être sensiblement modifiées.

Selon le régime de mélange vertical des masses d'eaux, deux systèmes peuvent alors être distingués (Figure II.2, voir p36):

- Un système faiblement brassé où s'installe une stratification thermique (ou haline) saisonnière (Morin, 1984 ; Birrien, 1987). Dans ce système, le maximum d'absorption de l'azote est basé pour l'essentiel sur l'utilisation du stock hivernal de nitrates. L'épuisement des nitrates dans la couche de surface après la floraison printanière des diatomées entraîne en été une diminution des taux d'absorption de l'azote. Le développement phytoplanctonique est alors associé principalement à l'utilisation de composés régénérés dans la zone euphotique. Dans un tel système, les concentrations en sels nutritifs sont considérées comme les principaux facteurs contrôlant la production primaire en période estivale (Birrien *et al.*, 1991). La nitrification dans les couches

profondes et la régénération rapide de l'ammonium par l'excrétion du microzooplancton (plutôt que le stock hivernal de nitrates) sont alors les principales sources d'azote pour le phytoplancton. Ce type de système est largement rencontré dans les secteurs côtiers et a fait l'objet de différentes études lors d'efflorescences printanières du phytoplancton (Sahlsten *et al.*, 1988, Kanda *et al.*, 1989, 1990) ou sur une base annuelle (Paasche et Kristiansen, 1982a ; Cochlan, 1986, Sahlsten *et al.*, 1988, Selmer *et al.*, 1993).

- un système fortement brassé, dans les secteurs où les courants importants empêchent la mise en place d'une thermocline saisonnière. Ce système s'étend à l'ensemble du domaine côtier où existe un fort hydrodynamisme lié à la marée. Il est caractérisé par un cycle saisonnier de production primaire très original (Boalch *et al.*, 1978 ; Grall, 1972 ; Wafar, 1981).

Dans le secteur où la colonne d'eau brassée est importante, les cellules phytoplanctoniques sont entraînées en dehors de la zone euphotique et le développement du phytoplancton est limité par la lumière toute l'année (L'Helguen *et al.*, 1995) ; le cycle de production primaire est caractérisé par un maximum unique qui s'étend durant toute la période estivale (Wafar *et al.*, 1983) ; Il correspond au maximum d'intensité lumineuse. La diminution du stock en azote disponible est lente et des teneurs relativement élevées en nitrates subsistent en été. La régénération de l'ammonium est intense, en particulier en été où ce composé s'accumule dans la colonne d'eau, parallèlement au développement du phytoplancton. Dans ce système, l'azote se maintient à des teneurs élevées toute l'année dans la zone euphotique ; il n'intervient jamais pour limiter le développement du phytoplancton (L'Helguen *et al.*, 1995).

Dans le secteur côtier où la colonne d'eau brassée est moins profonde, le phytoplancton se maintient en permanence dans la zone éclairée et l'énergie dont il dispose pour se développer est plus importante. En raison d'une profondeur moindre de la colonne d'eau, le stock en azote disponible au printemps pour le développement du phytoplancton est par contre plus faible. Le système brassé peu profond présente des conditions particulières et les résultats obtenus dans le domaine profond ne peuvent pas être généralisés à l'ensemble du domaine brassé.

Nos travaux ont été menés dans le domaine brassé peu profond. Notre objectif a été d'examiner et de quantifier, sur une base annuelle, en utilisant la technique du traceur azote-15 :

- les processus d'absorption de l'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-) et de l'urée en relation avec la disponibilité des différents composés azotés dans la colonne d'eau

et l'intensité d'éclairement. La contribution de chaque classe de taille (micro et nanoplancton) à l'absorption des composés azotés a également été examinée.

- les processus de régénération de l'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-) et leur importance comme source d'azote dans le fonctionnement de l'écosystème. Une attention particulière a été portée sur le rôle des organismes hétérotrophes dans le fonctionnement trophique du système.

- de déterminer, sur une base annuelle, les sources d'azote disponibles pour le phytoplancton et de différencier la production nouvelle et la production régénérée.

Le système fortement brassé s'étend à la majeure partie de la Manche et à une vaste zone du plateau continental de l'océan mondial. Les travaux ont été réalisés en Manche occidentale dans les eaux côtières fortement brassées du secteur de Roscoff qui sont considérées comme représentatives de ce type de système en zone tempérée.

CHAPITRE I

CHAPITRE I**DYNAMIQUE DE L'AZOTE
DANS LE MILIEU MARIN****I. INTRODUCTION :**

L'azote dans le milieu marin peut se répartir en trois compartiments (Figure I.1) :

- un compartiment "azote assimilable par le phytoplancton". Il comprend l'azote d'origine atmosphérique (N_2), l'azote minéral dissous (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-) et l'urée.
- un compartiment "matière organique vivante". Il est représenté par les organismes autotrophes (phytoplancton) et hétérotrophes (necton, micro et macrozooplancton, bactéries).
- un compartiment "matière détritique" qui inclut toutes les formes d'azote organique dissous et particulaire d'origine détritique.

Le transfert de l'azote entre ces compartiments s'effectue selon différents processus biologiques :

L'azote minéral dissous et l'urée sont absorbés par les organismes autotrophes qui ont la capacité de synthétiser, en utilisant comme source d'énergie la lumière, les acides aminés et les protéines. Une partie de l'azote peut également être utilisée par les organismes hétérotrophes de type bactérien (Wheeler et Kirchman, 1986 ; Tupas et Koike, 1991 ; Fuhman, 1992). La matière organique ainsi produite représente le premier niveau trophique de la chaîne alimentaire dans le milieu marin. On peut distinguer alors deux chaînes alimentaires différentes :

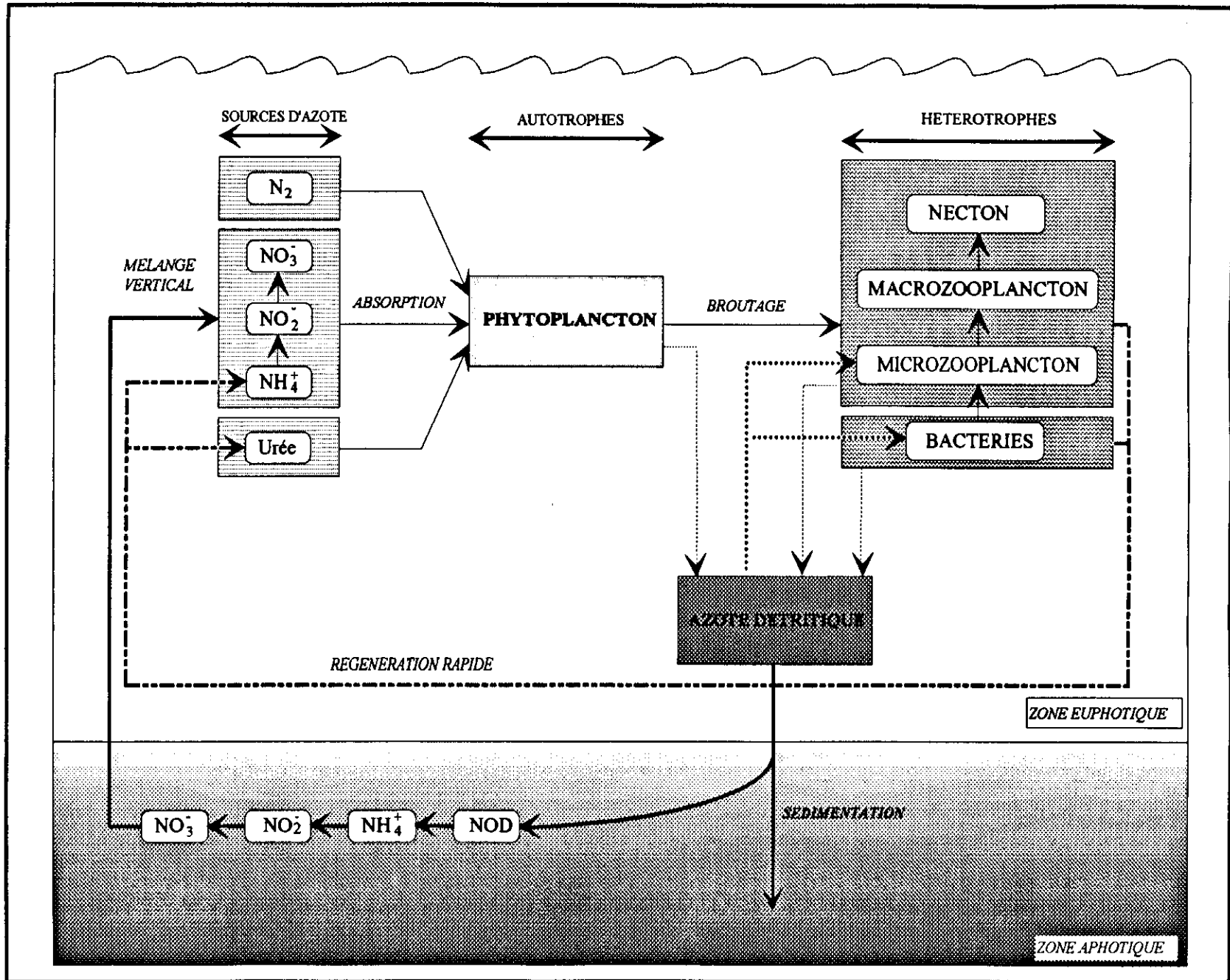


FIGURE 1. 1 : Dynamique de l'azote dans le milieu marin

- une chaîne classique (Cushing, 1989) dans laquelle le phytoplancton est composé de cellules de grande taille (principalement des diatomées). La matière organique végétale est broutée par les herbivores planctoniques qui peuvent être à leur tour utilisés par les organismes des échelons trophiques supérieurs (carnivores zooplanctoniques et nectoniques). Ces organismes recyclent par leur activité d'excrétion l'ammonium et l'urée. La majeure partie de la matière organique produite est exportée, après ingestion par le macrozooplancton, sous forme de matériel détritique ou de pelotes fécales vers les couches profondes. La partie dégradable est transformée au cours de la sédimentation jusqu'au stade de nitrates par des réactions biochimiques lentes (nitrification). Après transfert par advection verticale ou diffusion turbulente, ces nitrates peuvent être utilisés par le phytoplancton dans les couches de surface.

- une chaîne microbienne dans laquelle le phytoplancton est essentiellement composé de cellules de petite taille (Azam *et al.*, 1983). Le matériel détritique et les produits d'excrétion provenant de l'activité photosynthétique sont utilisés par les bactéries. Ces organismes constituent une source importante de nourriture pour le microzooplancton qui peut recycler de façon rapide l'ammonium et l'urée par sa propre activité d'excrétion. Via cette boucle microbienne, comprenant principalement les bactéries et les protozoaires, les produits de régénération peuvent être utilisés par la communauté planctonique.

La chaîne classique est observée principalement dans les systèmes où les apports en azote (principalement sous forme de nitrates) dans la zone euphotique sont importants (systèmes eutrophes). La chaîne microbienne est généralement associée aux systèmes pauvres en azote (systèmes oligotrophes). Ces deux chaînes alimentaires sont cependant présentes simultanément dans de nombreux écosystèmes, et il existe uniquement une prédominance de l'une ou l'autre (Legendre et Rassoulzadegan, 1995).

II . GENERALITES SUR L'ABSORPTION DES COMPOSES AZOTES

II . 1. INTRODUCTION

Les mécanismes impliqués dans le métabolisme azoté peuvent être regroupés selon trois processus (Figure I.2) :

- l'absorption qui correspond au transport d'azote à travers le plasmalemme, du milieu externe vers l'intérieur de la cellule phytoplanctonique,

- l'assimilation qui peut être traduite comme la conversion métabolique de l'azote organique et inorganique en petits métabolites, principalement des acides aminés,
- la croissance qui est la synthèse de macromolécules issues de ces petits métabolites.

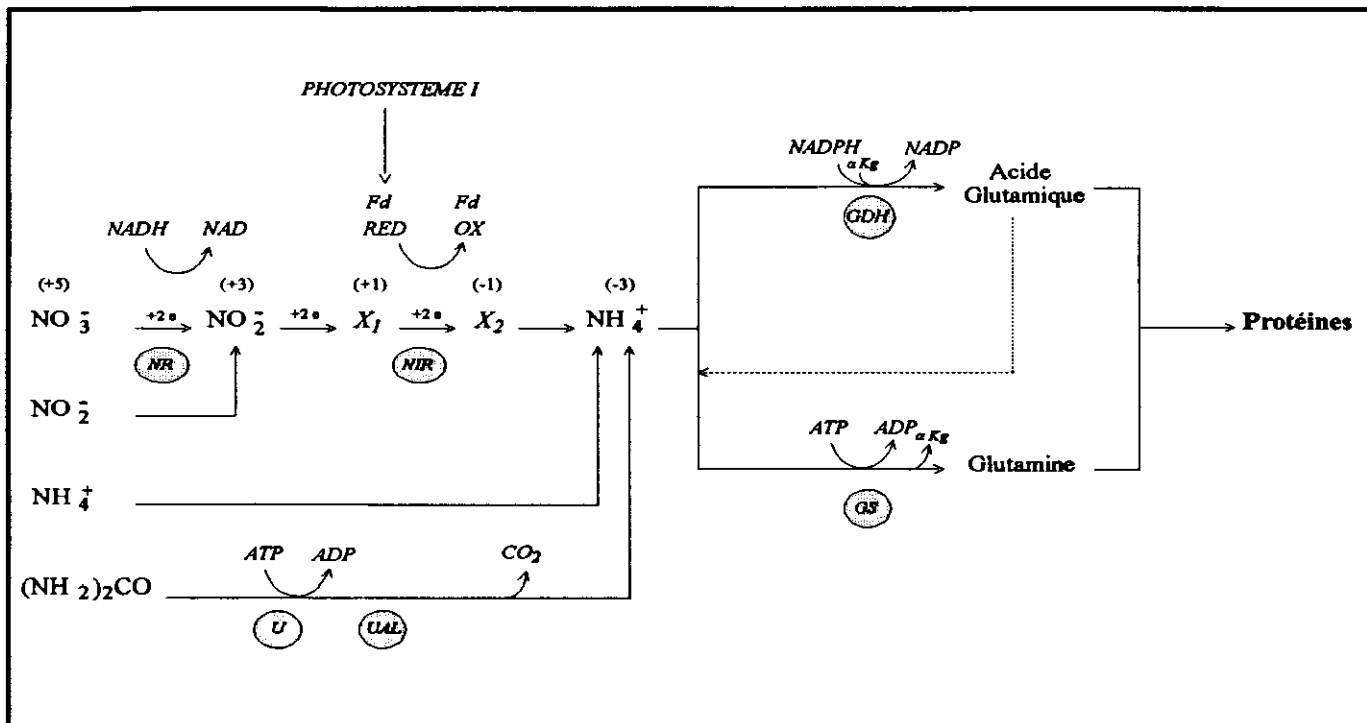


FIGURE I. 2 : Voies métaboliques des composés azotés dans la cellule phytoplanctonique
 abrégations : NAD, nicotinamide adénine dinucléotide ; NADH, forme réduite de NAD ; NADP, nicotinamide adénine dinucléotide phosphate ; NADPH, forme réduite de NADP ; Fd, ferrédoxine ; α -KG, α -cétoglutarate ; ATP, adénosine triphosphate ; ADP, adénosine diphosphate ; NR, nitrate réductase ; NIR, nitrite réductase ; GDH, glutamate deshydrogénase ; GS, glutamine synthétase ; U, uréase ; UAL, urée amidolase ; X₁ et X₂, composés intermédiaires.

Les processus d'absorption, d'assimilation et de croissance ne sont pas toujours en phase (Thomas et Krauss 1955). Une étape supplémentaire, correspondant à l'accumulation du substrat, peut s'intercaler entre l'absorption et les étapes suivantes du métabolisme. La notion de phase et de déphasage dépend de la teneur intracellulaire en substrat. Ainsi, si la concentration intracellulaire augmente ou diminue, l'absorption et les

étapes suivantes du métabolisme sont déphasées (Thomas et Krauss, 1955 ; Syrett, 1962 ; Collos et Slawyk, 1976 ; 1977). Un tel déphasage est le résultat d'une perturbation du milieu extracellulaire en substrat.

II . 2 . ABSORPTION ET ASSIMILATION DE L'AZOTE

II . 2 . 1 . Absorption des composés azotés

L'absorption d'un composé à travers la membrane cellulaire fait appel à plusieurs mécanismes de transport qui se distinguent par leur spécificité vis à vis du substrat et par leur cinétique d'absorption. Selon Heller (1974), on appelle transport passif, le déplacement d'ions dans le sens d'une diminution du potentiel électrochimique (diffusion) et transport actif, le déplacement d'ions dans le sens d'une augmentation du potentiel électrochimique. Le transport par diffusion, généralement caractérisé par une cinétique d'absorption linéaire, n'est possible que dans le cas de fortes concentrations dans le milieu. Le transport actif est spécifique du substrat et nécessite de l'énergie. La relation dans ce cas entre l'absorption et la concentration doit être rapprochée de celle des cinétiques enzymatiques, l'entrée des ions dans la cellule étant possible grâce à la présence d'agents qui sont des enzymes membranaires (perméases).

Peu d'études ont porté sur les processus biochimiques de l'absorption azotée. Il a néanmoins été suggéré (Raven, 1980) que le transport des éléments à travers la membrane se fait sous la forme d'un complexe chargé positivement (par association de l'ion transporté avec l'ion sodium), une pompe Na^+/K^+ rétablissant le gradient ionique. Ce processus d'absorption a déjà été rapporté par Rees *et al.* (1980), Wheeler (1983), et Flynn et Syrett (1986). Il implique que l'absorption des nitrates nécessite une plus grande énergie que celle des ions ammonium ($\text{NH}_4^+-\text{Na}^+$ et $\text{NO}_3^- - 2 \text{Na}^+$) (Flynn, 1991).

II . 2 . 2. Assimilation des composés azotés

II . 2 . 2 . 1 . Assimilation de l'azote moléculaire

Le processus de fixation de l'azote a pour origine la réduction moléculaire de l'azote gazeux en ammonium. Cette réaction est réalisée par des micro-organismes

spécifiques fonctionnant le plus souvent en symbiose avec un hôte susceptible de leur apporter l'énergie nécessaire à la transformation. La réduction de l'azote gazeux en ammonium demande l'intervention d'adénosine triphosphate (ATP) et d'un réducteur puissant. Chez la plupart des micro-organismes fixateurs d'azote, la source réductrice est une ferredoxine. La réaction est catalysée par deux parties protéiniques: une réductase qui fournit les électrons et une nitrogénase qui les utilise.

II. 2. 2. 2 Assimilation de l'azote minéral

Les organismes autotrophes peuvent se procurer l'azote minéral sous forme d'ions ammonium d'une part, d'ions nitrate et nitrite d'autre part. Ces deux dernières formes d'azote inorganique sont converties en ammonium avant d'être incorporées dans le matériel organique (figure I.2).

- Assimilation des nitrates et nitrites

L'assimilation des nitrates est un processus spécifique aux végétaux. L'énergie nécessaire à la réduction des nitrates provient essentiellement de la photosynthèse. Le passage du nitrate (degré d'oxydation V) en ammonium (degré d'oxydation - III) se fait par deux réactions successives catalysées par deux enzymes :

- la nitrate-réductase (NIR) qui est le complexe enzymatique utilisant la nicotinamide adénine dinucléotide (NADH_2) comme donneur d'électrons. La flavine adénine dinucléotide (FAD) est le cofacteur de ce système qui contient également du molybdène (Arnon *et al.*, 1955). La nitrate-réductase est localisée hors du chloroplaste. Il semble que cette réaction ne soit pas obligatoirement associée aux réactions lumineuses de la photosynthèse.

- la nitrite-réductase qui catalyse la réduction du nitrite en ammonium. Cet enzyme est très vraisemblablement localisé à l'intérieur du chloroplaste; le donneur d'électrons de la réaction est une ferredoxine (Fd) sous forme réduite.

- Assimilation des ions ammonium

L'acide glutamique et la glutamine sont les deux acides aminés essentiels entrant dans le processus d'assimilation de l'ion ammonium et dans l'incorporation des protéines.

- L'acide glutamique est synthétisé à partir de l'ammonium et de α -cétoglutarate (α -Kg) par action de la glutamate deshydrogénase (GDH) en présence d'adénine nicotinamide dinucléotide phosphate (NADPH).

- La glutamine est synthétisée par action de l'ion ammonium sur l'acide glutamique, en présence d'ATP, cette réaction est catalysée par la glutamine synthétase.

La voie de biosynthèse de l'acide glutamique semble coûteuse en énergie puisqu'elle utilise une molécule d'ATP. Il convient cependant de noter que la constante de demi-saturation de la glutamate deshydrogénase pour les ions ammonium est élevée ($1\mu\text{M}$) et l'enzyme peut être difficilement saturé en présence de faibles concentrations d'ammonium. En revanche, la glutamine synthétase a une très grande affinité pour l'ammonium et fonctionnera même dans des conditions de sévère limitation en substrat. La majorité de l'ammonium semble donc être assimilée selon la seconde réaction. (Falkowski et Rivkin, 1976 ; Turpin et Harrison, 1978).

II . 2 . 2 . 3. Assimilation de l'azote organique : urée

On admet généralement que l'urée est hydrolysée en ammonium et en dioxyde de carbone avant d'être incorporée dans la matière organique. Cette hydrolyse est catalysée par l'urée amydolase (UAL) dans les algues vertes alors que l'uréase (U) est présente dans la plupart des autres algues (Syrett et Leftley, 1976).

II . 3 . PRODUCTION NOUVELLE ET PRODUCTION REGENERE

Dugdale et Goering (1967) ont introduit pour un océan à deux couches un modèle qui distingue l'origine et l'importance relative des différentes sources d'azote pour la croissance phytoplanctonique. La production primaire, basée sur une utilisation d'azote provenant d'une origine externe au compartiment superficiel et importée pour une large part par les processus physiques est appelée production nouvelle. Elle est associée principalement à l'utilisation des nitrates. La production résultant de l'absorption issue d'une régénération rapide de l'azote dans les masses d'eaux superficielles est appelée production régénérée. L'azote utilisé se présente principalement sous forme d'ammonium et d'urée. Cette distinction entre la production nouvelle et la production régénérée permet d'évaluer la quantité de matière organique exportée en dehors de la couche de surface. Cette perte de

matière est en effet supposée, dans des conditions d'équilibre, être compensée par des apports nouveaux (sous forme de nitrate) égaux à la production nouvelle.

Ce concept est directement applicable en zone océanique où une thermocline sépare les eaux superficielles éclairées et pauvres en sels nutritifs, des couches profondes non éclairées et riches en sels nutritifs. La détermination des taux d'absorption des nitrates dans la couche éclairée permet alors d'estimer la production nouvelle. Son importance peut être obtenue à partir du rapport entre l'absorption des nitrates et l'absorption azotée totale (rapport $f = \rho\text{NO}_3^- / \sum \rho\text{N}$ Eppley et Peterson, 1979). Rapporté à une échelle de temps annuelle, ce rapport peut être interprété comme un indice de l'état trophique du système (Platt *et al.*, 1992). Un système où l'advection verticale de sels nutritifs est importante sera hautement productif (système eutrophe) alors qu'un système où les échanges entre la couche éclairée et les couches profondes sont faibles, sera au contraire peu productif (système oligotrophe) (Dugdale et Wilkerson, 1992). Dans le domaine côtier, la situation est différente. Les sources d'azote d'origine externe à la zone euphotique sont multiples. Elles peuvent être d'origine anthropogéniques ou benthiques, mais également se présenter sous différentes formes chimiques (NO_3^- , NH_4^+ et urée). Les nitrates peuvent aussi être produits au sein de la zone euphotique par processus de nitrification. La production qui en résulte doit alors être considérée comme la production régénérée. Dans un tel système, il devient plus difficile de différencier la production nouvelle de la production régénérée (Harrison *et al.*, 1987). De nombreux travaux, réalisés au cours de cycles saisonniers dans les systèmes côtiers ont mis en évidence des valeurs de f comprises entre 0.18 et 0.50 (voir pour une revue bibliographique Paasche, 1988), suggérant une production régénérée relativement importante dans ce type d'écosystèmes. La plupart de ces études a été réalisée dans le domaine stratifié (Paasche et Kristiansen, 1982a ; Cochlan, 1986) où perturbé par les apports anthropiques (McCarthy *et al.*, 1977 ; Carpenter et Dunham, 1985). Par contre, peu ont été effectuées dans le domaine brassé (Furnas, 1983 ; L'Helguen *et al.* 1993) où la production régénérée semble être la plus importante (L'Helguen, 1991). Les formes d'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-) et l'urée ont également rarement été prises en compte dans leur ensemble lors de la détermination de ce rapport.

II . 4 . FACTEURS INFLUENÇANT L'ABSORPTION

De tous les facteurs influençant le développement phytoplanctonique, les concentrations en sels nutritifs sont ceux qui ont été les plus étudiées. Les interactions entre

les différents composés azotés ont en particulier fait l'objet de nombreux travaux qui ont révélé une grande variété de réponses dépendant des espèces et de l'état nutritionnel des microalgues. D'une manière générale, la cellule phytoplanctonique utilise préférentiellement les formes réduites de l'azote (ammonium et urée) (McCarthy *et al.*, 1977 ; Glibert et McCarthy, 1984 ; Probyn, 1988 ; Dortch, 1990) qui nécessitent, lors de l'assimilation, une dépense énergétique moindre que celle des formes oxydées (nitrate et nitrite) (Bienfang, 1975). Cependant, une utilisation préférentielle des nitrates par rapport à l'ammonium et l'urée (Furnas, 1983 ; Harrison *et al.*, 1985) peut être observée lorsque les concentrations en ammonium sont faibles ou lorsque le phytoplancton est exposé à une déficience prolongée en azote. Les nitrates peuvent également être assimilés préférentiellement en système côtier (Pennock, 1987), lors d'un développement printanier (Kanda *et al.*, 1990), ou au moment d'une poussée intense de diatomées (Malone, 1980 ; Kokkinakis et Wheeler, 1987).

L'ammonium peut aussi exercer un effet inhibiteur sur l'absorption des nitrates (Paasche et Kristiansen, 1982a ; Dortch et Conway, 1984 ; Dortch, 1990 ; Kanda *et al.*, 1990) et sur l'activité de la nitrate réductase (Morris et Syrett, 1963 ; Dortch *et al.*, 1979 ; Dortch, 1990). L'importance de ce processus est dépendant des espèces présentes et des conditions environnementales. Des concentrations en ammonium entre 0.1 et 15 $\mu\text{mol NH}_4^+/\text{l}$ peuvent entraîner une inhibition partielle ou totale de l'absorption des nitrates (voir pour une revue bibliographique Dortch, 1990). D'autres travaux ont permis également d'observer une inhibition de l'absorption de l'urée par l'ammonium (Molloy et Syrett, 1988b) ou de l'absorption de l'ammonium par les nitrates (Terry, 1982 ; Dortch et Conway, 1984). Ce dernier cas n'est cependant que très rarement observé.

La lumière représente également un facteur important dans la régulation des processus d'absorption. Mac Isaac et Dugdale (1972) ont, les premiers, montré que l'influence de la lumière sur les processus d'absorption pouvait être décrite par une équation de type Michaelis-Menten. Ils ont obtenu pour l'ammonium et les nitrates des valeurs de K_{11} variant de 1 à 14 % de la lumière incidente de surface en été. Ils ont par ailleurs montré que l'ammonium, à l'inverse des nitrates, était absorbé de façon significative au cours de la nuit. Priscu (1989) a proposé récemment d'affiner ce modèle en introduisant, comme dans le cas de l'absorption carbonée (Platt *et al.*, 1980 ; Harrison et Platt, 1986) deux termes : l'un lié à l'absorption de l'azote à l'obscurité et l'autre correspondant à la photoinhibition de l'absorption dans la couche de surface.

Les effets de la lumière sur la croissance du phytoplancton ont reçu une attention particulière ces dernières années (Marra, 1978a ; 1978b ; Falkowski, 1980 ; Lewis *et al.*, 1984 ; Cullen et Lewis, 1988 ; Dodds et Priscu, 1989 ; Priscu, 1989 ; Cochlan *et al.*, 1991 ; Muggli et Smith, 1993). Les travaux ont également porté sur la réponse du

phytoplancton au régime de mélange vertical des masses d'eaux (Platt *et al.*, 1980 ; Goldman et Dennett, 1984 ; Mallin et Pearl, 1992). Ils ont permis d'établir des modèles qui prennent en compte le temps d'adaptation des cellules à la lumière (Falkowski, 1980 ; 1983 ; Lewis *et al.*, 1984 ; Harris, 1986 ; Cullen et Lewis, 1988) : lorsque le temps d'adaptation des cellules à la lumière est plus court que le mélange vertical, le phytoplancton se répartit selon un gradient vertical. A l'inverse, si le taux de brassage est plus rapide, le phytoplancton sera réparti uniformément dans toute la couche de mélange. Il en résulte, selon le taux de brassage et la capacité d'adaptation des cellules aux conditions lumineuses, un fonctionnement différent des systèmes.

III . GENERALITES SUR LA REGENERATION DES COMPOSES AZOTES

III . 1 . INTRODUCTION

Dans les écosystèmes côtiers, les teneurs en éléments azotés sont souvent insuffisantes, particulièrement en été, pour rendre compte des fortes productions observées (Eppley et Peterson, 1979). La nutrition azotée du phytoplancton doit alors être assurée par un renouvellement rapide des formes régénérées au sein de la zone euphotique (McCarthy *et al.*, 1977). L'azote recyclé sous forme d'ammonium (ammonification) dans la colonne d'eau est produit par l'excrétion animale (necton, macrozooplancton) et par la dégradation et la minéralisation bactérienne de la matière organique. Lorsqu'il n'est pas assimilé par les bactéries ou les végétaux, l'ammonium peut être oxydé en nitrite puis en nitrate par l'intermédiaire de bactéries spécifiques. Il s'agit alors du processus de nitrification.

La dynamique des transferts entre les compartiments pélagique et benthique peut jouer également un rôle important dans la fertilisation de la colonne d'eau. L'influence du sédiment dépend principalement de l'apport de matière organique provenant du système pélagique par la sédimentation des particules organiques (Hargrave, 1973 ; Davies, 1975). Dans les systèmes côtiers, où les biomasses planctoniques sont particulièrement élevées et l'épaisseur de la colonne d'eau relativement restreinte, la quantité de matière organique atteignant le sédiment est importante (Suess, 1980). Une forte proportion de la matière organique se déposant sur le sédiment est minéralisée ; les sels nutritifs régénérés libérés dans l'eau interstitielle sont transférés en partie dans la colonne d'eau et peuvent contribuer

de façon significative aux besoins en azote du phytoplancton (Smith, 1978a ; Billen, 1978 ; Henriksen *et al.*, 1981 ; Lerat *et al.*, 1990). Rowe *et al.* (1975) ont suggéré que la régénération benthique pouvait supporter dans certains cas jusqu'à 100 % des besoins du phytoplancton. Par contre, Harrison *et al.* (1983) ont estimé que l'apport d'ammonium vers la colonne d'eau est nettement moins important et ne représente que 7 % de la demande phytoplanctonique; l'utilisation prépondérante des formes d'azote régénéré est dans ce cas principalement liée à un recyclage intense dans la colonne d'eau.

Nous présenterons dans ce chapitre l'état actuel des connaissances sur la régénération de l'ammonium (excrétion et ammonification) et sur la nitrification dans la colonne d'eau, en insistant sur le rôle joué par les différents organismes impliqués dans la régénération des éléments azotés.

III . 2 . REGENERATION DE L'AMMONIUM

L'importance des processus de régénération dans la colonne d'eau a d'abord été établie de manière indirecte. Harris (1959) a été le premier à conclure que le stock hivernal en azote était insuffisant pour expliquer les productions phytoplanctoniques observées au cours d'une année. Il a proposé pour expliquer cette anomalie un recyclage rapide des sels nutritifs par l'excrétion zooplanctonique. Les travaux qui ont suivi se sont limités à déterminer les taux d'excrétion des espèces zooplanctoniques de grande taille (> 200 μ m) que l'on peut séparer facilement du reste de la communauté planctonique (Beers, 1964 ; Jawed , 1969 ; Biggs, 1977).

L'introduction de la technique de dilution isotopique azote-15 (Harrison, 1978) a rendu possible une estimation plus précise des taux de régénération de l'ammonium. et le rôle crucial des microhétérotrophes dans la reminéralisation de ce composé en zone d'upwelling (Probyn, 1987), en milieu océanique (Glibert *et al.*, 1988 ; Wheeler *et al.*, 1989 ; Goeyens *et al.*, 1991) et côtier (Park *et al.*, 1986 ; Cochlan, 1986 ; Hanson et Robertson , 1988 ; Glibert *et al.*, 1991) a pu alors être clairement démontré. Le fractionnement des populations a permis de distinguer la part respective des différentes classes de taille dans la régénération de l'ammonium (Harrison, 1978 ; Glibert, 1982 ; Harrison *et al.*, 1983 ; Probyn, 1987 ; Hanson et Robertson, 1988).

III . 2 . 1 . Les macrohétérotrophes

Les macrohétérotrophes, définis habituellement comme des organismes de taille supérieure à 200 μm , sont représentés par le macrozooplancton qui constitue l'essentiel de ce groupe et par le necton. Ce dernier contribue cependant pour moins de 1 % de la biomasse planctonique totale et n'est responsable que de seulement 5 % de la consommation organique globale (Riley 1970). Sa participation dans la régénération de l'ammonium est par conséquent négligeable.

L'importance de l'excrétion macrozooplanctonique dans la production primaire a été établie pour la première fois par Harris (1959) ; il a montré dans les eaux côtières du détroit de Long Island (Etats Unis) que 77 % de la demande phytoplanctonique en azote était fournie par l'excrétion du zooplancton. Cependant, si l'on compare, sur la base de données bibliographiques, le taux d'excrétion du macrozooplancton à l'azote incorporé sous forme d'ammonium par le phytoplancton, il devient évident que les réserves en azote sont insuffisantes pour satisfaire la demande. Smith (1978b) a démontré, par exemple, que la régénération macrozooplanctonique ne contribuait que pour 25 % de l'absorption azotée lors d'une "marée rouge" au Pérou, et ne représentait qu'une faible proportion (6 %) de l'utilisation phytoplanctonique en zone côtière. En zone d'upwelling, Séki *et al.* (1974) ont montré que seulement 5 à 20 % de l'ammonium nécessaire au développement du phytoplancton avait pour origine l'excrétion du zooplancton de grande taille. L'excrétion macrozooplanctonique d'ammonium déterminée à partir de l'activité de la glutamate deshydrogénase (enzyme responsable de la production d'ammonium à partir du catabolisme des acides aminés) conforte ces résultats ; l'excrétion des macrohétérotrophes représente entre 20 à 40 % des réserves nécessaires à la production primaire dans les différents systèmes étudiés (Bidigare *et al.*, 1982 ; King, 1984 ; Park *et al.*, 1986 ; King *et al.*, 1987). Actuellement, on peut considérer que le zooplancton de grande taille fournit rarement plus de 30 % des besoins du phytoplancton en azote (Harrison, 1980).

III . 2 . 2 . Les microhétérotrophes

Les microhétérotrophes, que l'on définit habituellement comme les organismes de taille inférieure à 200 μm , sont représentés dans le milieu marin par les protozoaires (ciliés, microflagellés...), les métazoaires (nauplii et métanauplii de copépodes) et les bactéries. Ces organismes représentent une composante essentielle de la population

planctonique dans les écosystèmes marins (Pomeroy, 1980 ; Azam *et al.*, 1983 ; Azam et Fuhrman, 1984) et peuvent apporter plus de 80 % de l'azote régénéré utilisé par le phytoplancton (Eppley et Peterson, 1979 ; Harrison, 1980 ; Glibert, 1982 ; Probyn, 1987).

Johannes (1965) a été le premier, en utilisant le phosphore comme exemple, à suggérer que les microhétérotrophes étaient plus importants que la macrofaune dans l'excrétion des sels nutritifs. Malgré la faible biomasse représentée par ces organismes dans le milieu océanique, leur taux d'excrétion est sept fois plus élevé que celui du macrozooplancton (McCarthy *et al.*, 1974).

L'utilisation de la technique de dilution isotopique ^{15}N aux études sur le plancton marin, permet aujourd'hui de déterminer de façon plus précise l'importance des différentes classes de taille et groupes planctoniques dans la régénération de l'ammonium (Harrison, 1980 ; Verity, 1985 ; Probyn, 1987 ; Hanson et Robertson, 1988 ; Probyn *et al.*, 1990 ; Dodds *et al.*, 1991).

III. 2. 2.1. les protozoaires et les métazoaires

L'importance des protozoaires dans la régénération de l'ammonium a été mise en évidence à maintes reprises dans des écosystèmes très différents (Harrison, 1978 ; 1992 ; Paasche et Kristiansen, 1982b ; Probyn, 1987). Glibert (1982) a montré à la fois dans les eaux oligotrophes de la mer des Sargasses et dans les eaux de la baie de Chesapeake que les protozoaires dont la taille est comprise entre 1 et 10 μm seraient à l'origine de la quasi-totalité de l'ammonium produit. D'autres auteurs ont trouvé les taux de régénération les plus élevés dans la fraction de 10 à 100 μm (Hanson et Robertson, 1988) ou de 45 à 200 μm (Paasche et Kristiansen, 1982b) suggérant le rôle important des protozoaires de grande taille (ciliés par exemple) ou des métazoaires. Parmi les protozoaires, les ciliés bactériophages de petite taille peuvent contribuer de façon significative et très rapide à la régénération de l'ammonium (Gast et Horstmann, 1983). Verity (1985) a estimé par exemple que les ciliés fournissaient jusqu'à 18 % des besoins du phytoplancton en azote dans la baie de Narragansett (Rhode Island, Etats Unis). Le Corre *et al.* (1996) ont également mis en évidence le rôle crucial de ces organismes dans la production d'ammonium dans le domaine profond de la Manche occidentale. Les nanoflagellés hétérotrophes participent aussi de manière active à la régénération des éléments nutritifs (Goldman et Caron, 1985 ; Probyn, 1987 ; Ferrier-Pages et Rassoulzadegan, 1994). Dodds *et al.* (1991) et Haga *et al.* (1995) ont montré que ces organismes sont parfois responsables dans les eaux douces de plus de 50% de l'ammonium régénéré. Des résultats similaires ont été obtenus par Hopkinson *et al.*

(1987) dans le milieu marin (Reef de Davies, Australie). Les métazoaires de taille $< 200 \mu\text{m}$ sont nettement moins abondants que les protozoaires, et leur contribution à la régénération des éléments azotés est en général beaucoup plus faible (Harrison, 1980 ; Bidigare, 1983 ; Longhurst et Harrison, 1989).

III. 2. 2. 2. Les bactéries

Le développement récent des méthodes de mesure de l'activité bactérienne en milieu marin a permis de montrer qu'une part significative de la matière organique d'origine phytoplanctonique peut être recyclée par les bactéries. Azam et Furchman (1984) ont montré l'existence d'un couplage étroit entre cette activité hétérotrophe et la production bactérienne. Il a été démontré en particulier que la décomposition de la matière organique particulaire par les bactéries était accélérée en présence d'organismes bactériophages (nanoflagellés hétérotrophes, ciliés...) (Barsdate *et al.*, 1974 ; Fenchel et Harrison, 1976). En libérant de la matière organique dissoute par leur propre activité métabolique, ces microprédateurs stimulent la croissance bactérienne et accélèrent, très probablement, la régénération des éléments nutritifs. Ces organismes peuvent consommer également une part importante de la biomasse bactérienne (Fenchel, 1982a, b ; Wright et Coffin, 1984 ; Coffin et Sharp, 1987 ; Sherr et Sherr, 1987, Solic et Krstulovic, 1995). En maintenant, par leur activité de broutage, les bactéries dans un état physiologique jeune, ils cultivent ainsi les micro-organismes dont ils se nourrissent (Taylor *et al.*, 1985).

En constituant une biomasse utilisable par les bactériophages, qui excrètent directement les sels nutritifs, les bactéries interviennent également indirectement dans la reminéralisation des sels nutritifs (Goldman et Caron, 1985). Leur contribution dans l'augmentation de la biomasse des niveaux trophiques supérieurs est cependant peu connue et est le sujet de nombreux débats (Fenchel 1982a ; Sherr *et al.*, 1983 ; Rassoulzadegan *et al.*, 1988 ; Sanders *et al.*, 1989 ; Hall *et al.*, 1993, Nielsen *et al.*, 1993).

Les travaux effectués par la technique ^{15}N sur la production d'ammonium par le bactérioplancton démontrent que l'activité bactérienne ne représente qu'une faible proportion de l'ammonium régénéré (Harrison 1978 ; La Roche, 1983 ; Glibert, 1982 ; Hanson et Robertson, 1988 ; Selmer *et al.*, 1993). La production d'ammonium par ces micro-organismes peut cependant être élevée à certaines périodes de l'année (Harrison *et al.*, 1983 ; Probyn, 1987 ; Tupas et Koike, 1991). Glibert (1982) montre, par exemple, que dès la fin d'une poussée phytoplanctonique, la fraction $< 1 \mu\text{m}$ peut s'avérer très importante dans la régénération de ce composé. Au vue des récents résultats, il semblerait néanmoins

que les protozoaires hétérotrophes, dont l'abondance dépend en partie des effectifs bactériens, aient une activité reminéralisatrice au moins deux fois plus rapide que celle des bactéries (Bianchi et Van Wambecke, 1989). Le rôle exact des différents organismes dans la régénération de l'ammonium semble toutefois encore très controversé (Harrison, 1992).

III . 3 . NITRIFICATION

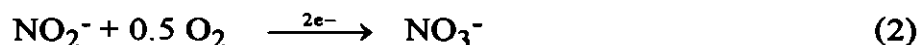
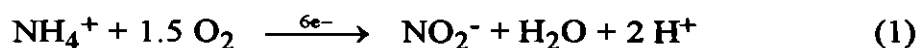
La nitrification a été définie comme la ou les réactions qui aboutissent à la production de nitrite et de nitrate. Elle inclue toutes les étapes biochimiques par lesquelles l'azote est converti d'un état réduit vers un état oxydé (Alexander, 1965). L'importance de la nitrification a été reconnue dès le 19^{ème} siècle par les microbiologistes (Schloesing et Muntz, 1877 ; Winogradsky, 1890a, b) mais les premiers travaux visant à démontrer l'existence de la nitrification dans le milieu marin ne furent réalisés que cinquante ans plus tard. (Harvey, 1926 ; 1928; Zobell, 1933 ; Rakestraw et Hollaënder, 1936). La production biologique d'azote oxydé est susceptible de s'effectuer de deux façons : par une nitrification autotrophe classiquement reconnue dans tous les milieux naturels et par une nitrification hétérotrophe dont les modalités sont moins bien connues. La production de nitrates par le processus hétérotrophe est généralement faible et les nitrifiants autotrophes sont considérés comme les agents les plus importants de la nitrification dans la majorité des écosystèmes (Painter 1970).

III . 3 . 1 . Les étapes de la nitrification

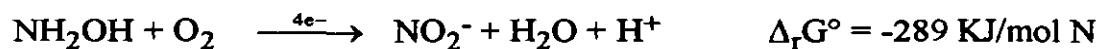
La nitrification est un processus microbiologique important dans l'océan et occupe une position clé dans le cycle de l'azote. L'oxydation de l'ammonium en nitrates s'effectue en deux étapes, chaque étape étant assurée par un type particulier de bactérie (Winogradsky, 1890a, b ; 1892). Tandis que *Nitrosomonas* et *Nitrosococcus* transforment l'ammonium en nitrites, les *Nitrobacter*, *Nitrospira* et *Nitrosococcus* poursuivent l'oxydation de l'azote jusqu'au stade final de nitrates. Les bactéries qui réalisent ces conversions sont des espèces chimioolithotrophes qui appartiennent à la famille des nitrobactériaceae (Watson 1976). La présence de matière organique n'est pas nécessaire à leur développement, les substrats dont elles ont besoin sont l'ammonium ou les nitrites comme source d'azote, le dioxyde de carbone issu des carbonates *via* le cycle de Calvin comme source de carbone et

de l'oxygène moléculaire pour assurer l'oxydation des composés azotés. L'énergie nécessaire à leur synthèse cellulaire est apportée par l'oxydation de l'azote. Selon Aleem et Nason (1963), ce serait le système cytochromique respiratoire qui produirait cette énergie. Lees et Simpson (1957) ont montré dans le cas de *Nitrobacter* que le taux d'oxydation des nitrites est proportionnel à la teneur en cytochrome Fe 551 dans la cellule.

Le mécanisme de la nitrification autotrophe, au pH de l'eau de mer, s'effectue exclusivement en présence d'oxygène ; cette transformation est divisée en deux étapes : la nitritation (1) et la nitratisation (2).



La première étape peut se diviser elle même en deux étapes :



La transformation de l'ammonium en hydroxylamine présente une variation d'enthalpie libre standard ($\Delta_r G^\circ$) positive et nécessite donc de la part de l'organisme un apport d'énergie qui est fourni par une réaction couplée présentant une variation d'enthalpie libre standard négative (par exemple la transformation $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP}$). L'oxydation de l'hydroxylamine, par contre, présente une variation d'enthalpie libre standard négative qui explique vraisemblablement pourquoi l'hydroxylamine (NH_2OH) ne s'accumule pas dans le milieu ; instable en solution, elle se décompose rapidement en nitrite (NO_2^-) en azote gazeux (N_2), en protoxyde d'azote (N_2O) ou redonne l'ammonium (Von Breymann *et al.*, 1982). La transformation des nitrites en nitrates présente une enthalpie libre standard de -76.2 KJ/mol N qui nécessite une dépense d'énergie inférieure à la première étape de la nitrification. Cette différence est à l'origine des faibles concentrations en NO_2^- dans le milieu et des teneurs en NO_3^- supérieures à celles de NO_2^- .

III . 3 . 2 . La nitrification dans la colonne d'eau

Les études récentes sur la nitrification en milieu marin ont montré que l'importance de l'activité nitrifiante est fortement influencée par la lumière (Olson, 1981 a, b; Ward *et al.*, 1984 ; Lipschultz *et al.*, 1985), la température (Helder et DeVries, 1983 ; Jones et Morita, 1985 ; Berounsky et Nixon, 1990) et par les concentrations en substrat azoté (Olson 1981a, b; Hashimoto *et al.*, 1983 ; Ward 1985 ; Ward *et al.*, 1989).

L'effet inhibiteur de la lumière sur la nitrification a été décrit dès les années 1960 (Schön et Engel, 1962 ; Bock 1965) et étudié par la suite par Olson (1981a) pour expliquer la formation et le maintien du maximum primaire de nitrites. Le mécanisme de cette inhibition a été peu étudié jusqu'à présent ; il semblerait néanmoins qu'elle soit due aux rayons U.V. (Hooper et Terry, 1974). Bock (1965) a attribué le mécanisme d'inhibition à la photooxydation du cytochrome *c* et a montré que *Nitrobacter* est plus sensible à la lumière que *Nitrosomonas*. Cette plus grande sensibilité serait liée aux teneurs plus faibles en cytochrome *c* chez *Nitrobacter*. Horrigan et Springer (1990) ont montré que l'inhibition des taux d'oxydation de l'ammonium est plus prononcée en zone océanique que côtière. La grande turbidité des estuaires empêche généralement la pénétration de la lumière et les particules en suspension peuvent fournir une protection aux bactéries (Owens, 1986). L'influence des matières en suspension sur le déclenchement de la nitrification a souvent été mis en évidence (Paerl *et al.*, 1975 ; Eismaert et Kalf, 1979). Certains auteurs pensent que le taux de nitrification est augmenté par le nombre de particules du fait de leur capacité d'adsorption et de stockage de l'ammoniac (Owens, 1986). Les bactéries nitrifiantes développeraient leur activité sur la base de ces stocks (voir Painter 1970). La profondeur peu importante des estuaires peut favoriser en outre des transferts occasionnels de bactéries sédimentaires dans la colonne d'eau durant les périodes de fort brassage, ce qui a pour effet d'augmenter la microflore nitrifiante (Horrigan *et al.* 1990).

L'intensité de la nitrification est également affectée par la température qui peut dans certains cas être le facteur le plus influant sur les processus d'oxydation azotée. (Berounsky et Nixon, 1990). D'après les observations de plusieurs auteurs, la température optimale se situerait entre 25 et 35°C (Jones et Wood, 1980 ; Helder et DeVries, 1983). Dans les milieux où la température est très élevée (supérieure à 40°C), la nitrification autotrophe est inexistante et est remplacée par une nitrification hétérotrophe relativement intense (Focht et Verstraete, 1977). A l'inverse, à basse température, la nitrification peut avoir lieu. Horrigan *et al.* (1981), en se basant sur la technique du carbone-14 et en présence de nitrates, ont suggéré que la nitrification est significative en mer de Ross à des

températures inférieures à 2°C. L'effet des températures semble par ailleurs plus prononcé sur les bactéries nitritantes que sur les bactéries nitrifiantes (Wong-Chong et Loehr, 1975). En zone tempérée, où l'écart thermique entre l'hiver et l'été est peu important, l'influence de la température n'est cependant pas prépondérante. Les bactéries nitrifiantes autotrophes semblent s'adapter à la température de leur habitat. C'est ainsi que, le plus souvent, dans les biotopes marins, l'activité nitrifiante maximale ne correspond pas à la température estivale mais à une plus grande disponibilité des composés azotés.

Les taux de nitrification varient avec les concentrations en substrat azoté dans le milieu. En général, l'oxydation du substrat suit une courbe de type Michaelis-Menten (1913). Les taux d'oxydation en nitrites montrent une forte dépendance avec la concentration en nitrites. Olson (1981a) a estimé une constante de demi-saturation pour l'oxydation des nitrites de 0.07 $\mu\text{mol/l}$. Par contre, les études entreprises sur l'oxydation de l'ammonium ne montrent pas de corrélations aussi marquées entre les taux d'oxydation et les teneurs en substrat ; ce résultat laisse suggérer que l'ammonium n'est pas limitant pour les bactéries nitritantes.

CHAPITRE II

CHAPITRE II**MATERIEL ET METHODES****I. CADRE D'ETUDE**

Les travaux ont été réalisés de mars 1992 à mars 1993 en Manche occidentale, à proximité des côtes françaises (Figure II.1). Dans ce secteur, de forts courants de marée maintiennent un brassage permanent de l'ensemble de la colonne d'eau qui reste homogène tout au long du cycle saisonnier. Des mesures de courants de surface faites par Cabioch et Douville (1979) mettent en évidence au jusant une circulation vers l'ouest des eaux provenant de l'intérieur de la baie tandis qu'au flot, ce courant devient parallèle à la baie. Il se produit donc avec le flot et le jusant un mouvement des masses d'eau vers le large et vers l'est, avec une direction générale de dérive vers le nord-est.

La station choisie pour les travaux est située dans le Chenal des Duons . Elle a été retenue en raison du caractère brassé de la colonne d'eau et de la faible profondeur (20 mètres environ). Cette station est représentative d'un système brassé peu profond (Figure II.2). Relativement abritée, elle permet aux navires de travailler dans les meilleures conditions.

II. PRELEVEMENTS

Les prélèvements ont été réalisés en respectant une périodicité mensuelle. Ils ont été effectués dans la mesure du possible à mortes eaux (coefficient inférieur à 70) deux heures avant ou après l'étale du flot. Les conditions de prélèvements sont indiquées dans le Tableau II.1:

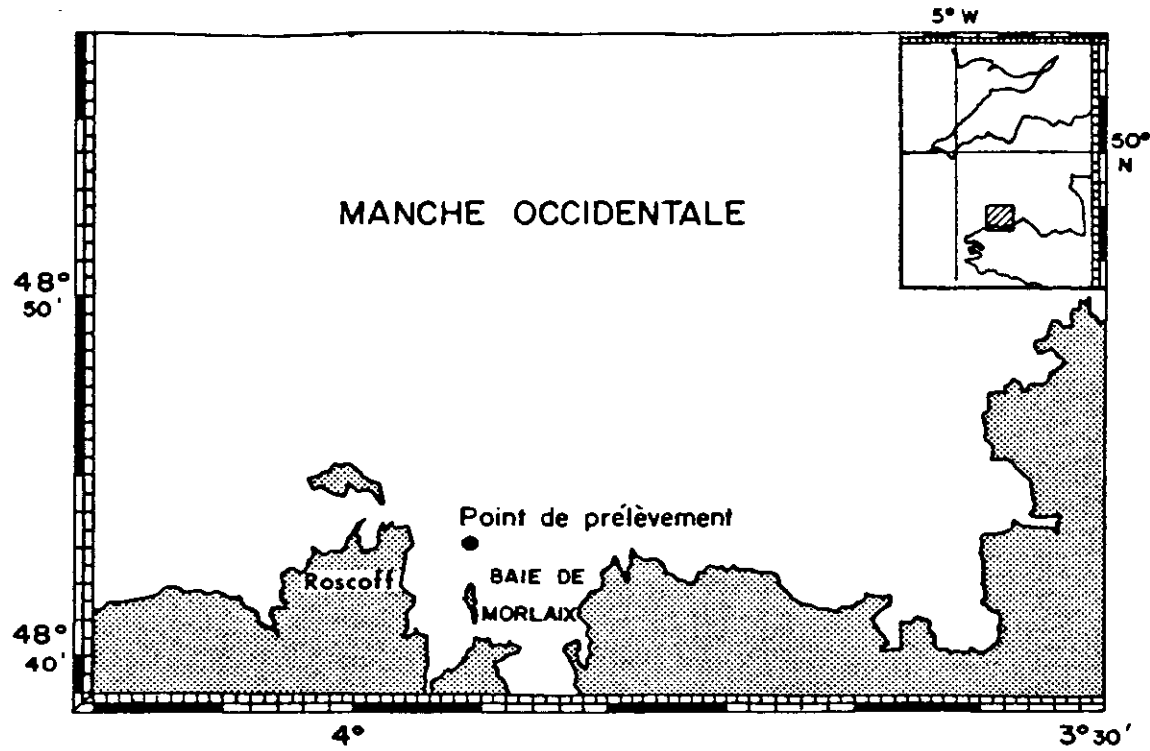


FIGURE II . 1 : Position de la station de prélèvement (48°43 N, 3°55 O)

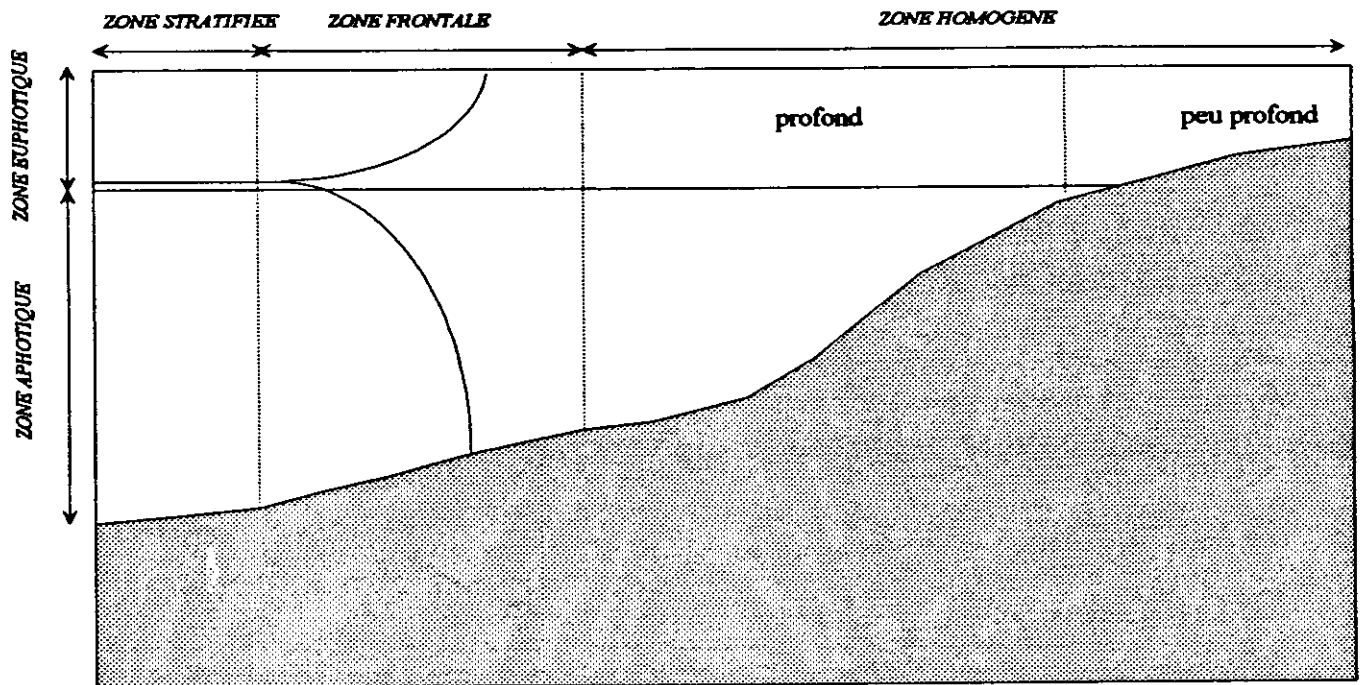


FIGURE II . 2 : Représentation schématique d'une zone stratifiée, frontale et homogène.

Les prélèvements d'eau de mer sont effectués à l'aide de bouteilles Niskin de 7 ou de 30 litres. Ils ont été réalisés, par "palanquée hydrologique", les bouteilles étant refermées à des immersions standards choisies en fonction de la profondeur de la colonne d'eau ou du profil de pénétration de la lumière. Les échantillons prélevés sont transportés immédiatement au laboratoire de chimie de la Station Biologique de Roscoff pour les différentes expérimentations.

DATE	HEURES PRELEVEMENT	HEURES P.M	COEFFICIENT DE MAREE
10/03/1992	7:30	8:10	70
11/03/1992	7:30	8:52	58
14/04/1992	5:00	2:33	74
21/04/1992	5:30	7:26	62
22/04/1992	6:00	8:02	50
06/05/1992	6:00	7:14	83
07/05/1992	6:00	8:00	74
21/05/1992	6:00	7:45	64
22/05/1992	6:00	8:23	56
11/06/1992	3:30	1:31	62
12/06/1992	3:30	2:34	65
20/07/1992	6:00	8:03	69
21/07/1992	7:30	9:14	62
19/08/1992	6:00	8:00	69
20/08/1992	7:00	8:33	60
16/09/1992	6:00	7:01	81
18/09/1992	6:30	8:04	62
15/10/1992	6:00	6:37	83
16/10/1992	6:00	7:11	75
16/11/1992	8:00	8:40	63
17/11/1992	8:00	9:43	57
15/12/1992	7:30	8:35	77
17/12/1992	9:00	10:30	63
29/01/1992	7:30	9:31	61
30/01/1992	8:00	10:07	52
25/02/1992	7:00	8:04	83
26/02/1992	7:00	8:31	76
29/03/1992	8:00	9:12	71
30/03/1992	8:00	9:57	62

TABLEAU II. 1 : date et heure des prélèvements à la mer ; heures de pleine mer et coefficient de marée .

III . TECHNIQUES DE MESURES ET PROTOCOLES D'ANALYSE

III . 1 . PARAMETRES HYDROLOGIQUES

III . 1 . 1 . Température

La température a été déterminée à l'aide de thermomètres à renversement de type Richter et Wiese (précision de lecture : $\pm 0.01^{\circ}\text{C}$). Les lectures sont corrigées à l'aide de tables de calibration délivrées par le constructeur. Les températures corrigées sont obtenues par l'équation :

$$C_p = \frac{(T - t) \times (T + V_0)}{K - \left[\frac{1}{2} \times (T - t)\right] - (T + V_0)}$$

dans laquelle :

- T, représente la température lue sur le thermomètre principal,
- t, correspond à la lecture du thermomètre auxiliaire,
- K et V_0 , sont les facteurs de calibration délivrés par les certificats du thermomètre.

III . 1 . 2 . Salinité

Les échantillons de salinité ont été prélevés dans des canettes étanches pour un dosage ultérieur en laboratoire. Les analyses ont été effectuées par conductimétrie avec un salinomètre Guidline Autosal modèle 8400 avec une précision de 0.05 P.S.S.

III . 1 . 3 . Oxygène dissous

L'oxygène dissous a été mesuré selon la méthode chimique de Winkler décrite par Strickland et Parsons (1972). L'eau de mer est prélevée dans un flacon en verre, les réactifs sont ajoutés à bord du navire dès la fin du prélèvement. Les flacons sont conservés immergés à l'abri de la lumière jusqu'à analyse en laboratoire, afin d'éviter toute contamination. Les saturations en oxygène dissous ont été déterminées en utilisant les tables de Green et Carrit (1967) et calculées selon la formule de Weiss (1970).

III . 2 . LES ELEMENTS NUTRITIFS

Les concentrations en éléments nutritifs (NO_3^- , NO_2^- , PO_4^{3-} , Si(OH)_4), ont été déterminées en analyse automatique selon les méthodes décrites par Tréguer et Le Corre (1975), celles de l'ammonium par la méthode manuelle. Les teneurs en urée ont été obtenues en appliquant la procédure décrite par Aminot et Kérouel (1982).

III . 2 . 1 . nitrites

La méthode automatique du dosage des nitrites est basée sur la méthode manuelle décrite initialement par Bendschneider et Robinson (1952). Les nitrites sont diazotés en milieu acide ($\text{pH} < 2$) avec la sulfanilamide (para-aminobenzènesulfamide). Le diazoïque formé réagit ensuite avec le chlorhydrate de N-naphtyléthylènediamine pour former un colorant azoïque rose dont l'absorbance est mesurée à 543 nm. La précision de la méthode est de $\pm 0.01 \mu\text{mol NO}_2^- / \text{l}$.

III . 2 . 2 . nitrates

Les nitrates dissous dans l'eau de mer sont réduits en nitrites quasi-quantitativement par passage sur une colonne Cu-Cd (Wood *et al.*, 1967) et les nitrites sont dosés comme précédemment. Par soustraction de la concentration en nitrites de l'échantillon, on obtient la concentration en nitrates après étalonnage. Les teneurs en nitrates sont obtenus avec une précision de $\pm 0.1 \mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$.

III . 2 . 3 . phosphates

La méthode mise au point par Murphy et Riley (1962) a été appliquée. Le phosphore minéral dissous présent essentiellement dans l'eau de mer sous forme d'ions orthophosphate réagit en milieu acide avec le molybdate d'ammonium ; la réduction par l'acide ascorbique donne une coloration bleue. La mesure de la densité optique s'effectue à 885 nm. La précision du dosage est de $\pm 0.02 \mu\text{mol PO}_4^{3-} / \text{l}$.

III . 2 . 4 . silicates

La méthode utilisée pour le dosage du silicium dissous est celle développée par Mullin et Riley (1965) et modifiée par Fanning et Pilson (1973). Les silicates dissous sous forme d'acide monomère ou dimère réagissent en milieu acide ($1 < \text{pH} < 2$) avec les ions molybdate pour former le silicomolybdate. Ce complexe est réduit par un mélange de métol (sulfate de 4-aminométhyl phénol) et de sulfite de sodium pour former un bleu de molybdène. L'intensité de la coloration est mesurée à 810 nm. L'interférence des ions phospho et arséniomolybdiqque est évitée par l'ajustement du pH et l'addition d'acide oxalique. La précision du dosage est de $\pm 0.01 \mu\text{mol Si(OH)}_4 / \text{l}$.

III . 2 . 5 . Ammonium

Pour ce dosage, l'analyse manuelle a été préférée à l'analyse automatique. Les réactifs sont ajoutés dès la fin du prélèvement afin d'éliminer les risques de contamination et de conservation fréquents dans le cas de ce composé.

Le dosage est basé sur la réaction signalée par Berthelot en 1859. En milieu alcalin ($8 < \text{PH} < 11.5$), l'ammoniac dissous réagit sur les ions 'hypochlorite pour former une monochloramine. En présence de phénol, en milieu oxydant, ce composé donne lieu à la formation d'un bleu d'indophénol. A 20°C , la réaction, catalysée par l'ion nitroprussiate, demande 6 heures pour se développer. La méthode a été appliquée à l'eau de mer en particulier par Solorzano (1969) et Koroleff (1969). La précipitation du calcium et du magnésium en milieu basique est évitée par complexation avec le citrate trisodique. La densité optique du bleu d'indophénol est mesurée à 630 nm. Les concentrations en ammonium sont obtenues avec une précision de $\pm 0.05 \mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$.

III . 2 . 6 . Urée

Le dosage de l'urée est basé sur la réaction avec le diacétylmonoxime en milieu fortement basique. L'utilisation de réactifs contenant de la thiosemicarbazide et du fer ferrique permet une augmentation importante de la sensibilité de la méthode par rapport aux autres méthodes existantes (Aminot et Kérouel, 1982) La mesure de la densité optique se fait à 520 nm. La précision du dosage est de $\pm 0.01 \mu\text{mol N-urée} / \text{l}$.

III . 3 . PARAMETRES BIOLOGIQUES

III . 3 . 1. Pigments chlorophylliens

La détermination des pigments chlorophylliens a été effectuée selon la méthode fluorimétrique de Yentsch et Menzel (1963). Les échantillons d'eau de mer sont filtrés sur filtre Millipore (diamètre 47mm, porosité 0.45 μm) et conservés congelés dans des tubes à hémolyse jusqu'à analyse. Les pigments sont extraits par de l'acétone à 90 % et la fluorescence est mesurée avant et après acidification sur un fluorimètre Turner Designs, préalablement étalonné par de la chlorophylle α purifiée. Les observations de Møed et Hallegraeff ont été prises en compte lors de l'évaluation des phaeopigments. Les concentrations en chlorophylle α et en phaeopigments ont été obtenues en utilisant les équations établies par Lorenzen (1966).

III . 3 . 2 . Matière organique particulaire (NOP, COP)

Les échantillons d'eau (de 0.5 à 1 litre), préfiltrés à 200 μm sont filtrés sur des filtres en fibre de verre Whatman GF/F de 47 mm de diamètre, préalablement traités au four (4 h à 350°C) afin d'éliminer toute trace organique. Les teneurs en carbone et azote particuliers ont été déterminées à l'aide d'un analyseur CHN de type Perkin-Elmer Modèle 240. L'acétanilide a été utilisée comme étalon et une correction de "blanc" appliquée dans tous les cas (filtre vierge traité au four).

III. 3. 3 . Numération de la flore bactérienne ¹

Les échantillons sont fixés au formaldéhyde puis stockés à 6°C à l'obscurité. Pour chaque échantillon fixé, 5 ml sont colorés à l'acridine orange puis filtrés sur un filtre Nucléopore (porosité 0.2 μm) préalablement noirci au noir Irgalan (Hobbie *et al.*, 1977). Les numérations se font par épifluorescence sur un microscope Olympus BH2 par comptage de 20 champs pris au hasard, à un grossissement de 1000.

¹Les comptages ont été réalisés par Micromer, Brest

III . 3 . 4 . Composition taxonomique et numération des espèces ²

Les échantillons d'eau de mer sont prélevés dans des flacons en verre de 100 ml et fixés avec du lugol acide. Les espèces planctoniques sont identifiées et dénombrées par comptage au microscope inversé selon la méthode de sédimentation.

III . 3 . 5 . Biomasse zooplanctonique

Un trait vertical du fond vers la surface est effectué avec un filet standard de type WP2, à vide de maille de 200 μm . Le zooplancton récolté est concentré par filtration. Les filtres sont placés pour dessiccation à l'étuve à 60-70°C (pendant 3 jours), puis pesés. Les résultats sont exprimés en poids sec par unité de surface (mg/m^2). La matière particulaire sur les filtres est ensuite broyée pour une analyse ultérieure des teneurs en carbone et azote particulaire.

III . 4 . MESURES OPTIQUES

Le profil de pénétration de l'énergie radiative photosynthétiquement (PAR) comprise dans la bande spectrale 350-700 nm a été déterminé à l'aide d'un photomètre de type LiCor. A différentes reprises, un disque de Secchi a été utilisé. Les prélèvements destinés aux expériences ¹⁵N ont été effectués aux profondeurs photométriques déterminées sur la base de ces profils. Le coefficient d'extinction vertical a été déterminé par l'équation établie par Atkins et Poole pour la Manche (Grall, 1972).

²Les comptages phytoplanctoniques ont été effectués par C. Videau , Laboratoire de Physiologie Végétale, UBO, Brest.

CHAPITRE III

CHAPITRE III**MESURES DES FLUX D'AZOTE PAR LA TECHNIQUE
ISOTOPIQUE ^{15}N** **I. INTRODUCTION**

Le taux d'absorption d'un composé azoté peut être estimé indirectement en mesurant la diminution de la concentration de ce composé dans le milieu extracellulaire durant l'incubation. Cette technique n'est cependant applicable qu'en présence de fortes biomasses, ou lorsque la période d'incubation est relativement longue pour observer un changement significatif de la concentration. De plus, les variations observées reflètent un bilan entre les processus d'absorption et de régénération. Elles ne permettent donc pas d'estimer les deux flux simultanément. La méthode du traceur utilisant l'azote-15 est une technique qui permet, par addition d'une quantité connue d'une forme marquée minérale (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-) ou organique (urée), d'étudier le flux des composés azotés entre les stocks dissous et particulaire. Le flux du traceur est calculé à partir des mesures de l'enrichissement isotopique (rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) entre le début et la fin de l'incubation dans la fraction particulaire et dissoute. Cette méthode suggère qu'il n'y a pas de discrimination entre les isotopes ^{15}N et ^{14}N .

L'utilisation de l'azote-15 comme traceur isotopique pour l'étude de l'absorption phytoplanctonique des éléments azotés a été introduite par Ness *et al.* (1962) et appliquée aux systèmes marins par Dugdale et Goering (1967). Le protocole expérimental utilisé est le suivant:

- prélèvement et confinement d'un échantillon d'eau de mer dans un flacon en verre ou de préférence en polycarbonate afin d'éviter toute contamination par les métaux traces (Fitzwater *et al.*, 1982),

- inoculation avec une forme marquée à l'azote-15 (^{15}N) ; la moitié de l'échantillon est filtré immédiatement de manière à déterminer les enrichissements initiaux en ^{15}N dans la fraction particulaire (temps t_0)

- incubation,
- collection du matériel organique particulaire par filtration,
- mesure de l'enrichissement ^{15}N du matériel collecté.

Une variante de ce protocole est employée pour étudier la régénération des formes azotés dans le milieu marin. Dans ce cas, l'enrichissement isotopique du substrat est également mesuré. Les taux d'ammonification et de nitrification sont estimés à partir de la diminution de l'abondance relative du traceur (dilution isotopique) qui résulte d'une production biologique d' ^{14}N au cours de l'incubation. Cette méthode est aujourd'hui largement utilisée en milieu marin pour étudier la régénération de l'ammonium (Harrison, 1978 ; 1983 ; Glibert *et al.*, 1982c ; Paasche et Kristiansen, 1982b; Dugdale et Wilkerson, 1986 ; Glibert 1988 ; Kristiansen et Paasche, 1989 ; Glibert et Capone., 1992) et la production de nitrites et nitrates par nitrification (Koike et Hattori, 1974 ; McCarthy *et al.*, 1984 ; Lipschultz, 1984 ; Ward et Zafiriou, 1988 ; Lipschultz *et al.*, 1990).

II . PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Le protocole expérimental est présenté Figure III.1. On peut différencier trois phases distinctes qui correspondent :

- aux prélèvements,
- aux analyses chimiques et biologiques des échantillons,
- à l'expérimentation azote-15 proprement dite.

II . 1 .PRELEVEMENTS

Les échantillons d'eau de mer sont prélevés au moyen d'une bouteille Niskin de 30 litres à des profondeurs choisies en fonction des niveaux photométriques (100 %, 50 %, 22.5 %, 14.5 %, 8 %, 3.5 %, 1 % de l'éclairement incident de surface et obscurité). L'eau prélevée est préfiltrée à travers un filet à plancton de maille 200 μm avant d'être collectée dans des bidons en polyéthylène de 60 ou 25 litres. Afin d'étudier le rôle respectif

des différents groupes planctoniques dans l'absorption et la régénération des composés azotés, une partie de l'eau de mer est ensuite filtrée sur des filtres à plancton de taille 15 μm (dans le cas des mesures d'absorption et de régénération) ou sur des filtres nuclépore de diamètre 47 mm et de porosité 1 μm (dans le cas des mesures de régénération). Ce fractionnement a été choisi car il permet de séparer au mieux les différents groupes planctoniques dans les eaux brassées de la Manche occidentale. Nous avons utilisé les classes de taille 200 - 15 μm , 15 - 1 μm et < 1 μm pour représenter respectivement le micro, le nano et le picoplancton. Les taux d'absorption et de régénération, les teneurs en chlorophylle *a* et en azote organique particulaire, ainsi que les densités des groupes planctoniques dans ces trois classes de taille, ont été calculés par différence dans le cas des classes de taille 200 - 15 μm et 15 - 1 μm , directement dans le cas de la fraction < 1 μm .

II. 2 .ANALYSES CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES DES ECHANTILLONS

Une partie de l'eau prélevée pour les expérimentations ^{15}N est réservée aux analyses chimiques et biologiques des échantillons. Les techniques d'analyse sont identiques à celles décrites antérieurement (Chapitre II). Les dosages des nitrates, des nitrites, et de l'urée sont réalisés au laboratoire par analyse automatique. L'ammonium est dosé manuellement. La concentration en azote organique particulaire et les teneurs en chlorophylle *a* sont également déterminées pour chaque échantillon. Lors des expériences de fractionnement, les espèces planctoniques (flagellés, diatomées et ciliés) ainsi que les bactéries sont dénombrées sur chacune des fractions.

II . 3 .EXPERIMENTATION AZOTE-15

II . 3 . 1 . Inoculation du traceur

- détermination des taux d'absorption

D'une manière générale, les échantillons d'eau de mer sont enrichis par de l'azote marqué sous forme de nitrate ($^{15}\text{NO}_3\text{Na}$, 97.4 %,) de nitrite ($^{15}\text{NO}_2\text{Na}$, 95 %), d'ammonium ($^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$, 97.4 %) ou d'urée (95 %) à des teneurs voisines de 10 % de celles

de ces mêmes composées dans l'eau de mer (Dugdale et Goering, 1967). L'addition d'une trop grande quantité de traceur peut en effet provoquer une stimulation des processus d'absorption. Cela se traduit en terme d'absorption par une surestimation des taux mesurés. Lorsque la concentration de l'élément azoté étudié est à la limite de détection, une quantité de traceur de $0.03 \mu\text{mol/l}$ est ajoutée. Ces choix tiennent compte de la sensibilité du spectromètre d'émission utilisé. Des plus fortes concentrations d'azote-15 (5 ou $20 \mu\text{mol/l}$ suivant le composé étudié) sont ajoutées lorsqu'il s'agit de mesurer les taux d'absorption à saturation.

- détermination des taux de régénération

Une quantité d'azote-15 (sous forme d'ammonium, de nitrite ou de nitrate) correspondant à 15 - 20 % de la concentration ambiante de ces composés dans l'eau de mer est ajoutée. Cet enrichissement est imposé par les techniques d'analyse utilisées lors de l'extraction des composés dissous ; les extractions impliquent en effet l'addition d'une quantité d'azote non marqué qui dilue l'enrichissement initial en ^{15}N . Lorsque la concentration du composé azoté est inférieure à la limite de la détection, environ $0.05 \mu\text{mol/l}$ de traceur est additionné.

II . 3 . 2 . Incubation

Les échantillons sont incubés dans des conditions "d'*in situ* simulé" en couvrant les flacons de filtres de nickel perforés. Ils sont incubés habituellement durant 3 à 4 heures de part et d'autre du midi solaire. Des incubations plus longues (24 heures) ont été menées afin d'examiner les variations des taux d'absorption et de régénération lors d'un cycle journalier. Les taux d'absorption et de régénération de nuit sont calculés par différence entre les taux mesurés lors d'incubations de 24 heures et les taux obtenus de jour. La nitrification, qui est considérée comme un processus lent (Ward, 1990), a été étudiée en incubant les échantillons sur une période de 18 à 24 heures. Une circulation continue d'eau de mer de surface dans les incubateurs permet de maintenir la température constante dans les incubateurs.

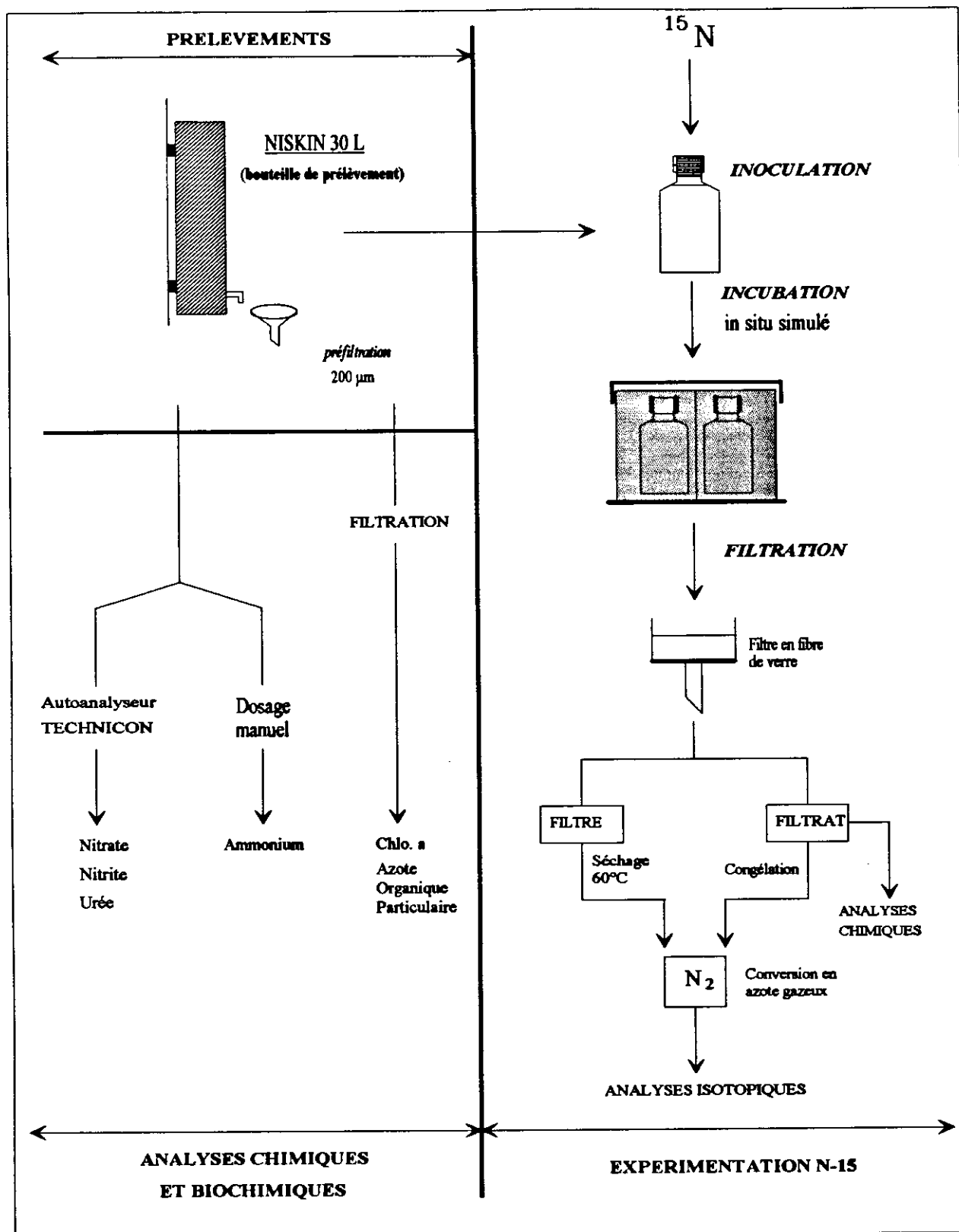


FIGURE III . 1 : Protocole expérimental de la méthode azote-15 pour la détermination des flux d'azote.

II . 3 .3 . Filtration

Les filtrations sont réalisés sur des filtres en fibre de verre (Whatman GF/F, diamètre 47 mm), sous une dépression inférieure à 150 mm de mercure afin d'éviter toute lyse des cellules. Les filtres sont ensuite séchés à l'étuve pendant plusieurs heures, puis conservés dans des tubes hermétiques en présence de silicagel jusqu'à l'analyse isotopique. Le filtrat est collecté dans des flacons en verre de 500 ml et congelé à -20°C jusqu'aux mesures de dilution isotopique. Le dosage en triplicat du sel azoté étudié est également effectué sur chacun des filtrats.

II . 3 .4 .Extraction des composés azotés minéraux

II.3.4.1. Extraction de l'ammonium

L'ammonium doit être extrait de l'eau de mer et concentré sur un support approprié avant de procéder à l'analyse isotopique des échantillons. Plusieurs techniques ont été proposées depuis ces dernières années. Fisher et Morrissey (1985), ont décrit une technique par précipitation mercurique pour concentrer l'ammonium. Cette technique, d'abord utilisée dans les sols (Bremner et Edwards, 1965), a été adaptée aux études sur le cycle de l'azote dans les lacs (Alexander, 1970) avant d'être appliquée au milieu marin. Une autre technique a été décrite simultanément par Dudek *et al.* (1986) et Selmer et Sørensen (1986). Elle est basée sur la formation d'un complexe coloré (bleu d'indophénol) qui est extrait dans une phase organique. Ces deux méthodes sont relativement rapides mais présentent des risques de contamination importants. La distillation sous vide suivie d'une évaporation sur filtre en fibre de verre (Glibert *et al.*, 1982c) ou micro diffusion (Paasche et Kristiansen, 1982b) est une technique maintenant couramment utilisée. Les ions ammonium présents dans l'eau de mer sont transformés en ammoniac en présence d'hydroxyde de sodium (NaOH) et/ou d'oxyde de magnésium (MgO), et l'ammoniac libéré est piégé et concentré en milieu acide. Cette méthode initialement mise en oeuvre pour extraire l'ammonium dans le sédiment (Blackburn, 1979) nécessite, lorsque les échantillons sont pauvres en ammonium, une diffusion de deux semaines avant de récupérer la quantité d'azote suffisante pour les analyses isotopiques (Probyn, 1987). Nous avons pour notre part, utilisé la technique de Kristiansen et Paasche (1989) qui améliore celle proposée par Probyn (1987). Par cette méthode, des temps de diffusion de 6 à 10 heures sont suffisants pour

extraire la quantité d'ammonium nécessaire aux analyses isotopiques et ceci, quelle que soit la concentration des ions ammonium.

Protocole expérimental

Une fraction de filtrat décongelé (200 ml) est placée dans un erlemneyer préalablement rincé avec de l'HCl 5 % et de l'eau déionisée. De l'ammonium non marqué ($^{14}\text{NH}_4^+$) est ajouté afin d'obtenir une concentration voisine de $20 \mu\text{mol } ^{14}\text{NH}_4^+ / \text{l}$. Les ions ammonium (NH_4^+) sont transformés en ammoniac (NH_3) en milieu basique ($\text{pH} > 9.2$) par addition de 100 mg d'oxyde de magnésium (MgO). L'ammoniac libéré est piégé et concentré en milieu acide sur un filtre en fibre de verre (préalablement grillé à 450°C durant 4 heures) imbibé avec $50 \mu\text{l}$ d' H_2SO_4 M. Le flacon est fermé et mis à l'étuve pendant 20 heures durant lesquelles il est agité 3 à 4 fois afin d'accélérer le processus de diffusion. Les filtres sont stockés dans des nacelles en aluminium prétraité à 450°C pendant 4 heures et séchés en présence d'un deshydratant (silicagel) jusqu'à analyse isotopique.

Le rendement d'extraction de l'ammonium est déterminé à partir de solutions standards d'ammonium dans de l'eau déionisée. Il atteint 65 % au bout de 8 heures de diffusion. Ce rendement est suffisant, compte tenu du vecteur ajouté, pour fournir la quantité d'azote exigée pour les analyses isotopiques. Le blanc est de $0.09 \mu\text{mol N}$, il représente environ 3 % de l'ammonium extrait.

II. 3. 4. 2. Extraction des nitrites

La procédure d'extraction sélective des nitrites dans l'eau de mer a été introduite par Schell (1978). Elle est basée sur la formation d'un composé coloré (soudan ou 1-phényl-azo-2-naphtol) suivie d'une extraction dans une phase organique. Cette méthode a par la suite été utilisée par Olson (1981a) et Hashimoto (1981) avant d'être reprise et améliorée par Lipschultz (1984). Nous avons utilisé le protocole expérimental proposé par cet auteur pour extraire les nitrites de nos échantillons.

Protocole expérimental

Une fraction du filtrat décongelé (200 ml) est placée directement dans une ampoule à décanter en verre de 1 litre préalablement rincée à l'acétone, à l'acide 5 % et à l'eau déionisée. Du nitrite non marqué ($^{14}\text{NO}_2^-$) est additionné comme vecteur afin

d'obtenir, après extraction, une quantité suffisante d'azote pour les analyses isotopiques. 3 ml de solution d'aniline (5 ml/l de sulfate d'aniline dans HCl M) sont ajoutés à l'échantillon pour former un composé diazoté. L'ampoule est agitée après 5 mn, puis 3 ml de solution de β -naphtol (5 g/l de β -naphtol dans NaOH 3M) sont additionnés. La formation du complexe coloré est rapide et complète au bout de 3 minutes. Le complexe formé est ensuite protoné par addition de 1 ml d'acide chlorhydrique concentré de manière à faciliter l'extraction. trois extractions successives utilisant respectivement 5 ml puis 2 fois 2 ml de 1-1-1 trichloroéthane (TCE) sont effectuées. Les phases organiques récupérées sont transvasées dans une ampoule à décanter de petit volume (250 ml) en évitant le passage du film organique présent à l'interface entre les deux phases. Il représente une source potentielle de contamination en azote organique et sa présence entraînerait une dilution du complexe. L'extrait organique est lavé avec 100 ml d'HCl M pour enlever l'aniline en excès. La phase organique est transvasée dans un bécher et l'ampoule à décanter est rincée soigneusement, d'abord avec l'acétone, pour enlever toute trace possible du complexe et de l'aniline en excès, puis à l'acide 5 %, et enfin à l'eau déionisée. La phase organique est transférée de nouveau dans l'ampoule à décanter et lavée avec 100 ml de NaOH 3M afin d'enlever le β naphtol n'ayant pas réagi. Elle est récupérée dans une coupelle et mise à l'étuve à 80°C ventilée par un flux constant d'hélium (10 à 20 cm³/min). A la fin de l'évaporation, le complexe orangé est redissous dans un faible volume de TCE (100 μ l) et absorbé sur un filtre en verre prétraité à 450°C pendant 4 heures (Whatman GF/F, diamètre 25 mm). Cette opération est répétée jusqu'à récupération complète du complexe. Les filtres sont stockés dans des nacelles en aluminium placées dans des tubes à hémolyse fermés hermétiquement jusqu'à analyse isotopique.

Le rendement d'extraction varie avec la température (McCarthy *et al.*, 1984) : à 20°C, la formation du complexe avec l'aniline est rapide et complète. Le rendement d'extraction du complexe coloré a été déterminé à cette température ; après trois extractions successives avec le TCE, la récupération atteint 70 % quelle que soit la concentration en nitrites. Compte tenu de ce rendement, 1 μ mol/l de $^{14}\text{NO}_2^-$ ajouté comme vecteur est suffisante pour obtenir l'azote nécessaire à l'analyse isotopique tout en évitant une dilution trop importante des nitrites initialement présents dans l'échantillon.

II. 3. 4. 3. Extraction des nitrates

L'extraction des nitrates implique une réduction préalable de ce composé en nitrites ou en ammonium. Plusieurs techniques peuvent être appliquées. Les nitrates peuvent

être réduits en nitrites par passage sur une colonne Cd-Cu (Stickland et Parsons, 1972) et les nitrites formés sont ensuite extraits selon la procédure décrite précédemment (Chapitre II.3.4.2). Nous avons pour notre part adopté la technique proposée par Slawyk et Rimbault (1995) ; cette méthode utilise l'alliage de Dewarda (45 % aluminium, 5 % zinc, 50 % de cuivre) qui réduit les nitrates et les nitrites en ammonium. Elle présente l'avantage d'être réalisée en une seule étape et ainsi de limiter les risques de contamination.

Protocole expérimental

200 ml du filtrat sont placés dans un erlemneier de verre de 500 ml ; environ 200 mg de Dewarda préalablement tamisés à $63\ \mu\text{m}$ et traités à 450°C pendant 4 heures sont ajoutés afin de réduire les formes azotées minérales présentes en ammonium. 200 mg de MgO (prétraités à 450°C pendant 4 heures) sont alors additionnés ainsi que des nitrates non marquées ($^{14}\text{NO}_3^-$) de manière à obtenir une concentration finale en ammonium de $20\ \mu\text{mol NH}_4^+/\text{l}$. Un filtre de fibre de verre (Whatman GF/F, diamètre 25 mm) imbibé de $50\ \mu\text{l}$ de H_2SO_4 M est suspendu au-dessus de l'échantillon, puis le flacon est fermé hermétiquement. Il est ensuite placé à l'étuve à 60°C pendant une semaine au cours de

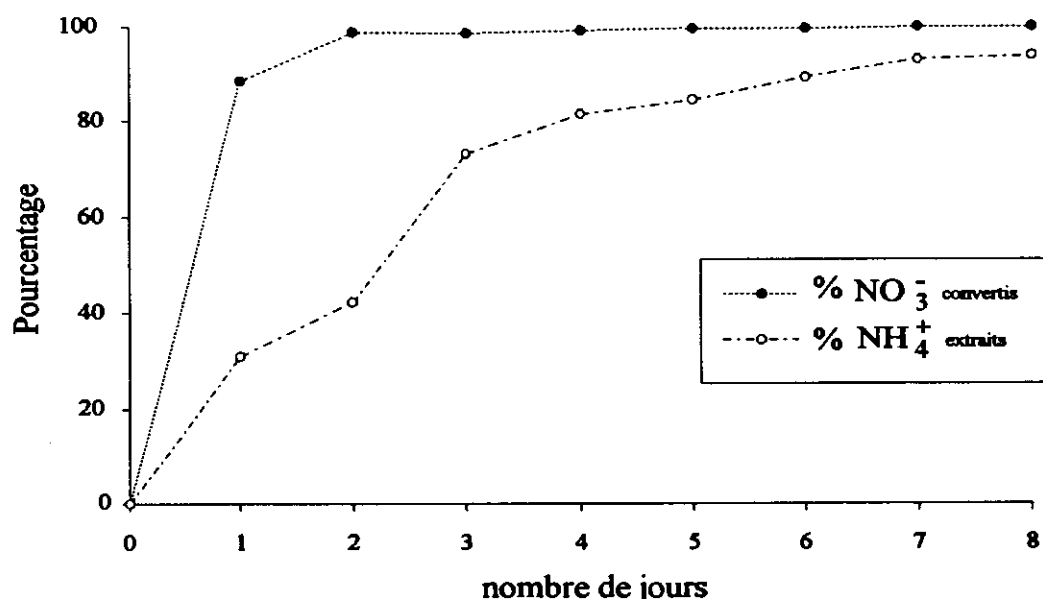


FIGURE III. 2 : Pourcentage de nitrates réduits en ammonium par le Dewarda (cercles pleins) et pourcentage d'ammonium extrait par diffusion (cercles vides) en fonction du temps (en jours).

laquelle il est agité régulièrement (1 à 2 fois par jour). les filtres sont traités selon le protocole expérimental décrit pour la diffusion de l'ammonium.

Le rendement d'extraction a été étudié en fonction du temps à l'aide de solutions standards de nitrates. La réduction par le Dewarda des nitrates en ammonium est lente. Un rendement de réduction de 100 % est atteint au bout de 7 jours (Figure III.2). Un rendement de 95 % de la procédure d'extraction (réduction et diffusion) est obtenu au bout de cette période. Le blanc de la méthode est de $0.65 \mu\text{mol/l}$. Il est nettement plus élevé que celui obtenu lors d'une diffusion unique de l'ammonium ; il correspond à la présence du Dewarda.

II . 3 . 5 . Analyses isotopiques par spectrométrie d'émission

II . 3 . 5 . 1 . Introduction

Les analyses isotopiques peuvent être réalisées par spectrométrie de masse ou d'émission (voir pour une revue des méthodes Knowles et Blackburn, 1993). Nous avons pour notre part déterminé les enrichissements en ^{15}N par spectrométrie d'émission (marque SOPRA, modèle GS1) selon la procédure décrite par Guiraud et Fardeau (1980). D'utilisation plus facile que le spectromètre de masse, la spectrométrie d'émission permet en outre de travailler sur des quantités d'azote plus faibles.

II . 3 . 5 . 2 . Principe

La présence d'un atome de masse 15 dans une molécule d'azote gazeux, excité par un champ électrique externe de haute fréquence opérant à 27 MHz et 20 W, provoque un déplacement des bandes du spectre d'émission. La lumière émise par l'échantillon est focalisée sur une lentille convergente et transmise à un monochromateur équipé, dans le cas du modèle utilisé, d'un réseau concave fixe (2000 traits /mm) permettant d'obtenir directement l'image de la fente d'entrée sur la fente de sortie. Les intensités des différentes bandes émises sont détectées par un tube photomultiplicateur, amplifiées pour les signaux des molécules ^{29}N et ^{30}N , afin d'obtenir une bonne résolution de spectre, et enregistrées. Le balayage des différentes longueurs d'onde est réalisé par rotation d'une lame à face parallèle en quartz placée sur le trajet du faisceau diffracté. La longueur d'onde de la bande principale émise dans l'ultra-violet est située à 297.7 nm pour les molécules $^{14}\text{N}^{14}\text{N}$

(^{28}N), à 298.3 nm pour les molécules $^{14}\text{N}^{15}\text{N}$, (^{29}N) et à 298.9 nm pour les molécules $^{15}\text{N}^{15}\text{N}$ (^{30}N).

II. 3. 5. 3. Préparation et analyse des échantillons

La matière organique particulaire ou l'azote extrait de la phase dissoute (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) recueilli sur des filtres en fibre de verre, est traité et converti en azote gazeux (N_2) selon la méthode de combustion de Dumas.

Dans le cas de la matière organique particulaire, les filtres sont broyés dans un mortier avec environ 30 mg de cuprox (mélange d'oxyde de cuivre et de platine). Lors de la combustion des éléments azotés extraits de la phase dissoute, les filtres sont placés directement dans des nacelles en aluminium prétraité (4 heures à 450°C) avec 30 mg de cuprox. Dans l'un et l'autre cas, l'échantillon est ensuite introduit dans un tube de décharge en pyrex. (diamètre de 8 mm) préalablement lavé à l'acide sulfochromique et à l'eau déionisée. Les tubes à décharge sont soumis à un vide poussé d'environ 10^{-3} mm Hg afin de dégazer les parois du tube. Le bas du tube contenant l'échantillon à analyser doit être maintenu à température du laboratoire afin d'empêcher la combustion des échantillons. Les tubes sont ensuite scellés et la combustion des échantillons est assurée par chauffage à 500°C pendant 8 heures. Après refroidissement des tubes, l'analyse isotopique des échantillons au spectromètre optique est réalisée.

Le tube à décharge est placé verticalement entre les 2 électrodes, son extrémité étant plongée dans de l'azote liquide de manière à piéger les produits de combustion autres que l'azote moléculaire (CO , CO_2 et H_2O particulièrement). La décharge est appliquée au tube de verre rempli avec de l'azote gazeux sous une pression d'environ 1 mm Hg. L'estimation préalable de la teneur en azote sur le filtre ou l'addition d'une quantité de vecteur lors des extractions des composés azotés issus de la phase dissoute permet de respecter cette pression. Si la pression dans l'ampoule est inférieure à 0.5 mm Hg, la décharge est instable, si la pression est supérieure à 3 mm Hg, il est extrêmement difficile de provoquer l'excitation.

II. 3. 6. Etalonnages et calculs des enrichissements en azote-15

En suivant la notation de Fiedler et Proksch (1975), le pourcentage ^{15}N mesuré (atome % ^{15}N mes) dans l'échantillon est donné par:

$$\text{atome \% } ^{15}\text{N mes} = \frac{R}{R+2} \times 100 \quad (1)$$

où R est le rapport moyen entre les hauteurs des pics ^{28}N et ^{29}N enregistrés plusieurs fois.

$$R = \frac{H_{(29)}}{f_{(a)} \times H_{(28)}} \quad (2)$$

Ce rapport tient compte d'un facteur d'amplification (f_a) appliqué au pic ^{29}N (5 gains possibles). Le signal correspondant à la molécule ^{30}N est très faible sur la plupart de nos spectres du fait des faibles enrichissements en ^{15}N de nos échantillons ; il n'en a pas été tenu compte dans les calculs.

Le spectromètre d'émission ne permet pas d'obtenir des mesures absolues des teneurs isotopiques; un étalonnage avec un spectromètre de masse¹ est nécessaire. Cet étalonnage a été réalisé pour une gamme de 0 à 10 atome %. Deux droites ont été tracées, (Figure III.3), l'une pour des enrichissements compris entre 0 et 3.5 %, l'autre pour des enrichissements entre 3.5 et 10 %.

Entre 0 et 3.5 %, l'équation de la droite est:

$$\text{atome \% } ^{15}\text{N} = 1.116 \times (\text{atome \% } ^{15}\text{Nmes}) - 0.136 \quad (n=10)$$

Entre 3.5 % et 10 %, on a:

$$\text{atome \% } ^{15}\text{N} = 1.170 \times (\text{atome \% } ^{15}\text{Nmes}) - 0.240 \quad (n=8)$$

Les coefficients de corrélation sont hautement significatifs ($r = 0.999$), et les erreurs calculées (au seuil de confiance de 95 %) sur les pentes (de ± 0.009 et ± 0.012 respectivement pour les deux gammes) et pour l'intersection à l'origine (de ± 0.018 et ± 0.076), indiquent que les teneurs absolues en ^{15}N peuvent être déterminées avec une bonne précision dans la gamme 0 et 10 atome % ^{15}N .

Cet étalonnage permet la détermination des enrichissements ^{15}N dans la fraction particulière mais il ne peut être utilisé lors la détermination de la teneur en ^{15}N des

¹Les mesures par spectrométrie de masse ont été réalisées au centre d'océanologie de Marseille

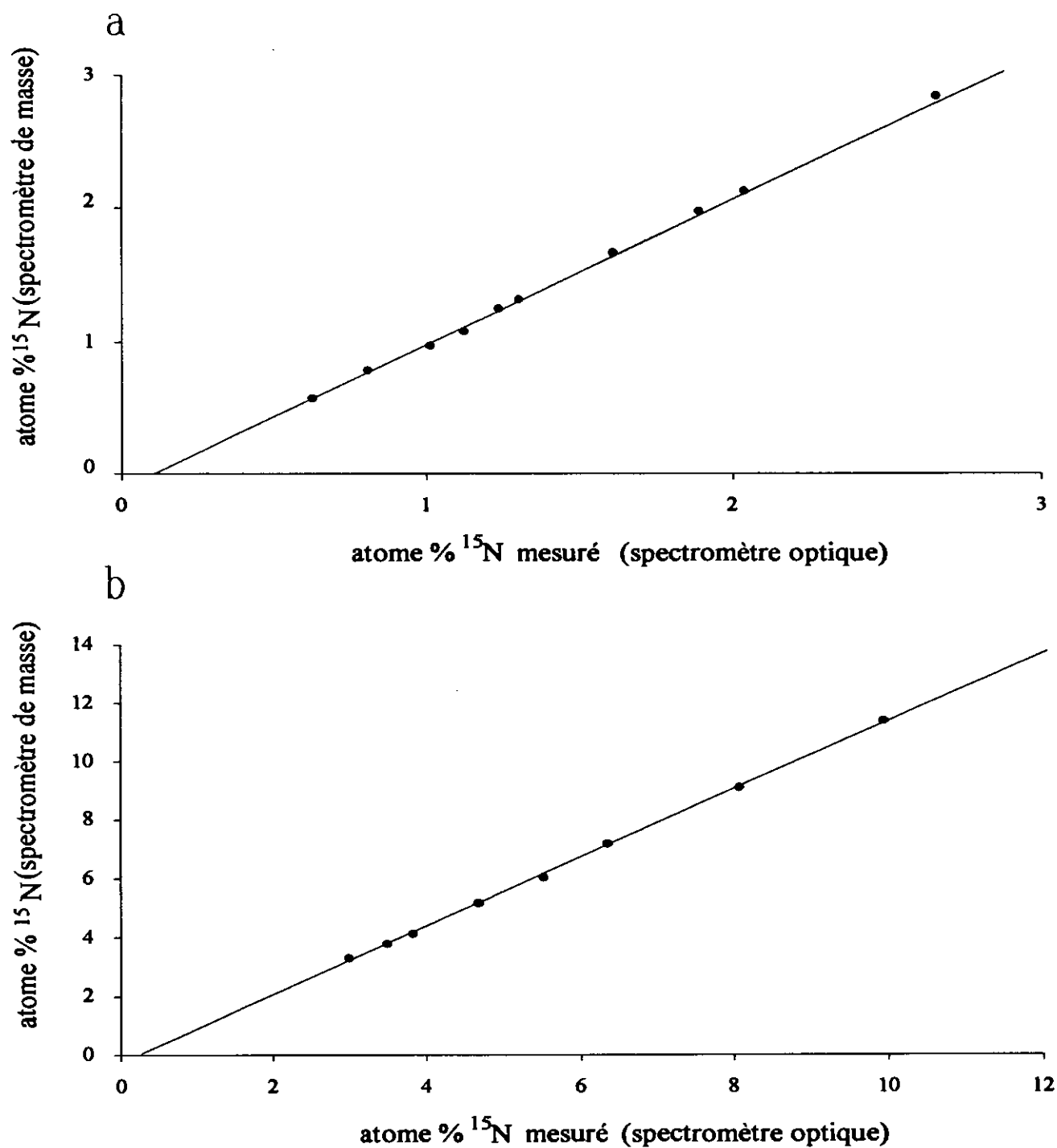


FIGURE III. 3 : Courbes d'étalonnages du spectromètre optique :
 a- entre 0 et 3.5% : $\text{atome \% } ^{15}\text{N} = 1.116 \times (\text{atome \% } ^{15}\text{Nmes}) - 0.136$
 b- entre 3.5 et 10% : $\text{atome \% } ^{15}\text{N} = 1.170 \times (\text{atome \% } ^{15}\text{Nmes}) - 0.240$

composés extraits de la fraction dissoute. Il est en effet nécessaire de tenir compte de la contamination résultant de la procédure d'extraction. Celle-ci entraîne une dilution de l'enrichissement qui ne peut être mesurée au spectromètre optique. Cette contamination en azote peut par contre être mesurée au spectromètre de masse à partir d'échantillons d'eau de mer épuisée en composé azoté étudié. Un étalonnage entre le spectromètre optique et le spectromètre de masse est donc nécessaire pour mesurer la teneur isotopique absolue de chaque type de composé (Figure III.4), les signaux ^{28}N et ^{29}N des standards mesurés au spectromètre de masse étant alors corrigés de la contamination en azote correspondant à chaque extraction. Dans ces étalonnages, les teneurs isotopiques mesurées ne sont pas corrigées de l'addition du vecteur avant les différentes extractions. Les équations des droites d'étalonnage sont reportées dans le tableau III.1

Elément	Equations	n	r	erreur sur a	erreur sur b
NH_4^+	atome $\%^{15}\text{N} = 1.304 \times \text{atome } \%^{15}\text{N}_{\text{mes}} - 0.205$	8	0.999	± 0.024	± 0.012
NO_2^-	atome $\%^{15}\text{N} = 1.063 \times \text{atome } \%^{15}\text{N}_{\text{mes}} - 0.115$	11	0.998	± 0.017	± 0.037
NO_3^-	atome $\%^{15}\text{N} = 1.304 \times \text{atome } \%^{15}\text{N}_{\text{mes}} - 0.205$	8	0.999	± 0.024	± 0.012

TABLEAU III. 1 Equations des droites d'étalonnage pour la détermination des teneurs isotopiques en azote-15 dans la fraction dissoute pour l'ammonium, les nitrites et les nitrates.

II. 3. 7. Détermination des taux d'absorption et de régénération des éléments azotés

II. 3. 7. 1. Détermination des taux d'absorption

Les taux d'absorption sont calculés à partir de l'équation utilisé par Sheppard (1962) pour les échanges de traceurs entre deux compartiments. Ils sont obtenus par la formule suivante :

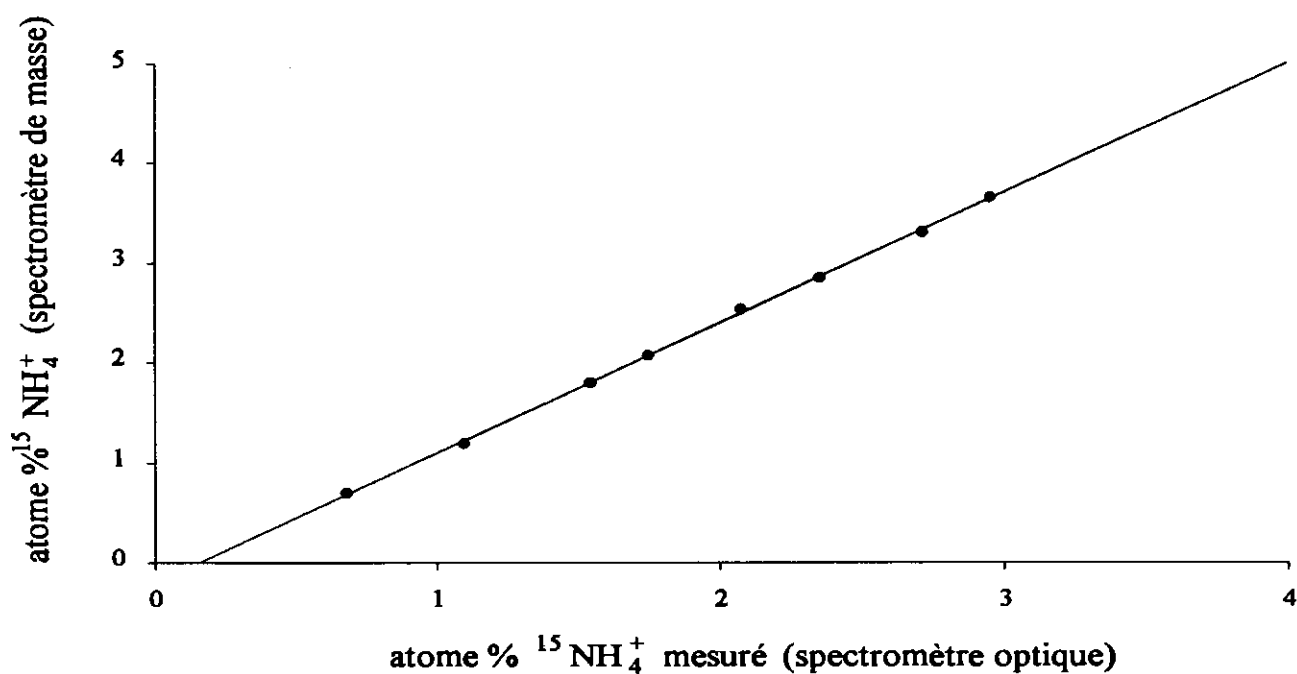


FIGURE III. 4 : Courbe d'étalonnage du spectromètre optique pour l'ammonium extrait de la phase dissoute. La même courbe d'étalonnage a été utilisée pour la détermination des enrichissements en $^{15}\text{NO}_3^-$ dans la fraction dissoute.

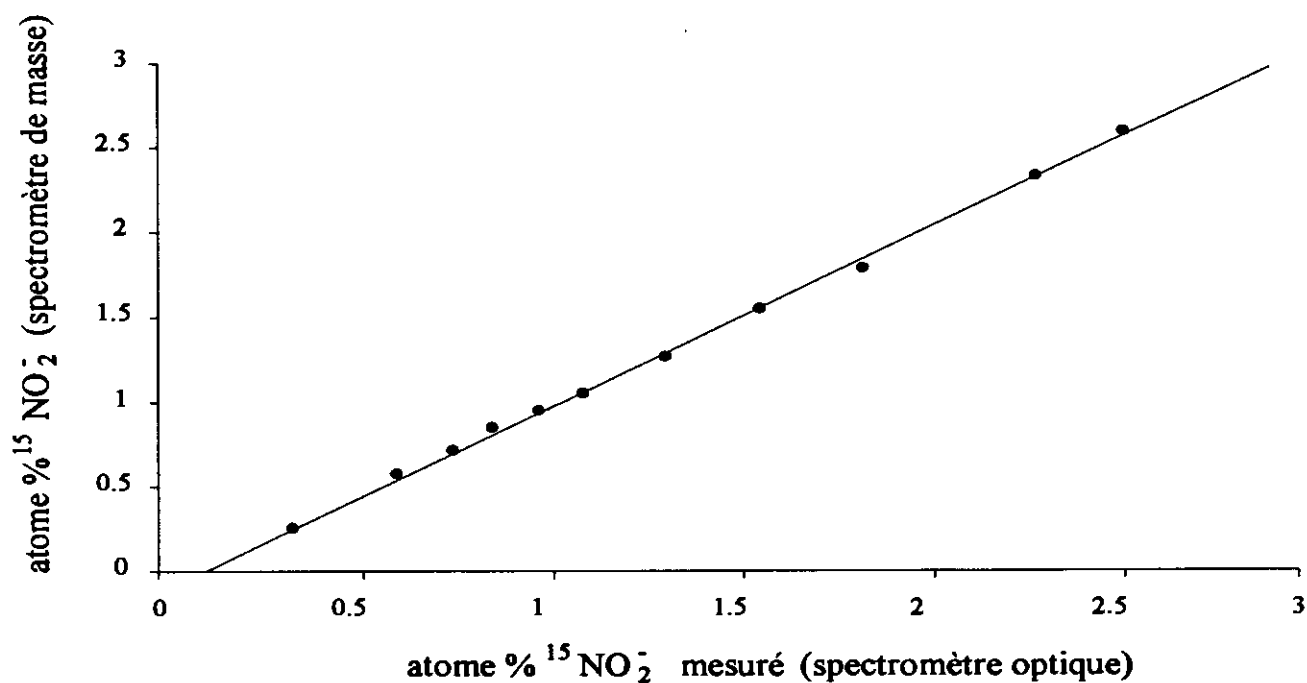


FIGURE III. 5 : Courbe d'étalonnage du spectromètre optique pour les nitrites extraits de la phase dissoute.

$$\rho = \frac{{}^{15}\text{Np} \times \text{Np}}{{}^{15}\text{Nd} \times t} \quad (3)$$

Pour les abréviations utilisées, on se reportera au tableau III.2.

Dans cette équation, ${}^{15}\text{Nd}$ est supposé constant au cours de l'incubation (Dugdale et Wilkerson, 1986).

Les activités d'assimilation sont obtenus à partir de l'équation (4) :

$$V = \frac{\rho}{\text{Chl. a}} \quad (4)$$

Une équation modifiée de l'équation (3) est appliquée dans le cas de l'ammonium lorsque le % atome ^{15}N excès de la fraction dissoute (${}^{15}\text{Nd}$) varie au cours de l'incubation (Glibert *et al.*, 1982c) en raison de la dilution isotopique. Dans ce cas, l'équation devient :

$$\rho = \frac{{}^{15}\text{Np} \times \text{Np}}{{}^{15}\text{Nd} \times t} \quad (5)$$

ou $\overline{{}^{15}\text{Nd}}$ est calculé selon l'équation établie par Laws (1984)

$$\overline{{}^{15}\text{Nd}} = \frac{[{}^{15}\text{Nd}_{(0)} \times \text{Nd}_{(0)}] - [{}^{15}\text{Nd}_{(t)} \times \text{Nd}_{(t)}]}{U \times t} \quad (6)$$

dans laquelle

$$U = \frac{\text{Nd}_{(0)} - \text{Nd}_{(t)}}{t} + R_{\text{NH}_4} \quad (7)$$

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 les valeurs minimales.

Symboles	Définition	Unités
ρ	Taux d'absorption	$\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$
R_{NH_4}	Taux de régénération de l'ammonium	$\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$
R_{NO_2}	Taux de régénération des nitrites	$\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$
R_{NO_3}	Taux de régénération des nitrates	$\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$
$\text{Nd}_{(0)}$	Concentration totale du composé étudié au début de l'incubation	$\mu\text{mol.l}^{-1}$
$\text{Nd}_{(t)}$	Concentration totale du composé étudié à la fin de l'incubation	$\mu\text{mol.l}^{-1}$
N_v	Concentration du vecteur ($^{15}\text{N} + ^{14}\text{N}$)	$\mu\text{mol.l}^{-1}$
$^{15}\text{N}_v$	Concentration en ^{15}N naturel du vecteur (0.361% N_v)	$\mu\text{mol.l}^{-1}$
^{15}Nd	atome % ^{15}N excès dans la fraction dissoute	%
$^{15}\text{Nd}_{(0)}$	atome % ^{15}N excès du composé étudié dans la fraction dissoute au début de l'incubation	%
$^{15}\text{Nd}_{(t)}$	atome % ^{15}N excès du composé étudié dans la fraction dissoute à la fin de l'incubation	%
$\overline{^{15}\text{Nd}}$	% atome ^{15}N excès moyen de la fraction dissoute.	%
^{15}Nn	abondance naturelle en ^{15}N (0.361%)	%
^{15}Ndm	atome % ^{15}N mesuré dans la fraction dissoute après extraction	%
Np	Concentration en azote organique particulaire à la fin de l'incubation	$\mu\text{mol.l}^{-1}$
^{15}Np	atome % ^{15}N excès dans la fraction particulaire à la fin de l'incubation	%
t	Temps d'incubation	h

TABLEAU III . 2 : Signification des abréviations utilisés dans les équations.

III . 7 . 3 . 2 . Détermination des taux de régénération

- Ammonium

Les taux de régénération de l'ammonium sont calculés selon l'équation (8) établie par Laws (1984) :

$$R_{\text{NH}_4} = \frac{[\text{Nd}_{(t)} - \text{Nd}_{(0)}]}{t} \times \frac{\ln[^{15}\text{Nd}_{(t)} / ^{15}\text{Nd}_{(0)}]}{\ln[\text{Nd}_{(0)} / \text{Nd}_{(t)}]} \quad (8)$$

Cette équation est applicable lorsque la concentration en ammonium varie au cours de l'incubation. Lorsque celle-ci reste constante, l'équation simplifiée de Glibert *et al.* (1982c) est utilisée :

$$R_{\text{NH}_4} = \frac{\text{Nd}_{(0)}}{t} \times \ln \left[\frac{{}^{15}\text{Nd}_{(0)}}{{}^{15}\text{Nd}_{(t)}} \right] \quad (9)$$

Dans les équations (8) et (9), le pourcentage atomique en excès du traceur azote-15 (atome % ^{15}N excès ou ^{15}Nd) peut être calculé indirectement à partir du pourcentage atomique mesuré dans la fraction dissoute extraite (atome % $^{15}\text{N}_{\text{mes}}$ ou $^{15}\text{Nd}_{\text{m}}$) en tenant compte de l'azote-14 ajouté comme vecteur (N_v) lors de la procédure d'extraction :

$${}^{15}\text{Nd} = {}^{15}\text{Nd}_{\text{m}} \times \left[\frac{\text{N}_v + \text{Nd}}{\text{Nd}} \right] - \left[\frac{{}^{15}\text{N}_v}{\text{Nd}} \right] - {}^{15}\text{N}_{\text{n}} \quad (10)$$

- Nitrites et nitrates

Les taux de nitrification (R_{NO_2} et R_{NO_3}) sont calculés en appliquant la formule de Laws (1984) :

$$R_{\text{NO}_2(\text{ouNO}_3)} = \frac{[\text{Nd}_{(t)} - \text{Nd}_{(0)}]}{t} \times \frac{\ln [{}^{15}\text{Nd}_{(t)}/{}^{15}\text{Nd}_{(0)}]}{\ln [\text{Nd}_{(0)}/\text{Nd}_{(t)}]} \quad (11)$$

Cette équation (11) est analogue à celle utilisée pour les calculs des taux de régénération de l'ammonium lorsque la concentration varie au cours de l'incubation. Lorsque les concentrations en nitrites ou en nitrates sont constantes au cours de l'incubation, la formule (12) de Glibert *et al.* (1982c) est utilisée :

$$R_{\text{NO}_2(\text{ouNO}_3)} = \frac{\text{Nd}_{(0)}}{t} \times \ln \left[\frac{{}^{15}\text{Nd}_{(0)}}{{}^{15}\text{Nd}_{(t)}} \right] \quad (12)$$

Il est nécessaire, lors de la détermination de l'enrichissement isotopique des nitrites dans la fraction dissoute, de tenir compte d'une part, du nitrite-14 ajouté comme vecteur lors de la procédure d'extraction et d'autre part, du doublement d'azote provenant de la formation du complexe coloré. Le pourcentage atomique en excès du traceur azote-15 (atome % ^{15}N excès ou ^{15}Nd) dans la phase dissoute est alors calculé à partir du pourcentage atomique mesuré dans la fraction dissoute extraite (atome % $^{15}\text{N}_{\text{mes}}$ ou $^{15}\text{N}_{\text{dm}}$) selon l'expression :

$$^{15}\text{Nd} = 2 \times \left\{ ^{15}\text{Nd} \times \left[\frac{\text{Nd} + \text{Nv}}{\text{Nd}} \right] \right\} - \left\{ \frac{^{15}\text{Nv} \cdot 100}{\text{Nd}} \right\} - ^{15}\text{Nn} \quad (13)$$

Dans le cas des nitrates, le pourcentage atomique en excès du traceur ^{15}N dans la phase dissoute est calculé à partir de l'équation (10). La concentration du vecteur (Nv) correspond à la somme des concentrations en nitrites et ammonium présents initialement dans l'échantillon et aux nitrates ($^{14}\text{N-NO}_3^-$) ajoutés lors de la procédure d'extraction.

- Précision des mesures de régénération de l'ammonium, des nitrites et des nitrates

La précision des mesures de régénération de l'ammonium et des nitrites a été testée à partir de 7 échantillons d'eau de mer prélevés d'un même volume d'eau (bouteille Niskin de 30l) et incubés séparément. Les déviations standards, les intervalles de confiance (95%) ainsi que les coefficients de variations sont reportés dans les tableaux III.3 ; III.4 et III.5.

Nd	^{15}Ndm (optique)	^{15}Ndm (masse)	% ^{15}Nd	RNH_4^+ (nmol/l/h)
0.19 ^(a)	1.189	1.345	26.823 ^(b)	
0.16	0.900	0.969	19.514	15.9
0.17	0.932	1.010	19.671	15.9
0.16	0.895	0.962	19.304	16.4
0.16	0.886	0.950	18.926	17.4
0.17	0.929	1.006	19.552	16.3
0.16	0.894	0.961	19.262	16.6
0.16	0.898	0.966	19.430	16.1
	nombre d'échantillons		7	7
	moyenne		19.380	16.4
	déviati on standard		0.245	0.5
	intervalle de confiance (95%)		± 0.227	± 0.5
	coefficient de variati on (%)		1.27	3.20

TABLEAU III . 3 : Précisions des mesures d'enrichissements et des taux de régénération de l'ammonium.
 (a) : concentration en ammonium ($^{15}\text{N}+^{14}\text{N}$) au début de l'incubation
 (b) : enrichissement initial en azote-15

Nd	^{15}Ndm (optique)	^{15}Ndm (masse)	% ^{15}Nd	RNO_2^- (nmol/l/h)
0.40 ^(a)	0.889	0.829	12.580 ^(b)	
0.42	0.877	0.818	11.696	8.6
0.41	0.867	0.806	11.679	8.7
0.40	0.863	0.802	11.834	7.1
0.41	0.868	0.807	11.707	8.4
0.41	0.865	0.804	11.622	9.2
0.42	0.881	0.821	11.806	7.5
0.41	0.868	0.807	11.707	8.4
	nombre d'échantillons		7	
	moyenne		11.721	8.3
	déviati on standard		0.073	0.7
	intervalle de confiance (95%)		± 0.068	± 0.7
	coefficient de variati on (%)		0.63	9.00

TABLEAU III . 4 : Précisions des mesures d'enrichissements et des taux de régénération des nitrites.
 (a) : concentration en nitrites ($^{15}\text{N}+^{14}\text{N}$) au début de l'incubation
 (b) : enrichissement initial en azote-15

Nd	^{15}Ndm (optique)	^{15}Ndm (masse)	% ^{15}Nd	RNO_3^- (nmol/l/h)
1.35 (a)	6.735	8.577	20.383 (b)	
1.400	6.668	8.490	19.736	10.0
1.40	6.645	8.460	19.663	11.2
1.40	6.650	8.467	19.679	10.9
1.40	6.628	8.438	19.609	12.0
1.40	6.642	8.456	19.654	11.3
1.40	6.620	8.427	19.584	12.4
1.40	6.652	8.469	19.685	10.8
	nombre d'échantillons		7	7
	moyenne		19.659	11.3
	déviati on standard		0.050	0.8
	intervalle de confiance (95%)		± 0.046	± 0.7
	coefficient de variati on (%)		0.26	7.07

TABLEAU III . 5 : Précisions des mesures d'enrichissements et des taux de régénération des nitrates.
 (a) : concentration en nitrates ($^{15}\text{N}+^{14}\text{N}$) au début de l'incubation
 (b) : enrichissement initial en azote-15

CHAPITRE IV

CHAPITRE IV**VARIATIONS SAISONNIERES DES CARACTERISTIQUES
PHYSIQUES, CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES
DU SYSTEME HOMOGENE PEU PROFOND****I. CLIMATOLOGIE****I. 1. VARIATIONS DE L'INSOLATION ET DU RAYONNEMENT SOLAIRE**

L'insolation et le rayonnement solaire présentent les mêmes variations au cours du cycle saisonnier (Figure IV.1a et IV.1b). Ils augmentent progressivement du début de l'hiver jusqu'au mois de mai. La période de forte insolation qui s'étend habituellement d'avril à fin août est réduite aux seuls mois de mai et de juin. En automne, l'insolation et la radiation solaire présentent aussi des valeurs inférieures à la moyenne saisonnière habituelle. L'année 1992 est caractérisée par une insolation (322.4 heures) et un rayonnement global (422.5MJ /m²) plus faible que la moyenne obtenue sur 27 ans.

I. 2. VARIATION DE LA TEMPERATURE DE L'AIR

Les températures de l'air suivent sensiblement les mêmes variations que celles observées en moyenne sur une période de 27 ans (Figure IV.1c). Certaines anomalies peuvent cependant être relevées : après le minimum thermique en décembre (4.9°C), la température augmente progressivement jusqu'au mois de mai durant lequel sont observées des valeurs supérieures à celles généralement reportées ($\delta T = 3^\circ\text{C}$). Durant l'été, les températures se maintiennent au-dessus de 15°C avec un maximum de 17.4°C au mois de juillet. L'écart

thermique entre l'été et l'hiver est supérieur de 2.5°C à celui habituellement relevé dans la région. Cet écart est dû aux plus faibles températures hivernales. Au début du mois d'octobre, la température diminue brutalement ($\delta T = 3.3^{\circ}\text{C}$). Elle est voisine de 10°C durant tout l'automne puis chute au mois de décembre, ce qui est inhabituel dans ce secteur où la température diminue généralement progressivement tout au long de l'automne et de l'hiver.

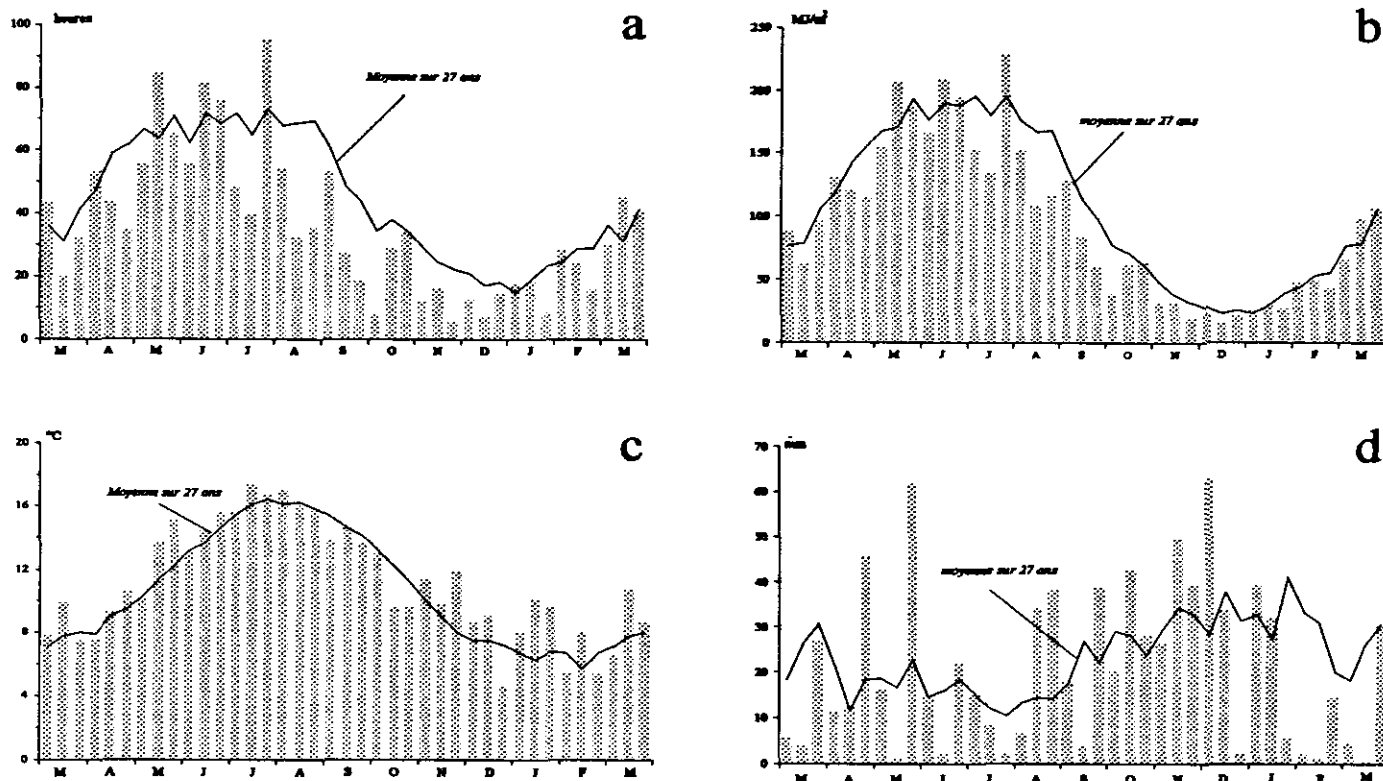


FIGURE IV.1 : Variations saisonnières de l'insolation (a), du rayonnement solaire (b), de la température (c) et des précipitations (d). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes par décennie pour l'année 1992 et 1993. Les traits continus correspondent aux valeurs moyennes par décennie sur 27 ans.

I. 3 . VARIATIONS DE LA PLUVIOSITE

Les variations de la pluviosité mettent en évidence un régime de précipitation différent de celui généralement observé (Figure IV.1d). En hiver et au printemps, les précipitations sont nettement en dessous des moyennes habituelles. Un déficit de pluviosité de 28% est relevé de janvier à juin. A l'inverse, en été et en automne, les précipitations sont

supérieures aux normales saisonnières et correspondent à 55% de la pluviosité annuelle (45% en moyenne). Il existe un déficit d'environ 6.5% de pluviosité sur une base annuelle.

II . CYCLE HYDROLOGIQUE

II . 1 . VARIATIONS DE LA TEMPERATURE

La température ne présente pas de variations sur la verticale lors du cycle saisonnier (Figure IV.2). Le caractère homogène de la colonne d'eau est lié à l'existence de courants de marée intenses et de vents souvent forts qui empêchent l'installation d'une thermocline estivale.

La température augmente progressivement de la fin de l'hiver jusqu'au milieu de l'été. Les eaux demeurent relativement froides en été ($T^{\circ}\text{C} < 16^{\circ}\text{C}$) et l'écart thermique avec l'hiver est réduit ($\delta T \approx 6.5^{\circ}\text{C}$). En automne, elle diminue progressivement pour se maintenir vers 10°C au mois de janvier. La gamme réduite de variations de la température est liée au brassage permanent de la colonne d'eau qui réduit le réchauffement estival.

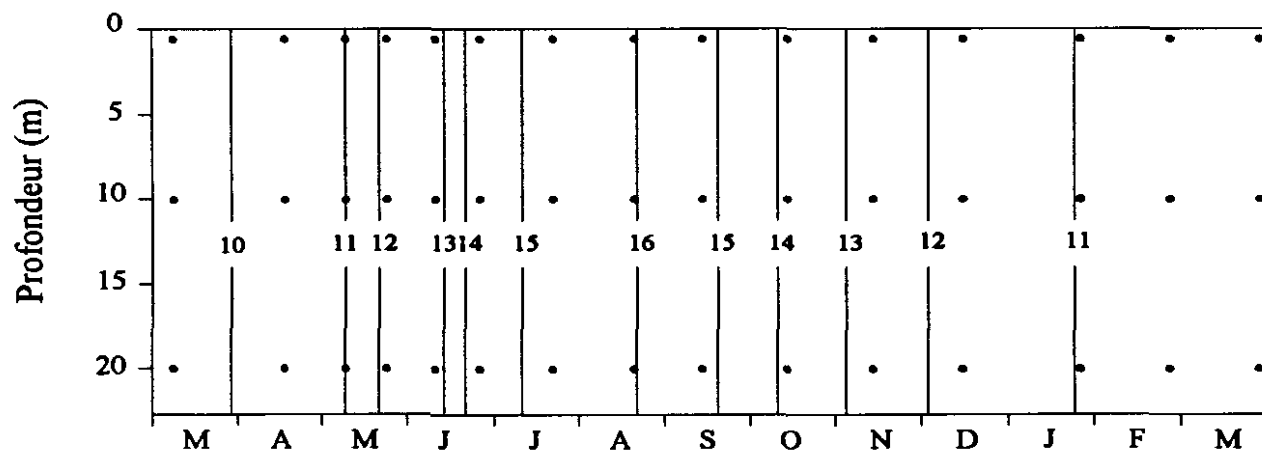


FIGURE IV . 2 : Distribution verticale saisonnière de la température en °C.

II . 2 . VARIATIONS DE LA SALINITE

Les salinités varient de 34.73 à 35.51 P.S.S. (Figure IV.3). Elles sont voisines de 35.5 P.S.S. du mois de mars au mois de novembre ; ces valeurs sont plus élevées que celles habituellement relevées en Manche occidentale (Armstrong *et al.*, 1972) ; elles peuvent refléter une influence plus marquée des eaux atlantiques sur le secteur étudié à cette période. Le maximum de salinité au mois de juillet (35.51 P.S.S.) est décalé de un mois par rapport au maximum thermique. Du mois de novembre au mois de janvier, les salinités chutent de 35.40 à 34.73 P.S.S. Cette diminution importante doit être liée aux précipitations anormalement fortes observées à la fin de l'année 1992 et au début de l'année 1993.

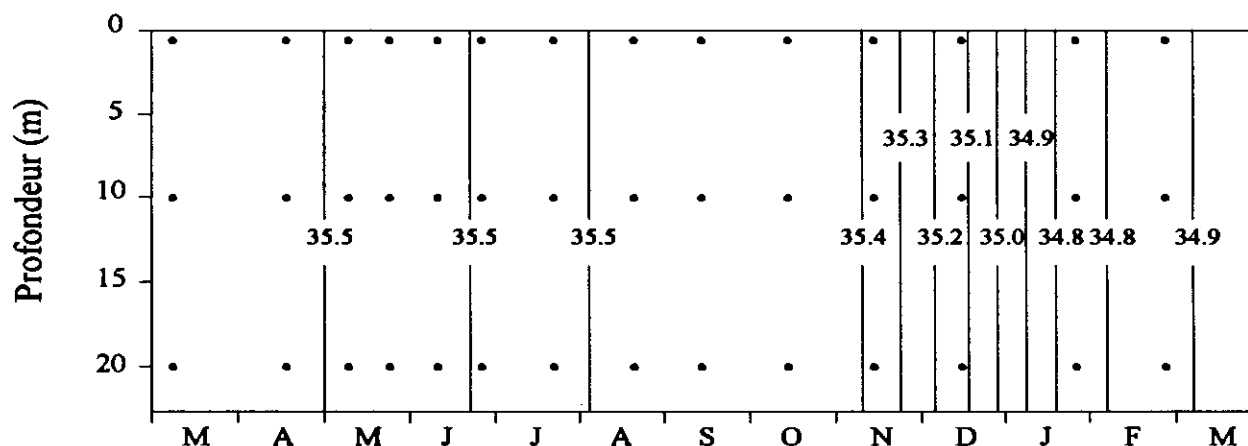


FIGURE IV . 3 : Distribution verticale saisonnière de la salinité en P.S.S..

II . 3 . VARIATIONS DES CONCENTRATIONS EN OXYGENE

La figure IV.4 représente les variations saisonnières des teneurs et des taux de saturation en oxygène. Les concentrations varient de 5.66 à 6.90 ml /l. Elles sont maximales au mois de mai et juin. Les fortes sursaturations à cette époque (115% de sursaturation au mois de mai) coïncident avec le maximum de chlorophylle *a* et témoignent d'une activité importante du phytoplancton. A partir du mois de juin et jusqu'au mois d'octobre, la diminution des concentrations en oxygène dissous est associée à une augmentation de la salinité et de la température de l'eau de mer. Les taux de sursaturation plus faibles à cette période suggèrent également une diminution de l'activité photosynthétique. Dès le mois

d'octobre, les concentrations en oxygène dissous augmentent ; les sous-saturations correspondent probablement une intensification de la reminéralisation.

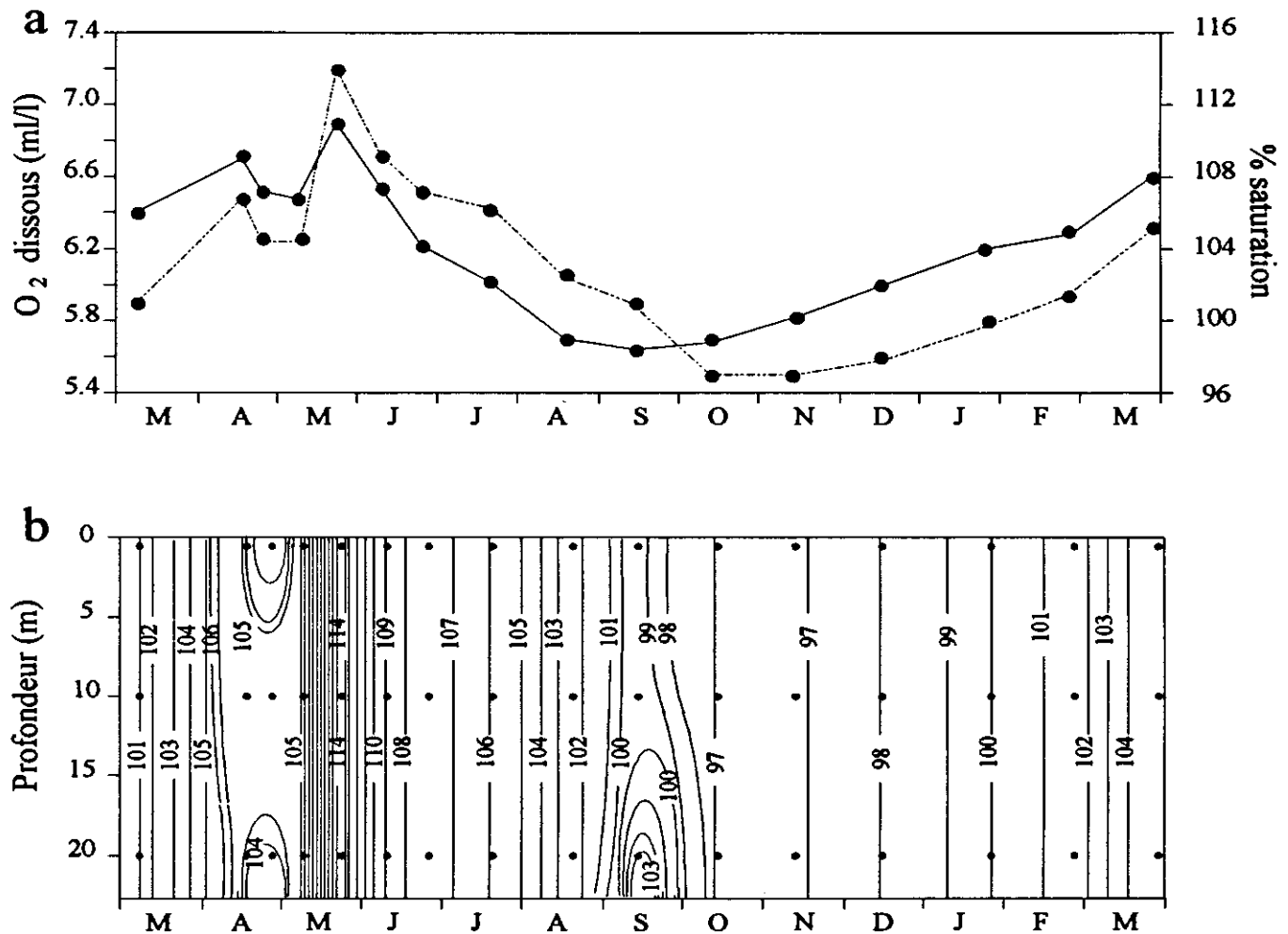


FIGURE IV. 4 : a - Variations saisonnières des concentrations moyennes (en ml/l) (traits pleins) et des pourcentages de saturation en oxygène dissous (en pointillés).
 b- Variations saisonnières de la distribution verticale des taux de saturation en oxygène dissous.

II . 4 . VARIATIONS SAISONNIERES DES CONCENTRATIONS EN ELEMENTS NUTRITIFS

II . 4 . 1 . Variations des nitrates

L'évolution saisonnière des teneurs en nitrates est présentée sur la figure IV.5. Les concentrations varient dans la colonne d'eau de 14.4 à 0.3 $\mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$. A la fin de l'hiver, elles sont relativement faibles (5-6 $\mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$) par rapport à celles généralement observées dans le secteur à cette époque de l'année (Wafar, 1981). La diminution rapide des nitrates à partir du mois d'avril est associée au développement printanier du phytoplancton.

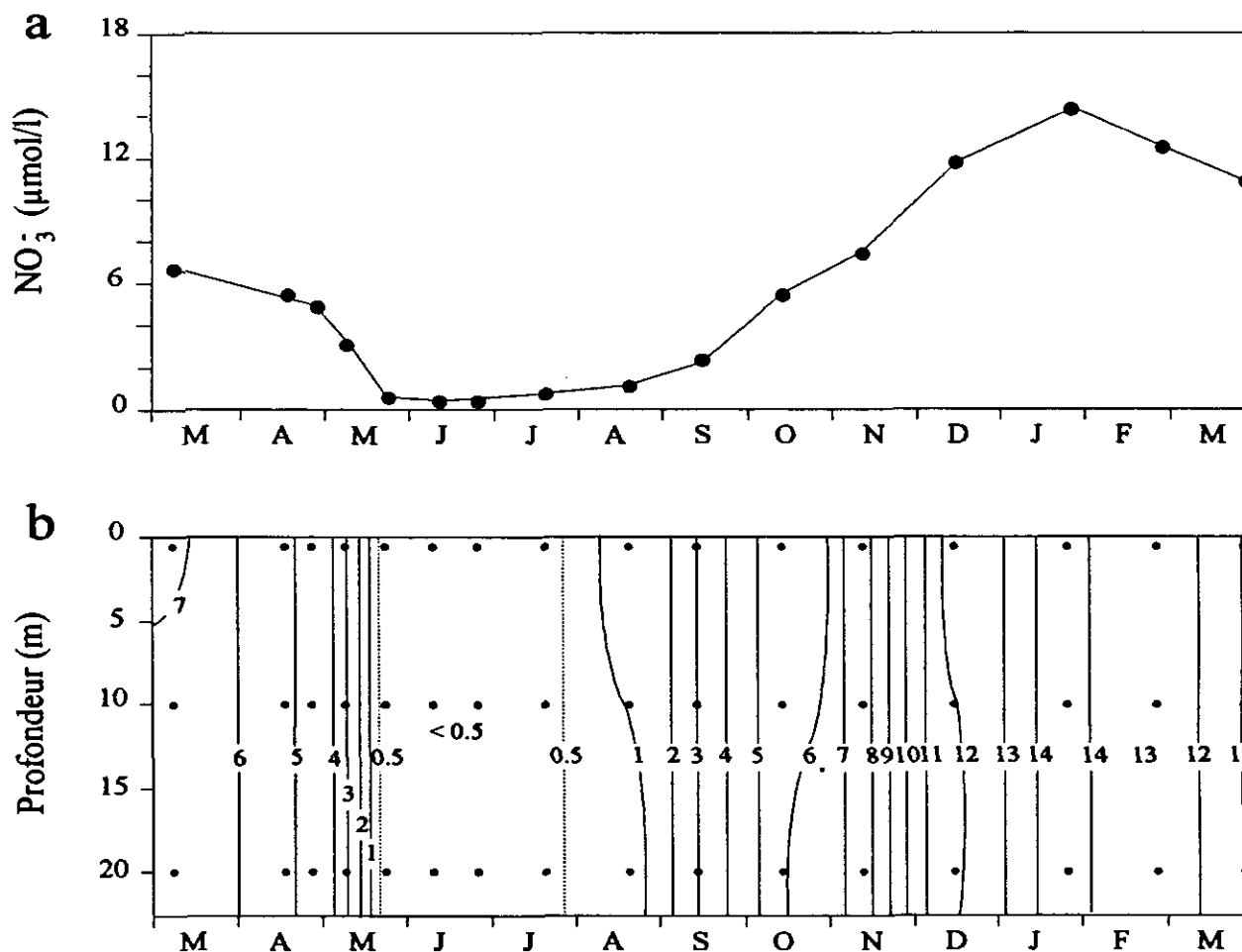


FIGURE IV . 5 : Variations saisonnières des concentrations en nitrates (en $\mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$).
 a- valeurs moyennes sur la colonne d'eau.
 b- distribution verticale

Dès la fin du printemps, le milieu est quasi-épuisé en cet élément ; les concentrations sont inférieures à $0.3 \mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$ à la fin du mois juin et restent faibles durant toute la période estivale. Elles sont, à cette époque, nettement en dessous de celles mesurées dans le domaine brassé profond, où des teneurs comprises entre 0.8 et $4 \mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$ ont été mises en évidence (Wafar *et al.*, 1983 ; Morin *et al.*, 1985 ; Morin *et al.*, 1993). Elles augmentent progressivement à partir du mois de septembre et tendent au cours de l'automne à atteindre les valeurs hivernales. Le maximum au mois de janvier ($14.0 \mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$) coïncide avec le minimum de salinité et traduit l'influence des rivières. Cet effet est habituellement relativement peu marqué : il représente une augmentation de 2 à $4 \mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$ dans le nord de la baie de Morlaix (Riou, 1990). La colonne d'eau est homogène en nitrates tout au long de l'année, excepté en octobre durant lequel une légère accumulation de ce composé est observée en profondeur. Celle-ci doit probablement être associée à une intensification des processus de nitrification à cette époque de l'année.

II. 4. 2. Variations de l'ammonium

Les teneurs en ammonium présentent un cycle original de variations, similaire à celui observé dans le système homogène profond (Wafar *et al.*, 1983, L'Helguen *et al.*, 1993) (Figure IV.6a). Les concentrations sont en quantité mesurable tout au long de l'année ; elles varient de 0.15 et $0.5 \mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$. Les teneurs augmentent du printemps à l'été pour

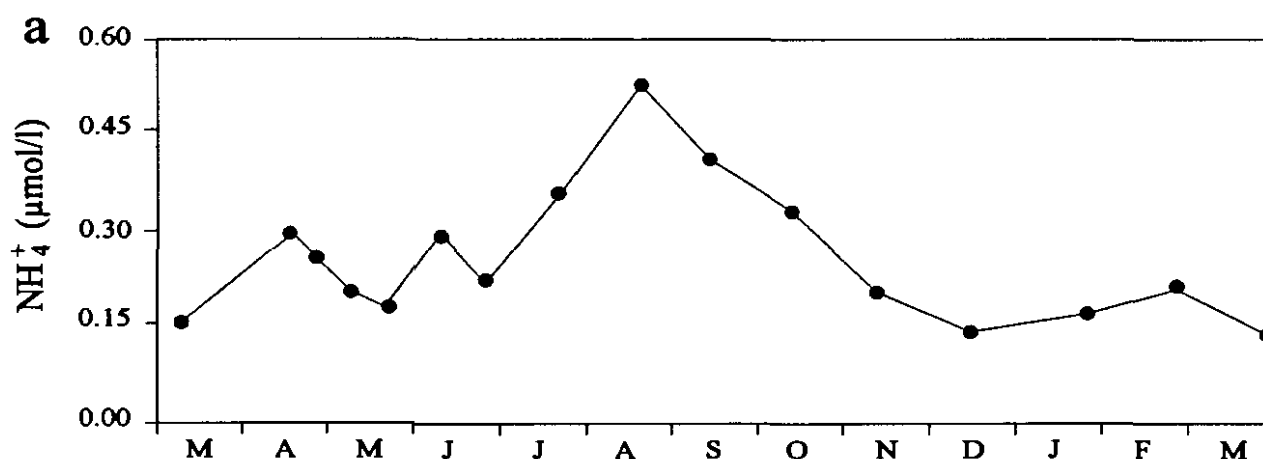


FIGURE IV. 6a : Variations saisonnières des concentrations moyennes en ammonium (en $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$). (valeurs moyennes sur la colonne d'eau)

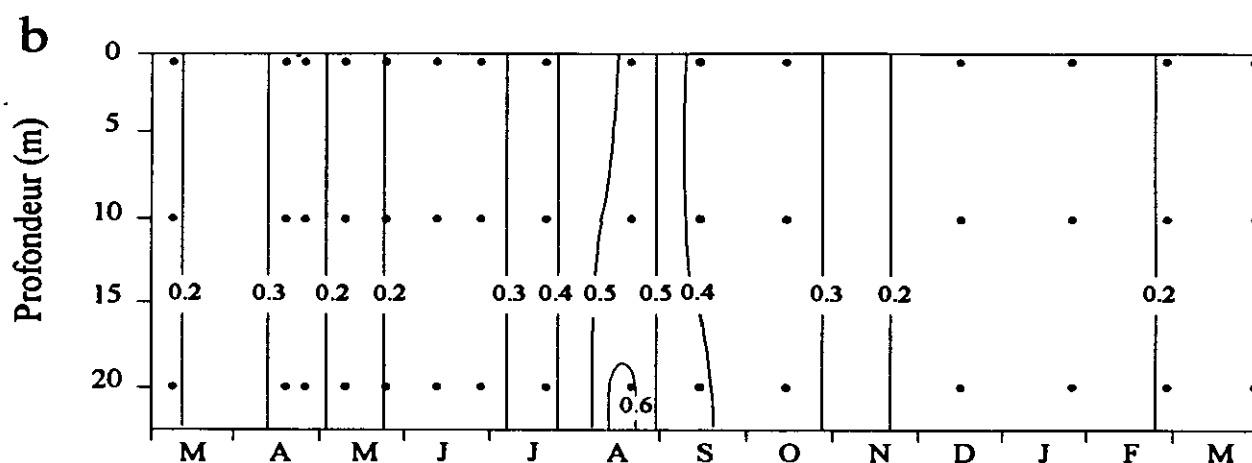


FIGURE IV. 6b : Distribution verticale saisonnière des concentrations en ammonium (en $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$).

atteindre un maximum au mois d'août. Il est à noter cependant qu'à l'inverse du domaine profond, l'accumulation de l'ammonium n'est pas associée au maximum de chlorophylle *a*. Les teneurs en ammonium diminuent progressivement à la fin de l'été et sont identiques à celles relevées au début de l'hiver précédent au mois de décembre. Les concentrations en ammonium sont réparties uniformément sur toute la colonne d'eau pratiquement toute l'année (Figure IV.6b).

II. 4. 3. Variations des nitrites

Les concentrations en nitrites varient du seuil de détection à $1.05 \mu\text{mol NO}_2^- / \text{l}$ (Figure V.7) et sont en quantité mesurable tout au long de l'année, excepté au mois de juin. Le cycle saisonnier est caractérisé par deux maxima d'inégale importance. Le premier, peu marqué ($0.15 \mu\text{mol NO}_2^- / \text{l}$), est observé au début du mois de mai. Le second, en octobre, est beaucoup plus élevé ($1.05 \mu\text{mol NO}_2^- / \text{l}$ en octobre). L'accumulation des nitrites en automne coïncide avec une diminution de l'ammonium et précède l'augmentation plus lente des concentrations en nitrates. L'apparition successive des maxima d'ammonium, de nitrites, puis de nitrates traduit les différentes étapes et la position intermédiaire du nitrite dans les processus de nitrification. Les nitrites sont répartis uniformément sur toute la colonne d'eau durant tout le cycle annuel.

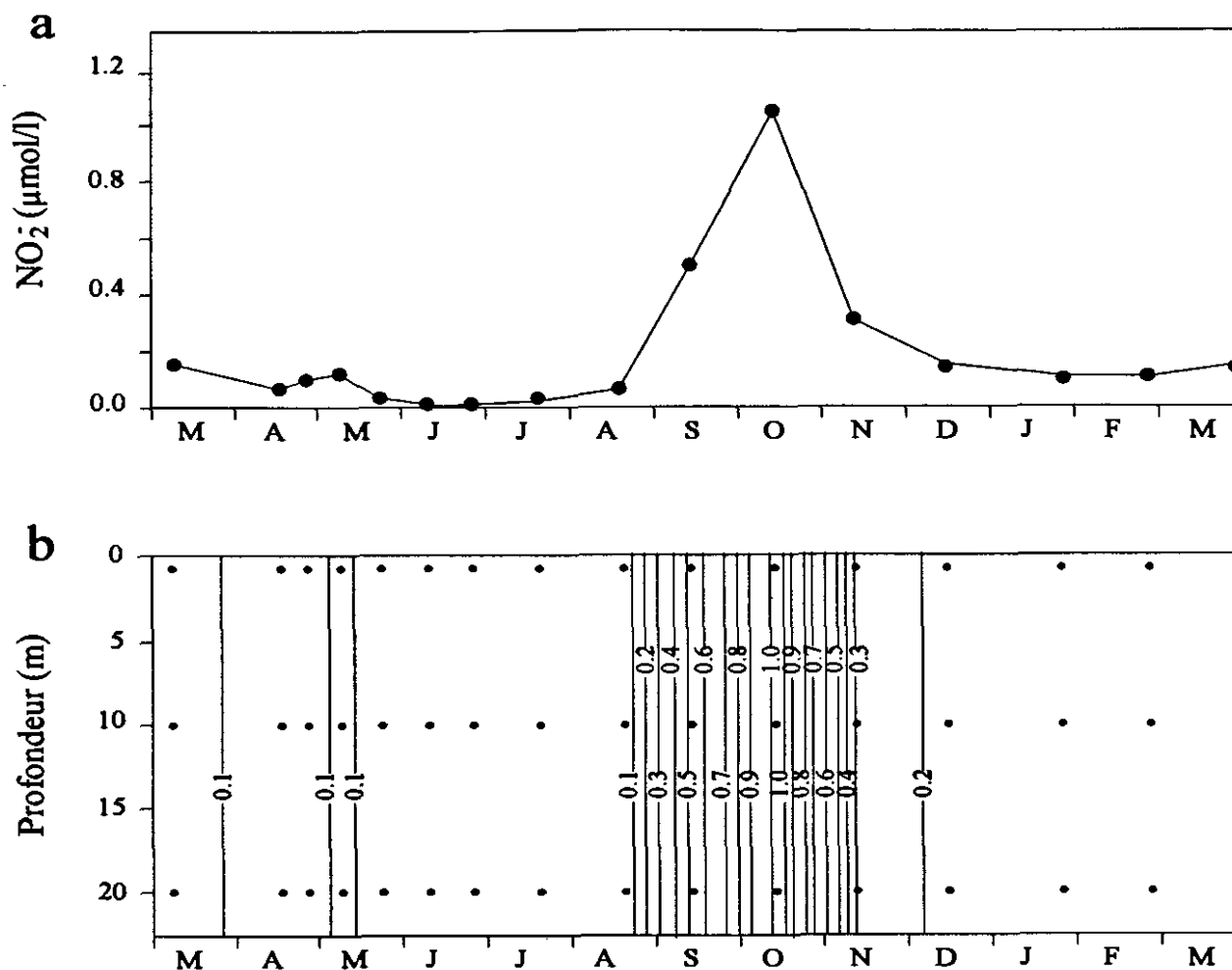


FIGURE IV. 7 : Variations saisonnières des concentrations en nitrites (en $\mu\text{mol NO}_2^- / \text{l}$).
 a- valeurs moyennes sur la colonne d'eau
 b- distribution verticale

II . 4 . 4 . Variations de l'urée

Les variations saisonnières de l'urée sont comparables à celles de l'ammonium (Figure IV.8). Les concentrations sont relativement faibles et varient de 0.02 à 0.28 $\mu\text{mol N-urée} / \text{l}$. Elles sont inférieures à celles observées habituellement dans les systèmes côtiers (Sharp, 1983). En hiver et au début du printemps, les teneurs sont voisines de 0.10 $\mu\text{mol N-urée} / \text{l}$; elles augmentent au printemps, d'abord lentement, puis plus rapidement à partir du mois de juillet. Les plus fortes concentrations sont relevées au mois d'août. Après une nette décroissance au mois de septembre, les teneurs en urée augmentent à nouveau jusqu'au mois

d'octobre (0.22 $\mu\text{mol N-urée/l}$). Elles diminuent ensuite progressivement durant tout l'automne.

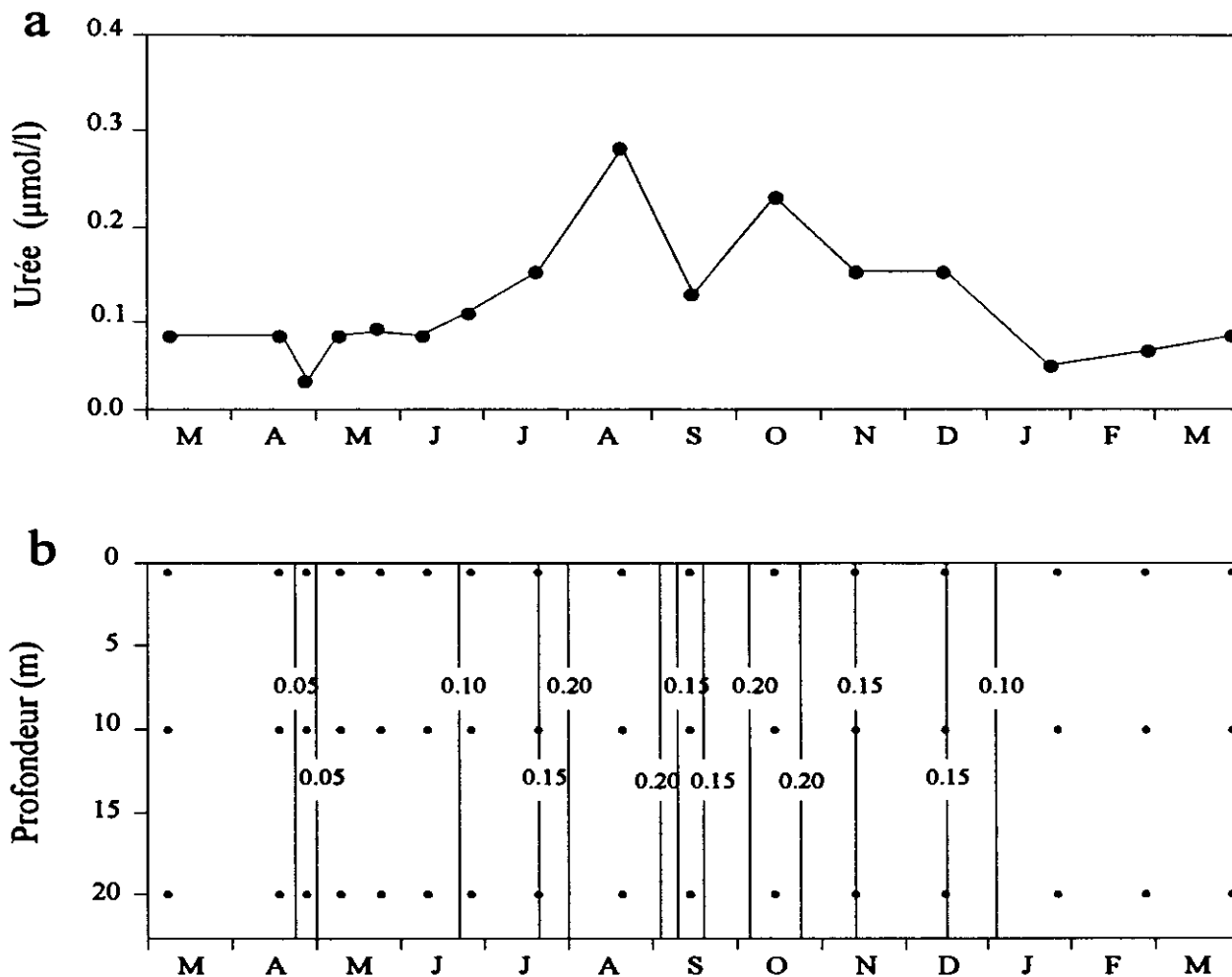


FIGURE IV. 8 : Variations saisonnières des concentration en urée (en $\mu\text{mol N-urée/l}$).
 a- valeurs moyennes sur la colonne d'eau
 b-distribution verticale

II. 4. 5. Variations des silicates

Le cycle annuel des silicates présente des variations saisonnières comparables à celles des nitrates (Figure IV.9). Les concentrations varient de 0.8 à 5.9 $\mu\text{mol Si(OH)}_4/\text{l}$. Elles sont élevées en hiver ; une diminution marquée des teneurs est observée du mois de

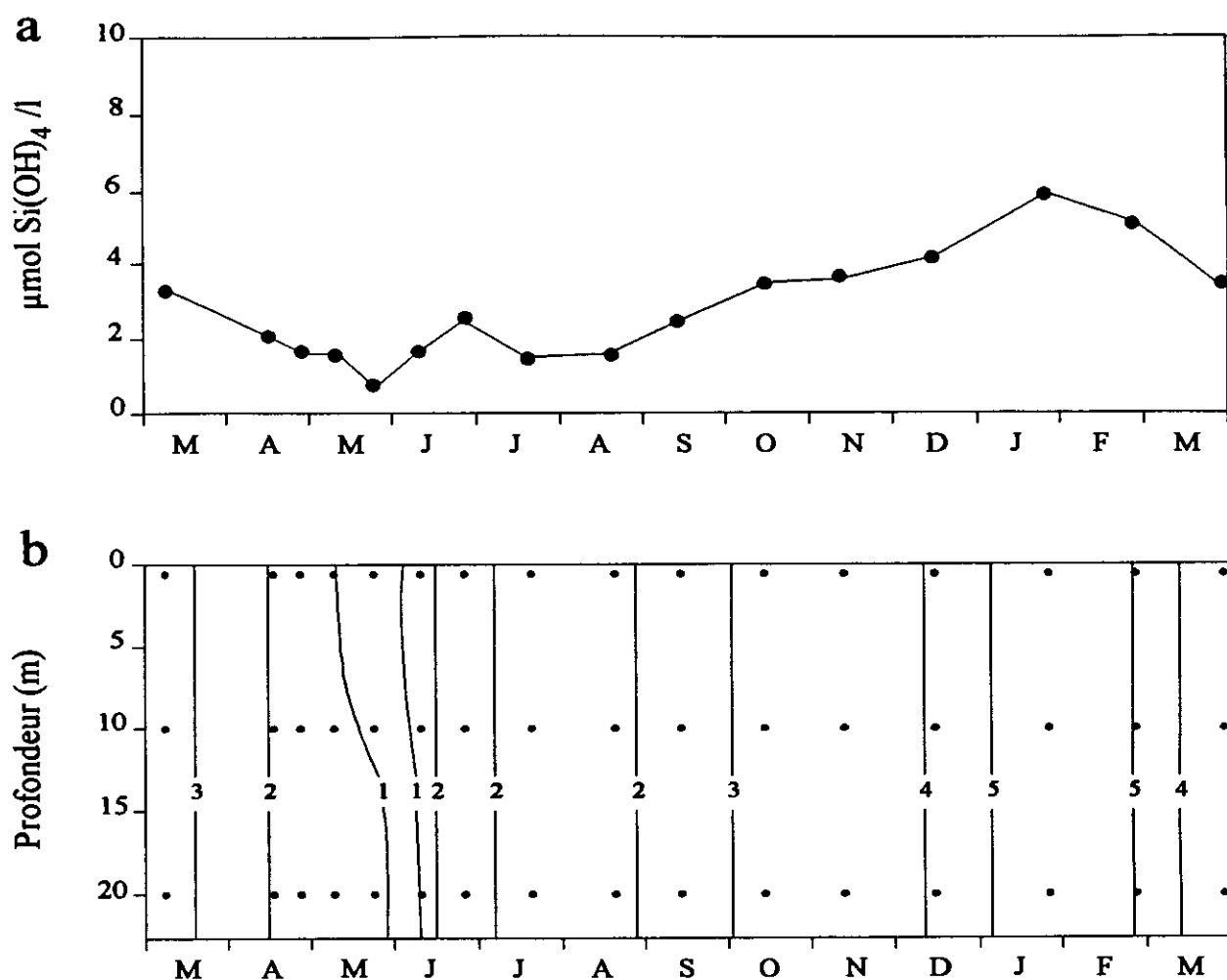


FIGURE IV. 9 : Variations saisonnières des concentrations en silicates (en $\mu\text{mol Si(OH)}_4 / \text{l}$).
 a- valeurs moyennes dans la colonne d'eau
 b- distribution verticale

janvier au mois d'avril. Cette chute des concentrations (de 3.5 à 0.8 $\mu\text{mol Si(OH)}_4 / \text{l}$) est attribuable à une utilisation particulièrement rapide de la silice par les diatomées. Ces espèces, dont les densités sont maximales au printemps dans la baie de Morlaix (Grall, 1972, nos résultats), utilisent en effet la silice en forte proportion pour leur croissance (Paasche, 1973). Les teneurs observées en été (entre 1 et 2 $\mu\text{mol Si(OH)}_4 / \text{l}$) sont relativement élevées et n'introduisent probablement pas de limitation dans le développement du phytoplancton. A partir du mois de septembre, les concentrations augmentent dans la colonne d'eau. Cette accumulation doit correspondre à la régénération de ce composé. Elle est aussi liée en hiver à un apport de silice par les rivières (Wafar, 1981). La distribution verticale de la silice est

identique de la surface au fond, excepté à la fin du mois de mai durant lequel des plus fortes concentrations sont observées en profondeur.

II . 4 . 6 . Variations des phosphates

Les concentrations en phosphates sont comprises entre 0.09 et 0.52 $\mu\text{mol PO}_4^{3-} / \text{l}$. Les variations saisonnières (Figure IV.10) présentent les mêmes caractéristiques que celles des nitrates. Les valeurs maximales sont observées en hiver. Elles

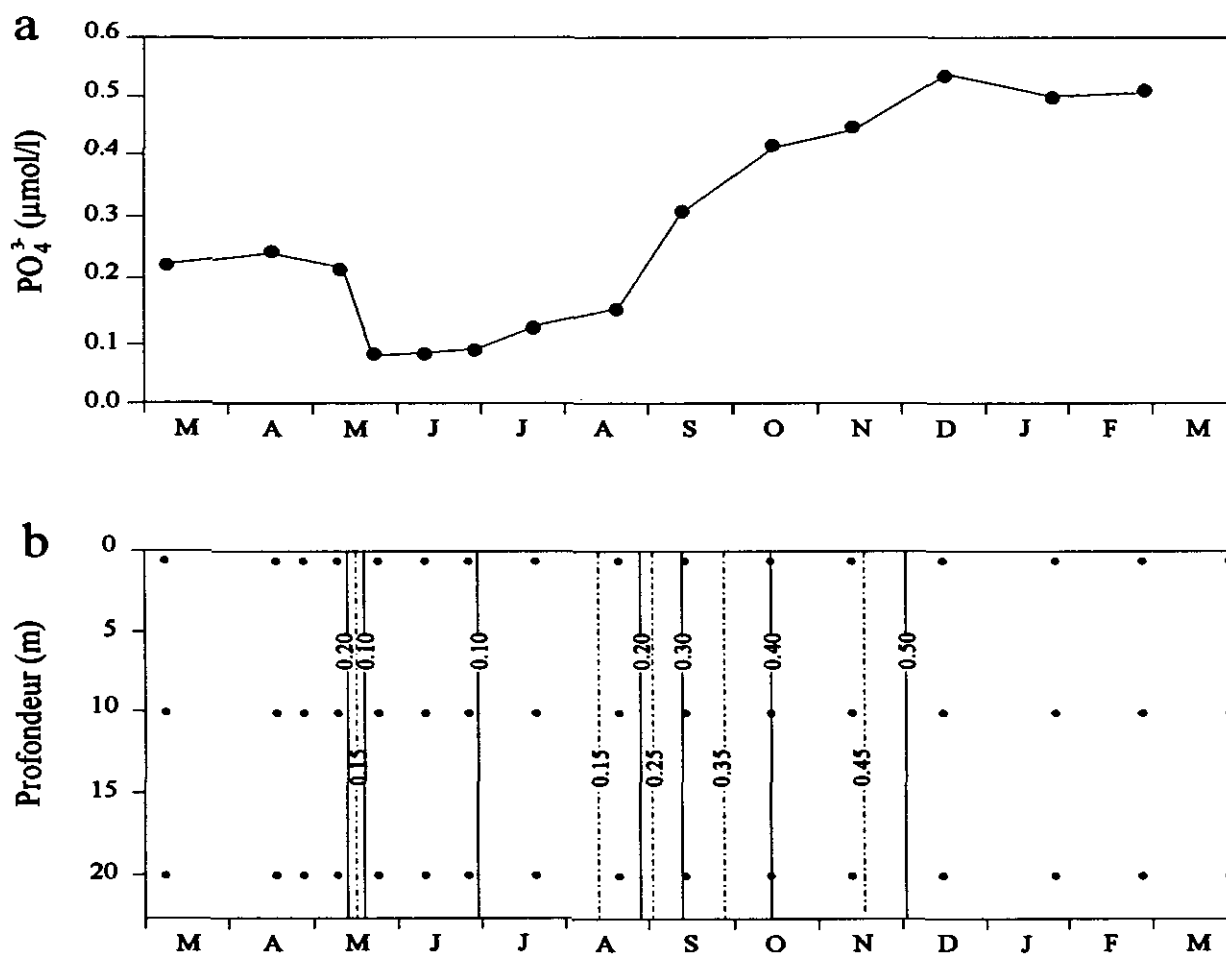


FIGURE IV . 10 : Variations saisonnières des concentrations en phosphate (en $\mu\text{mol PO}_4^{3-} / \text{l}$).
a- valeurs moyennes sur la colonne d'eau
b- distribution verticale

sont conformes à celles mesurées par Armstrong *et al.* (1972) qui mentionnent des concentrations maximales de 0.25 à 0.50 $\mu\text{mol PO}_4^{3-}/\text{l}$. Dès le mois d'avril, les concentrations en phosphates diminuent rapidement pour atteindre la teneur minimale annuelle de 0.09 $\mu\text{mol PO}_4^{3-}/\text{l}$ à la fin du mois de mai. Cette diminution importante des concentrations doit être associée, comme pour les nitrates, au développement printanier du phytoplancton. Les teneurs en phosphates se maintiennent durant la période estivale à des teneurs supérieures à 0.10 $\mu\text{mol PO}_4^{3-}/\text{l}$ et ne doivent pas limiter la croissance du phytoplancton. A la fin de l'été et durant tout l'automne, elles augmentent d'abord progressivement, puis de manière nettement plus marquée. L'accumulation de ce composé correspond à une régénération importante des phosphates dans la colonne d'eau (Wafar, 1981). Elle peut aussi être liée à la libération du phosphore dissous adsorbé sur les particules et/ou à un apport de phosphates par les rivières.

II . 5 . VARIATIONS SAISONNIERES DE LA CHLOROPHYLLE *a*, DE L'AZOTE ORGANIQUE PARTICULAIRE ET DES POPULATIONS PLANCTONIQUES

II . 5 . 1 . Variations de la chlorophylle *a* ; répartition par classe de taille

L'évolution saisonnière de la chlorophylle *a* est présentée sur la figure IV.11. Les concentrations en chlorophylle *a* sont faibles et varient de 0.2 à 2.8 $\mu\text{g}/\text{l}$. Elles sont réparties de manière uniforme de la surface au fond et représentent, lorsqu'elles sont intégrées sur l'ensemble de la colonne d'eau, une biomasse phytoplanctonique relativement importante (29 mg/m^2 en moyenne). Le cycle annuel est caractérisé par deux maxima d'inégale importance. Le premier maximum bien marqué (2.8 $\mu\text{g}/\text{l}$) est relevé au mois de mai et traduit la floraison printanière du phytoplancton ; le second, nettement plus faible (1.5 $\mu\text{g}/\text{l}$) est observée durant toute la période estivale. Aux autres époques de l'année, les concentrations sont inférieures à 1 $\mu\text{g}/\text{l}$. Les variations de la chlorophylle *a* au printemps sont voisines de celles observées en régime stratifié ; en été, par contre, elles sont similaires à celles relevées dans le système homogène profond (Wafar *et al.*, 1983 ; L'Helguen *et al.*, 1993).

Les teneurs en chlorophylle *a* dans les différentes classes de taille étudiées sont présentées sur la figure IV.12. Les teneurs associées au microplancton (200 - 15 μm) varient au cours de l'année de 0.02 à 0.88 $\mu\text{g}/\text{l}$. Elles représentent 28 % de la biomasse phytoplanctonique totale. Les plus fortes biomasses dans cette classe de taille sont relevées au printemps (0.42 $\mu\text{g}/\text{l}$) et en été (0.45 $\mu\text{g}/\text{l}$). Elles correspondent respectivement à 29 et

34 % de la biomasse autotrophe. En automne et en hiver, seulement 29 et 19 % de la biomasse totale est attribuée à cette fraction. Les concentrations en chlorophylle *a* associées au nanoplancton (15 - 1 μm) varient au cours de l'année de 0.15 à 1.19 $\mu\text{g/l}$. Avec 50 % des teneurs en chlorophylle *a* attribuées en moyenne à cette fraction, cette classe de taille constitue la part la plus importante de la biomasse. Elle représente en hiver, au printemps, en été et en automne, respectivement 54, 53, 46 et 45 % de la biomasse phytoplanctonique. Les teneurs en chlorophylle *a*, mesurées dans la fraction picoplanctonique (< 1 μm), sont très faibles durant toute l'année (de 0.05 à 0.37 $\mu\text{g/l}$). Elles constituent cependant près de un quart de la teneur totale en chlorophylle *a*. Les concentrations sont maximales au printemps

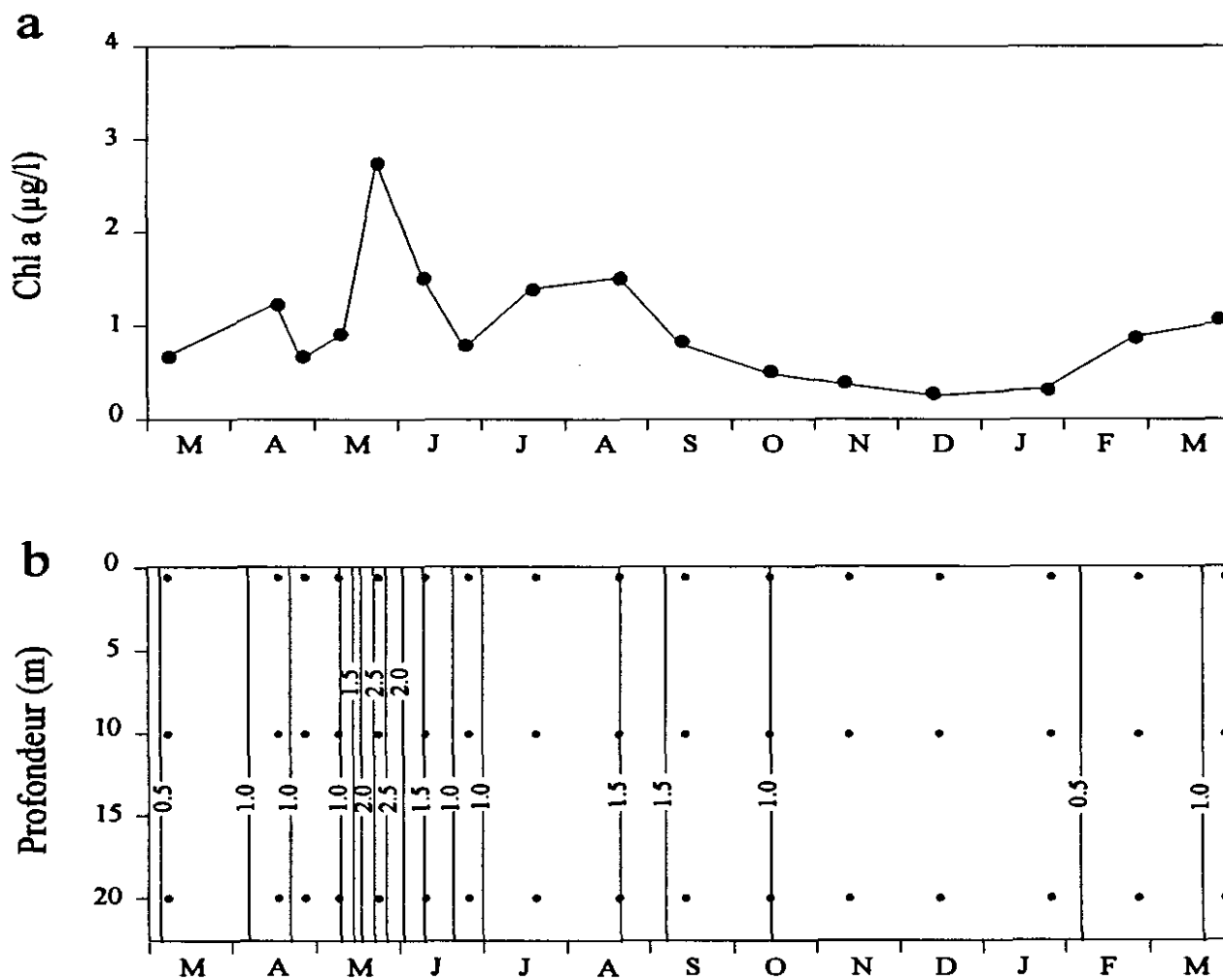


FIGURE IV. 11 : Variations saisonnières de la chlorophylle *a* (en $\mu\text{g/l}$).
 a- valeurs moyennes sur la colonne d'eau
 b- distribution verticale

(0.28 $\mu\text{g/l}$) et en été (0.26 $\mu\text{g/l}$) ; elles représentent respectivement 18 et 20 % de la biomasse phytoplanctonique. En automne et en hiver, les teneurs en chlorophylle a dans la fraction $< 1 \mu\text{m}$ sont inférieures à 0.15 $\mu\text{g/l}$. Malgré ces faibles teneurs, le picoplancton contribue, en hiver, de manière plus importante que le microplancton à la biomasse phytoplanctonique totale.

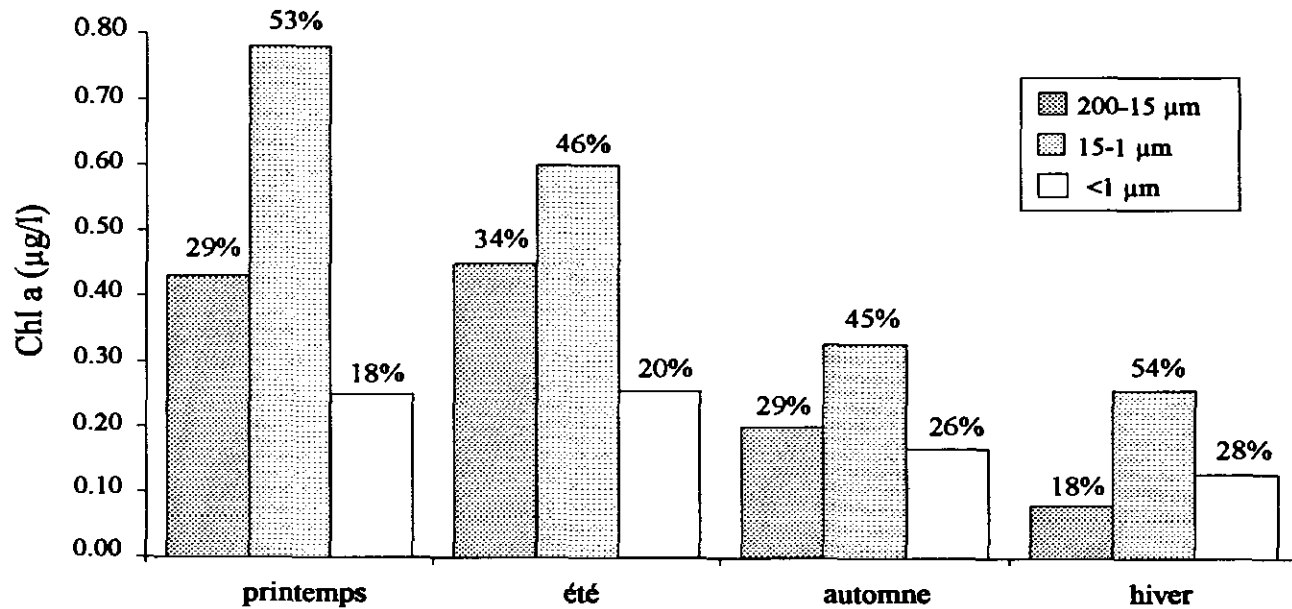


FIGURE IV.12 : Variations saisonnières des teneurs en chlorophylle a (en $\mu\text{g/l}$) pour les différentes classes de taille.

II. 5. 2. Succession des espèces planctoniques

Les variations saisonnières de l'abondance des diatomées, des flagellés et des ciliés sont représentées sur la figure IV 13. Les flagellés sont les plus abondants toute l'année et atteignent en moyenne $130 \cdot 10^3$ cellules $/\text{l}$. Ils représentent 85 % de la biomasse totale et sont répartis à 32 % dans la fraction 200 - 15 μm et à 68 % dans la fraction $< 15 \mu\text{m}$. En période hivernale, les flagellés sont peu nombreux ($< 40 \cdot 10^3$ cellules $/\text{l}$). Ils augmentent dès le début du printemps pour atteindre une densité maximale de $250 \cdot 10^3$ cellules $/\text{l}$ en avril. Un second maximum plus étendu, mais moins marqué ($200 \cdot 10^3$ cellules $/\text{l}$ environ), est observé de la fin du mois de mai au mois de juillet. Il est associé au maximum estival de

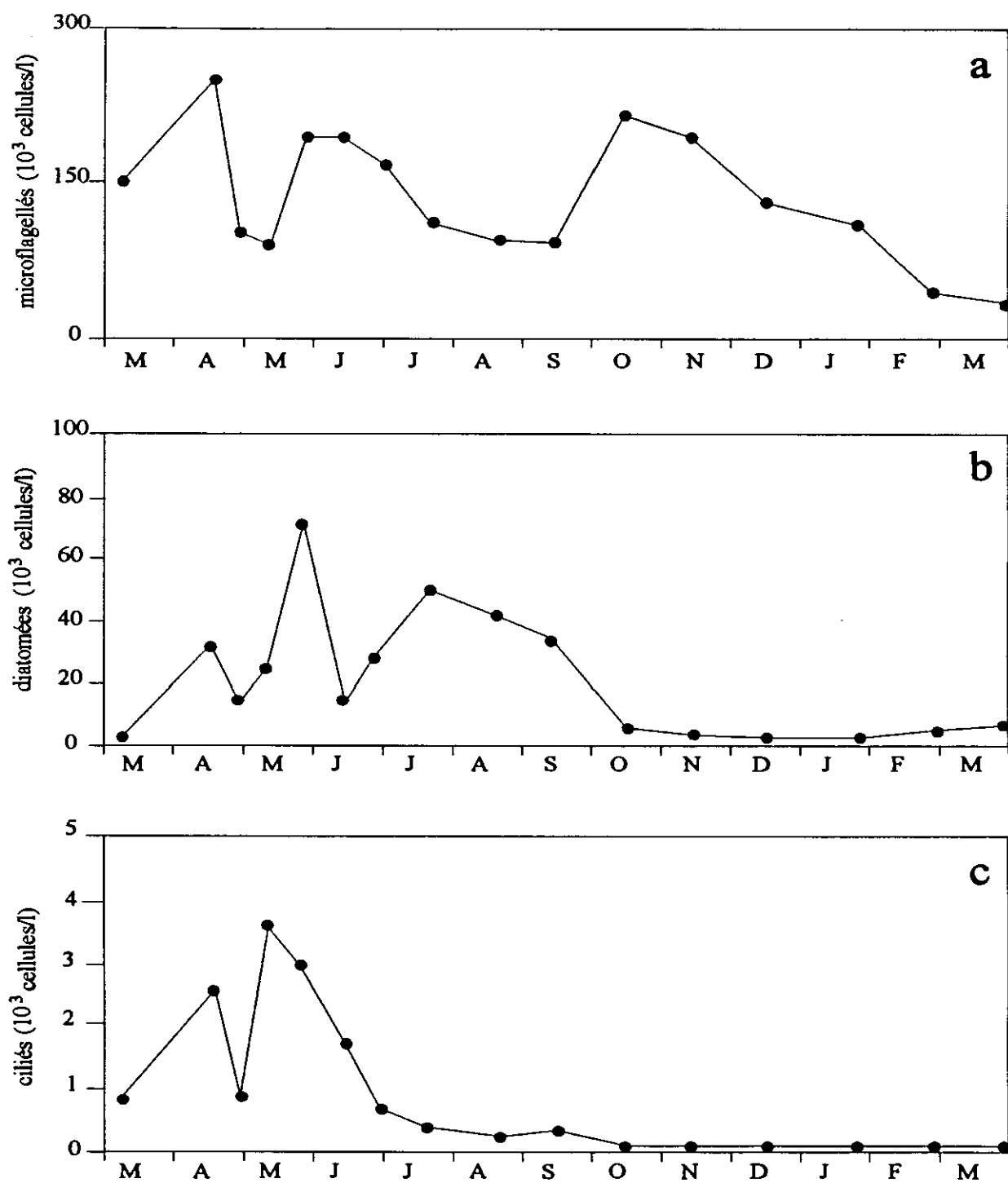


FIGURE IV. 13 : Variations saisonnières des densités de microflagellés (a), de diatomées (b) et de ciliés (c).

chlorophylle *a*. Au cours de l'été et jusqu'au début de l'automne, leur nombre diminue. Ils sont alors dans leur quasi-totalité inclus dans la fraction $< 15 \mu\text{m}$ (près de 90 %). En automne, des densités voisines de $200 \cdot 10^3$ cellules/l sont relevées ; les faibles teneurs en chlorophylle *a* observées à cette époque traduisent probablement une prédominance d'organismes hétérotrophes.

Les diatomées représentent en moyenne lors du cycle saisonnier $21 \cdot 10^3$ cellules/l. Elles sont réparties à 59 % dans la fraction microplanctonique et à 41 % dans la fraction nanoplanctonique. Le cycle annuel est caractérisé par trois maxima qui coïncident chacun avec un maximum de chlorophylle *a*. En hiver, les diatomées sont peu nombreuses ($< 6 \cdot 10^3$ cellules/l) et sont représentées par des espèces du genre *Thalassiosira* et par quelques espèces d'origine benthique et à chaînes courtes telles que *Skeletonema costatum* ou *Paralia sulcata*. En avril, *Thalassiosira rotula* compose la quasi-totalité de la population phytoplanctonique. Ces petites diatomées, à multiplication présumée rapide, atteignent leur densité maximale à cette époque ($25 \cdot 10^3$ cellules/l). Des espèces du genre *Plagiogramma* commencent également à apparaître ($3 \cdot 10^3$ cellules/l). A la fin du mois de mai, une deuxième floraison est observée avec la succession d'espèces telles que *Thalassiosira fallax*, *Nitzschia sp* mais surtout *Rhizosolenia delicatula* (près de $40 \cdot 10^3$ cellules/l). En juillet-août, *Rhizosolenia delicatula* est de nouveau l'espèce dominante. Déjà présente au mois de mai en nombre plus important, cette espèce est accompagnée durant toute la période estivale de poussées de *Chaetoceros*, de *Leptocylindrus danicus* et de *Rhizosolenia stolterfothi*. Dès octobre, les diatomées sont en faible quantité dans la colonne d'eau, seules persistent les espèces déjà observées en hiver.

Les ciliés sont peu nombreux dans le domaine brassé peu profond de la Manche occidentale. Ils représentent en moyenne sur l'année moins de 10^3 cellules/l et sont répartis pour 64% dans la fraction 200-15 μm et pour 36% dans celle inférieure à 15 μm . De fortes densités de ciliés sont observées au printemps (80 % des ciliés observés au cours de l'année). Deux maxima peuvent être mis en évidence à cette période : le premier est relevé au courant du mois d'avril ($2.5 \cdot 10^3$ cellules/l), le second plus important ($3.7 \cdot 10^3$ cellules/l) est atteint à la fin du mois de mai. Ces deux maxima concordent avec des fortes densités de flagellés.

II . 5 . 3 . Variations de l'azote organique particulaire ; relation avec la chlorophylle *a*

Les teneurs en azote organique particulaire (NOP) varient de 0.90 à 3.33 $\mu\text{atg/l}$ (Figure IV.14). Les concentrations les plus fortes sont relevées à la fin du mois

de mai ($3.33 \mu\text{atg/l}$) en période de développement actif du phytoplancton. A la fin du printemps, les concentrations en NOP diminuent progressivement. A partir du mois de septembre et durant toute la période hivernale, elles se maintiennent à des concentrations de l'ordre de $1.30 \mu\text{atg/l}$.

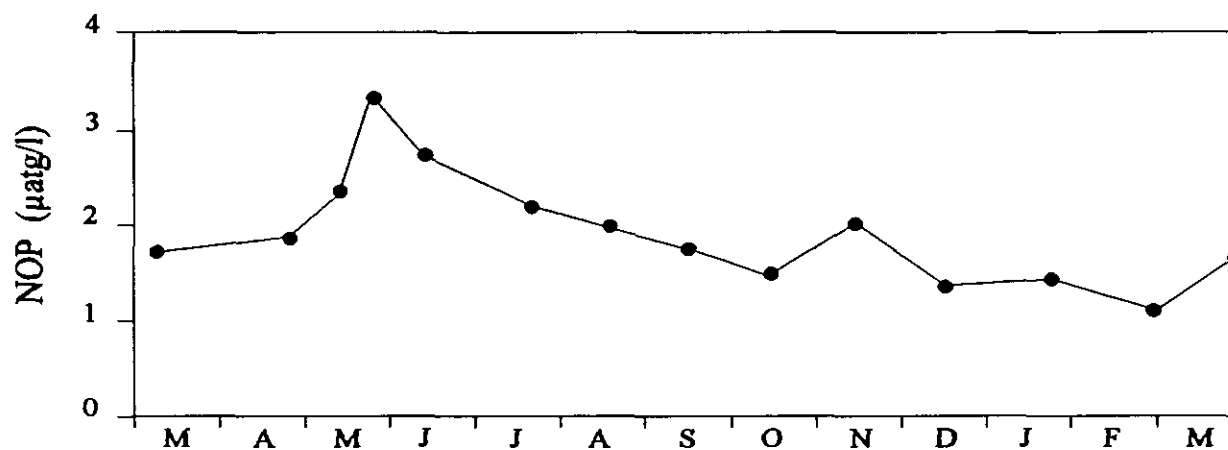


FIGURE IV. 14 : Variations saisonnières des teneurs moyennes en azote organique particulaire (en $\mu\text{atg/l}$).

Le rapport entre les concentrations NOP et la chlorophylle a est relativement élevé tout au long de l'année (Figure IV.15). Durant la période de développement du phytoplancton (printemps-été), il est voisin de 1.5 et est nettement plus élevé que le rapport moyen déterminé pour le phytoplancton (environ 1,0 ; Strickland, 1969). Ceci traduit vraisemblablement la présence d'une fraction importante d'espèces non phytoplanctoniques (nanoflagellés hétérotrophes, bactéries). Les rapports élevés en automne et en hiver ($> 3,0$ entre octobre et février) montrent qu'à cette époque, une forte proportion d'azote particulaire est probablement de nature détritique.

Les concentrations en azote organique particulaire sont corrélées significativement avec les teneurs en chlorophylle a pour la communauté planctonique totale ainsi que pour les fractions inférieures à 15 et 1 μm (Figure IV.16). La pente de la droite de régression correspondant à la fraction $< 200 \mu\text{m}$ ($a = 0.77$) est plus faible que celles correspondant aux deux autres fractions ($a = 1.23$ pour la fraction $< 15\mu\text{m}$ et $a = 3.67$ pour la fraction $< 1\mu\text{m}$). Ce résultat traduit vraisemblablement l'existence d'un nombre plus important d'organismes non phytoplanctoniques (organismes hétérotrophes) dans les plus petites fractions et/ou le fait que les cellules phytoplanctoniques de petite taille ont une teneur plus faible en chlorophylle a que les cellules de grande taille. De telles observations ont déjà été mentionnées par Probyn (1985) et L'Helguen et al. (1993).

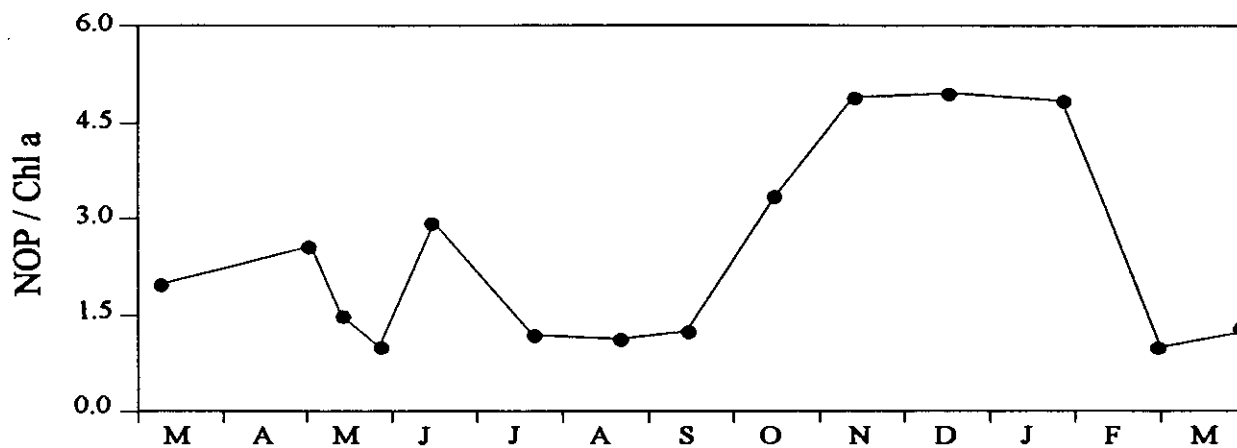


FIGURE IV. 15 : Variations saisonnières du rapport entre les teneurs en azote organique particulaire (en $\mu\text{atg/l}$) et les concentrations en chlorophylle a (en $\mu\text{g/l}$). (valeurs moyennes sur la colonne d'eau)

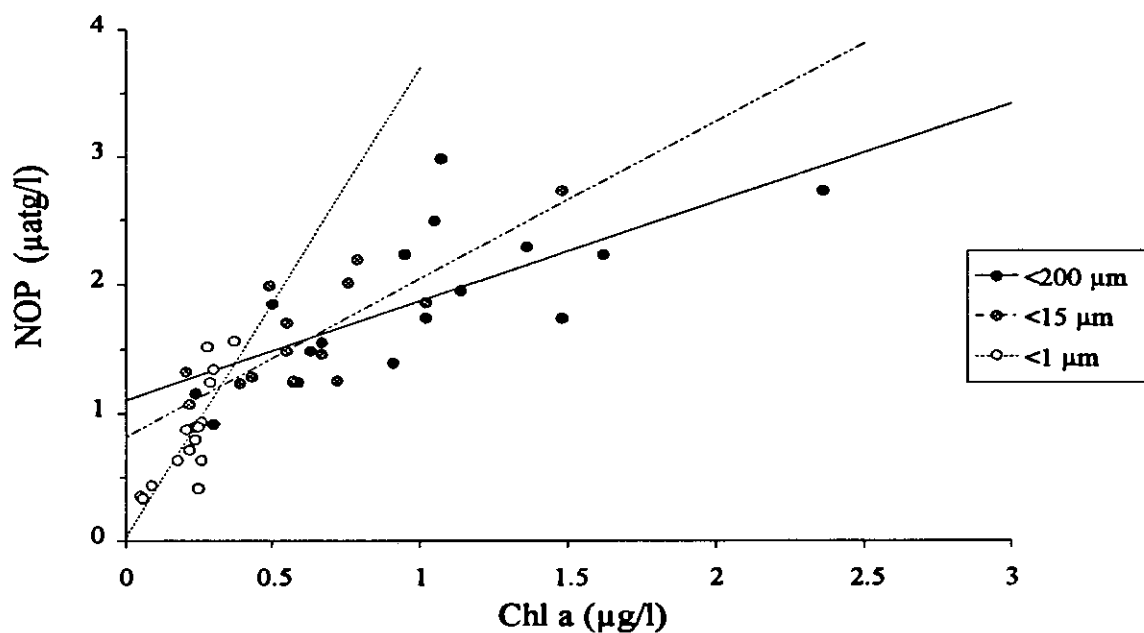


FIGURE IV. 16 : Variations des teneurs en azote organique particulaire en fonction des concentrations en chlorophylle a pour les classes de taille < 200 μm (cercles noirs), < 15 μm (cercles gris) et < 1 μm (cercles blancs).

$<200\mu\text{m} : \text{NOP} = 0.77 \times \text{Chl a} + 1.10$ (n = 16 ; r = 0.70 ; P < 0.01)
 $<15\mu\text{m} : \text{NOP} = 1.23 \times \text{Chl a} + 0.81$ (n = 16 ; r = 0.81 . P < 0.01)
 $<1\mu\text{m} : \text{NOP} = 3.67 \times \text{Chl a} + 0.03$ (n = 16 ; r = 0.82 ; P < 0.01)

CHAPITRE V

CHAPITRE V**ABSORPTION DES COMPOSES AZOTES****I. VARIATIONS SAISONNIERES DES TAUX D'ABSORPTION DE L'AZOTE ;
CONTRIBUTION DES DIFFERENTS COMPOSES AZOTES A LA NUTRITION
DU PHYTOPLANCTON****I. 1. VARIATIONS SAISONNIERES DE L'ABSORPTION DES DIFFERENTS
COMPOSES AZOTES**

Les variations saisonnières des taux d'absorption absolus (ρNH_4^+ , ρNO_3^- , ρNO_2^- et $\rho\text{Urée}$) déterminés à la profondeur correspondant à 50% de la lumière incidente, sont présentées sur la figure V.1. Les taux d'absorption montrent des variations marquées au cours du cycle annuel.

Les taux d'absorption des nitrates varient de 0.0003 à 0.0547 $\mu\text{mol NO}_3^- / \text{l/h}$ (Figure V.1a). En hiver, les taux sont faibles (de 0.0014 à 0.0037 $\mu\text{mol NO}_3^- / \text{l/h}$). Ils augmentent dès le début du printemps. Le maximum d'absorption est observé à la fin du mois de mai ; il correspond au maximum de chlorophylle *a*. Après la poussée printanière, l'absorption décroît rapidement : Les taux sont réduits au cours de la période estivale (entre 0.0054 et 0.0147 $\mu\text{mol NO}_3^- / \text{l/h}$) et coïncident avec des faibles teneurs en nitrates dans la colonne d'eau. En automne, les nitrates sont peu assimilés (0.0036 $\mu\text{mol NO}_3^- / \text{l/h}$ en moyenne). Les taux d'absorption des nitrates sont parmi les plus bas reportés dans la littérature pour les zones côtières (Tableau V.1). Ils sont toutefois supérieurs à ceux obtenus par Glibert *et al.* (1982a) et Sahlsten (1988), respectivement dans des eaux côtières du sud-est des Etats-Unis (Vineyard Sound) et de Suède (Kattegat). Le cycle d'absorption

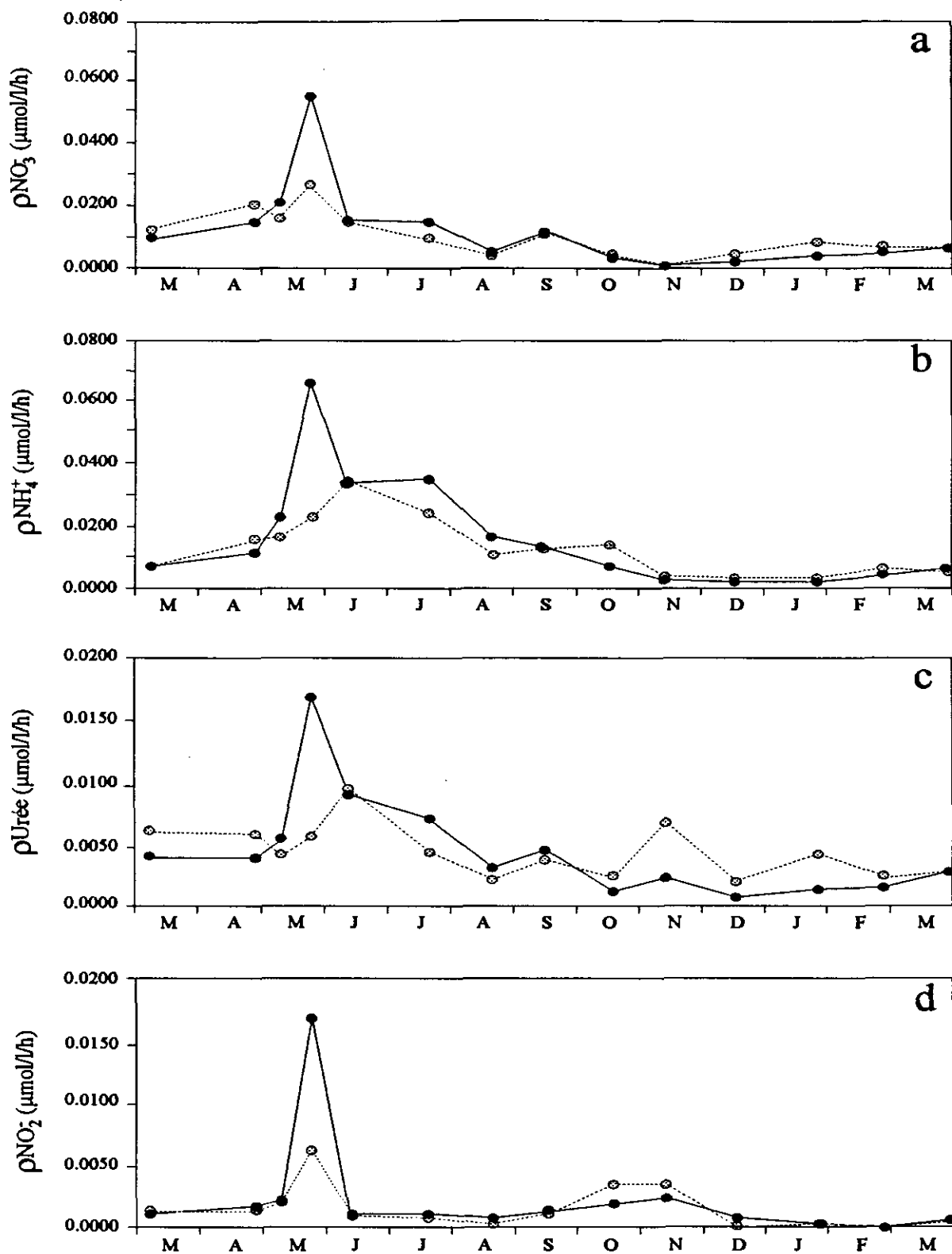


FIGURE V. 1 : Variations saisonnières des taux d'absorption de la communauté planctonique totale (< 200 μm) exprimés en $\mu\text{mol N/l/h}$. En pointillés, sont représentées les activités d'assimilation (en $\mu\text{mol N}/\mu\text{g chl a/h}$).

se différencie nettement de celui du système homogène profond : le maximum qui caractérise la période estivale (L'Helguen *et al.*, 1993) n'est pas observé. Le cycle d'absorption est plutôt voisin de ceux des systèmes côtiers où se met en place une thermocline saisonnière et qui sont caractérisés par un maximum printanier (Paasche et Kristiansen, 1982a ; Sahlsten *et al.*, 1988 ; Kanda *et al.*, 1990).

L'absorption de l'ammonium est comprise entre 0.0013 et 0.0683 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l} / \text{h}$ (Figure V.1b). Les taux d'absorption sont faibles en hiver (de 0.0013 à 0.0031 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l} / \text{h}$). Ils augmentent progressivement dès la fin du mois de mars, puis de manière nettement plus marquée à partir de la fin du mois d'avril. Ils atteignent leur maximum au mois de mai et se maintiennent au mois de juin et juillet à des taux élevés (0.0350 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l} / \text{h}$ en moyenne). Ils diminuent à partir du mois d'août ; au mois de novembre, ils sont comparables à ceux observés lors de la période hivernale. Les taux d'absorption de l'ammonium sont faibles comparés à ceux habituellement relevés dans la littérature (Tableau V.1). Des taux plus élevés ont en particulier été mesurés dans les eaux brassées de la baie de Narragansett par Furnas (1983), à la fois au printemps et en été. En période estivale, ils sont par contre 5 à 10 fois supérieurs aux taux mesurés à la même période dans les eaux stratifiées adjacentes de la mer d'Iroise (GREPMA, 1988). Un résultat similaire a été obtenu par Harrison et Wood (1988) sur le plateau continental du nord-est des Etats Unis.

L'urée est peu utilisée au cours de l'année par la communauté planctonique (Figure V.1c). Les taux d'absorption sont compris entre 0.0006 et 0.0166 $\mu\text{mol N-urée} / \text{l} / \text{h}$. Leurs variations saisonnières sont similaires à celles de l'ammonium. Elles présentent en particulier un maximum marqué au mois de mai. Les taux d'absorption de l'urée sont très variables selon les systèmes (Tableau V.1). Ils sont, dans notre cas, voisins de ceux obtenus dans des eaux côtières stratifiées de Suède (baie de Laholm, Sahlsten *et al.*, 1988). Ils sont par contre inférieurs à ceux reportés pour le domaine brassé de la baie de Narragansett (Furnas, 1983).

Les nitrites sont assimilés durant toute l'année à des taux très faibles ; les taux d'absorption sont compris entre 0 et 0.0169 $\mu\text{mol NO}_2^- / \text{l} / \text{h}$ (Figure V.1d). Le maximum est atteint au printemps. En été, l'absorption est réduite ; ceci correspond à un épuisement de ce composé dans la colonne d'eau. Un second maximum d'absorption (0.0018 $\mu\text{mol NO}_2^- / \text{l} / \text{h}$) est relevé en automne ; il est nettement moins intense que celui observé au printemps et coïncide avec l'accumulation des nitrites dans la colonne d'eau. Peu d'études se sont intéressées aux variations saisonnières des taux d'absorption des nitrites qui représentent généralement une composante peu significative de l'absorption totale.

Zone d'étude	NO ₃ ⁻		NH ₄ ⁺		Urée		NO ₂ ⁻		Auteurs
	conc.	ρ	conc.	ρ	conc.	ρ	conc.	ρ	
Baie de New York, Etats Unis	0-14	0-0.048	0.3-11	0.010-0.850					Garside, 1981
Vineyard Sound, Massachusetts	0-2	0-0.022	0-0.6	0-0.100					Glibert et al., 1982a
Fjord d'Oslo, Norvège	0-19	0-0.265	0.3-27	1-0.402					Paasche et Kristiansen, 1982a
					0-10	0-0.233			Kristiansen, 1983
Baie de Narragansett, Rhode Island	0-10	0-0.307	0-14	0.007-0.744	0-3.5	0-0.266			Furnas, 1983
Bassin de Bedford, Nouvelle Ecosse	0-10	0-0.285	0-4	0.030-0.413					La Roche, 1983
Estuaire de Carmans, Long Island	0-80	0-7.240	0-16	0-7.590	0-5	0-0.600			Carpenter et Dunham, 1985
Plateau continental d'Ecosse, Nouvelle Ecosse	0.1-7	0-0.063	0-1.2	0-0.053					Cochlan, 1986
Estuaire Delaware, Etats-Unis	0-155	0-0.100	0-68	0.013-0.280					Pennock, 1987
Laholm Bay, Suède	0-8.5	0.002-0.082	0-0.3	0.002-0.027	0-0.4	0.002-0.023			Salsheten et al., 1988
Baie de Auke, Alaska	0-27	0-0.026	0-5	0-0.055					Kanda et al., 1990
Baie de Chesapeake, Etats-Unis	0-60	0-0.1660	0-30	0.004-0.743			0-4	0-0.816	Horrigan et al., 1990
Plume de la baie de Chesapeake, Etats-Unis	0.1-7	0.002-0.560	0-1	0.001-0.850	0.1-2.5	0.008-0.670	0-7	0.001-0.140	Glibert et Garside, 1992
Manche Occidentale, France	0.8-12	0.001-0.048	0-0.8	0.001-0.041	0-0.2	0.001-0.015	0.1-0.8	0-0.014	L'Helguen, 1991
NW Mer Méditerranée, France	0-1	0-0.0008	0-0.3	0.001-0.010					Selmer et al., 1993
Manche Occidentale, France	0.3-14	0-0.055	0.1-0.5	0.001-0.068	0-0.3	0.001-0.017	0-1	0-0.017	nos travaux

TABLEAU V. 1 : Concentrations (en μmol N/l) et taux d'absorption des composés azotés (en μmol N/l/h) obtenus lors d'un cycle saisonnier dans des écosystèmes différents.

I. 2. VARIATIONS SAISONNIERES DE L'ABSORPTION AZOTEE TOTALE

L'absorption des différents composés azotés varie de 0.0033 à 1.565 $\mu\text{mol N/l/h}$ (Figure V.2). Les taux sont faibles et peu variables au cours de la période hivernale (Tableau V.2). Ils augmentent dès le début du printemps et atteignent un maximum très marqué à la fin du mois de mai. En été, les taux varient entre 0.0272 et 0.0600 $\mu\text{mol N/l/h}$. Des valeurs comparables à celles de l'hiver sont relevées dès le mois d'octobre.

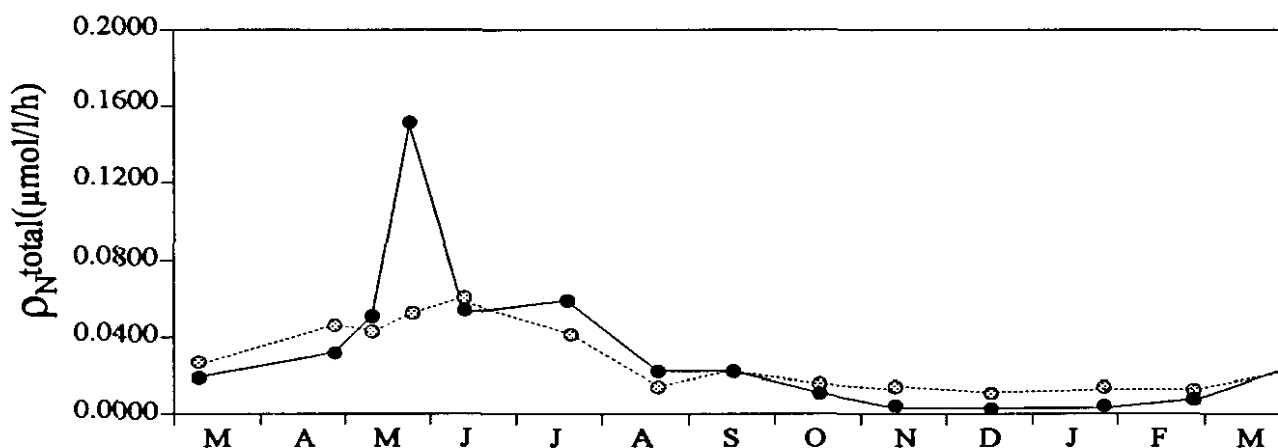


FIGURE V. 2 : Variations saisonnières des taux d'absorption de l'azote de la communauté planctonique totale (< 200 μm) exprimés en $\mu\text{mol N/l/h}$. En pointillés, sont représentées les activités d'assimilation de l'azote.

Le cycle saisonnier de l'absorption de l'azote est nettement différent de celui observé dans le système homogène profond qui est caractérisé par un maximum d'absorption en période estivale (L'Helguen *et al.*, 1995). Il est similaire, du moins au printemps, à ceux qui décrits en régime stratifié, présentent un maximum printanier (Sahlsten *et al.*, 1988 ; Pettersson, 1991). L'absorption de l'azote, faible en période estivale dans le système stratifié, présente la particularité dans le domaine brassé peu profond, de demeurer relativement élevée. Ceci correspond à une utilisation toujours importante d'azote régénéré, principalement sous forme d'ammonium.

Les taux d'absorption spécifiques de l'azote sont représentés par le rapport ρ_N / NOP . L'utilisation de l'azote organique particulaire comme indicateur de la biomasse présente, lorsque les teneurs en azote détritique sont importantes, l'inconvénient de sous-

estimer l'activité. En raison du brassage des masses d'eaux qui accentue la remise en suspension de l'azote particulaire détritique, nous avons préféré utiliser le rapport $\rho_N / \text{Chl } a$ comme indice de l'activité. Les activités d'assimilation de l'azote total varient de 0.0122 à 0.0611 $\mu\text{mol} / \mu\text{g Chl } a / \text{h}$. Elles sont maximales au mois de mai et de juin, alors que les teneurs en sels nutritifs azotés sont encore élevées et que les conditions de lumière sont déjà favorables au développement rapide du phytoplancton. Elles diminuent à partir du mois de juin alors que les concentrations en nitrates sont réduites ($< 0.5 \mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$).

Les activités d'assimilation de l'azote total sont comparables à celles reportées dans la littérature pour les systèmes eutrophes (Paasche et Kristiansen, 1982a ; La Roche, 1983 ; Pennock, 1987 ; Harrison et Wood, 1988 ; Chang *et al.*, 1989). Les faibles taux d'absorption relevés durant l'année doivent correspondre à l'existence dans le système de biomasses phytoplanctoniques réduites. Cette situation doit être attribuée au fort brassage qui redistribue dans l'ensemble de la colonne d'eau le phytoplancton produit dans la couche superficielle. Elle peut aussi être liée à un broutage accru du zooplancton ; ceci semble cependant peu probable, les biomasses en zooplancton restent en effet faibles durant toute l'année (Sournia *et al.*, 1987).

	ρ_N total	gamme de variation
hiver	0.0057	(0.0033 - 0.0083)
printemps	0.0647	(0.0258 - 0.1565)
été	0.0395	(0.0272 - 0.0600)
automne	0.0087	(0.0058 - 0.0116)
moyenne annuelle	0.0366	(0.0033 - 0.1565)

TABLEAU V. 2 : Valeurs moyennes saisonnières et gamme de variation des taux d'absorption de l'azote total (en $\mu\text{mol N} / \text{l} / \text{h}$).

I. 3 . CONTRIBUTION DES DIFFERENTS COMPOSES AZOTES A LA NUTRITION DU PHYTOPLANCTON

Le phytoplancton utilise différemment les nitrates, l'ammonium, l'urée et les nitrites pour son développement au cours du cycle saisonnier (Tableau V.3).

Les nitrates sont relativement peu utilisés (Figure V.3a) bien que la majeure partie de l'azote soit sous cette forme tout au long de l'année. Sur une base annuelle, ils représentent 33% de l'azote total absorbé. En hiver, ils constituent la principale source d'azote pour le phytoplancton avec près de 50% de l'azote total assimilé. La proportion de nitrates utilisés diminue fortement dès le début du printemps : elle est de 36 % à la fin du mois de mai lorsque l'absorption de l'azote est maximale et atteint seulement 26 % en moyenne en été. En automne, elle représente uniquement 16 % de l'absorption totale. La contribution réduite des nitrates, au cours du développement phytoplanctonique printanier, différencie nettement le système homogène des systèmes côtiers où se met en place une thermocline saisonnière. Dans ces derniers, les nitrates peuvent représenter plus de 80 % de l'azote assimilé lors de la poussée printanière (Sahlsten *et al.*, 1988 ; Pettersson, 1991). En été, la proportion de nitrates utilisés dans le système brassé peu profond et dans le système stratifié sont comparables (Sahlsten *et al.*, 1988). Elle est par contre nettement plus faible que dans le système brassé profond (L'Helguen, *et al.*, 1993).

	ρNO_3^-	ρNH_4^+	purée	ρNO_2^-
hiver	0.0078 (50)	0.0048 (30)	0.0027 (17)	0.0003 (2)
printemps	0.0264 (35)	0.0340 (46)	0.0088 (12)	0.0053 (7)
été	0.0104 (26)	0.0234 (59)	0.0049 (12)	0.0008 (2)
automne	0.0011 (16)	0.0034 (49)	0.0013 (19)	0.0011 (15)
moyenne annuelle	0.0114 (33)	0.0164 (48)	0.0044 (13)	0.0019 (6)

TABLEAU V.3 : Valeurs moyennes saisonnières et annuelles des taux d'absorption (en $\mu\text{mol N/l/h}$) entre parenthèses : pourcentage de l'absorption totale.

A l'inverse des nitrates, l'ammonium demeure toute l'année une source importante d'azote pour le phytoplancton (Figure V.3b). Sur une base annuelle, 48 % de l'azote absorbé est sous cette forme. L'ammonium est peu assimilé en hiver comparé aux nitrates ; il représente à cette époque de l'année seulement 30 % de l'absorption totale. Ceci peut être lié à la forte disproportion entre les concentrations de ces deux composés. L'absorption simultanée des nitrates et de l'ammonium a déjà été démontrée quand les nitrates sont en excès (Price *et al.*, 1985; Pennock, 1987 ; Kristiansen *et al.*, 1994), ou lorsque la concentration en ammonium est insuffisante pour saturer la capacité d'absorption

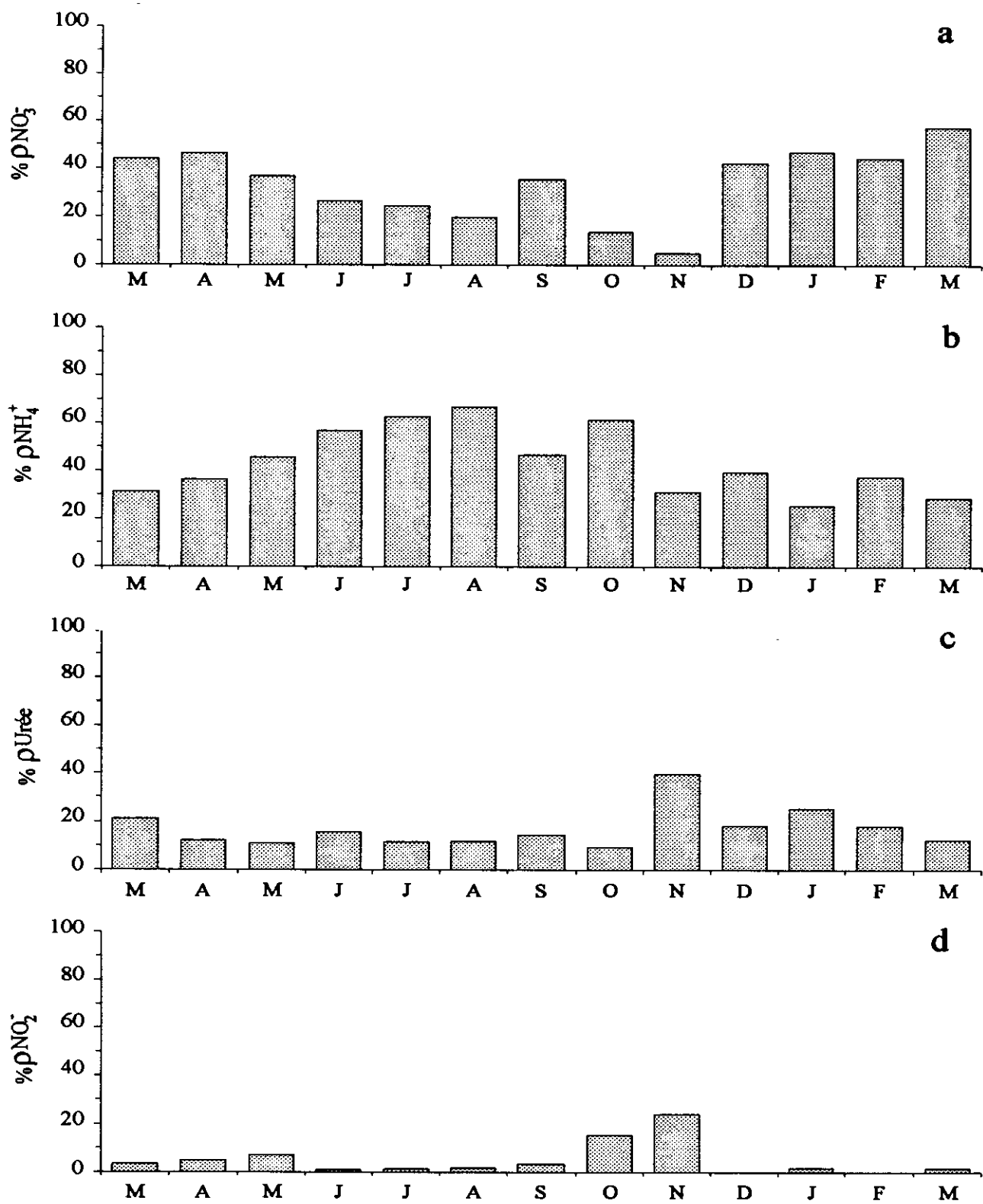


FIGURE V. 3 : Contribution des différents composés azotés à la nutrition du phytoplancton . Les taux d'absorption sont exprimés en % de l'absorption totale.

maximale du phytoplancton (Glibert et McCarthy, 1984). Malgré les faibles concentrations dans le milieu, l'absorption de l'ammonium constitue dès le début du développement printanier une part importante de l'absorption totale (45 % au mois de mai). Sa contribution s'accroît tout au long du printemps (57 % au mois de juin) et de l'été (63 et 67 % de l'absorption aux mois de juillet et août respectivement). En automne, elle représente toujours une part importante de l'absorption azotée (49 % en moyenne), notamment en octobre (61 %). La forte contribution de l'ammonium a largement été observée dans les études consacrées à la nutrition azotée du phytoplancton (McCarthy *et al.*, 1977 ; Glibert *et al.*, 1982b ; Probyn, 1985 ; Sahlsten *et al.*, 1988 ; Dortch, 1990). Sur le plateau continental de New York, elle peut représenter jusqu'à 50 % de l'azote assimilé au printemps (Conway et Whittedge, 1977) et plus de 80 % en été (Harrison *et al.*, 1983). Dans notre cas, la forte proportion d'ammonium résulte d'un recyclage intense de ce composé par les microhétérotrophes (voir Chapitre VI). Elle doit aussi correspondre à une utilisation préférentielle des formes réduites de l'azote par le phytoplancton (McCarthy *et al.*, 1977) et/ou à une inhibition de l'absorption des nitrates par les fortes concentrations en ammonium (Dortch, 1990).

L'urée et les nitrites (Figure V.3c, d) sont nettement moins utilisés que les nitrates et l'ammonium. La contribution de l'urée à l'absorption totale est faible durant la majeure partie de l'année (13 % en moyenne), excepté en automne, durant lequel ce composé constitue la seconde source d'azote du phytoplancton après l'ammonium (Tableau V.3). Elle est du même ordre de grandeur que celle observée dans la plupart des systèmes côtiers (McCarthy *et al.*, 1977 ; Kaufman *et al.*, 1983 ; Kristiansen, 1983 ; Kokkinakis et Wheeler, 1988 ; Price et Harrison, 1988). Kristiansen (1983) a estimé, par exemple, la contribution de ce composé à 20 % de l'absorption totale dans le fjord d'Oslo. Un résultat comparable (12 %) a été obtenu lors d'une étude saisonnière dans l'estuaire Delaware (Carpenter et Dunham, 1985). Toutefois, Glibert *et al.* (1991) ont montré que l'urée représente, dans la baie de Chesapeake entre 60 et 80 % de l'azote assimilé par le phytoplancton ; selon ces auteurs, cette forte contribution aurait pour origine l'urée provenant de l'excrétion zooplanctonique.

Les nitrites représentent une source d'azote très peu utilisée par le phytoplancton : seulement 6 % de l'absorption totale est associée à une utilisation de ce composé. Cependant, à certaines périodes de l'année, ils peuvent contribuer de manière significative à l'absorption ; c'est le cas, en particulier en automne, lorsque les fortes teneurs en nitrites favorisent probablement une utilisation accrue de ce composé. McCarthy *et al.* (1977) montrent, dans la baie de Chesapeake, que plus de 50 % de l'azote absorbé en

automne est sous cette forme, alors que la contribution des nitrites à l'absorption totale ne représente annuellement que 7 %.

II . CONTRIBUTION DES DIFFERENTS GROUPES PLANCTONIQUES

Les variations saisonnières des taux d'absorption (exprimé en % d'absorption de l'azote total) pour les classes de taille 200-15 μm et < 15 μm sont représentées sur la figure V.4.

II . 1 . ABSORPTION PAR LE MICROPLANCTON

Le microplancton utilise au cours du cycle saisonnier 44 % de l'azote total absorbé. Sa contribution varie en hiver entre 24 et 40 % de l'absorption totale (34 % en moyenne, Tableau V.4). Elle est très variable au cours du printemps et de l'été (de 11 à 60 %) et suit généralement les variations de la biomasse dans cette fraction. En automne, entre 42 et 50 % de l'absorption totale (48 % en moyenne) est attribué au microplancton.

Dès qu'un développement de diatomées est observé, on note une augmentation des taux d'absorption dans cette classe de taille. C'est le cas lors du développement d'espèces des genres *Thalassiosira* et *Rhysosolenia* au mois de mai (60% de l'absorption totale) et des genres *Chaetoceros* et de nouveau *Rhysosolenia* au mois de juillet (51% de l'absorption totale). Il existe une relation linéaire avec une forte corrélation ($n = 15$ $r = 0.83$; $P < 0.01$) entre l'absorption dans la fraction 200 - 15 μm et le nombre de diatomées (Figure V.5). Ces résultats témoignent du rôle important des diatomées dans l'absorption de l'azote bien que ces espèces soient nettement moins abondantes que les flagellés dans la colonne d'eau. Lorsque les diatomées sont peu nombreuses, notamment en automne et en hiver, l'absorption est assurée vraisemblablement par les microflagellés. Aucune corrélation n'a toutefois pu être mise en évidence entre les densités de ces organismes et les taux d'absorption associés au microplancton (Figure V.6). Ceci doit correspondre à leur présence sous des formes autotrophes et hétérotrophes dans des proportions qui varient au cours de l'année.

Sur une base annuelle, le microplancton utilise les nitrites et l'urée dans des proportions comparables : ces composés représentent respectivement 9 et 10 % en moyenne

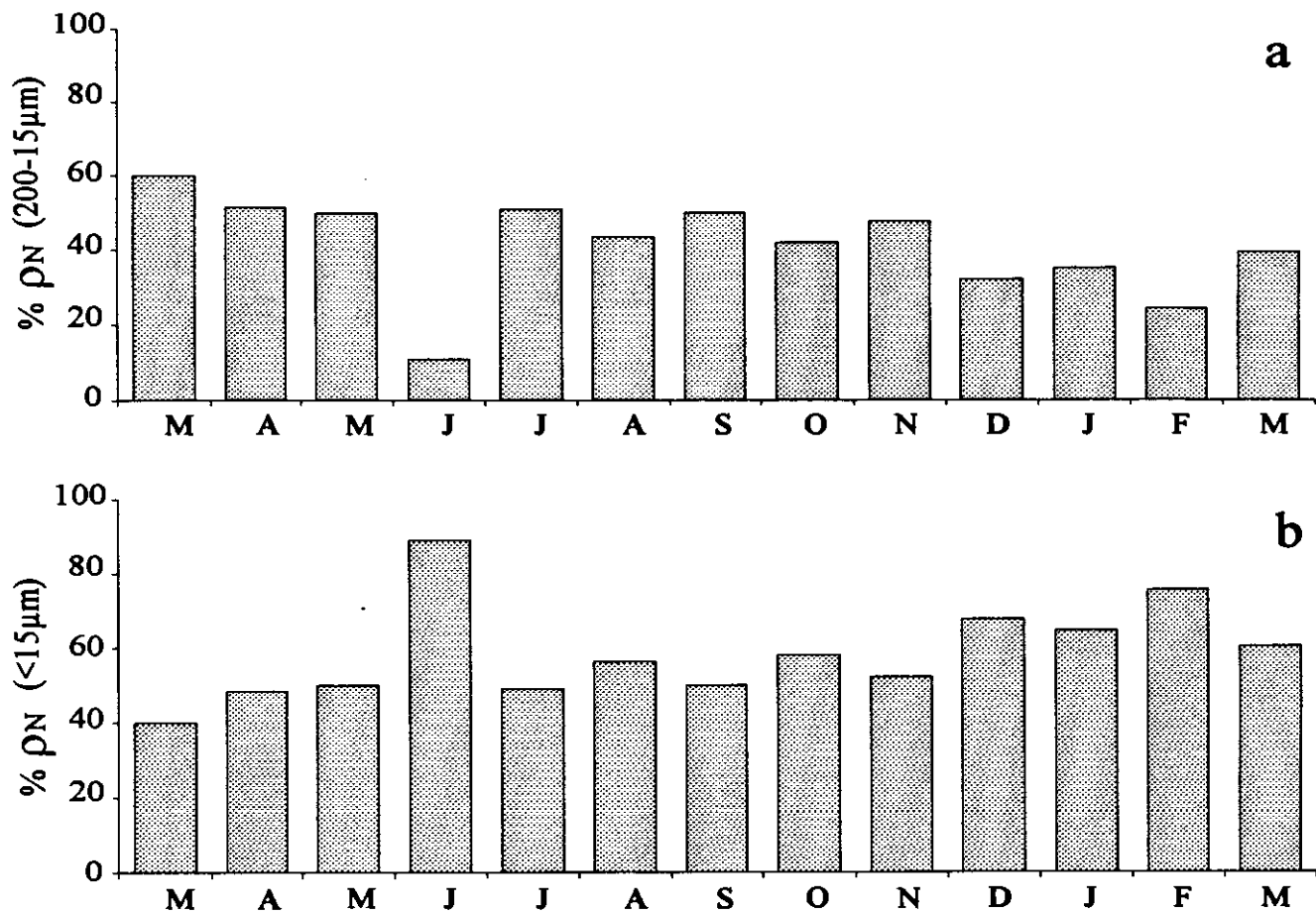


FIGURE V. 4 : Variations saisonnières des taux d'absorption de l'azote (exprimés en % de l'absorption totale) des différentes classes de taille du phytoplancton.
 a- microplancton (200 - 15 µm)
 b- nanoplancton (< 15 µm)

de l'azote absorbé par les organismes de taille 200 - 15 µm. Il existe par contre des différences en ce qui concerne l'absorption de l'ammonium et des nitrates. Sur une base annuelle, le microplancton assimile majoritairement les nitrates (tableau V.5). Ce résultat est en accord avec les principaux travaux consacrés à la nutrition azotée des différentes classes de taille (Malone, 1980 ; Glibert *et al.*, 1982a ; Probyn, 1985 ; Sahlsten *et al.*, 1988). Cependant, des différences marquées existent dans l'utilisation de ces deux composés selon la saison. En hiver et au printemps, le développement du microplancton est basée essentiellement sur une utilisation des nitrates (51 % en moyenne). Par contre, en été, lorsque ce composé est en faible concentration dans le milieu, l'absorption de l'azote

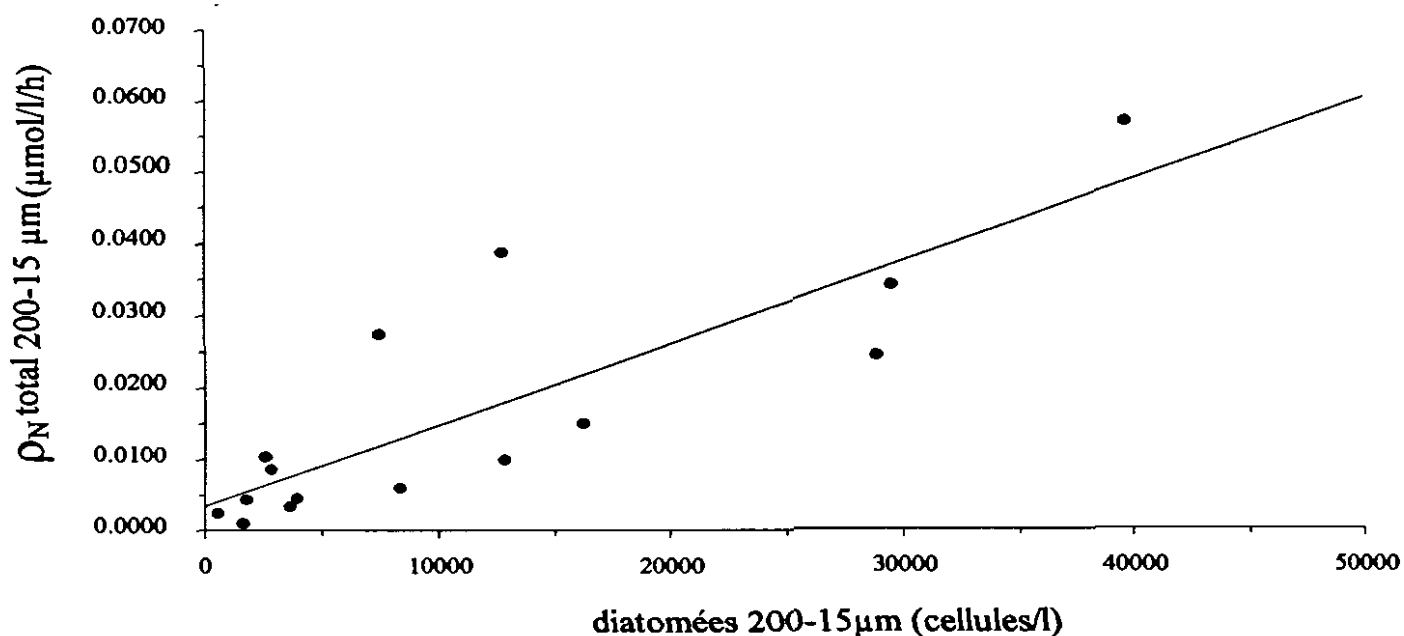


FIGURE V. 5 : Variations des taux d'absorption de l'azote en fonction du nombre de diatomées dans la fraction 200 - 15 μm.
 $\rho_N(200-15 \mu m) = 1.10^{-6} x (\text{Nombre de diatomées}) + 0.0034$
 (n=15 ; r=0.83 ; P < 0.01)

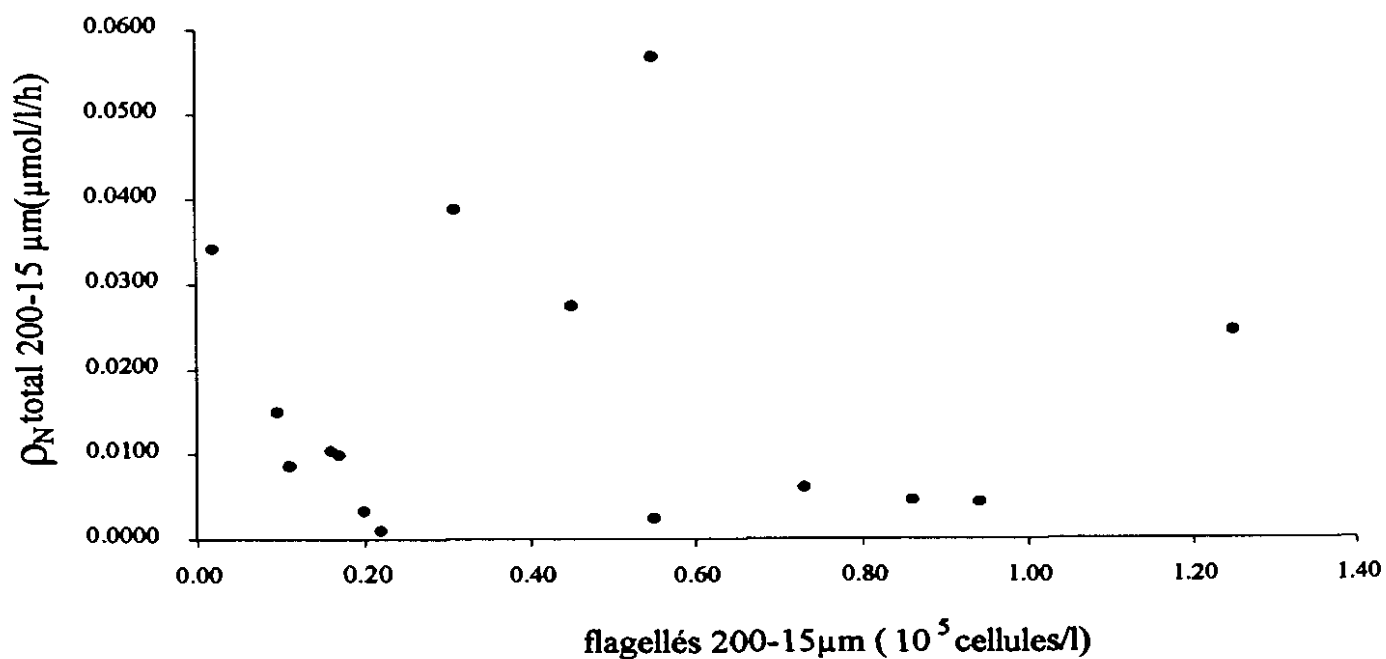


FIGURE V. 6 : Variations des taux d'absorption de l'azote en fonction du nombre de flagellés dans la fraction 200 - 15 μm.

associée à la classe de taille 200 - 15 μm est contrôlée principalement par l'ammonium (51 % en moyenne). En automne, le microplancton absorbe les nitrates et l'ammonium dans les mêmes proportions.

	200 - 15 μm	< 15 μm
hiver	34 (24 - 40)	66 (60 - 76)
printemps	49 (40 - 60)	51 (40 - 55)
été	35 (11 - 51)	65 (49 - 89)
automne	48 (42 - 50)	52 (50 - 58)
moyenne annuelle	44	56

TABLEAU V. 4 : Absorption azotée du microplancton (200 - 15 μm) et du nanoplancton (< 15 μm) aux différentes saisons en pourcentages de l'absorption totale. entre parenthèses : gamme de variations des pourcentages d'absorption de l'azote total.

II. 2 . ABSORPTION PAR LE NANOPLANCTON

L'absorption associée au nanoplancton est importante durant toute l'année (Figure V.4). Elle représente 56 % de l'azote total assimilé et varie peu au cours du cycle saisonnier (Tableau V.4). Le rôle essentiel du nanoplancton dans l'absorption de l'azote a déjà été reporté pour de nombreux systèmes côtiers (Glibert *et al.*, 1982a ; Furnas, 1983 ; Probyn, 1985; 1987 ; Chang *et al.*, 1989 ; Vincent *et al.*, 1989; Selmer *et al.*, 1993). Il est lié, dans le domaine brassé peu profond de la Manche occidentale, aux fortes densités de flagellés, qui sont dénombrés à 68% dans cette fraction. Une part non négligeable de l'azote utilisé par les classes de petite taille peut aussi être associée aux organismes hétérotrophes tels que les bactéries (Wheeler et Kirchman, 1986 ; Tupas et Koike, 1991 ; Chisholm, 1992). L'activité bactérienne, généralement représentée par la fraction < 1 μm n'a pas été distinguée de celle du nanoplancton au cours de notre étude. Elle peut contribuer de manière significative à l'absorption de l'azote dans la fraction < 15 μm , en particulier au cours de l'été, lorsque les densités bactériennes sont élevées.

La nutrition azotée du nanoplancton est basée pour l'essentiel sur une utilisation des formes réduites de l'azote (64 % de l'absorption totale) et principalement sur l'ammonium (Tableau V.5). L'absorption de ce composé représente près de 50 % de l'azote

total absorbé annuellement par les organismes de taille $< 15 \mu\text{m}$. 30 % et 6 % en moyenne de l'absorption associée au nanoplancton est lié à une utilisation des nitrates et des nitrites. Les variations saisonnières des taux d'absorption montrent que l'ammonium est la principale source d'azote utilisée par le nanoplancton toute l'année, excepté en hiver durant lequel l'ammonium et les nitrates sont assimilés à des taux identiques. Les formes d'azote réduites (NH_4^+ et urée) représentent néanmoins à cette époque près de 60 % de l'absorption totale attribuée à cette classe de taille. L'importance des formes réduites de l'azote dans le développement du nanoplancton a déjà été mise en évidence lors d'études antérieures (Malone, 1980 ; Glibert *et al.*, 1982a ; Probyn, 1985). Dans la couche maximum de chlorophylle *a* de l'upwelling du Benguela, Probyn (1987) et Probyn *et al.* (1990) ont trouvé, par exemple, que 72 % de l'absorption du nanoplancton était supporté par l'ammonium.

	ρN (200-15 μm)				ρN (<15 μm)			
	NH_4^+	NO_3^-	urée	NO_2^-	NH_4^+	NO_3^-	urée	NO_2^-
hiver	0.0023 (36)	0.0032 (51)	0.0003 (5)	0.006 (9)	0.0032 (39)	0.0032 (39)	0.0016 (20)	0.0001 (2)
printemps	0.0093 (30)	0.0157 (51)	0.0024 (8)	0.0030 (11)	0.0174 (46)	0.0114 (30)	0.0056 (15)	0.0034 (9)
été	0.0100 (51)	0.0060 (30)	0.0026 (13)	0.0011 (5)	0.0110 (54)	0.0054 (27)	0.0033 (17)	0.0004 (2)
automne	0.0009 (26)	0.0008 (23)	0.0006 (19)	0.0010 (31)	0.0026 (60)	0.0012 (28)	0.0003 (8)	0.0002 (4)
moyenne	0.0058 (35)	0.0074 (46)	0.0015 (9)	0.0017 (10)	0.0094 (49)	0.0061 (30)	0.0030 (15)	0.0013 (6)

TABLEAU V. 5 : Valeurs moyennes saisonnières des taux d'absorption du microplancton (200 - 15 μm) et du nanoplancton (< 15 μm) (en $\mu\text{mol N/l/h}$).
entre parenthèses : absorption relative des composés azotés exprimée en % d'absorption azotée totale.

Nos résultats mettent en avant le rôle prépondérant du nanoplancton dans l'utilisation de l'azote, en dehors des périodes de poussées de diatomées. Ils sont en accord avec ceux obtenus dans différents écosystèmes marins (Glibert *et al.*, 1982a ; Furnas 1983 ; Probyn, 1985). Le développement du nanoplancton, lié à celui des nanoflagellés, est basé majoritairement, durant tout le cycle saisonnier, sur l'utilisation d'azote sous forme réduite

(61 % et 67 % de l'ammonium et de l'urée assimilés par la communauté planctonique totale). Sur une base annuelle, le microplancton, dominé par les diatomés, utilise quant à lui, pour son développement, principalement l'azote sous forme oxydée (respectivement 55 % et 57 % des nitrates et des nitrites utilisés). Cependant en été, la contribution de l'ammonium à la nutrition azotée du microplancton s'avère plus importante que celle des nitrates en raison vraisemblablement des faibles concentrations de ces derniers dans la colonne d'eau.

III . INTERACTIONS ENTRE LES DIFFERENTS COMPOSES AZOTES

Durant toute la période estivale, les nitrates, comparés à l'ammonium, sont peu utilisés. Ceci peut être la résultante de deux effets différents : une préférence de l'ammonium par le phytoplancton ou une inhibition de l'absorption des nitrates par l'ammonium (Dortch, 1990). La préférence d'une forme azotée est habituellement étudiée en comparant les indices de préférence relative (McCarthy *et al.*, 1977) des diverses formes d'azote. Récemment, Dortch (1990) a montré qu'elle peut aussi se manifester par un taux d'absorption à saturation (ρ_{\max}) plus élevé. L'inhibition peut, quant à elle, être mise en évidence par la diminution de l'activité d'assimilation d'un composé avec l'augmentation de la concentration d'une autre forme d'azote.

III . 1 . PREFERENCE

Les taux d'absorption à saturation (ρ_{\max}), obtenus en additionnant une quantité de traceur suffisante pour saturer le processus d'absorption, pour l'ammonium, les nitrates, les nitrites et l'urée sont présentés dans le tableau V.6.

Ils montrent l'ordre de préférence suivant : $\text{NH}_4^+ > \text{NO}_3^- > \text{urée} > \text{NO}_2^-$ indiquant que l'ammonium est la source d'azote préférentiellement utilisée par le phytoplancton durant l'année. Cependant, cet ordre de préférence est plus ou moins marqué selon les saisons. En hiver et au début du printemps, les taux d'absorption des nitrates à saturation sont du même ordre de grandeur que ceux de l'ammonium ; ils montrent que le phytoplancton n'a pas de préférence pour l'une ou l'autre forme. La position de l'urée dans l'ordre de préférence est également variable : au printemps et en été, les taux d'absorption à saturation de l'urée sont nettement inférieurs à ceux de l'ammonium et des nitrates, et occasionnellement à ceux des nitrites.

date	$\rho_{\max} \text{NH}_4^+$	$\rho_{\max} \text{NO}_3^-$	$\rho_{\max} \text{Urée}$	$\rho_{\max} \text{NO}_2^-$
22/04/92	0.0195	0.0152	0.0091	0.0037
06/05/92	0.0252	0.0242	0.0102	0.0041
22/05/92	0.0617	0.0588	0.0238	0.0379
12/06/92	0.0298	0.0254	0.0086	0.0019
22/07/92	0.0451	0.0324	0.0124	0.0125
20/08/92	0.0154	0.0059	0.0059	0.0026
16/09/92	0.0104	0.0058	0.0051	0.0009
16/10/92	0.0103	0.0043	0.0028	0.0009
17/11/92	0.0051	0.0038	0.0030	0.0012
17/12/92	0.0024	0.0020	0.0016	0.0003
29/01/92	0.0036	0.0029	0.0027	0.0007
26/02/92	0.0060	0.0048	0.0034	0.0010
30/03/92	0.0096	0.0120	0.0079	0.0016

TABLEAU V. 6 : Taux d'absorption à saturation (ρ_{\max} en $\mu\text{mol N/l/h}$) des différents composés azotés.

Afin de relier l'utilisation d'un composé azoté à sa disponibilité dans le milieu, nous avons également examiné les indices de préférence relative (IPR) décrit par McCarthy *et al.* (1977). Cet indice est défini pour un substrat donné selon :

$$\text{IPR} = \frac{(\rho_{\text{Ni}} / \sum \rho_{\text{Ni}})}{(\text{Ni} / \sum \text{Ni})}$$

où ρ_{Ni} est le taux d'absorption absolu et Ni la concentration en substrat du composé i . Un rapport de 1 indique que le taux d'utilisation est en équilibre avec la disponibilité du composé considéré. Par contre, une valeur supérieure ou inférieure à l'unité signifie respectivement une préférence ou un rejet du composé i .

Les variations saisonnières des indices de préférence relative sont représentées sur la figure V.7. Dans tous les cas, les valeurs de IPR pour l'ammonium sont supérieures à 1 indiquant clairement que ce composé constitue la source d'azote préférée par le phytoplancton toute l'année. A l'inverse, pour les nitrates, les valeurs de IPR sont systématiquement inférieures à l'unité. Comme pour l'ammonium, les indices de préférence relative calculés pour l'urée, indiquent que ce composé est bien utilisé par rapport à sa disponibilité. Les valeurs de IPR sont cependant plus faibles que celles de l'ammonium, excepté au cours du mois de novembre. Les valeurs obtenues pour les nitrites sont variables indiquant, soit une préférence, soit un rejet de ce composé par le phytoplancton. L'azote

réduit apparaît donc, quelle que soit les concentrations respectives des différents formes azotées dans le milieu, utilisé de manière préférentielle.

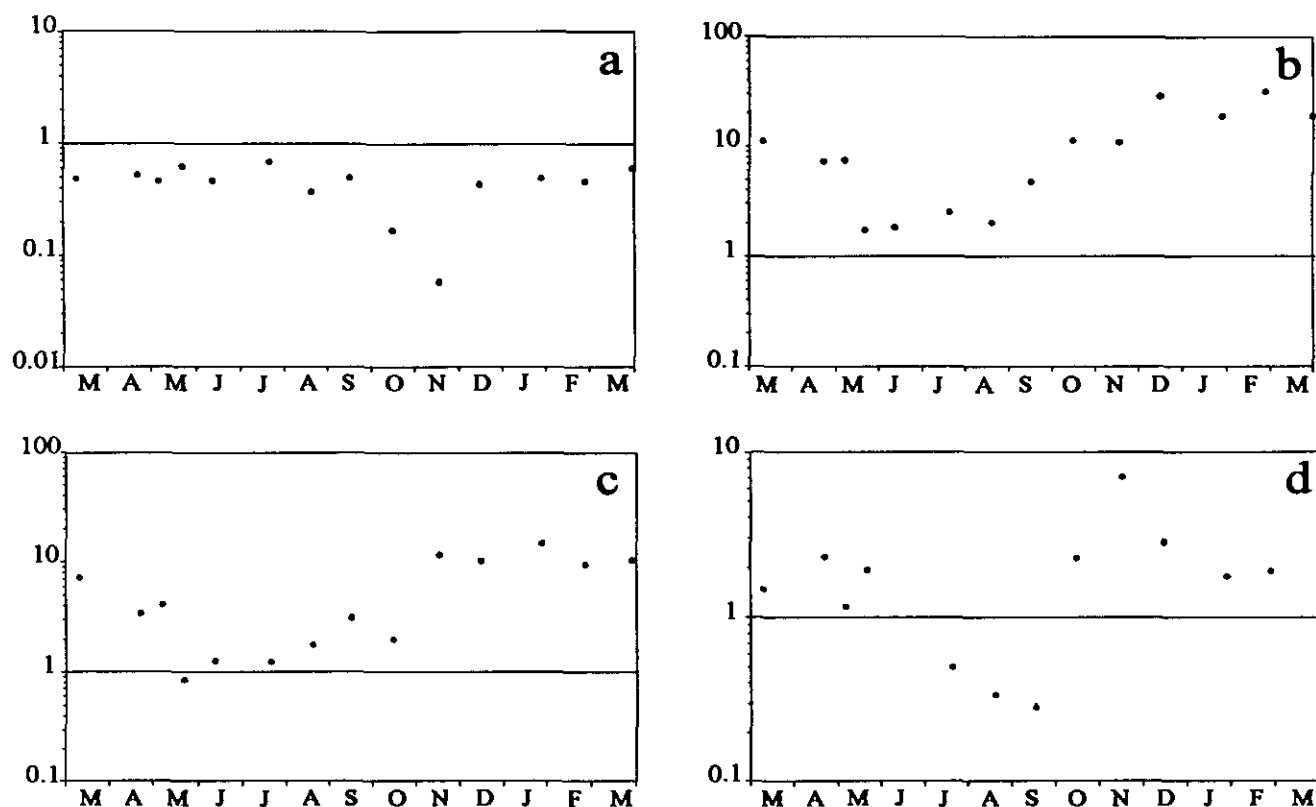


FIGURE V. 7 : Variations saisonnières des indices de préférence relative (IPR) des différents composés azotés. Les valeurs de IPR sont représentées sur une échelle logarithmique.
 a- nitrates
 b- ammonium
 c- urée
 d- nitrites

Cette préférence physiologique des formes réduites est probablement la conséquence d'un avantage au niveau énergétique de ces composés, bien que cette explication ait récemment été remise en cause (Thompson *et al.*, 1989). L'utilisation préférentielle des formes réduites suit l'ordre de préférence habituellement admis $\rho\text{NH}_4^+ > \text{purée} > \rho\text{NO}_3^- > \rho\text{NO}_2^-$ (McCarthy *et al.*, 1977; Glibert *et al.*, 1982a ; Probyn, 1985 ; Probyn et Painting, 1985 ; Probyn, 1988 ; Chang *et al.*, 1989 ; L'Helguen, 1991). Il existe cependant des exceptions à cet ordre, particulièrement en ce qui concerne la position des nitrates qui peuvent parfois être utilisés préférentiellement à l'urée (Harrison *et al.*, 1985, 1990) et à l'ammonium (Furnas, 1983 ; Smith et Harrison, 1990). Cette préférence des

nitrate par rapport à leur disponibilité est généralement mise en évidence lorsque les concentrations en ammonium sont faibles (Furnas 1983 ; Cochlan, 1986). Elle est également observée lorsque le phytoplancton est déficient en azote et que la disponibilité de l'azote dans le milieu est peu importante (McCarthy *et al.*, 1977 ; Whalen *et al.*, 1986).

Les valeurs des indices de préférence relative de l'ammonium, de l'urée et des nitrites varient de façon similaire au cours du cycle saisonnier. Les plus fortes valeurs (proche de 10 pour l'ammonium et l'urée et de 2 pour les nitrites) sont obtenues pour un stock d'azote maximal, c'est à dire lorsqu'il est constitué en forte proportion de nitrates. L'indice de préférence relative des nitrates est peu influencé par la concentration en azote et les nitrates ne sont jamais utilisés proportionnellement à leur disponibilité.

L'indice de préférence relative ne présente qu'un aspect qualitatif de l'absorption des composés azotés. Il dépend de la concentration en azote dans la colonne d'eau et ne peut être relié aux taux d'absorption absolus. C'est pourquoi l'ordre de préférence obtenu par cet indice est différent de celui reporté à partir des valeurs des taux d'absorption à saturation des composés azotés étudiés. Ainsi, d'un point de vue qualitatif, les nitrates semblent peu utilisés par le phytoplancton par rapport à l'ammonium et l'urée. Par contre, indépendamment de la concentration dans le milieu, les nitrates représentent la seconde source d'azote préférentiellement utilisée au cours de l'année après l'ammonium.

III . 2 . INHIBITION

Le rapport $\rho_{\max} \text{NO}_3^- / \text{Chl } \alpha$ décroît nettement lorsque la concentration en ammonium augmente (Figure V.8). L'effet inhibiteur de l'ammonium sur l'activité d'assimilation des nitrates est apparent sur nos résultats pour des teneurs en ammonium supérieures à $0.20 \mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$. L'activité d'assimilation est réduite à 50 % de l'activité maximale mesurée lorsque la concentration en ammonium atteint $0.30 \mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$ (au mois de juillet). Au-delà de $0.45 \mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$, elle représente entre 20 et 25% de l'activité. La présence de concentrations en ammonium supérieures à $0.45 \mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$ dans le milieu à la fin de l'été explique donc, tout au moins en partie, les faibles taux d'absorption des nitrates à cette époque de l'année. Aux faibles concentrations en ammonium ($<0.2 \mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$), le rapport $\rho_{\max} \text{NO}_3^- / \text{Chl } \alpha$ est très variable ; l'absorption des nitrates doit alors dépendre d'autres facteurs.

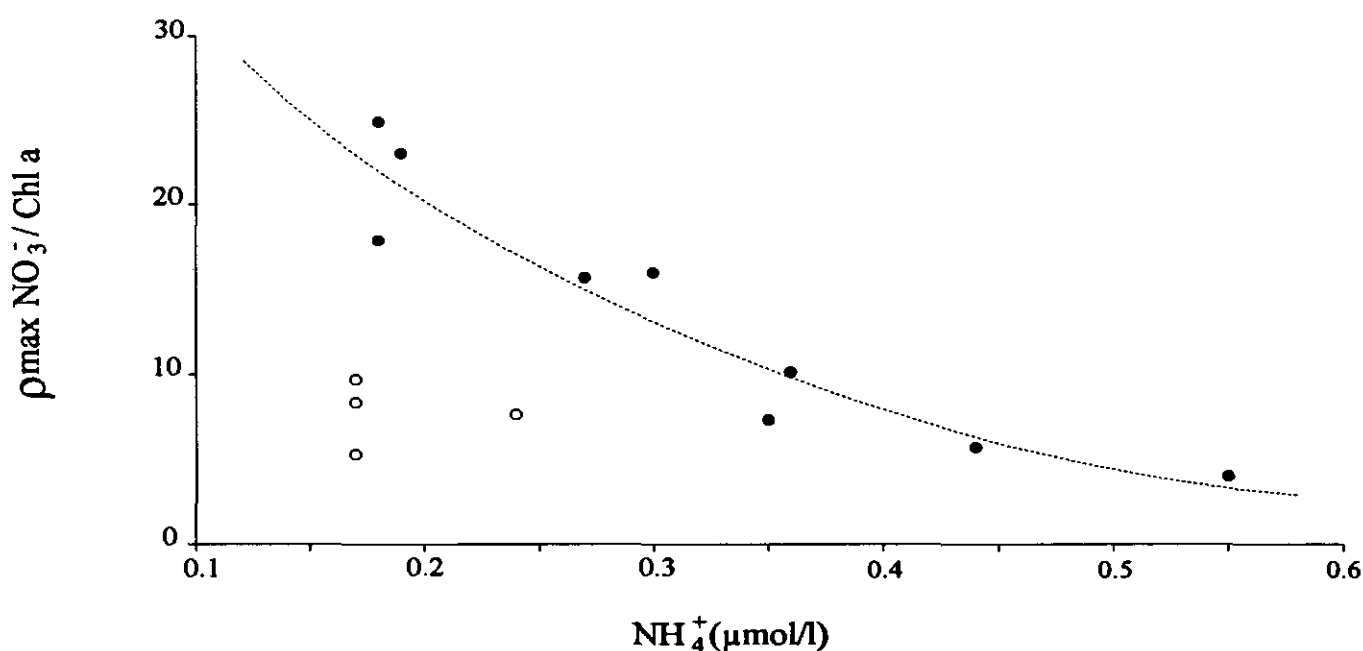


FIGURE V. 8 : Variations des activités d'assimilation des nitrates en fonction de la concentration en ammonium. Les cercles vides correspondent aux points hivernaux.

L'effet inhibiteur de l'ammonium sur l'absorption du nitrate a déjà été observé à maintes reprises (McCarthy *et al.*, 1977 ; Paasche et Kristiansen, 1982a ; Cochlan, 1986). Il peut correspondre dans certains cas à une suppression totale de l'utilisation de ce composé. La concentration en ammonium pour laquelle les nitrates ne sont plus utilisés est par contre très variable selon les systèmes. Wheeler et Kokkinakis (1990) montrent, par exemple que des concentrations de l'ordre de 0.1 à 0.3 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$ sont suffisantes pour inhiber totalement l'assimilation des nitrates dans les eaux océaniques, alors que dans certains systèmes côtiers, l'arrêt complet n'est observé que lorsque les teneurs en ammonium atteignent 1 à 2 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$ (Paasche et Kristiansen, 1982a ; Carpenter et Dunham, 1985). Dans les systèmes côtiers eutrophes, une concentration dix fois plus élevée (supérieure à 20 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$) peut être nécessaire pour la stopper (Maestrini *et al.*, 1982). D'autres travaux ont montré que l'inhibition n'est jamais totale (Garside, 1981 ; Cochlan, 1986) ou peut être inexistante, ceci quelle que soit la concentration en ammonium (Kokkinakis et Wheeler, 1987 ; Kristiansen et Lund, 1989). Dans notre cas, l'inhibition de l'absorption des nitrates n'est jamais totale. Les concentrations en nitrates relativement élevées lorsque les teneurs en ammonium sont maximales limitent vraisemblablement l'action inhibitrice de l'ammonium. L'absorption des nitrates peut aussi être inhibée par les concentrations en urée

(McCarthy et Eppley, 1972 ; Kristiansen, 1983). Dans le système brassé peu profond, l'effet inhibiteur de l'urée n'est pas apparent ; il doit vraisemblablement être réduit en raison des faibles concentrations d'urée dans la colonne d'eau. Il peut aussi être masqué par l'effet inhibiteur prédominant de l'ammonium. Le mécanisme d'inhibition de l'absorption des nitrates est mal connu. Il semblerait cependant que l'ammonium (ou l'urée) exerce sa fonction inhibitrice de façon simultanée et indépendante, d'une part, en agissant au niveau des enzymes perméases sur le transport des nitrates à travers la membrane cellulaire, d'autre part, en désactivant de manière partielle ou en supprimant la synthèse de la nitrate réductase (Syrret, 1981).

L'absorption de l'urée, comme celle des nitrates, peut également être inhibée par l'ammonium (Kristiansen, 1983, Molloy et Syrret, 1988a). L'augmentation à la fois de la préférence et des activités d'assimilation de l'urée en automne, alors que les concentrations sont faibles, indiquent que l'utilisation réduite de l'urée durant la majeure partie de l'année doit probablement être liée, tout au moins en partie, à des interactions entre ces deux composés.

IV . FACTEURS CONTROLANT L'ABSORPTION DE L'AZOTE

Différents facteurs sont susceptibles d'intervenir dans le contrôle de la production primaire en le milieu marin. L'azote est généralement reconnu comme le principal élément limitant la production phytoplanctonique. Ceci a été démontré dans les eaux océaniques (Eppley *et al.*, 1973). C'est aussi le cas dans les systèmes côtiers (McCarthy *et al.*, 1977). La croissance du phytoplancton peut également être contrôlée par la lumière (MacIsaac et Dugdale, 1972) et la température (Fisher *et al.* 1982 ; Glibert *et al.*, 1982a ; Carpenter et Dunham, 1985). Dans le domaine brassé profond de la Manche occidentale, L'Helgouen *et al.* (1995) ont montré que l'absorption n'est jamais limitée par l'azote, mais par le faible niveau d'éclairement. Dans le domaine brassé peu profond, l'énergie dont dispose le phytoplancton pour se développer est plus importante ; en raison de la faible profondeur de la colonne d'eau, le stock en azote disponible est par contre plus faible et les concentrations en nitrates en période estivale sont réduites (Chapitre IV.II.4). Les conditions de développement du phytoplancton sont donc modifiées par rapport à celles observées dans le secteur où la colonne d'eau est plus profonde.

IV . 1 . IMPORTANCE DE LA CONCENTRATION EN AZOTE

L'absorption de l'azote par le phytoplancton en fonction de la concentration en azote est régie par une équation de type Michaelis-Menten qui s'écrit :

$$V = V_{\max} \times \frac{S}{K_s + S}$$

dans laquelle :

- V représente le taux d'absorption spécifique (h^{-1}),
- V_{\max} , le taux d'absorption spécifique maximum (h^{-1}),
- S représente la concentration en substrat ($\mu\text{mol l}$),
- K_s , une constante ; cette constante est égale à la concentration en substrat pour laquelle le taux d'absorption spécifique correspond à la moitié du taux d'absorption spécifique maximum. Lorsque les concentrations dans le milieu sont inférieures à la valeur du K_s , le substrat azoté est considéré comme facteur limitant pour l'assimilation de l'azote.

Le tracé de la courbe d'absorption (et la détermination de la constante K_s) suppose que la colonne d'eau soit épuisée en azote. Dans les eaux fortement brassées de la Manche Occidentale, la présence de teneurs relativement élevées en azote durant la majeure partie de l'année rend extrêmement difficile la détermination de la constante K_s . Glibert et McCarthy (1984) ont montré qu'il était cependant possible d'étudier la limitation par l'azote en comparant directement les taux d'absorption absolus, déterminés en utilisant l'addition d'une faible quantité de traceur ^{15}N (ρ_{trace} , environ 10% de la concentration ambiante), aux taux d'absorption maximum (ρ_{max}). Ces derniers sont obtenus par addition d'une quantité de traceur suffisante pour saturer le processus d'absorption. Le rapport $\rho_{\text{max}} / \rho_{\text{trace}}$ représente alors un index de la déficience en azote. Lorsque ce rapport est égal ou voisin de 1, il n'y a pas de limitation par l'azote, le processus d'absorption étant saturé à une concentration proche de celle du milieu. A l'inverse, si le rapport $\rho_{\text{max}} / \rho_{\text{trace}}$ est supérieur à 1, la concentration est insuffisante pour supporter la capacité d'absorption maximale et l'absorption est supposée être limitée par l'azote.

Les variations saisonnières des rapports $\rho_{\text{max}} / \rho_{\text{trace}}$ pour les nitrates, l'ammonium, les nitrites et l'urée sont représentées sur la figure V.9. Les rapports $\rho_{\text{max}} / \rho_{\text{trace}}$ pour les nitrates varient de 1.1 à 2.9. Ils sont proches de 1 en hiver et en

automne. A la fin du printemps et au début de l'été, les rapports $\rho_{\max} / \rho_{\text{trace}}$ sont compris entre 2 et 3. Ces valeurs montrent clairement qu'à cette période de l'année, l'absorption des nitrates est réduite par ses faibles concentrations dans la colonne d'eau ($< 0.5 \mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$). La situation est nettement différente de celle rencontrée dans le système brassé profond, où les nitrates ne sont jamais limitants (L'Helguen *et al.*, 1995).

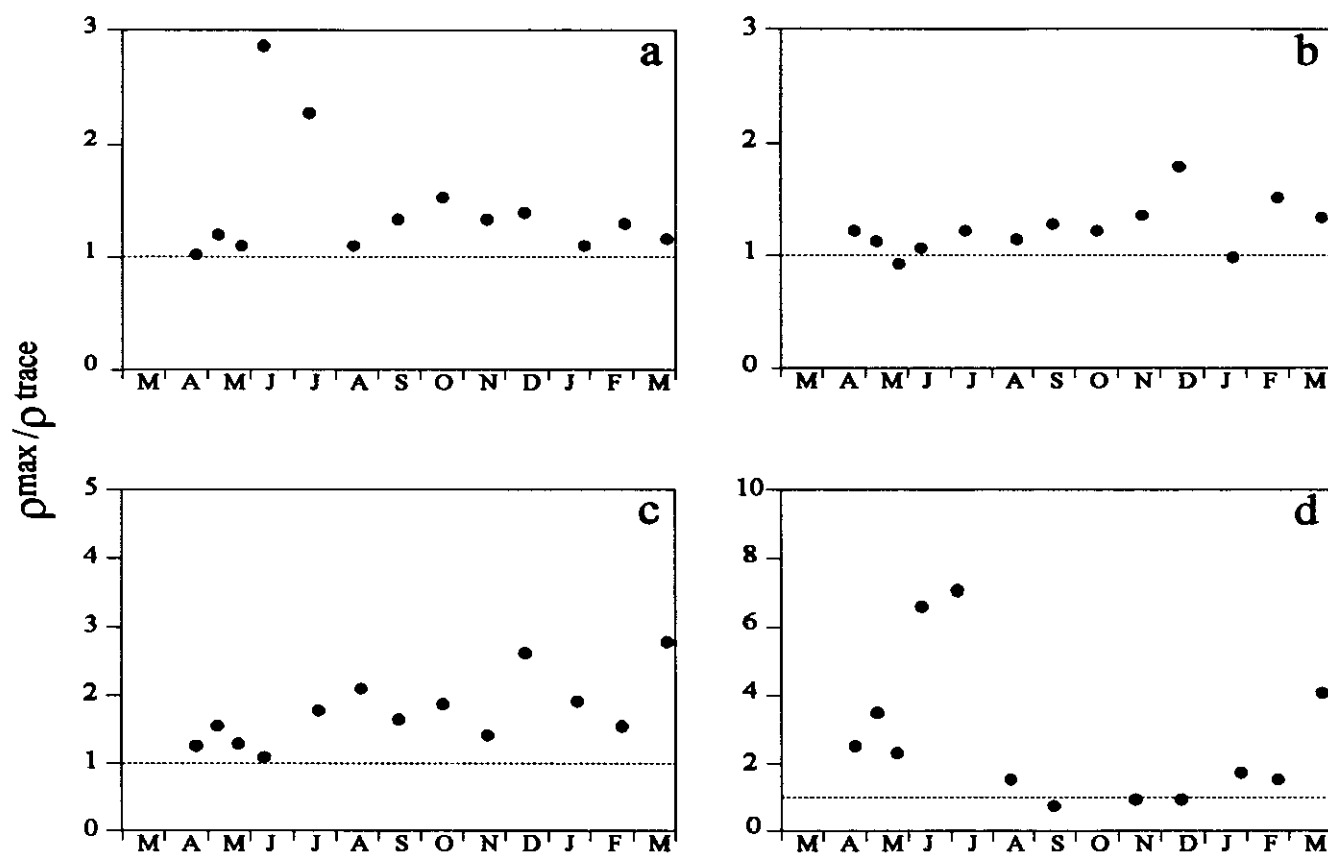


FIGURE V. 9 : Variations saisonnières du rapport $\rho_{\max} / \rho_{\text{trace}}$ pour les différents composés azotés.
 a-nitrates
 b-ammonium
 c-urée
 d-nitrites

Des rapports $\rho_{\max} / \rho_{\text{trace}}$ voisins de 1 sont obtenus durant la majeure partie de l'année pour l'ammonium. Ils indiquent que les concentrations en ammonium sont suffisantes pour satisfaire la capacité d'absorption maximale du phytoplancton. Des rapports excédant 1.5 sont relevés uniquement en hiver, lorsque les teneurs sont inférieures à

0.20 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l}$. A cette époque, les taux d'absorption sont très faibles et les rapports $\rho_{\text{max}} / \rho_{\text{trace}}$ doivent être considérés avec précaution.

Les rapports $\rho_{\text{max}} / \rho_{\text{trace}}$ pour l'urée varient de 1.1 à 2.7. Ils sont habituellement supérieurs à 1 et ceci quelle que soit la concentration en urée. Les valeurs relativement élevées de ces rapports suggèrent que l'absorption de l'urée, contrairement à celle de l'ammonium, est rarement saturée par sa concentration. Les concentrations bien qu'elles soient toujours inférieures à 0.3 $\mu\text{mol N-urée} / \text{l}$, sont néanmoins suffisantes pour satisfaire en moyenne 60% de la capacité d'absorption du phytoplancton.

Pour les nitrites, ce rapport est nettement plus élevé que ceux des autres composés (moyenne 2.7), indiquant que l'absorption de ce composé est limitée fortement par sa concentration. C'est en particulier le cas après le développement printanier du phytoplancton où les concentrations en nitrites sont faibles et les rapports $\rho_{\text{max}} / \rho_{\text{trace}}$ sont supérieurs à 6.

Nos résultats montrent que l'absorption des nitrates, des nitrites et à degré moindre celle de l'urée, est limitée en période estivale, par les faibles concentrations de ces composés dans la colonne d'eau. L'ammonium se maintient par contre, en été, à des concentrations suffisantes pour saturer le processus d'absorption de l'azote. La limitation en azote, introduite principalement par les nitrates, est donc levée par l'ammonium.

IV . 2 . INFLUENCE DE LA LUMIERE

Dans le domaine brassé, un rôle essentiel a été attribué à la lumière comme facteur limitant la production phytoplanctonique (Grall, 1972 ; Wafar *et al.*, 1983 ; L'Helguen *et al.*, 1995). Dans ce système, le brassage permanent des masses d'eaux entraînent les cellules sans cesse à des niveaux photométriques différents et leur développement ne peut alors être relié, comme dans un système stratifié, à un niveau d'éclairement particulier de la zone euphotique ; L'éclairement dont bénéficie le phytoplancton correspond plutôt à l'intensité lumineuse moyenne disponible (I_m) 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 (I_0), le coefficient d'extinction vertical (k) et la profondeur de la couche de mélange (z). Elle s'écrit :

$$I_m = \frac{I_0 \times (1 - e^{-kz})}{k \times z}$$

Dans le domaine brassé peu profond de la Manche occidentale (couche de mélange égale à 22 m), le rayonnement solaire incident varie au cours du cycle saisonnier de 170 à 1310 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ et le coefficient d'extinction vertical de 0.13 à 0.24 m^{-1} . Dans ces conditions, l'intensité lumineuse moyenne disponible varie durant l'année de 40 à 380 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ et représente entre 17 et 35 % de I_0 .

Nos résultats montrent, que dans le système homogène peu profond, les activités d'assimilation des différents composés azotés, et en particulier celles de l'azote considéré dans son ensemble, (Figure V.10) sont reliées à la lumière, pendant la période de développement du phytoplancton, par une relation de type Michaelis-Menten ; l'activité maximale est obtenue lorsque la lumière est environ de 500 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. L'énergie moyenne disponible dans la colonne d'eau n'atteint pas ce seuil lors du cycle saisonnier et dans ce système, la lumière contrôle donc le développement du phytoplancton durant toute l'année. L'effet limitant de la lumière est confirmé par les corrélations existant entre les activités d'assimilation des différents composés azotés et la lumière moyenne disponible pour le phytoplancton (Figure V.11 et V.12).

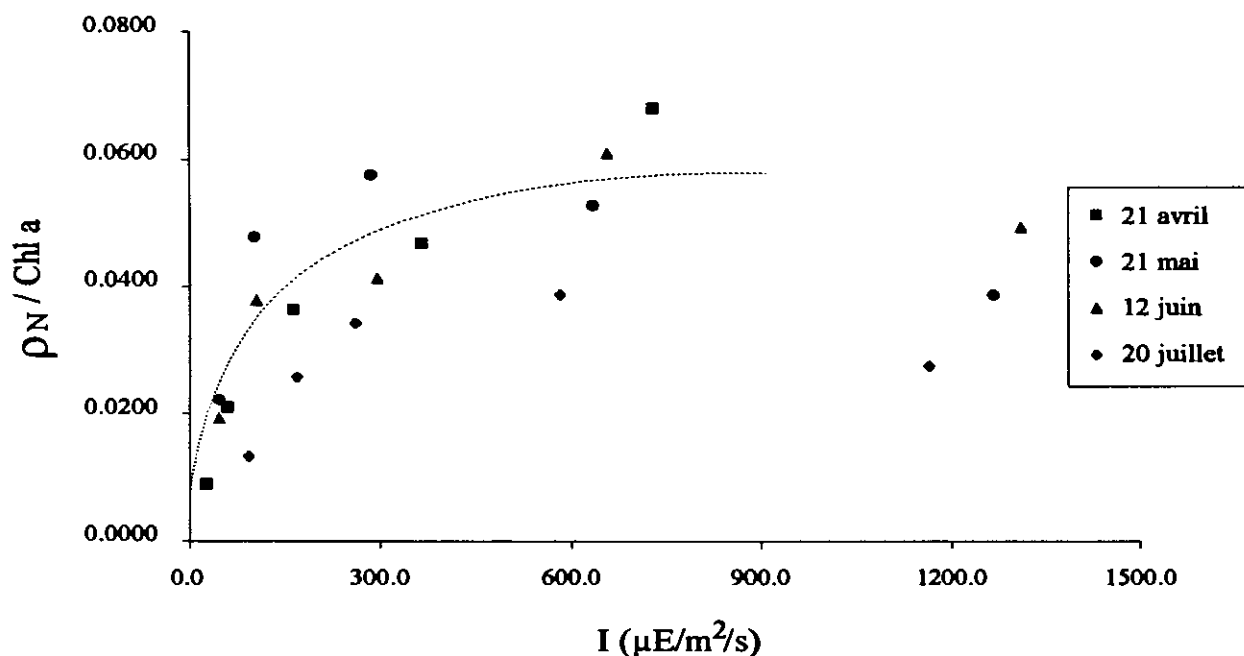


FIGURE V. 10 : Variations de l'activité d'assimilation de l'azote en fonction de l'intensité d'éclairement durant la période de développement maximal du phytoplancton (avril à juillet).

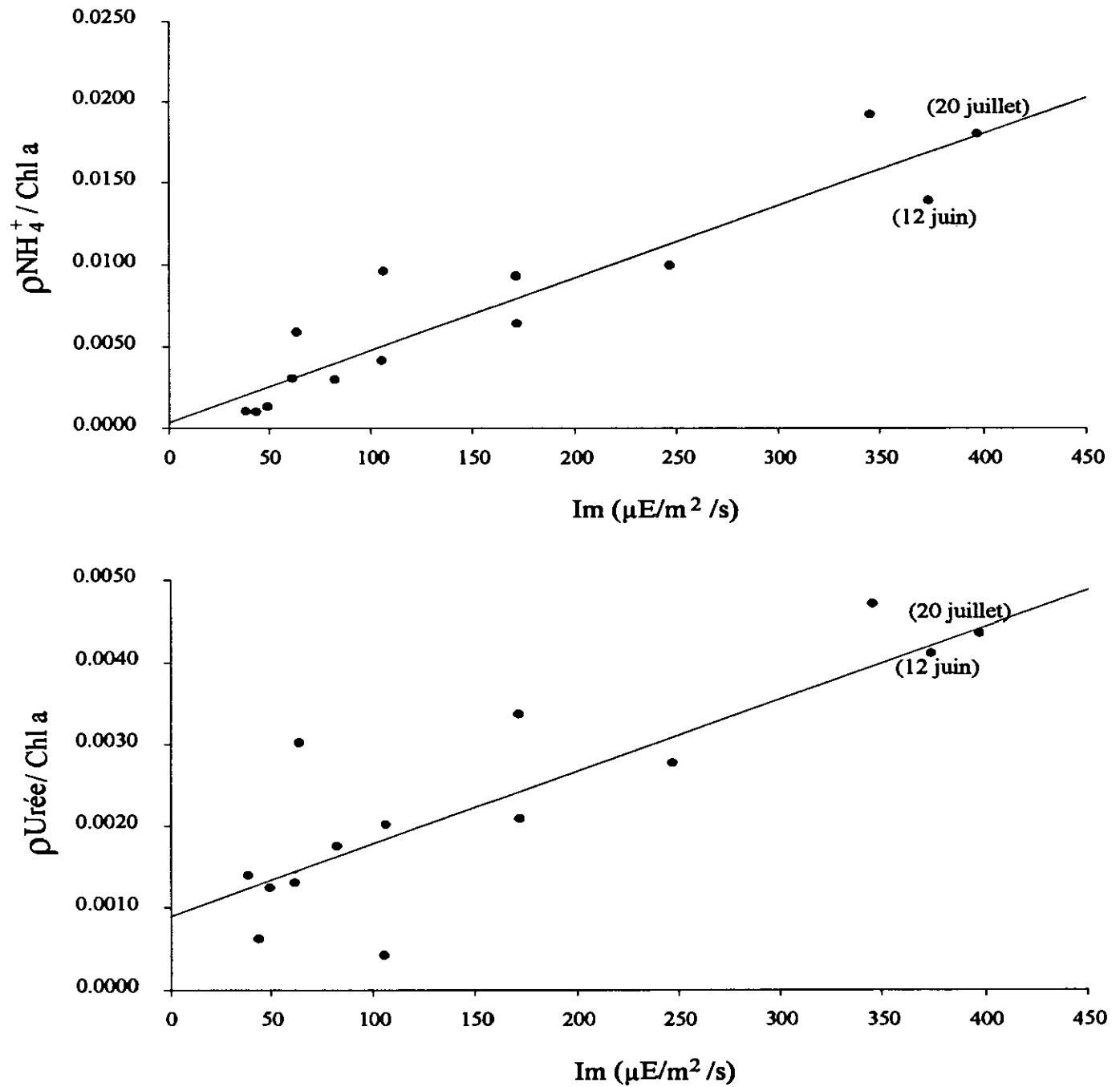


FIGURE V. 11 : Variations des activités d'assimilation de l'ammonium et de l'urée (valeurs intégrées sur la colonne d'eau en $\text{mmol N}/\text{mg Chl } a/\text{h}$) en fonction de la lumière moyenne.
 $\rho\text{NH}_4^+/\text{Chl } a = 4.4 \cdot 10^{-5} \times (I_m) + 0.00048$; ($n = 14$; $r = 0.93$. $P < 0.01$)
 $\rho\text{urée}/\text{Chl } a = 9 \cdot 10^{-6} \times (I_m) + 0.00087$; ($n = 14$; $r = 0.85$. $P < 0.01$)

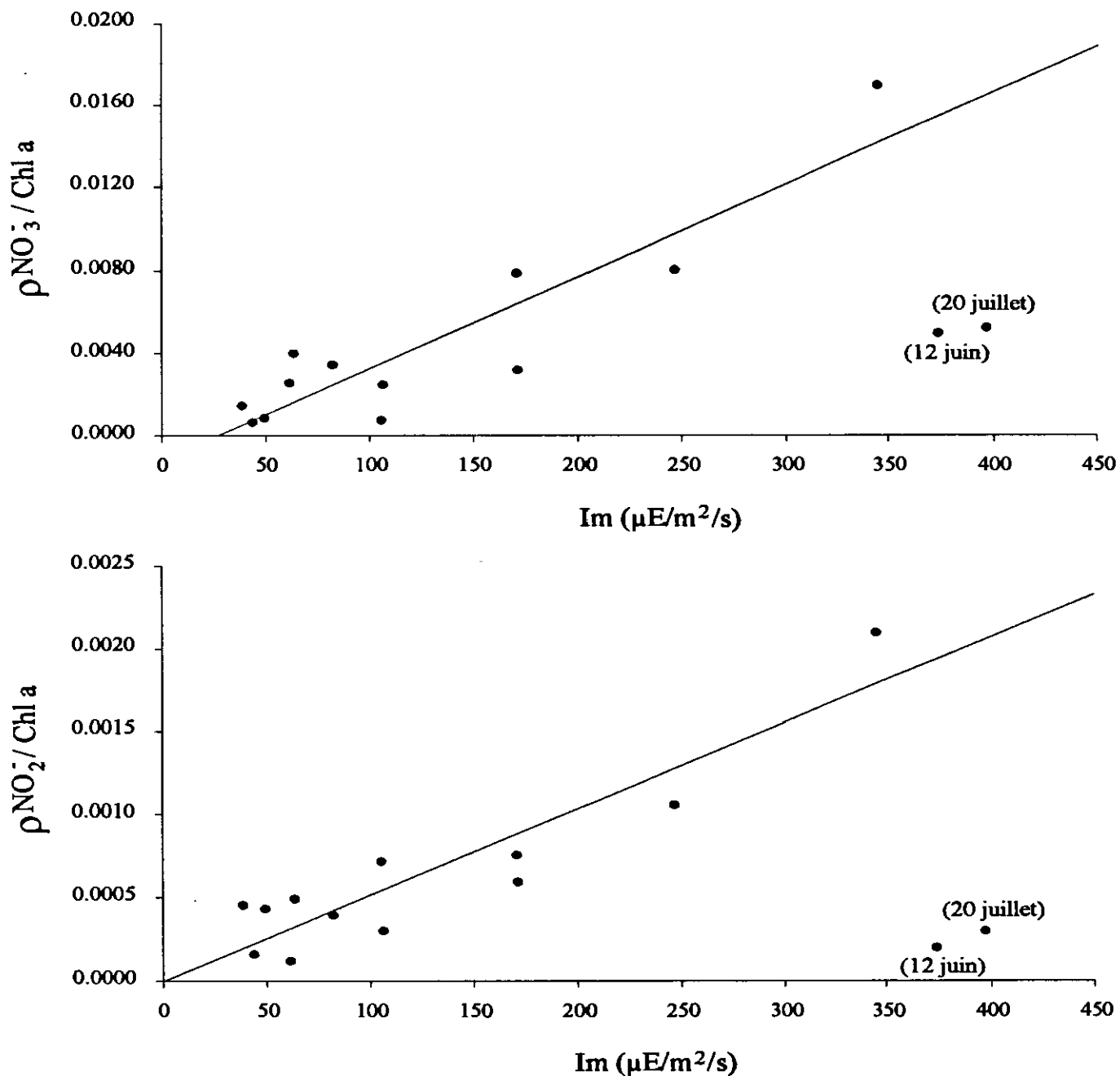


FIGURE V. 12 : Variations des activités d'assimilation des nitrates et des nitrites (valeurs intégrées sur la colonne d'eau en $\text{mmol N}/\text{mg Chl } a / \text{h}$) en fonction de la lumière moyenne.
 $\rho \text{NO}_3^- / \text{Chl } a = 4.5 \cdot 10^{-5} \times (I_m) - 0.0013$; ($n = 12$; $r = 0.91$; $P < 0.01$)
 $\rho \text{NO}_2^- / \text{Chl } a = 5 \cdot 10^{-6} \times (I_m)$; ($n = 12$, $r = 0.92$; $P < 0.01$)
 Les points du 12 juin et du 20 juillet n'ont pas été pris en compte dans le calcul des droites de régressions. Ces points ont été obtenus à une période où l'absorption des nitrates et des nitrites est limitée par la concentration dans le milieu. On remarquera que ce n'est pas le cas pour l'absorption de l'ammonium et de l'urée.

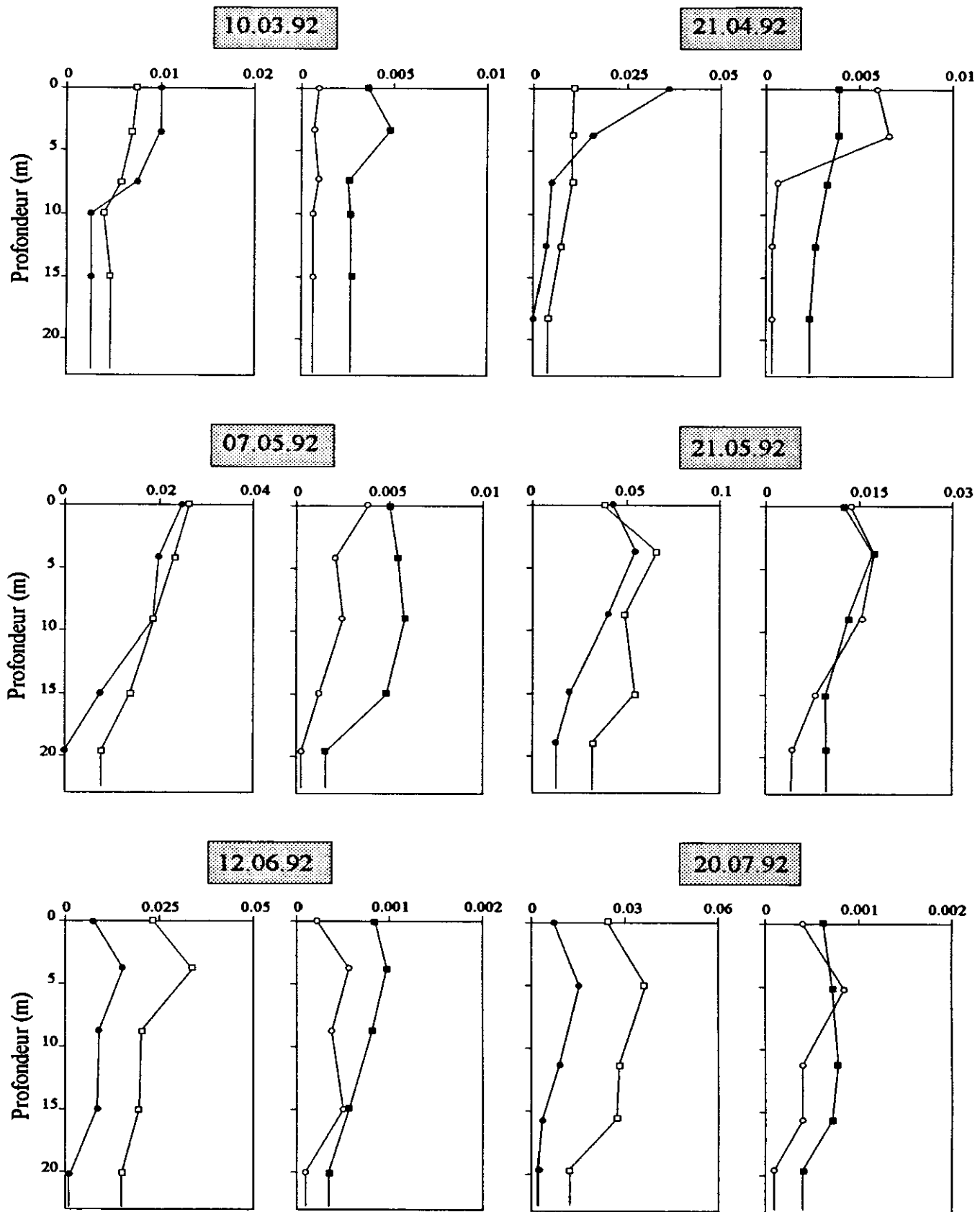
La limitation par la lumière est cependant peu marquée en été : 90 % de la capacité d'absorption est satisfaite lorsque la lumière moyenne (I_m) est à son maximum. L'influence de ce facteur sur le processus d'absorption est d'autant plus marquée que le rapport entre la profondeur de la zone euphotique et celle de la couche de mélange est faible. Son rôle est déterminant dans le domaine brassé profond (L'Helguen *et al.*, 1995).

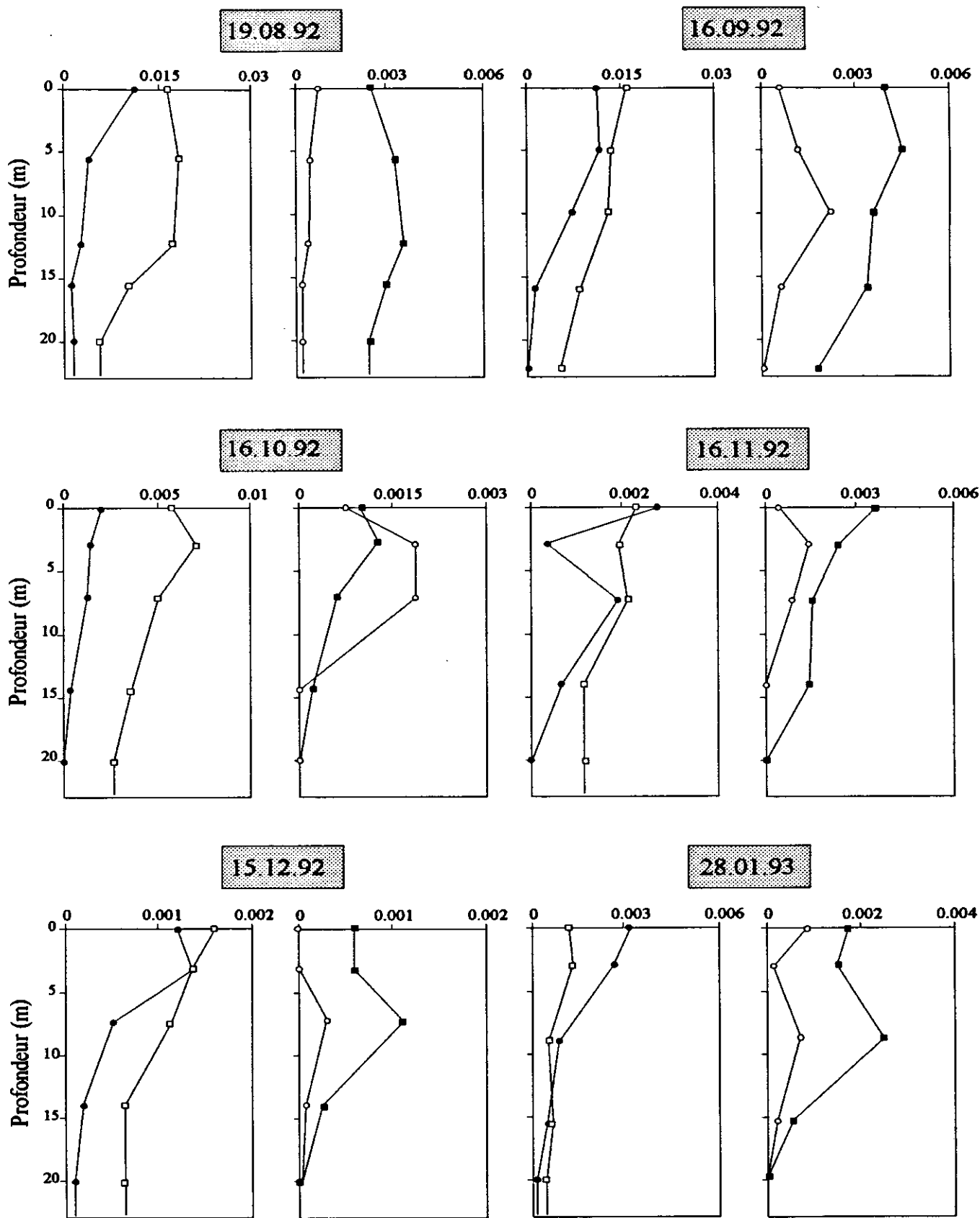
V. VARIATIONS VERTICALES DES TAUX D'ABSORPTION

Les variations saisonnières verticales des taux d'absorption de l'ammonium, des nitrates, des nitrites, et de l'urée sont représentées sur la figure V.13. Le brassage des masses d'eau assure l'homogénéisation verticale du phytoplancton et s'oppose à l'établissement d'un gradient de sels nutritifs. Les variations verticales des taux d'absorption reflètent par conséquent uniquement les variations de l'intensité lumineuse.

Quelle que soit l'époque de l'année, les taux d'absorption des composés azotés sont maximums en surface ou en subsurface, à une profondeur correspondant à 100 ou 50 % de la lumière incidente. Ils décroissent ensuite vers le fond. Les profils verticaux diffèrent cependant selon l'intensité de l'éclairement incident et la profondeur de la zone euphotique. Au printemps et en été, lorsque la zone euphotique atteint le fond, l'absorption est significative dans toute la colonne d'eau. En automne et en hiver, elle est limitée aux premiers mètres en raison de la plus faible épaisseur de la couche éclairée.

Les variations verticales des taux d'absorption présentent également des différences selon les composés azotés. L'absorption des nitrates et des nitrites diminue plus rapidement que celle de l'ammonium et de l'urée avec la profondeur. Aux faibles intensités d'éclairement, l'absorption des nitrates est souvent très faible alors que celles de l'ammonium ou de l'urée restent élevées. Sur l'ensemble de l'année, l'utilisation des nitrates représente en surface 37 % de l'absorption totale, à mi profondeur 28 % et au fond 8 %, alors que la contribution de l'ammonium est respectivement de 44, 45 et 68 %. La proportion d'urée utilisée augmente également de la surface vers le fond (15, 20 et 21 % respectivement) alors que pour les nitrites, les variations ne semblent pas significatives. Ces résultats montrent clairement que les cellules phytoplanctoniques exposées à de faibles intensités lumineuses utilisent préférentiellement l'ammonium, et à un degré moindre l'urée, plutôt que les nitrites et les nitrates. La plus grande dépendance de l'absorption des nitrates vis à vis de la lumière a souvent été signalée (MacIsaac et Dugdale, 1972 ; Cochlan, 1986 ; Martinez *et al.*, 1987 ; Muggli et Smith, 1993). Les rapports, entre les taux d'absorption mesurés la nuit et le jour





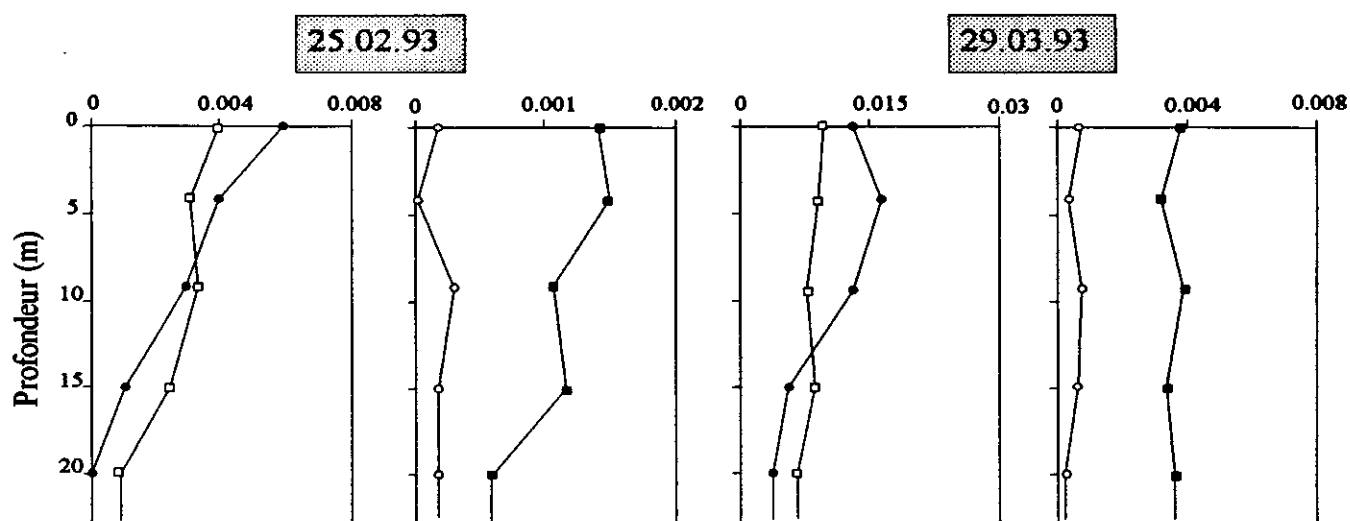


FIGURE V. 13 : Variations verticales des taux d'absorption des différents composés azotés (en $\mu\text{mol N / l / h}$).
 cercles pleins : absorption des nitrates
 carrés vides : absorption de l'ammonium
 carrés pleins : absorption de l'urée
 cercles vides : absorption des nitrites

déterminés à 50% de la lumière incidente de surface confortent ces résultats ($(\rho_{\text{nuit}} / \rho_{\text{jour}})$ moyen = 0.52 ; 0.50 ; 0.30 ; 0.27 respectivement pour l'ammonium, l'urée, les nitrates et les nitrites). Plusieurs auteurs ont également observé que l'absorption des nitrates est beaucoup plus sensible aux variations d'intensités lumineuses associées au cycle journalier que celles de l'ammonium et de l'urée (Nelson et Conway, 1979 ; Probyn, 1988 ; Glibert et Garside, 1992). La plus forte dépendance de l'absorption des nitrates vis à vis de l'intensité d'éclairement est liée probablement au fait que la réduction intracellulaire des nitrates est un processus strictement dépendant de l'énergie lumineuse (Syrett, 1981). Le mécanisme biochimique exact par lequel la lumière régule l'absorption des nitrates est mal connu. Il semblerait toutefois que la présence d'ATPase spécifique, localisée dans la membrane cellulaire d'un grand nombre de cellules phytoplanctoniques (Falkowski, 1975), soit à l'origine du couplage entre l'absorption des nitrates et la lumière. L'influence de la lumière sur les taux d'absorption dépend également des espèces (Paasche *et al.*, 1984). Les diatomées, par exemple, seraient plus dépendantes de l'intensité d'éclairement que les flagellés.

Au printemps et en été, les taux d'absorption plus faibles mesurés à 100 % qu'à 50 % de la lumière incidente traduisent la photo-inhibition. Ceci peut être une réalité du système. Elle peut aussi correspondre à un artéfact de manipulation. Lors des incubations, les cellules phytoplanctoniques prélevées en surface sont maintenues de manière artificielle plusieurs heures (3 à 4 heures) à de fortes intensités lumineuses.

VI. CONCLUSIONS

Dans les systèmes côtiers, l'utilisation de l'azote lors du cycle saisonnier est fortement influencée par le régime de mélange vertical et la profondeur de la colonne d'eau :

Dans les systèmes stratifiés, la stabilité verticale des masses d'eaux, associée au réchauffement des eaux de surface, permet un développement rapide du phytoplancton au printemps ; le maximum d'absorption, observé à cette époque, repose pour l'essentiel sur l'utilisation du stock hivernal de nitrates (Sahlsten *et al.*, 1988 ; Kanda *et al.*, 1990). Après la floraison printanière, qui correspond généralement au développement des diatomées, l'absorption diminue rapidement en raison de l'épuisement des nitrates dans la couche de surface. (Walsh *et al.*, 1986 ; Kanda *et al.*, 1990). En période estivale, l'absorption est basée pour l'essentiel sur l'utilisation d'ammonium et d'urée, issus du recyclage au sein de la zone euphotique (Sahlsten *et al.*, 1988). La population phytoplanctonique est à cette époque dominée par les flagellés.

Dans les systèmes homogènes, deux cas de figures peuvent être distingués selon la hauteur de la colonne d'eau brassée :

Dans le secteur où la colonne d'eau brassée est importante ($z >$ zone euphotique), le développement du phytoplancton est marqué par un maximum unique qui s'étend durant toute la période estivale. A l'inverse du système stratifié, 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. La contribution des nitrates à la nutrition du phytoplancton diminue au cours de l'année, alors que celle de l'azote régénéré augmente. Ce changement de source d'azote s'effectue progressivement et n'aboutit pas, au contraire du régime stratifié, à une utilisation quasi-exclusive des formes d'azote régénéré. Dans ce secteur, les concentrations en azote se maintiennent à des teneurs suffisantes durant toute la période de développement du phytoplancton pour ne pas limiter l'absorption. Cette dernière est par contre fortement limitée au cours de l'année par le faible niveau moyen d'éclairement dans la colonne d'eau.

Dans le secteur où la couche de mélange est réduite ($z <$ zone euphotique), nos résultats montrent un cycle de production phytoplanctonique original. L'absorption de l'azote est maximale au printemps et est basée majoritairement sur l'utilisation de l'ammonium. Après la floraison printanière, elle se maintient à des taux élevés. Les teneurs en ammonium sont suffisantes pour satisfaire la capacité d'absorption maximale du phytoplancton et leur assimilation est importante. Les teneurs en nitrates sont faibles et leur absorption réduite. Dans ce système, la limitation introduite par les nitrates est levée par l'ammonium. Ceci contraste avec le domaine brassé profond dans lequel les nitrates ne sont jamais limitants. A la fin de l'été, alors que les concentrations en nitrates sont relativement élevées, l'absorption de ce composé reste faible en raison de l'effet inhibiteur de l'ammonium. Dans ce système, la lumière contrôle le développement du phytoplancton toute l'année. L'effet de la lumière est cependant moins marqué que dans le domaine brassé profond. Il est d'autant moins important que le rapport entre la profondeur de la zone euphotique sur celle de la couche de mélange est élevé.

CHAPITRE VI

CHAPITRE VI

REGENERATION DES COMPOSES AZOTES
I. REGENERATION DE NH_4^+
I. 1. VARIATIONS SAISONNIERES DES TAUX DE REGENERATION

La figure VI.1 présente l'évolution saisonnière des taux de régénération de l'ammonium à la profondeur correspondant à 50 % de l'intensité d'éclairement incident. La régénération a été mesurée sur des échantillons préfiltrés à 200 μm et représente par conséquent l'activité de régénération des microhétérotrophes. Les taux varient fortement au cours de l'année (de 0.0004 à 0.0290 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l} / \text{h}$). Durant la période hivernale, ils sont faibles (0.0018 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l} / \text{h}$ en moyenne) et dépassent rarement 0.0050 $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l} / \text{h}$. Ils augmentent dès le début du printemps, d'abord lentement, puis plus rapidement à partir

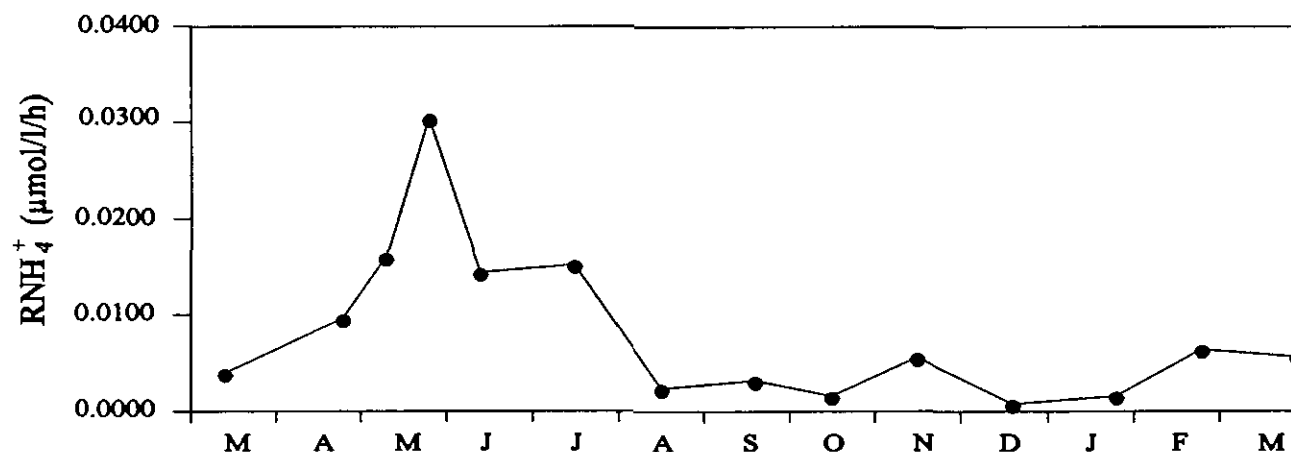


FIGURE VI. 1 : Variations saisonnières des taux de régénération de l'ammonium (en $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l} / \text{h}$) de la classe de taille < 200 μm .

de la fin du mois d'avril. Ils atteignent un maximum à la fin du mois de mai ($0.0290 \mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l/h}$). La régénération de l'ammonium se maintient à des taux relativement élevés au mois de juin et de juillet ($0.0150 \mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l/h}$ en moyenne). A partir du mois d'août, l'ammonium n'est que peu régénéré dans la colonne d'eau et des taux comparables à ceux reportés en période hivernale sont observés.

Les taux de régénération, sont relativement faibles comparés à ceux reportés dans d'autres systèmes marins (Tableau VI.1). Cependant, la régénération concerne toute la colonne d'eau ; elle est par ailleurs active sur plusieurs mois (quatre mois environ). Calculée sur une base annuelle et intégrée de la surface au fond, la régénération par les microhétérotrophes s'avère importante (Chapitre VII.II.2).

I . 2 . POPULATIONS PLANCTONIQUES RESPONSABLES DE LA REGENERATION DE NH_4^+

I . 2 . 1 . Importance des différentes classes de taille

Les contributions à la régénération de l'ammonium des classes de taille $200 - 15 \mu\text{m}$, $15 - 1 \mu\text{m}$ et $< 1 \mu\text{m}$ sont présentées mois par mois sur la figure VI.2. Sur une base annuelle (Tableau VI.2), la régénération de ce composé est associée pour 47 % à l'activité des organismes de taille comprise entre 200 et $15 \mu\text{m}$ et, pour 32 % à celle des organismes de taille comprise entre 15 et $1 \mu\text{m}$. La contribution moyenne de la classe inférieure à $1 \mu\text{m}$ est plus faible : 21 % de l'ammonium régénéré est attribué à cette fraction.

Au cours de l'année, la contribution des différentes classes de taille à la régénération de l'ammonium présente des variations très marquées (Figure VI.2). Celle du microplancton est minimale en hiver (22 %). Elle atteint 50 % au printemps et demeure importante en été et en automne (43 et 59 % respectivement). 70 % en moyenne de l'activité de régénération est attribuée en hiver au nanoplancton. La contribution du nanoplancton à la régénération varie au cours du printemps de 23 à 72 %. Elle est faible en été (16 % en moyenne) et très variable en automne (entre 13 et 44 %). La proportion d'ammonium régénéré par le picoplancton représente au cours de l'année entre 0 et 45 % (Figure VI.2c). Son rôle s'avère particulièrement marqué en été, durant lequel 40 % de la régénération est effectuée dans la fraction $< 1 \mu\text{m}$.

Type de système	Zones d'étude	R NH ₄ ⁺	Auteurs
<i>Estuaires</i>	Fjord de Oslo	0.012 - 0.061	Paasche et Kristiansen, 1982b
	Baie de Chesapeake	0.080 - 1.20	Glibert, 1982
<i>Lagunes</i>	Lagune de Terminos	0.064 - 0.409	Hopkinson <i>et al.</i> , 1987
<i>Systèmes côtiers</i>	Bassin de Bedford	0.041 - 0.066	La Roche, 1983
	Baie middle Atlantic	0.008 - 0.029	Harrison <i>et al.</i> , 1983
	Ile de Sapelo	0.000 - 0.262	Wheeler et Kirchman, 1986
	Plateau. Cont. Ecosse	0.045 - 0.456	Cochlan, 1986
	Baie de Laholm	0.012 - 0.091	Selmer, 1988
	N.O Méditerranée	0.005 - 0.050	Selmer <i>et al.</i> , 1993
	Baie Atlantique sud	0.075 - 0.875	Hanson et Robertson, 1988
	Reef de Davies	0.001 - 0.011	Hopkinson <i>et al.</i> , 1987
	Manche occidentale	0.000 - 0.027	Le Corre <i>et al.</i> , 1996
	Manche occidentale	0.000 - 0.029	nos travaux
<i>Systèmes océaniques</i>	Mer des Sargasses	0.002 - 0.065	Glibert <i>et al.</i> , 1982
	Courant algérien	0.000 - 0.167	Gentilhomme, 1992

TABLEAU VI. 1 : Taux de régénération de l'ammonium (en $\mu\text{mol NH}_4^+/\text{h}$) dans les systèmes estuariens, côtiers et océaniques.

	200 - 15 μm	15 - 1 μm	< 1 μm
hiver	22 (9 - 39)	70 (44 - 88)	8 (0 - 18)
printemps	50 (19 - 58)	33 (23 - 72)	18 (8 - 21)
été	43 (32 - 54)	16 (2 - 29)	40 (38 - 45)
automne	59 (46 - 66)	26 (13 - 44)	16 (9 - 20)
moyenne annuelle	47	32	21

TABLEAU VI. 2 : Contribution relative (en %) du micro- (200 - 15 μm), du nano- (15 - 1 μm) et du picoplancton (< 1 μm) à la régénération de NH₄⁺ aux différentes saisons. les gammes de variations sont données entre parenthèses.

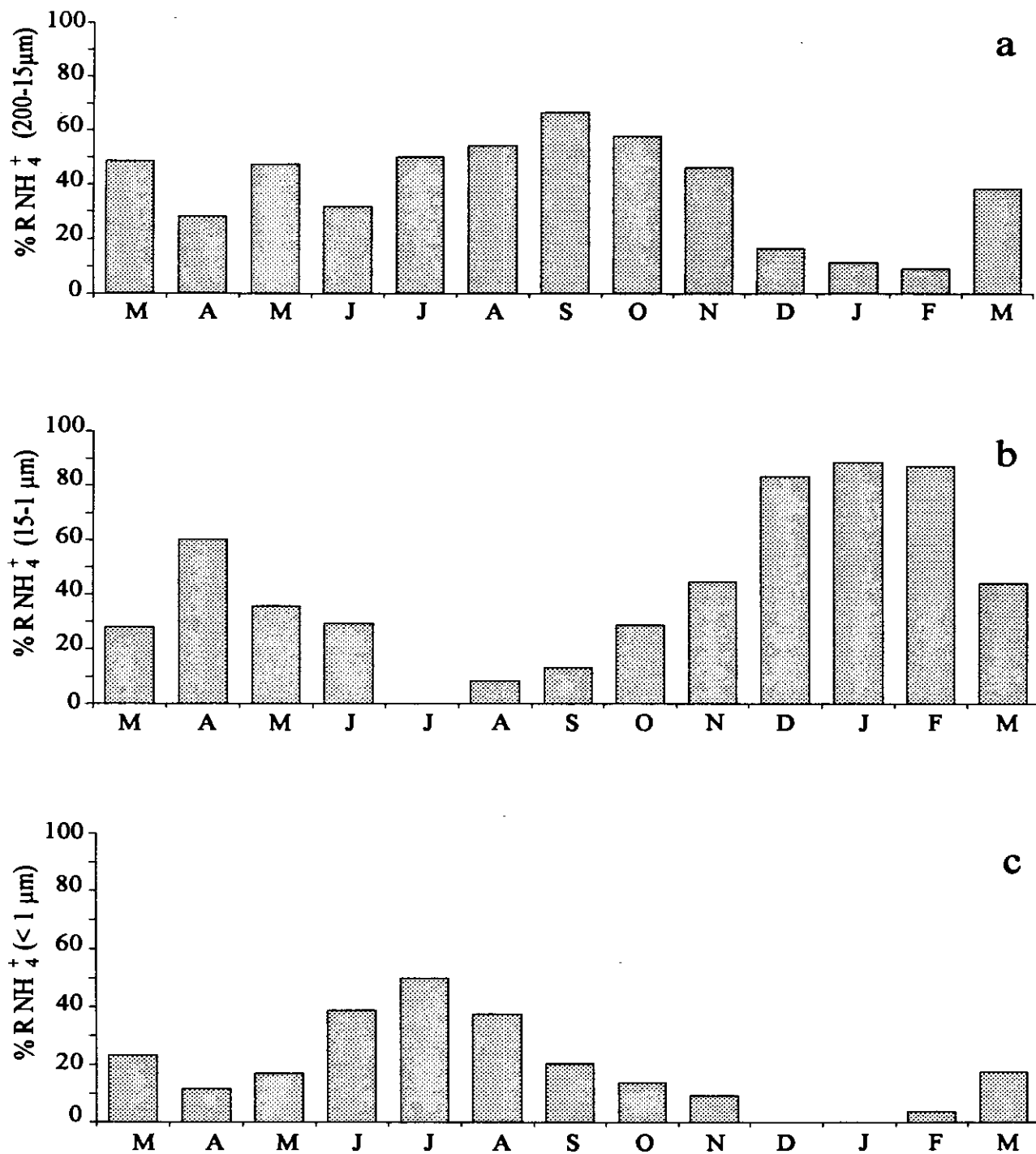


FIGURE VI. 2 : Variations saisonnières des taux de régénération de l'ammonium des différentes classes de taille de la population planctonique (en % de la régénération totale).
 a- taille 200 - 15 µm
 b- taille 15 - 1 µm
 c- taille < 1 µm

I. 2 . 2 . Rôle des des différents organismes

La régénération de l'ammonium par les microhétérotrophes résulte de l'activité des métazoaires, des protozoaires et des bactéries (voir pour une revue bibliographique Harrison, 1992). Peu de métazoaires ont été dénombrés dans la fraction < 200 μm . Ceci suggère que l'essentiel de la régénération de l'ammonium par les microhétérotrophes est associé, dans le système homogène peu profond, à l'activité des protozoaires (microflagellés et ciliés) et des bactéries.

Les microflagellés ont généralement un rôle prépondérant dans la régénération de l'ammonium (Paasche et Kristiansen, 1982b ; Probyn, 1987). Dans le système étudié, aucune corrélation n'a été mise en évidence entre les taux de régénération de l'ammonium et le nombre de microflagellés (figure VI.3). Nos résultats montrent que 68 % des flagellés sont dénombrés dans la fraction < 15 μm (Chapitre IV.II.5). L'existence de fortes teneurs en chlorophylle *a* dans cette classe de taille, ainsi que la forte absorption d'azote par le nanoplancton, suggère que les microflagellés sont principalement de nature autotrophe. Cette prédominance des formes autotrophes a déjà été observée par Selmer *et al.* (1993) en Méditerranée. Joint et Williams (1985) ont montré également que plus de

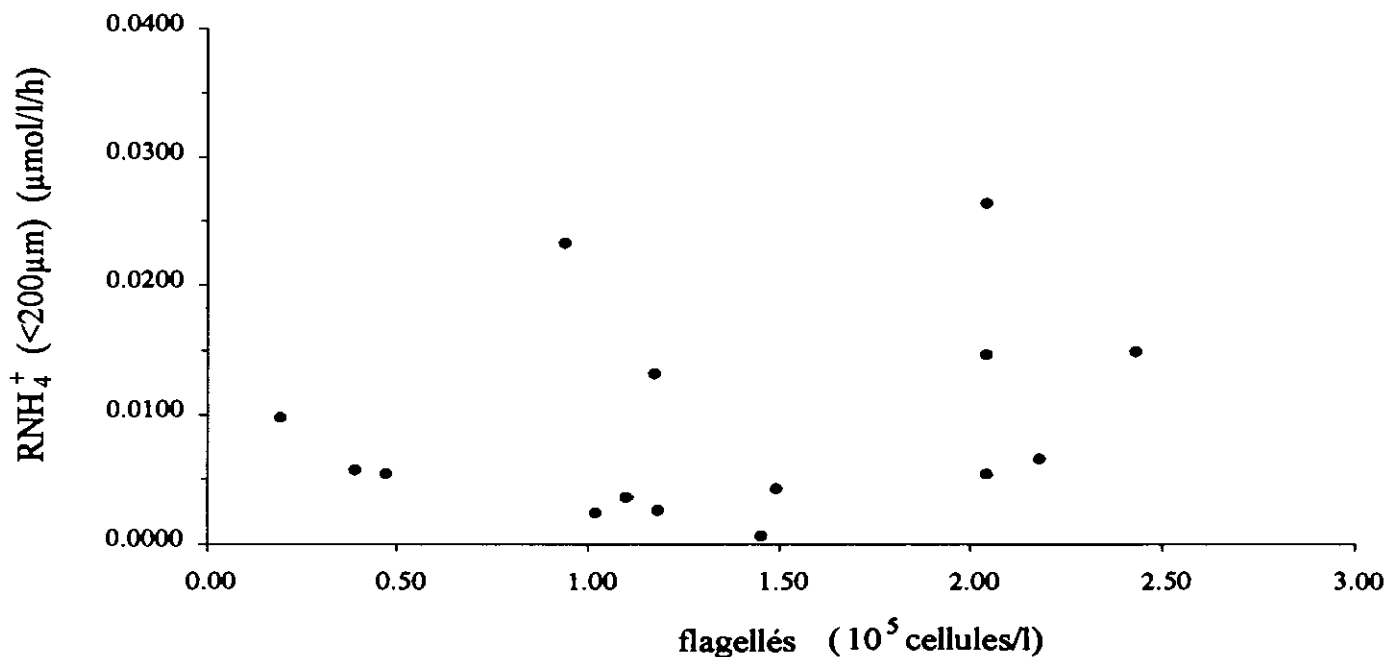


FIGURE VI. 3 : Variations des taux de régénération de l'ammonium (< 200 μm) en fonction du nombre de flagellés (< 200 μm)

90 % des microflagellés sont sous cette forme dans le secteur adjacent de la Mer Celtique. Il semble donc, au vu de ces résultats, que les microflagellés, dans le système étudié, utilisent l'ammonium plutôt qu'ils ne le produisent. Si la production d'ammonium par les microflagellés est vraisemblablement faible au cours du cycle saisonnier, ces microorganismes peuvent par contre être utilisés par ceux des échelons supérieurs, tels que les ciliés (Rassoulzadegan *et al.*, 1988), et doivent alors intervenir indirectement dans le recyclage de l'azote.

Une corrélation significative ($r = 0.86$; $P < 0.01$) a été mise en évidence entre les taux de régénération et le nombre de ciliés (Figure VI.4) ; ce résultat suggère que ces organismes jouent un rôle important dans le recyclage de l'ammonium. Il va à l'encontre

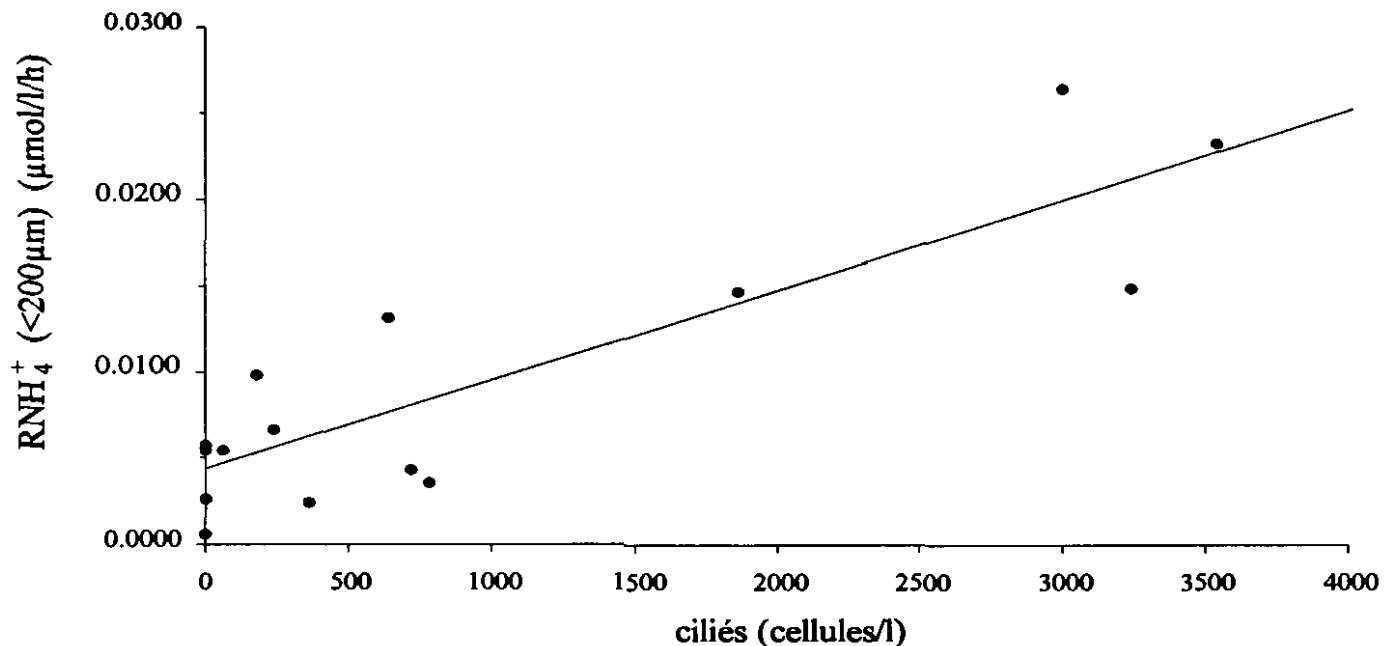


FIGURE VI. 4 : Variations des taux de régénération de l'ammonium (<math>< 200 \mu m</math>) en fonction du nombre de ciliés (<math>< 200 \mu m</math>).
 $RNH_4^+ = 5.25 \cdot 10^{-6} \times (\text{ciliés}) + 0.0041$; ($n = 12$; $r = 0.86$; $P < 0.01$)

de ceux obtenus par Paasche et Kristiansen (1982b) dans les eaux côtières de Norvège ; ces auteurs attribuent en effet moins de 10 % de l'excrétion du microzooplancton aux ciliés. Il a cependant été mis en évidence que ces organismes excrétaient l'ammonium à des taux élevés, après ingestion de cellules phytoplanctoniques ou de bactéries (Fenchel, 1987, Ferrier-Pages et Rassoulzadegan, 1994). Ainsi, le cilié *Tintimopsis vascula* peut excréter

l'ammonium à un taux moyen de 70 pg /h (Verity, 1985). En appliquant le taux obtenu par cet auteur, la régénération de l'ammonium par les ciliés atteint au mois de mai, alors que la régénération est maximale, 0.0198 $\mu\text{mol NH}_4^+$ /l /h, soit 85 % de l'ammonium produit par les microhétérotrophes à cette époque. Sur une base annuelle, la régénération de l'ammonium par les ciliés représente, selon ce calcul, 59 % de l'ammonium produit par le microzooplancton (0.0054 $\mu\text{mol NH}_4^+$ /l /h), et 50 % de l'ammonium régénéré par la fraction de taille 15-1 μm (0.0025 $\mu\text{mol NH}_4^+$ /l /h). Ces valeurs sont comparables à celles obtenues par Pierce et Turner (1992) et Nielsen et Kiorboe (1994) qui montrent que les ciliés peuvent consommer et excréter entre 40 et 60 % de la production primaire dans les eaux côtières.

Les taux de régénération mesurés dans la fraction < 1 μm sont corrélés avec le nombre total de bactéries ($r = 0.95$; $P < 0.01$; Figure VI.5). Ce résultat suggère que l'activité hétérotrophe dans cette classe de taille est, pour l'essentiel, de type bactérien, conformément à ceux déjà obtenus sur la régénération de l'ammonium par Probyn (1987), Hanson et Robertson (1988) et Selmer *et al.* (1993). La production d'ammonium par la fraction < 1 μm étant sur une base annuelle relativement faible, il semble donc, que dans les eaux peu profondes de la Manche occidentale, les bactéries n'aient qu'un rôle mineur, du moins directement, dans la régénération de ce composé. Cette faible contribution des bactéries à la production d'ammonium est en accord avec les études déjà effectuées sur une base annuelle dans les systèmes côtiers (Glibert, 1982 ; Paasche et Kristiansen, 1982b). Certains travaux ont cependant montré que ces organismes peuvent être d'importants producteurs d'ammonium (Harrison, 1978 ; Harrison *et al.*, 1983 ; Selmer *et al.*, 1993). Dans notre cas, la forte proportion d'ammonium régénéré en été par la classe de taille < 1 μm (40 % en moyenne de la régénération de l'ammonium) est liée à un accroissement important du nombre de bactéries dans le milieu ; leur développement s'intensifie à cette époque vraisemblablement en raison d'une augmentation de la matière organique dissoute provenant d'une part, de l'exudation par le phytoplancton lors de la photosynthèse, d'autre part, de la dégradation de la matière organique particulaire produite au printemps. Cette augmentation de la régénération de l'ammonium par les bactéries suit souvent un développement intense de diatomées (Glibert *et al.* 1982b ; Harrison *et al.*, 1983). En automne, la production d'ammonium par la fraction < 1 μm est par contre réduite, bien que les densités bactériennes soient importantes. Ceci doit être relié au fait qu'une forte proportion de bactéries (40 % environ) est fixée, à cette époque, sur des agrégats de taille supérieure à 0.7 μm (porosité des filtres GF/F utilisés lors des filtrations). Ces bactéries fixées, qui déploient habituellement une activité souvent supérieure à celle des bactéries

libres (Kirchman et Mitchell, 1982 ; Pearl et Merckell, 1982, Griffith *et al.*, 1994), n'ont pas été prises en compte dans nos mesures de régénération dans la fraction $< 1 \mu\text{m}$ et les taux de régénération bactériens peuvent donc être fortement sous-estimés.

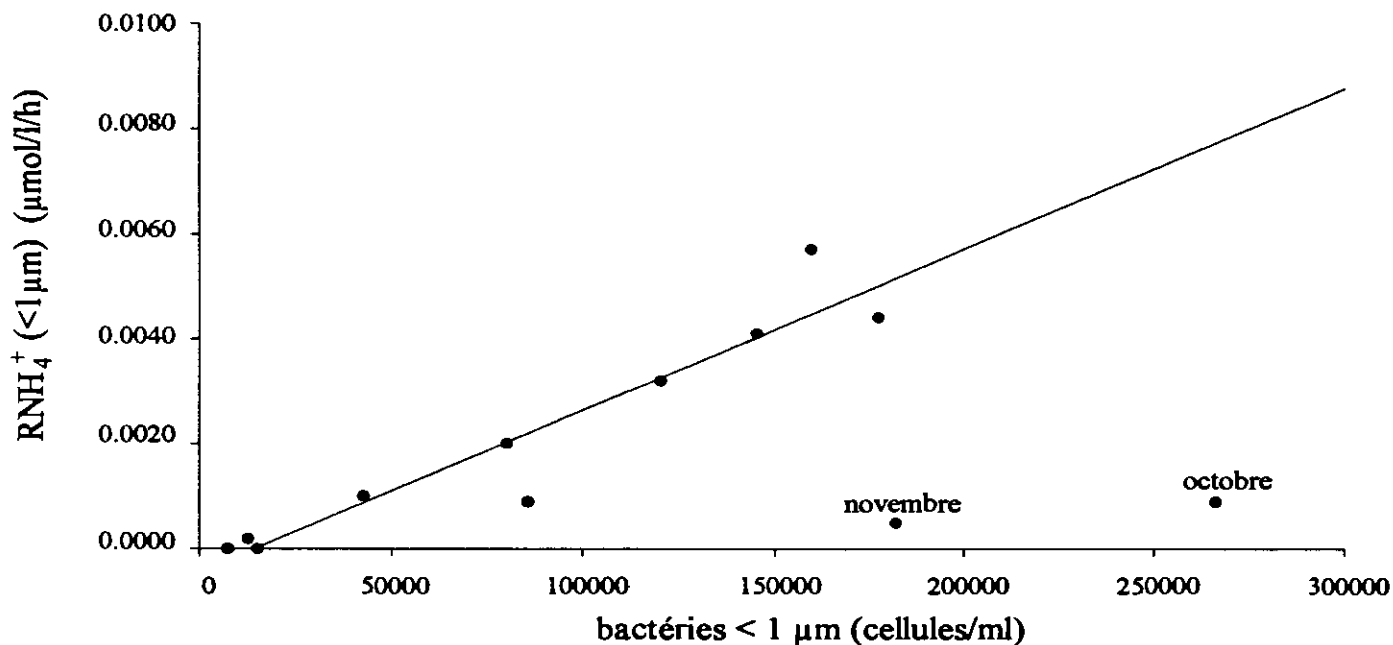


FIGURE VI. 5 : Variations des taux de régénération de l'ammonium ($< 1 \mu\text{m}$) en fonction du nombre total de bactéries ($< 1 \mu\text{m}$).

$$\text{RNH}_4^+ = 3.07 \cdot 10^{-8} \times (\text{bactéries}) - 0.00044 ; (n = 10 ; r = 0.95 ; P < 0.01)$$

Les résultats obtenus en octobre et novembre n'ont pas été pris en compte dans la détermination de la droite de régression. (voir texte pour explication).

Les taux de régénération de l'ammonium dans la fraction $< 200 \mu\text{m}$ sont également fortement corrélés avec le nombre de bactéries libres ($r = 0.79 ; P < 0.01$, Figure VI.6) suggérant que les bactéries peuvent aussi participer indirectement à la régénération de l'ammonium. Leur importance dans le recyclage de l'azote est liée à leur prédation par les protozoaires (Azam *et al.*, 1983 ; Sherr *et al.*, 1984 ; Andersen et Fenchel, 1985). D'après Coffin et Sharp (1987), les protozoaires consommeraient près de 95 % de la production bactérienne et excrèteraient ensuite l'ammonium. Parmi les bactérivores, les flagellés hétérotrophes et les ciliés sont considérés comme les principaux prédateurs bactériens dans le milieu marin (Rivier *et al.*, 1985 ; Sherr *et al.*, 1986 ; Sherr et Sherr, 1987 ; Sherr *et al.*, 1989 ; Solic et Krstulovic, 1995). Dans le système homogène peu profond de la Manche occidentale, il semble que ce soit les ciliés, plutôt que les nanoflagellés, qui exercent l'essentiel de l'activité de broutage sur les bactéries. La forte

production d'ammonium attribuée aux ciliés est donc liée aux relations trophiques (relations proies-prédateurs) qui s'établissent entre les ciliés, les nanoflagellés et les bactéries. Le rôle prépondérant de la chaîne microbienne (Azam *et al.*, 1983) constitue l'une des originalités du système brassé peu profond de Manche occidentale. Les processus conduisant à sa mise en place et à son développement sont examinés dans le chapitre VII.

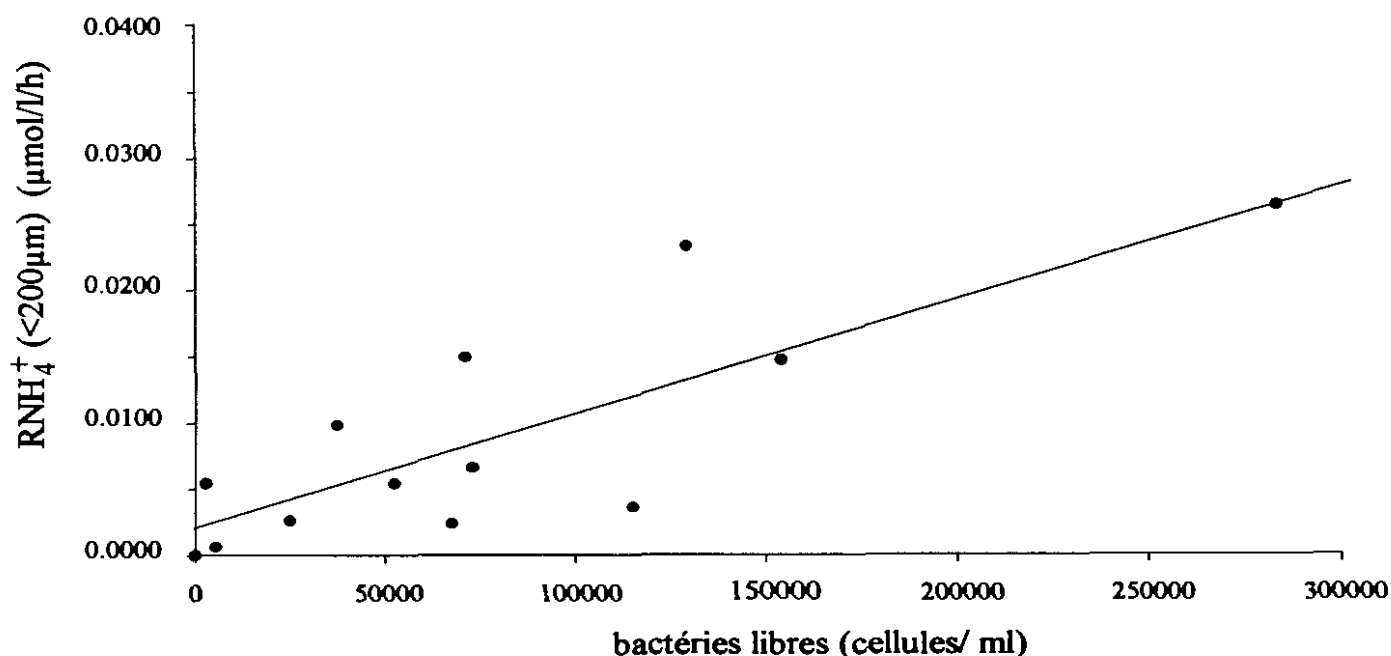


FIGURE VI.6 : Variations des taux de régénération de l'ammonium (< 200 µm) en fonction du nombre de bactéries libres (< 200 µm)
 $RNH_4^+ = 8.59.10^{-8} x (\text{bactéries}) + 0.0023$; ($n = 12$; $r = 0.79$; $P < 0.01$)

I. 3. VARIATIONS VERTICALES DES TAUX DE REGENERATION DE NH₄⁺

Les taux de régénération de l'ammonium présentent généralement un maximum en surface ou en subsurface (à une profondeur correspondant à 100 % ou 50 % de l'éclairement incident) ; ils diminuent ensuite progressivement avec la profondeur (Figure VI.7). Des différences existent néanmoins selon les saisons. Au début du printemps, les variations verticales des taux de régénération de l'ammonium sont marquées. Les taux en surface (ou en subsurface) sont nettement supérieurs à ceux observés en profondeur. A la fin du printemps et au début de l'été, la régénération s'effectue à des taux comparables sur l'ensemble de la colonne d'eau. A la fin de l'été et au début de l'automne, elle est maximale

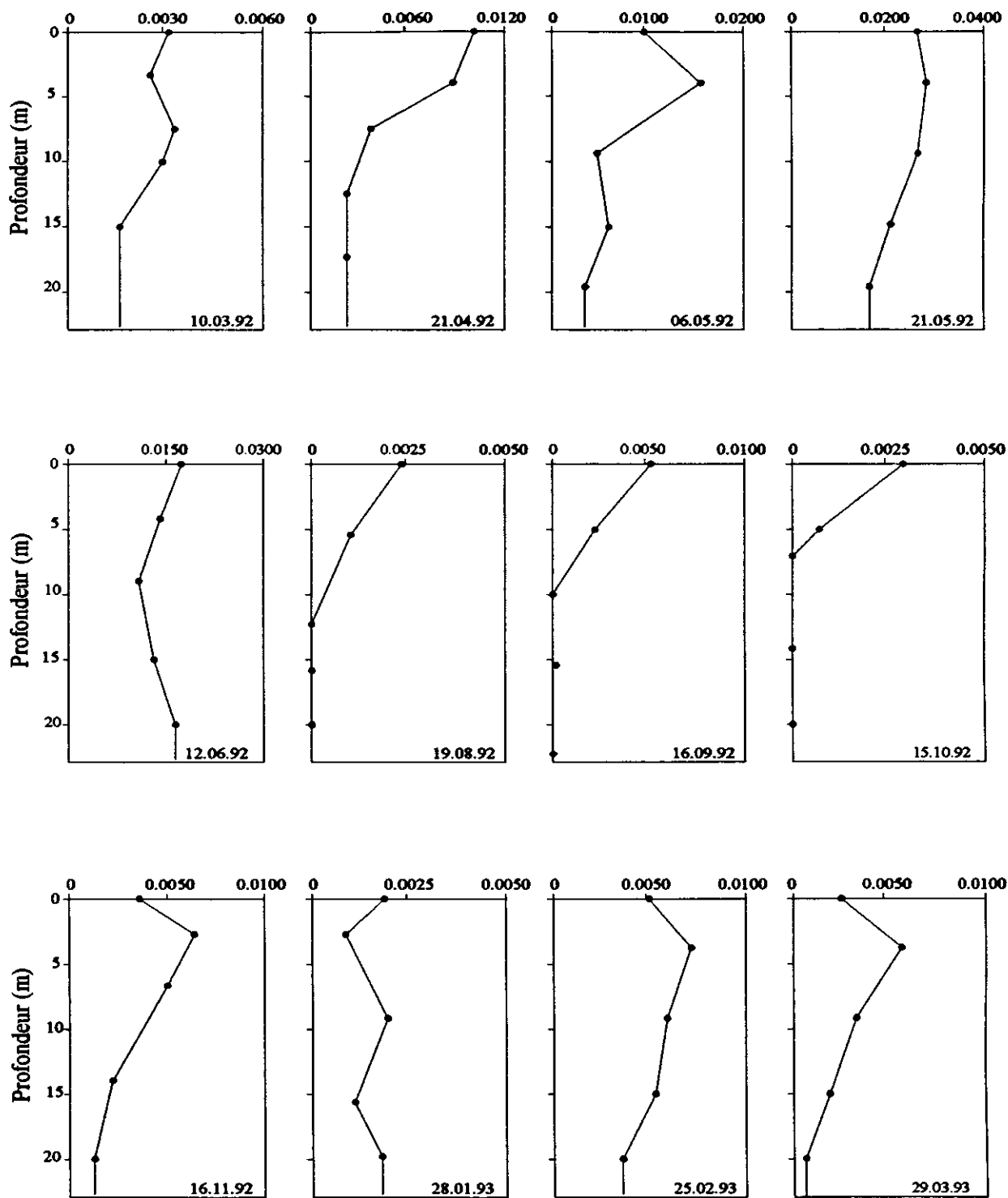


FIGURE VI.7 : variations verticales des taux de régénération de l'ammonium (en $\mu\text{mol NH}_4^+ / \text{l/h}$) de la classe de taille $< 200 \mu\text{m}$.

en surface et insignifiante en dessous de 10 mètres. En automne et en hiver, les variations verticales des taux de régénération sont similaires à celles observées au début du printemps ; les écarts entre les taux en surface et ceux mesurés aux faibles intensités lumineuses sont cependant plus faibles que ceux observés sur ces profils.

Les variations verticales des taux de régénération suivent les variations de la production phytoplanctonique. De tels résultats ont déjà été signalés dans d'autres écosystèmes côtiers (Harrison *et al.*, 1983 ; Probyn, 1987). La régénération plus importante d'ammonium aux faibles profondeurs traduit vraisemblablement une réponse rapide de la chaîne microbienne à un accroissement des substrats organiques provenant de l'activité phytoplanctonique.

I. 4. VARIATIONS NYCTHEMERALES DES TAUX DE REGENERATION DE NH_4^+

Les taux de régénération de l'ammonium varient au cours du cycle nycthéral (Tableau VI.3) : les taux mesurés la nuit sont inférieurs à ceux observés le jour durant la majeure partie de l'année. La réduction de la régénération la nuit est cependant relativement faible (de l'ordre de 25 % en moyenne) et peu variable au cours du

Date	R _{jour}	R _{nuit}	R _{nuit} / R _{jour}
21/05/1992	0.0290	0.0147	0.5
20/07/1992	0.0155	0.0103	0.7
19/08/1992	0.0011	0.0007	0.7
16/09/1992	0.0017	0.0014	0.9
15/10/1992	0.0007	0.0006	0.8
16/12/1992	0.0004	0.0004	1.0

TABLEAU VI. 3 : valeurs des rapports entre les taux de régénération de NH_4^+ (en $\mu\text{mol NH}_4^+/\text{l/h}$) mesurés le jour et ceux mesurés la nuit.

cycle saisonnier. Le rapport $R_{\text{nuit}} / R_{\text{jour}}$ varie également peu avec la profondeur de la colonne d'eau. La diminution de la régénération au cours de la nuit a rarement été mise en évidence. La plupart des études ont montré que la régénération la nuit était supérieure ou

équivalente à celle mesurée le jour (Caperon *et al.*, 1979 ; Glibert, 1982 ; Selmer, 1988 ; Wheeler *et al.*, 1989). Cette intensification de la régénération au cours de la nuit a été attribuée à la migration verticale du zooplancton (Glibert, 1982). Dans notre cas, les variations journalières de la régénération de l'ammonium ont été déterminées sur des échantillons prélevés au lever du soleil. En outre, le zooplancton a été retiré de nos échantillons. Les variations journalières des taux de régénération ne peuvent donc pas être liées à une migration de ces organismes et la diminution de la régénération de l'ammonium au cours de la nuit doit plutôt correspondre à une diminution de la quantité de substrat disponible pour les microhétérotrophes, associée à une activité phytoplanctonique réduite.

I. 5. COUPLAGE ENTRE L'ABSORPTION ET LA REGENERATION DE NH_4^+

Différents travaux sur la dynamique de l'azote dans le milieu marin ont mis en évidence une prédominance des processus de régénération sur les processus d'absorption (Harrison, 1978 ; Cochlan, 1986 ; Owens *et al.*, 1986 ; Hanson et Robertson, 1988). D'autres ont montré que les deux flux sont équilibrés (Harrison, 1978) ou au contraire, que l'absorption excède la régénération (Caperon *et al.*, 1979 ; Harrison *et al.*, 1983 ; La Roche, 1983 ; Hanson et Robertson, 1990, Le Corre *et al.*, 1996). Cependant, tous ces travaux soulignent le couplage étroit qui existe entre l'activité de régénération des microhétérotrophes et la production phytoplanctonique. Une corrélation significative ($r = 0.88$; $P < 0.01$) entre les taux de régénération et d'absorption (mesurés à 50 % de la lumière incidente de surface) est également obtenue dans le domaine brassé peu profond (Figure VI.8). Le rapport entre l'absorption et la régénération ($\rho/R = 1.99$) indique que dans ce système, l'absorption excède la régénération. L'accumulation de l'ammonium dans la colonne d'eau au printemps semble pourtant indiquer une prédominance de la régénération. Un bilan annuel des flux d'ammonium a été réalisé (Chapitre VII.I.2) ; il prend en compte les variations verticales (profondeur) et temporelles (nyctémérales et saisonnières) des taux d'absorption et de régénération. Dans ce bilan, les processus d'absorption demeurent dominants ($\rho/R = 1.65$). D'autres sources d'ammonium, telles que l'excrétion du macrozooplancton, les apports par le sédiment ou par les rivières doivent alors être considérés. Ces sources d'azote sont examinées en détail dans le chapitre VII.I.2.

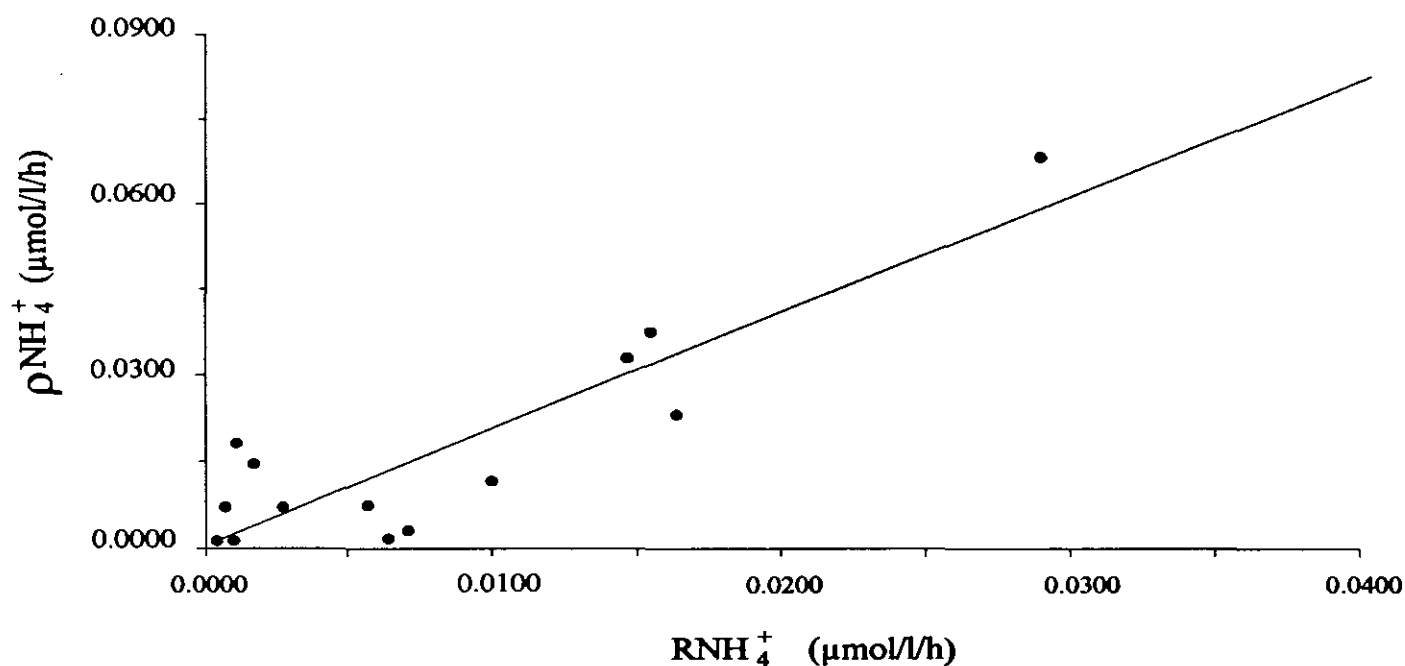


FIGURE VI.8 : Variations des taux d'absorption de l'ammonium (< 200 μm) en fonction des taux de régénération de l'ammonium (< 200 μm) à 50 % de la lumière incidente de surface.
 $\rho\text{NH}_4^+ = 1.99 \times (\text{RNH}_4^+) + 0.0007$; (n = 14 ; r = 0.88 ; P < 0.01)

II. REGENERATION DES NO_2^- ET NO_3^-

Les taux de régénération des nitrites et des nitrates ont été déterminés pour des échantillons prélevés à la plus faible intensité lumineuse dans la colonne d'eau ; les taux de nitrification ainsi obtenus représentent des taux maximums, la lumière ayant un effet inhibiteur sur la nitrification (Olson, 1981a ; b ; Horrigan *et al.*, 1990). D'autres mesures ont également été réalisées à différentes profondeurs photométriques afin d'étudier l'effet de la lumière sur la formation de nitrites et de nitrates.

II. 1. REGENERATION DES NO_2^-

Les taux d'oxydation de l'ammonium ont été déterminés entre les mois de juillet et de décembre (Figure VI.9); ils varient entre 0.0006 et 0.0065 $\mu\text{mol NO}_2^- / \text{l} / \text{h}$. Les taux sont faibles en été et maximums en automne. Ils sont comparables aux taux

généralement reportés dans la littérature pour les eaux côtières mais sont très inférieurs à ceux obtenus en zone estuariennes ou en rivières (Tableau VI.4).

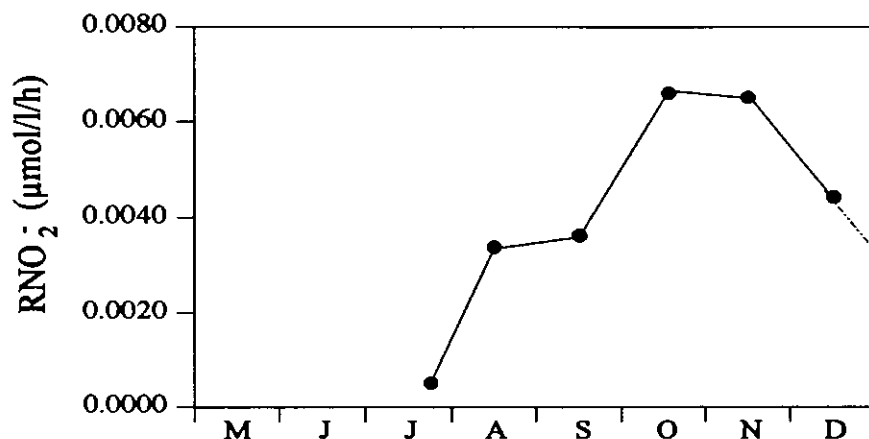


FIGURE VI. 9 : Variations des taux de régénération des nitrites (en $\mu\text{mol NO}_2^-/\text{l/h}$) déterminés aux intensités d'éclairement minimales dans la colonne d'eau.

L'intensité de la nitrification peut être influencée par la lumière (Olson, 1981a ; Lipschultz *et al.*, 1985 ; 1986 ; Ward, 1987 ; Horrigan *et al.*, 1990), les concentrations en ammonium (Hashimoto *et al.*, 1983 ; Ward *et al.*, 1984) ou encore les teneurs en oxygène (Goreau *et al.*, 1980 ; Lipschultz *et al.*, 1985). Dans le secteur étudié, des sous-saturations en oxygène sont mesurées au cours de l'année (figure IV.3), mais les concentrations sont toutefois toujours suffisantes ($> 5.5 \text{ ml/l}$) pour ne pas limiter le processus de nitrification.

L'influence de la lumière sur l'activité des bactéries nitritantes a été étudiée en examinant les variations des taux d'oxydation de l'ammonium en fonction de l'intensité d'éclairement dans la colonne d'eau (Figure VI.10). Les taux d'oxydation maximums sont obtenus aux très faibles intensités lumineuses et à l'obscurité. L'intensité d'éclairement pour laquelle la production de nitrites est réduite de 50 % ($50 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) est comparable aux constantes de demi-saturation reportées dans la littérature (Olson, 1981b ; Lipschultz *et al.*, 1985). La photoinhibition est totale pour des intensités voisines de $600 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Des valeurs similaires ont été reportées par Lipschultz *et al.* (1985) dans la rivière Delaware. La diminution de l'éclairement incident semble donc l'une des raisons principales pour lesquelles l'oxydation de l'ammonium s'intensifie à la fin de l'été dans la colonne d'eau. La régénération des nitrites est également plus élevée la nuit que le jour (Tableau V.5). La réduction de l'activité nitritante durant le jour (41 à 59 % de l'activité nitritante durant la nuit, moyenne : 48 %) doit aussi être attribuée à la photoinhibition. Cet effet de la lumière sur l'oxydation de l'ammonium a maintes fois été mis en évidence dans le milieu marin (Horrigan *et al.*, 1981 ;

Olson, 1981a, b ; Codispoti et Christiansen, 1985 ; Lipschultz *et al.*, 1985 ; Ward, 1985 ; Horrigan et Springer, 1990). Le mécanisme d'inhibition a cependant été peu étudié jusqu'à présent, il semblerait néanmoins qu'elle soit due aux rayons ultra-violets (Hooper et Terry, 1974).

Type de système	zones d'étude	R NO ₂ ⁻	auteurs
<i>Rivières - Estuaires</i>	York	0 - 28.800	McCarthy <i>et al.</i> , 1984
	Delaware	4.800 - 8.140	Lipschultz <i>et al.</i> , 1986
	"Plume" du Rhône	0.2300 - 2.200*	Bianchi <i>et al.</i> , 1994a
<i>Systèmes côtiers</i>	Baie de Sagami	0.004 - 0.120	Miyazaki <i>et al.</i> , 1973
	Côte de Washington	0 - 0.035	Ward <i>et al.</i> , 1984
	Baie de Californie	0 - 0.018	Ward, 1985
	Baie de Californie	0 - 0.045	Ward, 1987
	Saanish Inlet	0.010 - 0.120	Ward et Kilpatrick, 1990
	Manche occidentale	0 - 0.074	L'Helguen, 1991
	Manche occidentale	0 - 0.156	nos travaux
<i>Systèmes océaniques</i>	Pacifique tropical N-E	0 - 0.020	Ward et Zafiriou, 1988
	Pacifique tropical S	0 - 0.035	Lipschultz <i>et al.</i> , 1990
	Pérou	0 - 0.010	Ward <i>et al.</i> , 1989
	Front Almería-Oran	0.002 - 0.028*	Bianchi <i>et al.</i> , 1994

TABLEAU VI. 4 : Taux de régénération des nitrites (en $\mu\text{mol NO}_2^-/\text{l/j}$) dans les systèmes côtiers et océaniques.

* taux obtenu par la technique N-Serve.

date	R _{jour}	R _{nuit}	R _{nuit} / R _{jour}
19/08/1992	0.0019	0.0034	1.8
16/09/1992	0.0014	0.0034	2.4
15/10/1992	0.0033	0.0065	1.9
16/11/1992	0.0037	0.0064	1.7
15/12/1992	0.0023	0.0041	1.8

TABLEAU VI. 5 : Rapports entre les taux de régénération des NO₂⁻ (en $\mu\text{mol NO}_2^-/\text{l/h}$) le jour et la nuit. Les taux reportés correspondent aux valeurs moyennes dans la colonne d'eau.

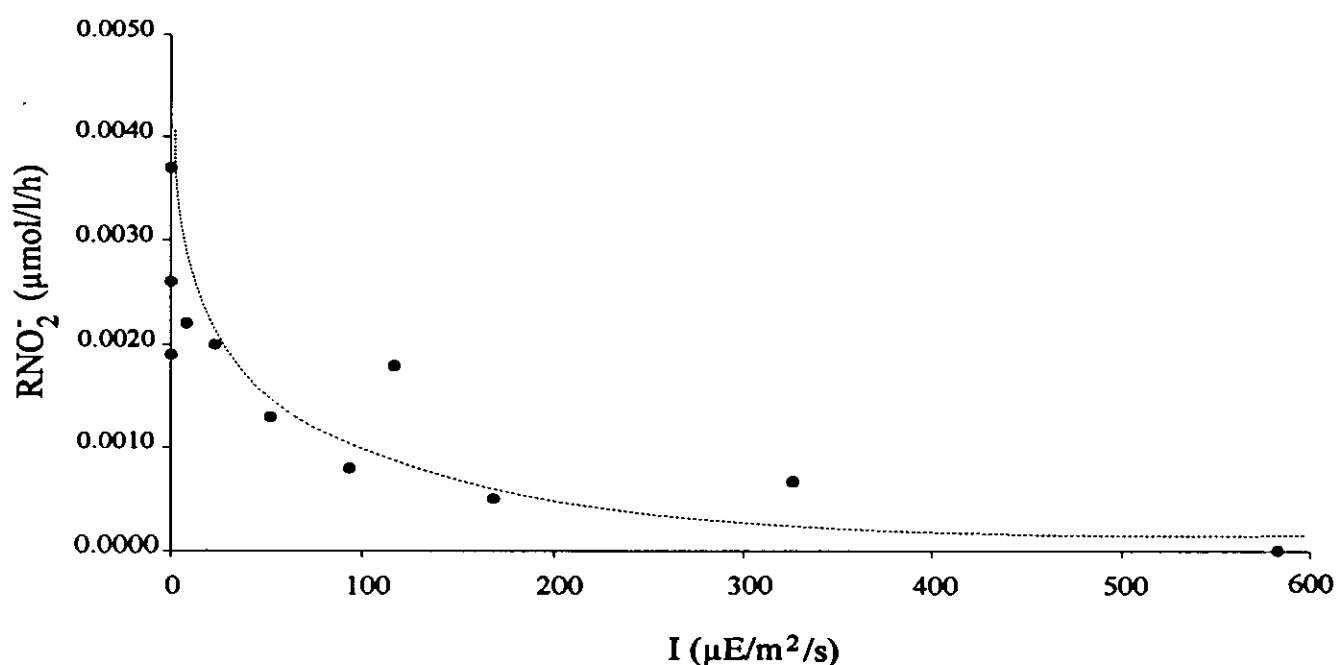


FIGURE VI. 10 : Variations des taux de régénération des nitrites en fonction de la lumière.

La diminution des concentrations en ammonium au mois de septembre coïncide avec un accroissement des taux de nitrification. Aucune relation entre les teneurs en ammonium et la production de nitrites n'est cependant observée au cours de l'année. Ceci résulte vraisemblablement d'une compétition entre les bactéries et le phytoplancton pour l'utilisation de l'ammonium. La production de nitrites varie habituellement en fonction de la concentration en substrat selon une relation de type Michaelis-Menten et des constantes de demi-saturation comprises entre 2 $\mu\text{mol/l}$ et 1 mmol/l ont été reportées en milieu de culture (Carlucci et Strickland, 1968 ; Hyman et Wood, 1983). Par contre, des valeurs beaucoup plus faibles (de 0.02 à 0.1 $\mu\text{mol/l}$) sont généralement obtenues pour des populations naturelles de bactéries (Olson, 1981a ; Ward, 1986). Dans le système étudié, les concentrations en ammonium sont supérieures durant toute l'année à 0.15 $\mu\text{mol NH}_4^+/\text{l}$ et ne semblent pas limitantes pour l'oxydation bactérienne. Nos résultats montrent donc que l'oxydation de l'ammonium dans les eaux brassées peu profondes de la Manche occidentale est contrôlée principalement par la lumière.

I. 2 . REGENERATION DES NO_3^-

Des concentrations en nitrates supérieures à $1 \mu\text{mol/l}$ sont observées à la fin de l'été dans le système homogène de la Manche occidentale (Wafar *et al.*, 1983). Les nitrates peuvent résulter à cette époque d'une utilisation incomplète du stock hivernal lors du développement printanier du phytoplancton ; ils peuvent aussi être produits sur place par nitrification. L'augmentation des concentrations en nitrites associée à une diminution du niveau d'éclairement semble en effet favorable à une production de nitrates par oxydation des nitrites.

Les taux d'oxydation des nitrites ont été mesurés entre les mois de mai et de décembre. Ils varient de 0.0002 à $0.0521 \mu\text{mol NO}_3^-/\text{l/h}$ (Figure VI.11). Au mois de mai, les bactéries nitrifiantes produisent $0.0025 \mu\text{mol NO}_3^-/\text{l/h}$. Ce résultat est tout à fait original, une production de nitrates par oxydation des nitrites n'ayant jamais été mise en évidence dans ce système à cette époque de l'année. Le stock hivernal et les apports benthiques étaient en effet jusqu'à présent considérés comme les seules sources de nitrates pour le phytoplancton. La régénération des nitrates n'est pas significative au mois de juillet. Elle s'intensifie à partir du mois d'août parallèlement à celle des nitrites. Les taux d'oxydation des nitrites sont maximums au mois de novembre, un mois après ceux de l'ammonium. Les taux d'oxydation des nitrites se situent dans la gamme des taux reportées pour les systèmes côtiers (Tableau VI.10). Ils sont par contre plus faibles que ceux obtenus dans les rivières ou les estuaires.

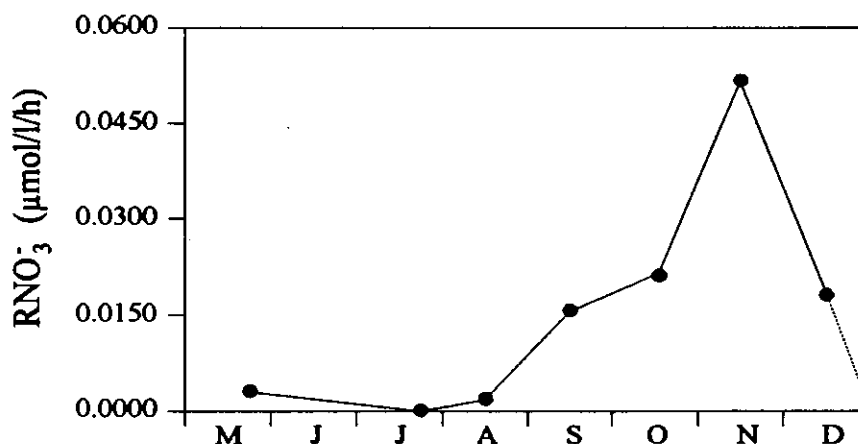


FIGURE VI. 11 : Variations saisonnières des taux de régénération des nitrates (en $\mu\text{mol NO}_3^-/\text{l/h}$) déterminés aux intensités minimales dans la colonne d'eau.

Type de système	Zones d'étude	R NO ₃ ⁻	auteurs
<i>Estuaires-Rivières</i>	Delaware	0 - 6.480	Lipschultz <i>et al.</i> , 1986
	Providence	0.040 - 11.20*	Berounsky et Nixon, 1993
	"Plume" du Rhône	0.140 - 1.100*	Bianchi <i>et al.</i> , 1994a
<i>Systèmes côtiers</i>	Baie de Californie	0 - 0.100	Ward, 1987
	Mer baltique	0.001 - 0.280	Enocksson, 1986
	Baie de Narragansett	0.020 - 0.980*	Berounsky et Nixon, 1993
	Manche occidentale	0 - 1.250	nos travaux
<i>Systèmes océaniques</i>	Pacifique sud tropical	0 - 0.250	Lipschultz <i>et al.</i> , 1990
	Courant algérien	0.041 - 0.316	Gentilhomme, 1992
	Front Almería-Oran	0.002 - 0.010*	Bianchi <i>et al.</i> , 1994b

TABLEAU VI. 10 : Taux de régénération des nitrates (en $\mu\text{mol NO}_3^-/\text{l/j}$) dans les systèmes côtiers et océaniques.

* taux obtenus par la technique N-Serve.

L'influence de la lumière sur l'oxydation des nitrites peut être mise en évidence par les variations nycthémérales des taux d'oxydation. Comme dans le cas de l'oxydation de l'ammonium, les taux d'oxydation des nitrites la nuit apparaissent systématiquement plus forts que les taux d'oxydations mesurés le jour (Tableau VI.11). L'augmentation de l'oxydation des nitrites la nuit (de 25 à 70%, moyenne : 50%) est cependant plus variable durant l'année que celle observée dans le cas de l'oxydation de l'ammonium.

date	R _{jour}	R _{nuit}	R _{nuit} / R _{jour}
20/05/1992	0.0029	0.0048	1.6
19/08/1992	0.0012	0.0023	1.9
16/09/1992	0.0090	0.0121	1.3
15/10/1992	0.0109	0.0218	2.0
16/11/1992	0.0260	0.0521	2.0
15/12/1992	0.0054	0.0169	3.1

TABLEAU VI. 11 : Valeurs des rapports entre les taux de régénération des NO₃⁻ (en $\mu\text{mol NO}_3^-/\text{l/h}$) mesurés le jour et ceux mesurés la nuit.

Les taux reportés correspondent aux valeurs moyennes dans la colonne d'eau.

Nos résultats montrent également que l'oxydation des nitrites diminue rapidement lorsque l'intensité lumineuse augmente dans la colonne d'eau (Figure VI.12). Elle est réduite de 50 % à une intensité voisine de $20 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Cette valeur est environ deux fois plus faible que celle nécessaire pour inhiber, au même degré, l'oxydation de l'ammonium. Elle indique que la deuxième étape de la nitrification est plus sensible à l'intensité d'éclairage que la première. Cette plus grande sensibilité des bactéries nitrifiantes vis à vis de la lumière serait due à une teneur plus faible en cytochrome *c* chez *Nitrobacter* que chez *Nitrosomonas* (Olson, 1981a). Le niveau d'éclairage élevé au mois de juillet peut alors expliquer en partie l'absence d'activité nitrifiante à cette époque de l'année.

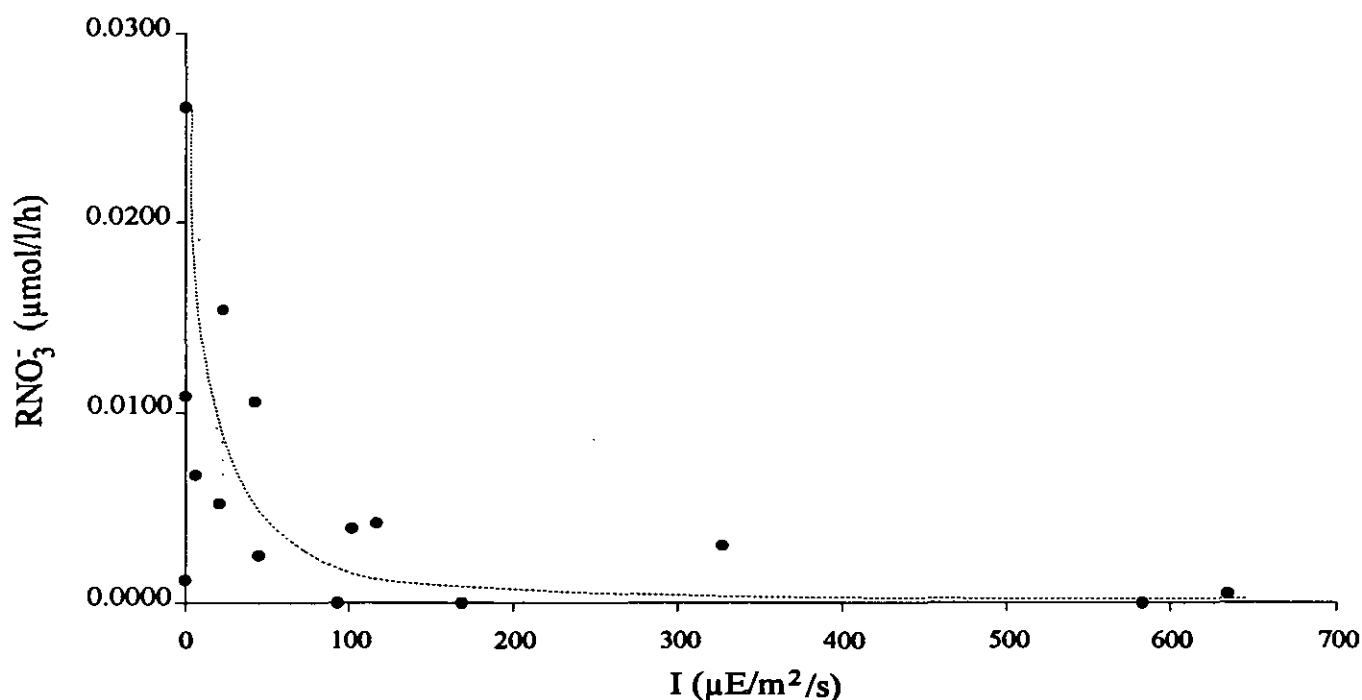


FIGURE VI. 12 : Variations des taux de régénération des nitrates (en $\mu\text{mol NO}_3^-/\text{l}/\text{h}$) en fonction de la lumière.

Les taux d'oxydation des nitrites augmentent avec la concentration en substrat dans la colonne d'eau en suivant une courbe de type Michaelis-Menten (Figure VI.13). 50 % de l'oxydation maximale est obtenue pour une concentration en nitrites de $0.05 \mu\text{mol NO}_2^-/\text{l}$ (constante K_s). La valeur de la constante K_s est du même ordre de grandeur que celle obtenue par Olson dans les eaux subtropicales ($K_s = 0.07 \mu\text{mol NO}_2^-/\text{l}$, Olson, 1981a). Les faibles concentrations en nitrites

(<0.05 $\mu\text{mol NO}_2^-/\text{l}$) durant toute la période estivale limitent par conséquent la formation de nitrates.

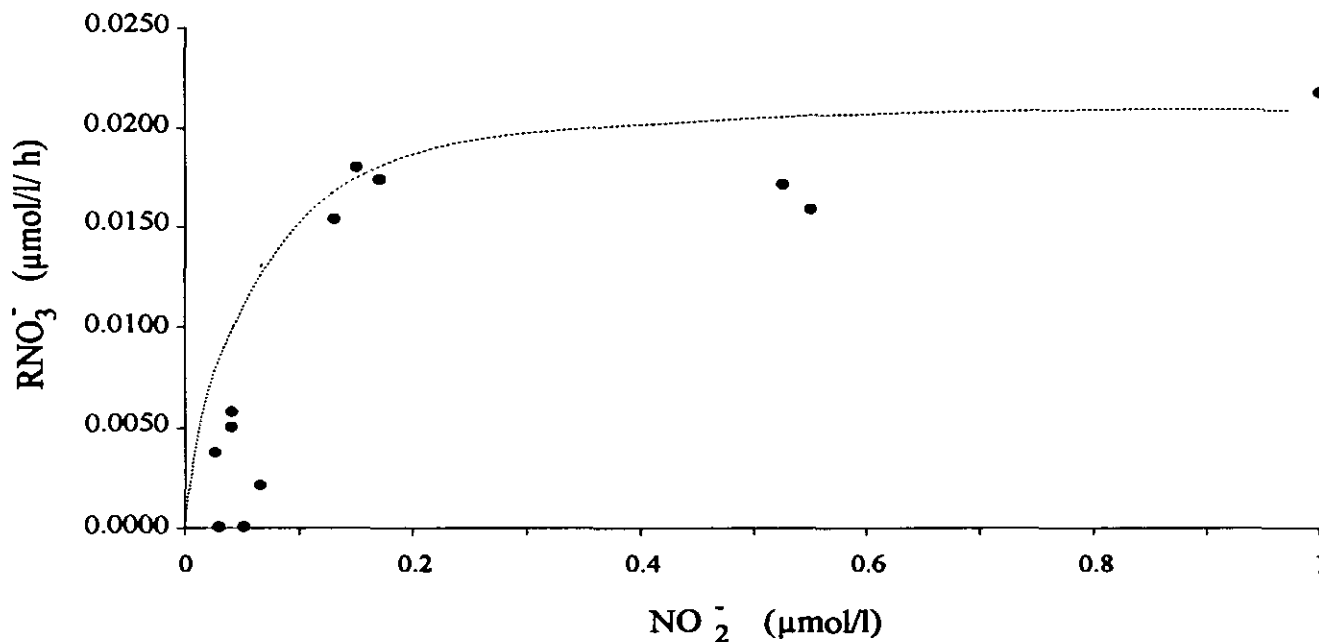


FIGURE VI. 13 : Variations des taux de régénération des nitrates (en $\mu\text{mol NO}_3^-/\text{h}$) en fonction de la concentration en nitrite.

III. CONCLUSIONS :

Le système homogène peu profond de la Manche occidentale présente, et c'est l'une de ses particularités, une forte régénération en ammonium. La régénération est maximale au printemps et demeure élevée en été. L'ammonium est régénéré principalement dans les fractions 200 - 15 μm (40 % de la régénération par les microhétérotrophes) et 15 - 1 μm (40 %) et à un degré moindre dans la fraction < 1 μm (20 %). La production d'ammonium dans les classes de taille 200 - 15 μm et 15 - 1 μm est associée à celle des protozoaires, en particulier des ciliés. La régénération de l'ammonium dans la fraction < 1 μm est associée à l'activité des bactéries. Elle est relativement faible sur une base annuelle ; elle s'avère cependant importante en été dans cette fraction alors que le nombre de bactéries est élevé. L'activité de ces microorganismes s'intensifie à cette époque en raison vraisemblablement de l'augmentation de substrats organiques provenant du développement du phytoplancton au printemps. Si les bactéries en dehors de cette période contribuent

faiblement à la régénération de l'ammonium, elles doivent par contre avoir un rôle indirect important dans le recyclage de l'azote en raison de leur prédation par les protozoaires. La forte régénération de l'ammonium est étroitement liée à l'activité d'une boucle microbienne très active dans ce système (Chapitre VII.IV). Les variations verticales et temporelles (saisonniers et journalières) des taux de régénération sont comparables à celles des taux d'absorption indiquant que l'activité de régénération des microhétérotrophes et la production phytoplanctonique sont étroitement liées.

Nos résultats soulignent également l'importance de la nitrification dans le domaine brassé peu profond de la Manche occidentale. L'oxydation de l'ammonium s'intensifie dès la fin de l'été. Elle est favorisée, à cette époque, par la diminution de l'éclairement incident et l'existence de teneurs élevées en ammonium. Les nitrates sont régénérés dès le printemps. La régénération de ce composé est très marquée à la fin de l'été et en automne. La nitrification apparaît comme une source non négligeable de nitrates dans la colonne d'eau en période de développement du phytoplancton.

CHAPITRE VII

CHAPITRE VII

FLUX D'AZOTE DANS LE SYSTEME HOMOGENE PEU PROFOND

BILAN ANNUEL - PRODUCTIONS NOUVELLE ET REGENEREES

I. INTRODUCTION

Nous nous proposons dans ce chapitre, en prenant en compte les variations temporelles (nycthémérales et saisonnières) et verticales des flux d'absorption (NO_3^- , NH_4^+ , NO_2^- , urée) et de régénération (NO_3^- , NH_4^+ , NO_2^-), d'examiner l'importance des différentes sources d'azote disponible pour le développement phytoplanctonique lors du cycle saisonnier. Il s'agit aussi, sur la base de ces données, de différencier la production nouvelle et la production régénérée dans ce système.

Les taux ont été intégrés sur la verticale à chaque série de prélèvement. En prenant en compte les heures d'ensoleillement et les rapports moyens nuit / jour pour l'assimilation d'une part, et la régénération d'autre part (Tableau VII.1), les taux journaliers intégrés sur la colonne d'eau ont été déterminés pour chacun des composés. Les flux

	$P_{\text{nuit}} / P_{\text{jour}}$	$R_{\text{nuit}} / R_{\text{jour}}$
NH_4^+	0.52	0.80
NO_3^-	0.27	2.00
Urée	0.50	—
NO_2^-	0.27	1.80

TABLEAU VII.1 : Rapport moyen entre les taux la nuit et le jour pour l'absorption et la régénération. Pour le calcul des rapports nuit / jour, on se reportera au chapitre III.II.3.2.

d'absorption et de régénération ont été ensuite estimés sur une base annuelle en intégrant les valeurs obtenues mois par mois.

II. SOURCES D'AZOTE DISPONIBLES POUR LE DEVELOPPEMENT DU PHYTOPLANCTON

II. 1 . SOURCES DE NITRATES

L'absorption des nitrates représente sur une base annuelle 833 mmol N /m² /an. Elle s'élève au printemps à 463 mmol N /m² (Figure VII.1) ; 33 % des besoins sont couverts par le stock hivernal. Les mesures des flux à l'interface eau-sédiment,

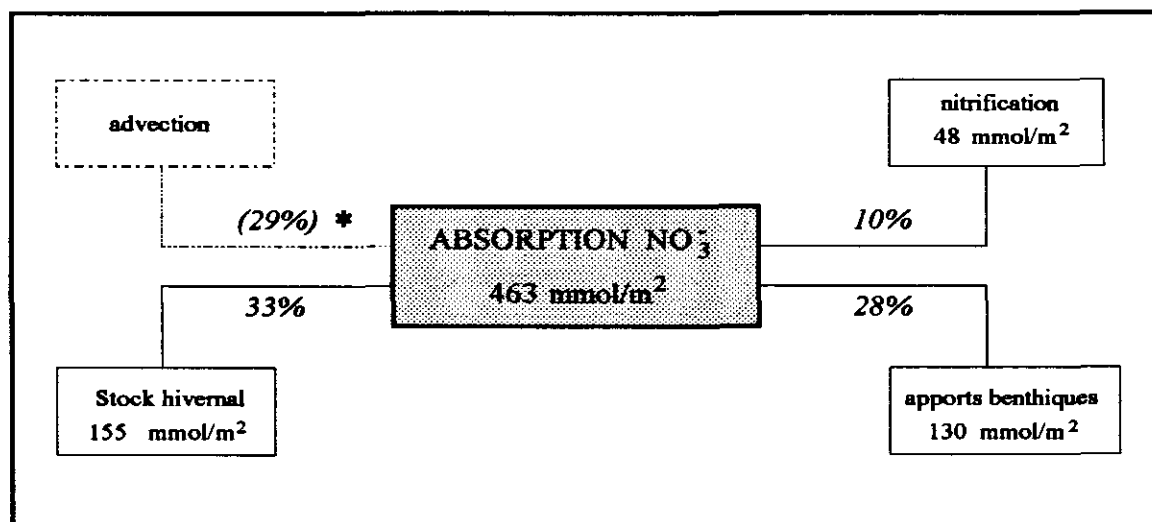


FIGURE VII. 1 : Sources de nitrates pour le phytoplancton en période printanière.
* estimé par différence

réalisées par Lerat *et al.* (1990) à une station voisine de celle que nous avons étudiée, indiquent que les apports benthiques de ce composé sont importants : ils représentent 28 % de l'absorption au printemps. A cette époque, environ 10 % des nitrates utilisés par le phytoplancton proviennent de l'oxydation des nitrites. Les différentes sources d'azote examinées couvrent 71 % des besoins printaniers du phytoplancton. Le domaine brassé profond, situé plus au large, présente des teneurs en nitrates relativement élevées au

printemps (Wafar 1981). Les courants résiduels de marée étant importants (de 0.03 à 0.05 m/s, Salomon et Breton, 1994), il est alors vraisemblable que l'advection horizontale soit une source d'azote pour le domaine côtier. Nos résultats suggèrent qu'environ 30 % des nitrates utilisés au printemps sont apportés par les eaux situées au large qui constitueraient alors une réserve de ce composé pour le domaine étudié.

En été, la demande du phytoplancton en nitrates s'élève à 236 mmol N/m² (Figure VII.2). Elle est deux fois plus faible qu'au printemps. A cette époque, le stock hivernal en azote est épuisé. Les nitrates apportés par les rivières sont utilisés dans l'estuaire (Wafar, 1981) par le phytoplancton, le microphytobenthos et les macrophytes ; ils n'atteignent pas les eaux situées à l'extérieur de la baie et leur influence est réduite pour le secteur étudié. Les apports par le sédiment correspondent à 32 % de l'absorption des nitrates en été. L'oxydation des nitrites permet d'assurer près de la moitié des besoins. Les apports extérieurs d'azote par advection doivent également être élevés : ils représenteraient 26 % des nitrates assimilés.

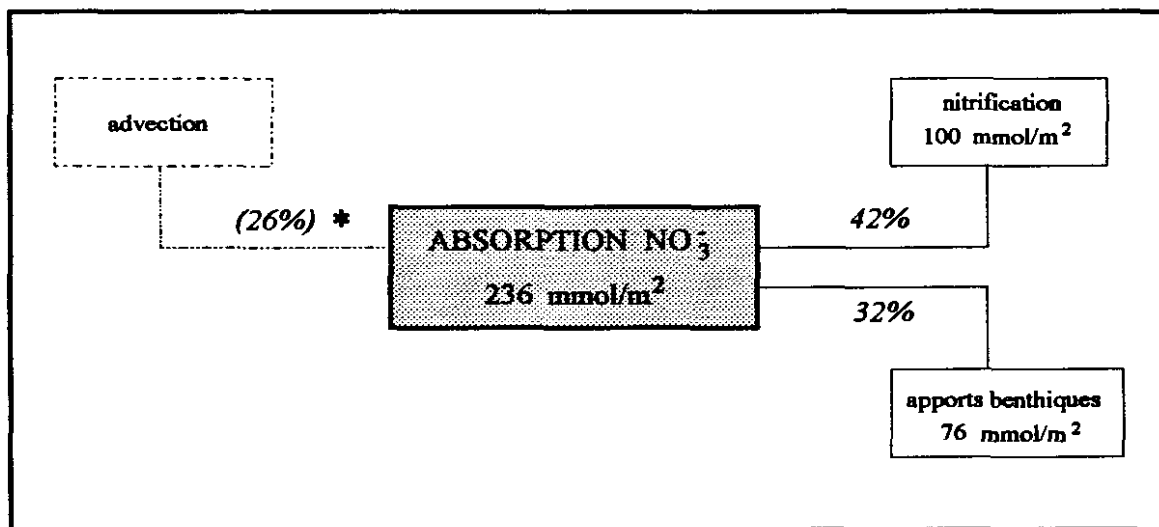


FIGURE VII . 2 : Sources de nitrates pour le phytoplancton en période estivale.
* estimé par différence

En automne et en hiver, les besoins du phytoplancton en nitrates (133 mmol/m²) représentent seulement 15 % des nitrates utilisés annuellement. La nitrification constitue, à cette époque de l'année le principal apport en azote. L'oxydation des nitrites permet de couvrir la totalité des nitrates utilisés par la communauté planctonique. Elle permet aussi d'expliquer l'augmentation des concentrations observées

dans la colonne d'eau et ainsi la reconstitution du stock hivernal. Les apports par les rivières augmentent également ce stock (Wafar, 1981). Riou (1990) suggère en effet que 2 à 4 $\mu\text{mol NO}_3^- / \text{l}$ des nitrates constituant le stock hivernal proviennent des rivières.

Sur une base annuelle, le stock hivernal permet de satisfaire uniquement 19 % de la demande du phytoplancton en nitrates (Figure VII.3). Les apports benthiques sont relativement importants, ils couvrent 25 % de l'absorption de ce composé. Nos mesures de nitrification montrent qu'environ 25 % des nitrates assimilés au cours de l'année

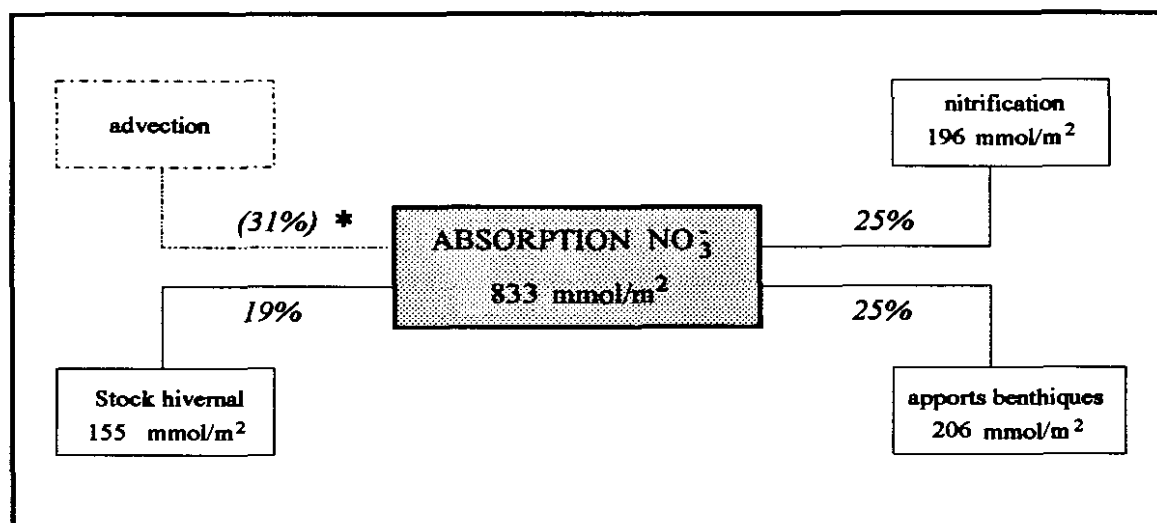


FIGURE VII. 3 : Sources de nitrates pour le phytoplancton ; bilan annuel.
* estimé par différence

proviennent d'une régénération sur place. Ce résultat souligne l'importance de la nitrification comme source d'azote dans les systèmes côtiers. Il montre la nécessité de prendre en compte comme source d'azote régénéré dans les bilans, non seulement l'ammonium et l'urée, mais aussi les nitrates. Les différentes sources d'azote examinées permettent de satisfaire 70 % des besoins annuels du phytoplancton en nitrates. Nos résultats suggèrent que l'advection peut aussi, représenter un apport important de nitrates : environ 30 % des nitrates absorbés pourraient être apportés par les eaux situées dans le secteur profond du domaine brassé.

II. 2. SOURCES D'AMMONIUM

Sur une base annuelle, l'absorption de l'ammonium s'élève à 1736 mmol N /m² /an (Figure VII.4). La régénération de l'ammonium par les microhétérotrophes est égale à 1048 mmol N /m² /an. Elle couvre 56 % des besoins annuels du phytoplancton. La régénération de l'ammonium par les microhétérotrophes résulte principalement de l'activité d'excrétion des protozoaires (80 % de la régénération par les microhétérotrophes). La contribution des bactéries dans le recyclage de l'azote est réduite : 20 % de l'ammonium régénéré est attribué à l'activité bactérienne sur une base annuelle. L'importance de la régénération de l'ammonium par les microhétérotrophes a souvent été signalée (Harrison, 1978 ; Caperon *et al.*, 1979 ; Glibert *et al.*, 1982c ; Paasche et Kristiansen, 1982b ; Harrison *et al.*, 1983 ; La Roche, 1983 ; Cochlan, 1986 ; Hanson et Robertson, 1988 ; Tupas et Koike, 1991). Cependant, peu d'études avaient jusqu'à présent pris en compte leur importance sur une base annuelle. La contribution du macrozooplancton à la régénération de l'ammonium a été estimée à partir des biomasses zooplanctoniques et du taux d'excrétion moyen de 0.0096 $\mu\text{mol NH}_4^+$ / (mg de poids sec) /h) obtenu par Smith et Withledge (1977) pour une population naturelle de mésozooplancton de taille similaire (200 - 500 μm) à celle observée en Manche occidentale. L'excrétion macrozooplanctonique estimée (131 mmol /m² /an) représente seulement 7.5 % de la demande annuelle du phytoplancton en ammonium. Ces résultats sont comparables à ceux reportés par Smith (1978b) et Vargo (1979) en zone côtière : ils montrent que le macrozooplancton fournit environ 5 % de l'ammonium nécessaire pour la production primaire.

L'ammonium assimilé par le phytoplancton provient également du sédiment et des rivières. Les apports sédimentaires d'ammonium sont réduits (Lerat *et al.*, 1990). Ils représentent uniquement 3.5 % des flux d'absorption. L'essentiel des transferts vers la colonne d'eau s'effectue au printemps, simultanément au développement du phytoplancton. Les apports d'ammonium d'origine allochtone sont observés principalement en hiver ; ils sont inclus dans le stock hivernal. Durant la période de développement phytoplanctonique (printemps - été), l'ammonium d'origine terrestre est utilisé dans l'estuaire et n'atteint pas les eaux plus au large (Wafar, 1981). L'influence des apports terrestres en ammonium est donc négligeable à cette époque, tout au moins pour le domaine étudié.

Les différentes sources d'ammonium examinées ne sont pas suffisantes pour satisfaire la totalité des besoins du phytoplancton et un écart de 33 % est relevé entre l'utilisation et la production de ce composé. Cet écart peut correspondre, au moins en partie, à l'activité d'excrétion du necton. L'ammonium excrété par ces organismes est cependant généralement réduit (Harrison, 1980) et ne permet sans doute pas d'expliquer le

déséquilibre entre les besoins du phytoplancton en ammonium et les sources disponibles. La dégradation des macrophytes fixées sur le fond peut aussi être une source d'ammonium pour le phytoplancton dans ce secteur (Corre, 1991). Selon cet auteur, les peuplements bactériens épiphytes d'algues représentent une source importante d'ammonium. Compte tenu des fortes teneurs en ammonium observées dans le domaine homogène profond au printemps et en été, l'advection peut également contribuer au renouvellement du stock de ce composé dans ce domaine. Le déséquilibre peut aussi correspondre à une surestimation des taux d'absorption liée aux techniques d'incubation qui ne simulent pas le brassage.

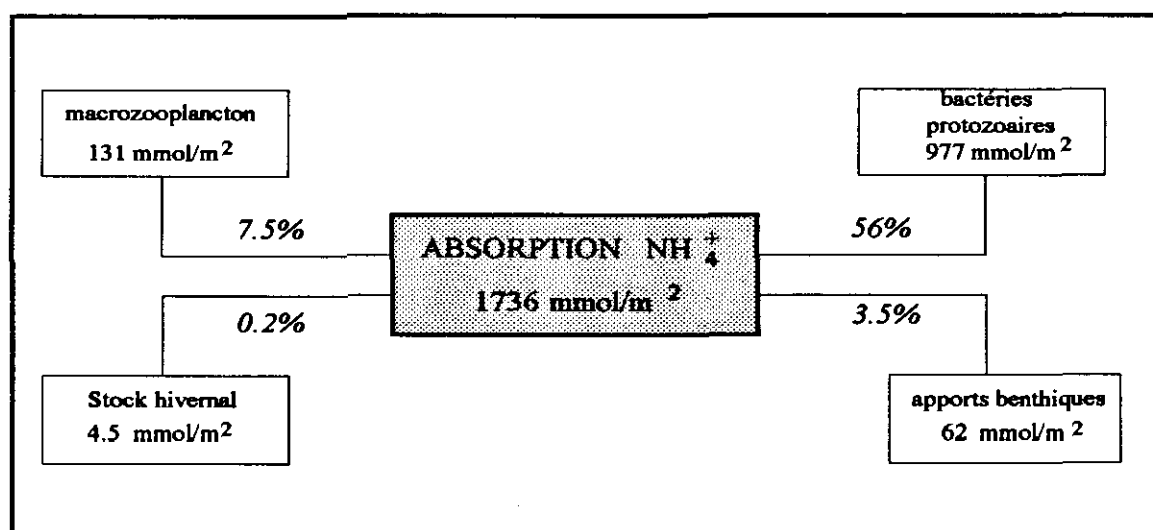


FIGURE VII. 4 : Sources d'ammonium pour le phytoplancton ; bilan annuel.

II. 3 . SOURCES DE NITRITES

Les besoins annuels du phytoplancton en nitrites sont faibles (133 mmol N /m² /an). Dans le milieu marin, les nitrites peuvent avoir des origines diverses : ils peuvent être issus de la nitrification (Kaplan, 1983), de la réduction bactérienne des nitrates (Hattori, 1983) ou de l'excrétion phytoplanctonique (Vaccaro et Ryther, 1960 . Voituriez et Herbland, 1977 ; Raimbault, 1986). Ils peuvent encore résulter des apports d'origine benthique ou terrestre.

Les échanges de nitrites à l'interface eau-sédiment sont, sur une base annuelle, équilibrés (Lerat, 1990). Leur particularité est de présenter des apports vers la colonne d'eau au printemps qui sont compensés par des transferts vers le sédiment durant le

reste de l'année. Les apports de nitrites par les rivières sont réduits (Wafar, 1981). La dénitrification qui correspond à la réduction bactérienne des nitrates est un processus important uniquement en milieu anaérobie (Hattori, 1983). Dans les eaux brassées de la Manche occidentale, riches en oxygène, ce processus peut être négligé. Une forte proportion des nitrites assimilés par le phytoplancton est issue de l'oxydation de l'ammonium dans la colonne d'eau. C'est le cas en particulier du mois de juillet au mois de septembre, où elle permet de supporter la totalité des besoins phytoplanctoniques.

III. PRODUCTION NOUVELLE ET PRODUCTION REGENEREE

La production phytoplanctonique s'élève sur une base annuelle à 3197 mmol N/m² (Tableau VII.2). Les besoins en ammonium représentent 54 % de la demande du phytoplancton en azote, ceux des nitrates 26 %. Seulement 15 et 4 % de la production phytoplanctonique est basée respectivement sur l'utilisation de l'urée et des nitrites.

La différenciation des sources d'azote utilisées par le phytoplancton permet de distinguer une production nouvelle et une production régénérée (Dugdale et Goering, 1967). Dans le modèle de production établi par ces auteurs, pour un océan à deux couches, la production nouvelle est basée sur l'utilisation d'azote provenant d'apports d'origine externe au compartiment superficiel. La production régénérée résulte de l'utilisation de composés azotés tels que l'ammonium et l'urée dans les masses d'eaux superficielles. Dans un système océanique, la dynamique de l'azote est relativement simple : les masses d'eaux superficielles, éclairées et appauvries en sels nutritifs sont isolées par une thermocline des couches profondes non éclairées et riches en sels minéraux, en particulier en nitrates. Le transfert de ce composé vers les couches superficielles représente quasiment le seul apport "nouveau" pour l'écosystème. La détermination de l'absorption des nitrates (si l'on considère que la nitrification est réduite) permet alors d'estimer la production nouvelle. Dans les systèmes côtiers, la situation est plus complexe. Les sources d'azote d'origine externe au compartiment superficiel sont multiples. L'azote "nouveau" se présente non seulement sous forme de nitrates, mais aussi sous forme d'ammonium ou d'urée (apports terrestres ou benthiques). Il est alors plus difficile de différencier l'origine de l'azote utilisé par le phytoplancton.

Dans le secteur brassé peu profond de la Manche occidentale, les apports d'ammonium et de nitrites par le sédiment sont faibles sur une base annuelle. Quant aux apports anthropiques, ils sont peu significatifs pour ces deux composés. La quasi-totalité de

l'ammonium, des nitrites (et vraisemblablement de l'urée) utilisés par le phytoplancton peut alors être attribuée à la régénération dans la colonne d'eau. Les mesures de nitrification montrent que 25 % des nitrates absorbés par le phytoplancton au cours de l'année proviennent de la régénération. Les apports "nouveaux" de nitrates peuvent être estimés par différence entre les nitrates utilisés par le phytoplancton et ceux produits par oxydation des nitrites.

Dans ces conditions, la production nouvelle dans le système homogène peu profond a été évaluée à 712 mmol N /m² /an. (Tableau VII.2) ; elle est relativement réduite comparée à celles reportées dans les systèmes côtiers (Iverson, 1990). L'importance relative de la production nouvelle par rapport à la production totale est représentée par le rapport f ($f = \text{production nouvelle} / \text{production totale}$, Eppley et Peterson, 1979). Dans le domaine étudié, ce rapport est égal à 0.22. Il est parmi les plus faibles de ceux déterminés dans les systèmes côtiers (Tableau VII.2) ; il est d'autant plus faible que les rapports présentés par les différents auteurs sont, dans leur majorité, sous-estimés : l'ammonium d'origine anthropique, présent souvent à des teneurs élevées dans les systèmes côtiers, est en effet rarement différencié de l'ammonium résultant de la régénération. Ce faible rapport f correspond à une forte régénération par les microhétérotrophes (Figure VII.5) dont l'origine est discutée ci-après.

	Production totale mmol N /m ² /an	Production nouvelle mmol N /m ² /an	Production régénérée mmol N /m ² /an
NO ₃ ⁻	833	637	196
NH ₄ ⁺	1736	66	1670
Urée	495	5	490
NO ₂ ⁻	133	4	129
	<hr/> 3197	<hr/> 712	<hr/> 2485

TABLEAU VII.2 Sources d'azote pour le phytoplancton : production nouvelle et production régénérée.

Zones d'études	rapport f	Auteurs
Vineyard Sound	0.36*	Glibert <i>et al.</i> , 1982
Bassin de Bedford	0.39*	La Roche 1983
Fjord d'Oslo	0.21	Kristiansen, 1983
Baie de Narragansett	0.20	Furnas, 1983
Rivière de Carmans	0.37	Carpenter et Dunham, 1985
Scotian Shelf	0.34*	Cochlan, 1986
Baie de Carmanthen	0.64*	Owens <i>et al.</i> , 1986
Baie du Kattegat	0.25	Sahlsten <i>et al.</i> , 1988
Sud-est du Skagerrat	0.38	Pettersson, 1991
Manche occidentale (profond)	0.14	L'Helguen, 1991
Manche occidentale (peu profond)	0.22	nos travaux

TABLEAU VII . 3 : *Rapports f dans différents types d'écosystèmes marins (rapports obtenus sur une base annuelle).*

** ne prend pas en compte l'absorption de l'urée. (pour l'influence de l'urée, se reporter à Wafar *et al.*, 1995)*

IV . ESTIMATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

La production phytoplanctonique exprimée en azote peut être convertie en production carbonée à partir du rapport entre l'absorption du carbone et celle de l'azote. En supposant ce rapport égal au rapport des concentrations en carbone et azote particulaire durant la période de développement du phytoplancton ($C / N = 6.4$), la production primaire annuelle est évaluée à $20461 \text{ mmol C / m}^2 / \text{an}$, soit $246 \text{ gC / m}^2 / \text{an}$. Cette valeur se situe dans la gamme des taux de production habituellement reportés pour les écosystèmes côtiers mésotrophes (entre 100 et $300 \text{ gC / m}^2 / \text{an}$, Nixon, 1995). La production primaire est généralement faible ($< 150 \text{ gC / m}^2 / \text{an}$) dans les systèmes très turbides où la photosynthèse est limitée par la lumière (Cole et Cloern, 1984 ; Alpine et Cloern, 1988). Des très fortes productions sont observées lorsque les apports anthropiques sont massifs (O'Reilly *et al.*, 1976 ; Malone, 1976). Contrairement à l'idée souvent admise, la production primaire relativement élevée dans le domaine étudié ne résulte pas d'un enrichissement du système par les rivières, dont l'influence est réduite au domaine plus côtier, mais d'une forte activité de régénération. Elle est par contre plus faible dans le système peu profond que dans le système profond de la Manche occidentale (Wafar, 1981 ; L'Helguen 1991). Une

production primaire plus faible dans le système homogène peu profond correspond à un stock hivernal d'azote moins important, la hauteur de la colonne d'eau étant plus restreinte. Elle résulte aussi d'une quantité moindre de particules d'origine biogénique susceptibles d'être dégradé.

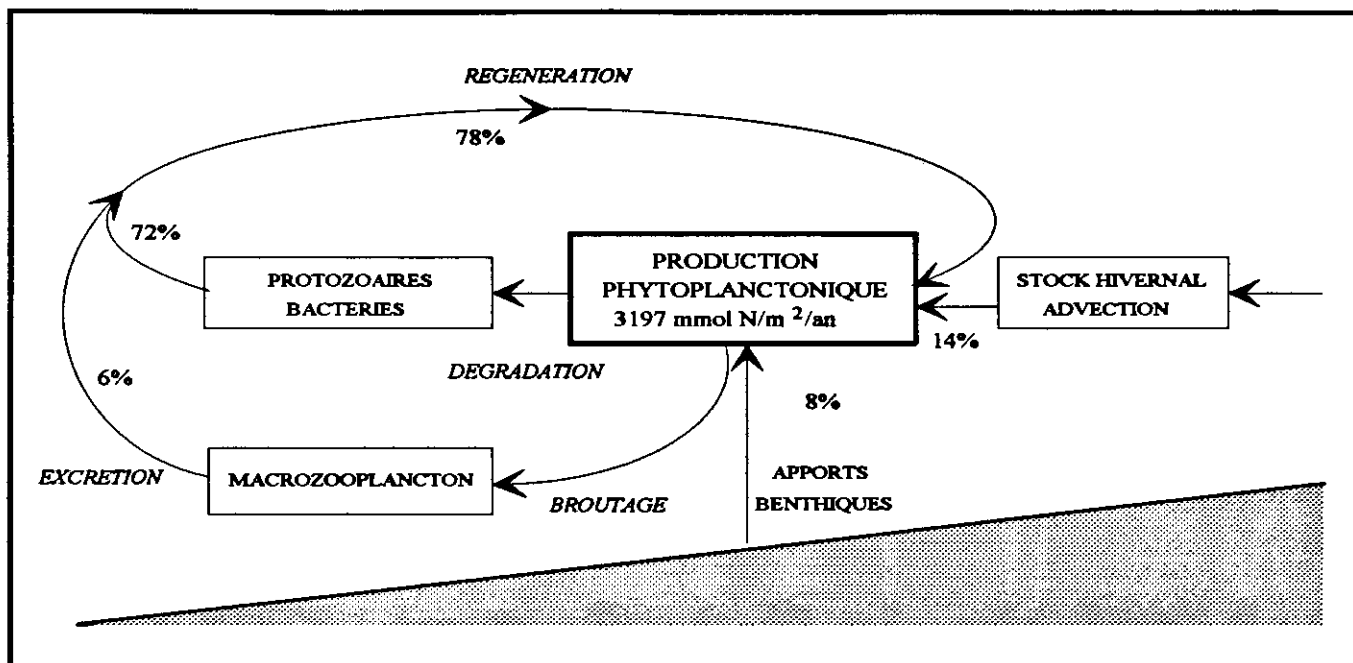


FIGURE VII.5 : Sources d'azote pour le phytoplancton dans le système homogène peu profond de la Manche occidentale.

Le recyclage intense de l'azote en Manche occidentale est lié au caractère brassé de la colonne d'eau. Le brassage, en empêchant l'installation de la thermocline, maintient un système à une couche toute l'année. La matière végétale produite dans la zone euphotique ne quitte pas le système ; elle est dégradée sur place et l'azote régénéré reste disponible dans sa totalité pour le développement du phytoplancton. Dans ce système, l'activité des microhétérotrophes et celle des autotrophes n'est pas dissociée dans l'espace. La situation est très différente en régime stratifié : après la mise en place de la stratification, le phytoplancton produit dans la couche de surface a tendance à sédimenter sous la thermocline. L'azote régénéré dans la couche de fond est alors, pour une large part, indisponible pour la production primaire. Dans le système homogène, le brassage peut aussi accélérer la dégradation des cellules phytoplanctoniques en les entraînant sans cesse à des niveaux photométriques différents. Le mélange vertical des masses d'eaux intervient donc, non seulement pour modifier le cycle saisonnier de développement du phytoplancton mais

aussi en activant la chaîne microbienne pour soutenir la production régénérée. Il en résulte une production totale élevée ; la production nouvelle demeure réduite.

CONCLUSION

CONCLUSION

Dans le système brassé peu profond, l'azote présente une dynamique originale. L'absorption de l'azote est maximale au printemps et demeure élevée durant toute la période estivale. Le cycle est différent de celui observé dans le système brassé profond qui présente un large maximum en été. Il se différencie aussi nettement du cycle classique qui caractérise le régime stratifié de la zone tempérée : dans ce type de système, l'absorption est réduite après la floraison printanière.

La contribution des différents composés azotés à la nutrition du phytoplancton varie au cours des saisons. Les nitrates représentent la principale source d'azote en hiver et au début du printemps. Ils ne constituent qu'une part relativement faible de l'azote assimilé durant la période de développement du phytoplancton, en particulier en été. La contribution de l'ammonium à l'absorption est comparable à celle des nitrates dès la floraison printanière du phytoplancton ; en été et en automne, la majeure partie de l'azote absorbé est sous cette forme. L'urée est peu utilisée ; sa contribution s'avère cependant importante en automne où ce composé constitue la seconde source d'azote pour le phytoplancton. Les nitrites contribuent peu à la nutrition azotée. L'absorption des nitrites est cependant équivalente à celle des nitrates en automne.

Dans ce système, l'azote est utilisé pour 40 % par le microplancton et pour 60% par le nanoplancton. Le développement du microplancton, dominé par les diatomées, est basé au printemps et en automne sur l'utilisation des nitrates, en été sur celle de l'ammonium, alors que celui du nanoplancton est contrôlé toute l'année essentiellement par l'ammonium.

Dans le domaine brassé peu profond, les nitrates présents en hiver dans la colonne d'eau sont utilisés en quasi-totalité au printemps et les teneurs qui subsistent en été sont insuffisantes pour subvenir aux besoins du phytoplancton. ($\rho_{\max} / \rho_{\text{trace}} > 2$). L'existence d'une forte régénération, liée au brassage, est à l'origine d'une augmentation des teneurs en ammonium en période estivale. Nos travaux montrent que les concentrations en ammonium sont suffisantes pour satisfaire la demande du phytoplancton en azote ($\rho_{\max} / \rho_{\text{trace}} \approx 1$). L'ammonium empêche en été la limitation du développement

phytoplanctonique par l'azote. La situation est nettement différente de celle rencontrée dans le système homogène profond où les nitrates ne sont jamais limitants. Elle est aussi différente du système stratifié où la régénération de l'ammonium dans la couche superficielle est habituellement trop faible pour satisfaire la demande du phytoplancton en azote. A la fin de l'été, bien que les nitrates soient en concentrations suffisantes ($\rho_{\max} / \rho_{\text{trace}} \approx 1$), leur utilisation est réduite en raison de l'effet inhibiteur de l'ammonium.

Dans le domaine brassé, la lumière tient un rôle important dans la régulation des processus d'absorption. Nos résultats montrent que dans le secteur peu profond, l'absorption de l'azote est contrôlée toute l'année par la lumière. L'effet limitant de la lumière est accentué par le brassage des masses d'eaux qui entraînent sans cesse les cellules à des niveaux photométriques différents. Il est d'autant plus marqué que le rapport entre la profondeur de la zone euphotique et celle de la couche de mélange est faible ; son rôle s'accroît avec la profondeur du système brassé. Les composés azotés sont utilisés différemment selon les conditions de lumière dans la colonne d'eau. Les cellules phytoplanctoniques exposées à de faibles intensités lumineuses utilisent de manière plus importante l'ammonium et l'urée que les nitrates et les nitrites.

Le système présente, et c'est l'une de ses originalités, une forte régénération en ammonium. Cette régénération est associée à l'activité des microhétérotrophes ($< 200 \mu\text{m}$). Elle est maximale au printemps et demeure élevée durant toute la période estivale. Les taux de régénération sont corrélés de manière significative aux taux d'absorption, indiquant un couplage étroit entre l'activité de régénération par les microhétérotrophes et la production phytoplanctonique.

L'ammonium est régénéré lors du cycle saisonnier pour 32% par les microhétérotrophes de taille $15 - 1 \mu\text{m}$ et pour 47 % par ceux de taille $200 - 15 \mu\text{m}$. La production d'ammonium par ces deux classes de taille est associée à l'activité d'excrétion des protozoaires. Une corrélation significative a été mise en évidence entre les taux de régénération et le nombre de ciliés suggérant le rôle important de ces organismes dans la régénération de l'ammonium. Aucune corrélation n'a par contre été observée entre les taux de régénération et le nombre de flagellés. L'existence de fortes teneurs en chlorophylle a et l'absorption importante dans la fraction $15 - 1 \mu\text{m}$ suggèrent que la majeure partie des nanoflagellés sont autotrophes. La production d'ammonium par les organismes de taille $< 1 \mu\text{m}$, associée à l'activité bactérienne, est généralement plus faible que celle attribuée aux protozoaires : elle représente sur une base annuelle 21 % de la production totale d'ammonium. Elle est cependant relativement élevée en été (40 % de la régénération totale). La forte proportion d'ammonium régénéré par la classe de taille $< 1 \mu\text{m}$, à cette époque, est liée à un accroissement du nombre de bactéries. Leur développement s'intensifie durant

cette période de l'année en raison vraisemblablement d'une augmentation des substrats organiques résultant du développement du phytoplancton. Si les bactéries contribuent peu, en dehors de la période estivale, à la régénération de l'ammonium, elles doivent par contre avoir tout au long de l'année un rôle indirect important dans le recyclage de l'azote en raison de leur prédation par les protozoaires.

En intégrant sur une base annuelle les flux d'absorption et de régénération, il a été possible d'estimer, d'une part les besoins annuels du phytoplancton en azote, et d'autre part de différencier les différentes sources utilisées au cours de l'année. Les besoins annuels représentent $3197 \text{ mmol/m}^2/\text{an}$. Ils se situent en terme de production en équivalent carbone ($246 \text{ gC/m}^2/\text{an}$) dans la gamme habituellement donnée pour les systèmes côtiers mésotrophes. L'ammonium représente la principale source d'azote pour le phytoplancton ($1736 \text{ mmol/m}^2/\text{an}$), devant les nitrates ($833 \text{ mmol/m}^2/\text{an}$), l'urée ($495 \text{ mmol/m}^2/\text{an}$) et les nitrites ($133 \text{ mmol/m}^2/\text{an}$). Le stock hivernal et les apports benthiques en azote couvrent moins de 25 % de la demande du phytoplancton. Le recyclage de l'azote dans la colonne d'eau par les microhétérotrophes d'eau constitue la principale source d'azote pour la communauté planctonique. L'ammonium provient essentiellement de l'activité des protozoaires. La régénération des nitrates constitue également une part importante de l'azote utilisé par la population planctonique. L'oxydation des nitrites permet en période estivale de satisfaire plus de 40 % des besoins en nitrates. Ce résultat est original, la nitrification ayant rarement été prise en compte dans les systèmes côtiers, en particulier sur une base annuelle.

La différenciation des sources d'azote utilisées par le phytoplancton nous a permis de distinguer la part de la production nouvelle et de la production régénérée. La production nouvelle représente 22% de la production totale ; elle est parmi les plus faibles reportées pour les systèmes côtiers. La production régénérée est favorisée par le brassage permanent des masses d'eaux qui empêche la mise en place de la thermocline et maintient un système à une couche toute l'année ; la matière végétale produite dans la zone euphotique ne quitte pas le système ; elle est dégradée sur place et l'azote régénéré reste ainsi disponible pour le phytoplancton. Il en résulte une production totale élevée ; la production nouvelle s'avère relativement réduite.

L'ensemble de ces résultats mettent en avant le rôle essentiel du brassage dans le fonctionnement des systèmes côtiers. Le brassage intervient non seulement pour modifier le cycle saisonnier de développement du phytoplancton mais il peut aussi influencer, en favorisant la chaîne microbienne, sur la nature même de la chaîne alimentaire

**REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES**

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALEEM, M.I.H. & NASON, A., 1963.**
Metabolic pathways of bacterial nitrification.
Symposium on marine microbiol., Thomas C.C. (publ) Oppenheimer (Eds.), chap. 37, 392-409.
- ALEXANDER, M., 1965.**
Nitrification.
In : Soil nitrogen. Bartholomey and Clark (Eds.), 309-346. Amer. Soc. Agron. n°10 Madison Wisc.
- ALEXANDER, V., 1970.**
Relationships between turnover rates in the biological nitrogen cycle and algal productivity.
In : "Dynamics of the nitrogen cycles in lakes", Inst. Mar. Sci. Univ. Alaska.
- ALPINE, A.E. ; CLOERN, J.E., 1988.**
Phytoplankton growth rates in a light-limited environment, San Fransisco Bay.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., 44, 167-173.
- AMINOT, A.E & KEROUEL, R., 1982.**
Dosage automatique de l'urée dans l'eau de mer : une méthode très sensible à la diacétylmonoxime.
Can. J. Fish. aquat. Sci., 39, 1, 174-183.
- ANDERSEN, P. & FENCHEL, T., 1985.**
Bactivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples.
Limnol. Oceanogr., 30, 198-202.
- ARMSTRONG, F.A.J. ; BUTLER, E.L & BOALCH, G.T., 1972.**
Hydrographic and nutrient surveys in the Western English Channel during 1963 and 1964.
J. mar. biol. Ass. U.K., 52, 915-930.
- ARNON, D.L ; ICHIOKA, P.S. ; WESSEL, T. ; FUJIWARA, A. & WOOLEY, J.T., 1955.**
Molybdenum in relation to nitrogen metabolism. I. Assimilation of nitrate by *Scenedesmus*.
Physiol. Plant., 8, 538-551.
- AZAM, F. ; FENCHEL, T. ; FIELD, J.G. ; GRAY, J.S. ; MEYER-REIL, L.A & THINGSTAD, F., 1983.**
The ecological role of water-column micobes in the sea.
Mar. Ecol.-Prog., Ser. 10, 257-263.
- AZAM, F. ; FURHMAN, J.A., 1984.**
Measurement of bacterioplankton growth in the sea and its regulation by environmental conditions.
In : "Heterotrophic activity in the sea"; Hobbie, J. & Williams, P.J.leB (Eds.), Plenum Press, New York, 179-196.
- BARSDATE, R.J., PRENTKI, R.T. & FENCHEL, T., 1974.**
Phosphorus cycle of model ecosystems : signifiante for decomposer food chains and effect of bacterial grazers.
Oikos, 25, 239-251.

- BENSCHNEIDER, K. ; ROBINSON, N.J., 1952.**
A new spectrophotometric determination of nitrite in sea water.
J. Mar. Res., **11**, 87-96.
- BEERS, J.R., 1964.**
Ammonia and inorganic phosphorus excretion by the planktonic *chaetognath Sagitta hispida* Conant.
J. Cont. perm. int. Explor. Mer., **29**, 123-129.
- BEROUNSKY, V.M. & NIXON, S.W., 1990.**
Temperature and annual cycle of nitrification in waters of Narragansett Bay.
Limnol. Oceanogr., **35**, 7, 1610-1617.
- BEROUNSKY, V.M. & NIXON, S.W., 1993.**
Rates of nitrification along an estuarine gradient in Narragansett Bay.
Estuaries, **16**, 4, 718-730.
- BIANCHI, M., BONIN, P. & FELIATRA, 1994a.**
Bacterial nitrification and denitrification rates in the Rhône River plume (northwestern Mediterranean Sea).
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **103**, 197-202.
- BIANCHI, M., MORIN & P., LE CORRE, P., 1994b.**
Nitrification rates, nitrite and nitrate distribution in the Almeria-Oran frontal systems (Eastern Alboran Sea).
J. Mar. Sys. **5**, 1-16
- BIANCHI, M. & VAN WAMBECKE, F., 1989.**
Les réseaux planctoniques ou la base de la production océanique.
In : "*Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques*". Bianchi, M ; Marty, D. ; Bertrand, J.C. ; Caumette, P. & Gauthier M., Masson (Eds.), 65-100.
- BIENFANG, P.K., 1975.**
Steady state analysis of nitrate-ammonium assimilation by phytoplankton.
Limnol. Oceanogr., **20**, 402-411.
- BIDIGARE, R.R. ; KING, F.D. & BIGGS, D.C., 1982.**
Glutamate dehydrogenase (GDH) and respiratory electron-transport-system (ETS) activities in Gulf of Mexico zooplankton.
J. Plankt. Res., **4**, 895-911.
- BIGGS, D.C., 1977.**
Respiration and ammonium excretion by open ocean gelatinous zooplankton.
Limnol. Oceanogr., **22**, 1, 108-117.
- BILLEN, G., 1978.**
A budget of nitrogen recycling in North Sea sediments off the Belgian Coast.
Estuar. coast. mar. Sci., **7**, 127-146.
- BIRRIEN, J.L., 1987.**
Cycles de variations des éléments nutritifs et du phytoplancton en baie de Douarnenez et dans les secteurs adjacents : importance du front côtier de l'Iroise.
Thèse de l'Université de Bretagne Occidentale, Brest, 160p.
- BIRRIEN, J.L. ; WAFAR, M.V.M. ; LE CORRE, P. & RISO, R., 1991.**
Nutrients and primary production in a shallow stratified ecosystem in the Iroise Sea.
J. Plankt Res., **13**, 4, 721-742.

- BLACKBURN, T.H., 1979.**
Method for measuring rates of NH_4^+ turnover in anoxic marine sediments, using a $^{15}\text{N-NH}_4^+$ dilution technique.
Appl. environ. Microbiol., **37**, 4, 760-765.
- BOCK, E., 1965.**
Vergleichende Untersuchungen über die Wirkung sichtbares lichtetes auf *Nitrosomonas Europeae* und *Nitrobacter Winogradsky*.
Arch. Mikrobiol., **51**, 18-41.
- BOALCH, G.T. ; HARBOUR, D.S. & BUTLER, E.L, 1978.**
Seasonal phytoplankton production in the Western English Channel 1964-1974.
J. mar. biol. Ass. U.K., **58**, 943-953.
- BREMNER, J.M. ; EDWARDS, A.P., 1965.**
Determination and isotope ratio analysis of differents forms of nitrogen in soils : Apparatus and procedure for distillation and determination of ammonium.
Soil. Sci. Soc Am. Proc., **29**, 504-507.
- CABIOCH, L. & DOUVILLE, J.L., 1979.**
La circulation des eaux dans la baie de Morlaix et ses abords. Premières données obtenues par suivis de flotteurs dérivants.
Trav. Stat. Biol. Roscoff., **XXV**, 11-20.
- CAPERON, J. ; SHELL, D. ; HIROTA, J. & LAWS, E., 1979.**
Ammonium excretion rates in Kaneohe Bay, Hawai, mesured by a ^{15}N isotope dilution technique.
Mar. Biol., **54**, 33-40.
- CARLUCCI, A.F. & STRICKLAND, J.D.H, 1968.**
The isolation, purification and some kinetics studies of marine nitrifying bacteria.
J. Exp. mar. Biol. Ecol., **2**, 156-166.
- CARPENTER, E.J. & DUNHAM, S., 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.
- CHANG, F.H. ; VINCENT, W.F. & WOODS, P.H., 1989.**
Nitrogen assimilation by three fractions of the winter phytoplankton off Westland, New Zealand.
New Zeal. J. Mar. Fresh. Res., **23**, 491-505.
- CHISHOLM, S.W., 1992.**
Phytoplankton size.
In: " Nitrogen in the marine environment", Carpenter E.J. & Capone D.G, (Eds.), 763-807, Academic Press, New York.
- CLUSIUS, K. & BECKER, E.W., 1947.**
Das Trenrohr. VI. Isolierung des Mischmoleküls $^{14}\text{N}^{15}\text{N}$
Naturforsch, **2a**, 154-159.
- COCHLAN, W.P., 1986.**
Seasonal study of uptake and regeneration of nitrogen on the Scotian Shelf.
Continent. Shelf Res., **5**, 5, 555-577.

- COCHLAN, W.P. ; PRICE, N.M. & HARRISON, P.J., 1991.**
Effects of irradiance on nitrogen uptake by phytoplankton : comparison of frontal and stratified communities.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **69**, 103-116.
- CODISPOTI, L.A. & CHRISTIANSEN, J.P., 1985.**
Nitrification, denitrification and nitrous oxide cycling in the eastern tropical South Pacific Ocean.
Mar. Chem., **16**, 277-300.
- COFFIN, R.B. & SHARP, J.H., 1987.**
Microbial trophodynamics in the Delaware estuary.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **41**, 253-266.
- COLE, B.E. & CLOERN, J.E. 1984.**
Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **17**, 15-24.
- COLLOS, Y. & SLAWYK, G., 1976.**
Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **34**, 27-32.
- COLLOS, Y. & SLAWYK, G., 1977.**
Nitrate reductase activity as a function of in situ nitrate uptake and environmental factors of euphotic zone profiles.
Expl. mar. Biol. Ecol., **29**, 657-668.
- CONWAY, H.L. & WHITLEDGE, T.E., 1979.**
Distribution, fluxes and biological utilization of inorganic nitrogen during a spring bloom in the New York Bight.
J. mar. Res., **37**, 4, 657-668.
- CORRE, S., 1991.**
Contribution à l'étude des peuplements bactériens des écosystèmes littoraux : les bactéries épiphytes de la phéophycée *Laminaria digitata*.
Thèse de Doctorat de spécialité, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 232p.
- CULLEN, J.J. & LEWIS, M.R., 1988.**
The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing.
J. Plankt. Res., **10**, 5, 1039-1063.
- CUSHING, D.H., 1989.**
A difference in the structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified.
J. Plankt. Res., **11**, 1, 1-13.
- DAVIES, J.M. 1975.**
Energy flow through the benthos in a Scottish Sea Loch.
Mar. Biol., **31**, 353-362.
- DODDS, W.K., PRISCU, J.C. 1989.**
Ammonium, nitrate, phosphate, and inorganic carbon uptake in an oligotrophic lake: seasonal variations among light response variables.
J. Phycol., **25**, 699-705.

- DODDS, W.K. ; PRISCU, J.C. & ELLIS, B.K., 1991**
 Seasonal uptake and regeneration of inorganic nitrogen and phosphorus in a large oligotrophic lake : size-fractionation and antibiotic treatment.
J. Plankt. Res., **13**, **6**, 1339-1358.
- DORTCH, Q., 1990.**
 The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **61**, 183-201.
- DORTCH, Q. & CONWAY, H.L., 1984.**
 Interactions between nitrate and ammonium uptake: variation with growth rate, nitrogen source and species.
Mar. Biol., **79**, 151-164.
- DUDEK, N. ; BRZEZINSKI, M.A. & WHEELER, P.A., 1986.**
 Recovery of ammonium nitrogen by solvent extraction for the determination of relative ¹⁵N abundance in regeneration experiments.
Mar. Chem., **18**, 59-69.
- DUGDALE, R.C., 1967.**
 Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance.
Limnol. Oceanogr., **12**, 685-695.
- DUGDALE, R.C. & GOERING, J.J., 1967.**
 Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity.
Limnol. Oceanogr., **12**, **2**, 196-206.
- DUGDALE, R.C. & WILKERSON, F.P., 1986.**
 The use of ¹⁵N to measure nitrogen uptake in eutrophic oceans; experimental considerations.
Limnol. Oceanogr., **31**, **4**, 673-689.
- DUGDALE, R.C. & WILKERSON, F.P., 1992.**
 Nutrient limitation of new production in the sea.
In : "Primary productivity and biochemical cycles in the sea", Falkowski, P.G. & Woodhead, A.D. (Eds.), plenum press, New York and London, 107-122.
- EISMART, D. & KALF, 1979.**
 Distribution and particle size of suspended matter nitrogen in the southern Bight of the North Sea and the eastern channel.
Neth. J. Sea Res., **13**, **2**, 298-324.
- ENOKSSON, V., 1986.**
 Nitrification rates in the Baltic Sea : comparison of three isotope techniques.
Appl. Env. Microbiol., **51**, **2**, 244-250
- EPPLEY, R.W. & PETERSON, B.J., 1979.**
 Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean.
Nature, **282**, 677-680.
- EPPLEY, R.W. ; RENGER, E.H. ; HARRISON, W.G. & CULLEN, J.J., 1979.**
 Ammonium distribution in southern California coastal waters and its role in the growth of phytoplankton.
Limnol. Oceanogr., **24**, **3**, 495-509.

- EPPLEY, R.W. ; RENGER, E.H. ; VENRICK, E.L. & MULLIN, M.M., 1973.**
A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the north Pacific Ocean.
Limnol. Oceanogr., **18**, 4, 534-551.
- FALKOWSKI, P.G., 1975.**
Nitrate uptake in marine phytoplankton: comparison of half-saturation constants from seven species.
Limnol. Oceanogr., **20**, 3, 412-417.
- FALKOWSKI, P.G., 1980.**
Light-shade adaptation in marine phytoplankton.
In: "Primary production in the sea", Falkowski P.G., (Eds.), Plenum Press, New York, 99-119.
- FALKOWSKI, P.G., 1983.**
Light-shade adaptation and vertical mixing of marine phytoplankton. A comparative field study.
J. mar. Res., **41**, 215-237.
- FALKOWSKI, P.G. & RIVKIN, R.B., 1976.**
The role of glutamate synthetase in the incorporation of ammonium in *Skelenonema costatum* (Bacillariophyceae)
J. Phycol., **12**, 448-450.
- FANNING, K.A. & PILSON, M.E.Q., 1973**
On the spectrophotometric determination of dissolved silica in natural waters.
Anal. Chem., **45**, 136-140.
- FENCHEL, T., 1982a.**
Ecology of heterotrophic microflagellates. I- Some important forms and their functional morphology.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **8**, 211-231.
- FENCHEL, T., 1982b.**
Ecology of heterotrophic microflagellates. II- Bioenergetics and growth.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **8**, 225-231.
- FENCHEL, T. & HARRISON, P, 1976.**
The significance of bacterial grazing and mineral cycling for the decomposition of particulate detritus.
In : "The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes", Anderson, J.M., (Eds.), Blackwell Scientific Oxford, 285-299.
- FERRIER-PAGES, C. & RASSOULZADEGAN, F., 1994.**
N remineralisation in planktonic protozoa.
Limnol. Oceanogr., **39**, 2, 411-419.
- FIEDLER, R. & PROKSCH, H., 1975.**
The determination of nitrogen-15 by emission and mass spectrometry in biochemical analysis: a review.
Anal. chim. Acta, **78**, 1-62.
- FISHER, T.R. ; CARLSON, P.R. & BARBER, R.T., 1982.**
Carbon and nitrogen primary productivity in three North Carolina estuaries.
Estuar. coast. Shelf. Sci., **15**, 621-644.
- FISHER, T.R., PEELE, E.R., AMMERMAN, J.W., HARDING, JR, L.W. 1992.**
Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **82**, 51-63.

FISHER, T.R. & MORRISSEY, K.M., 1985.

A new method for the recovery of ammonium from natural waters for measurement of ^{15}N composition in isotope dilution experiments.

Mar. Chem., **16**, 11-21.

FITZWATER, S.E. ; KNAUER, G.A. & MARTIN, J.H., 1982.

Metal contamination and its effect on primary production measurements.

Limnol. Oceanogr., **27**, 544-551.

FLYNN, K.J., 1991.

Algal carbon-nitrogen metabolism : a biochemical basis for modelling the interactions between nitrate and ammonium uptake.

J. Plankt. Res., **13**, **2**, 373-387.

FLYNN, K.J. & SYRETT, P.J., 1986.

Characteristics of the uptake system for L-Lysine and L-Arginine in *Phaeodactylum tricornutum*.

Mar. Biol., **90**, 151-158.

FOCHT, D.D., VERSTRAETE, W., 1977.

Biochemical ecology of nitrification and denitrification.

Adv. Microb. Ecol., **1**, **4**, 135-214.

FURHMAN, J., 1992.

Bacterioplankton roles in cycling of organic matter : the microbial food web.

In : "Primary productivity and biochemical cycles in the sea", Falkowski, P.G. & Woodhead, A.D., (Eds.), Plenum press, New York and London, 361-384.

FURNAS, M.L., 1983.

Nitrogen dynamics in the lower Narragansett Bay, Rhode Island. I- Uptake by size-fractionated phytoplankton populations.

J. Plankt. Res., **5**, **5**, 657-676.

GARSD, C., 1981.

Nitrate and ammonia uptake in the apex of the New York bight.

Limnol. Oceanogr., **26**, **4**, 731-739.

GAST, V. & HORSTMANN, U., 1983.

N-remineralization of phyto- and bacterioplankton by the marine ciliate *Euplotes vannus*.

Mar. Ecol.-Prog. Ser., **13**, 55-60.

GENTILHOMME, V., 1992.

Quantification des flux d'absorption et de régénération de l'azote minéral (nitrate, nitrite et ammonium) et organique (urée) dans la couche euphotique des océans oligotrophes.

Thèse de doctorat de spécialité (océanologie), Université d'Aix-Marseille II, Marseille, 141p.

GLIBERT, P.M., 1982.

Regional studies of daily, seasonal and size fraction variability in ammonium remineralization.

Mar. Biol., **70**, 209-222.

GLIBERT, P.M., 1988.

Primary productivity and pelagic nitrogen cycling.

In : " Nitrogen cycling in marine environments", Blackburn, T.H. & Sorensen, J., (Eds.), John Wiley & Sons, 3-31.

- GLIBERT, P.M. & CAPONE, D.G., 1992.**
Mineralization and assimilation in aquatic, sediment and wetland systems.
In : Nitrogen isotope techniques, Knowles, R. & Blackburn, T.H., (Eds.), Academic Press, New York, 243-272.
- GLIBERT, P.M. ; BIGGS, D.C. & McCARTHY, J.J., 1982b.**
Utilization of ammonium and nitrate during austral summer in the Scotia Sea.
Deep-Sea Res., **29**, 7, 837-850.
- GLIBERT, P.M. ; DENNETT, M.R. & CARON, D.A., 1988.**
Nitrogen uptake and NH_4^+ regeneration by pelagic microplankton and marine snow from the North Atlantic.
J. mar. Res., **46**, 837-852.
- GLIBERT, P.M. ; DENNETT, M.R. & GOLDMAN, J.C., 1985.**
Inorganic carbon uptake by phytoplankton in Vineyard Sound, Massachusetts. II. Comparative primary productivity and nutritional status of winter and summer assemblages.
J. Exp. mar. Biol. Ecol., **86**, 101-118.
- GLIBERT, P.M. & GARSIDE, C., 1992.**
Diel variability in nitrogenous nutrient uptake by phytoplankton in the Chesapeake Bay plume
J. Plankt. Res., **14**, 2, 271-288.
- GLIBERT, P.M. ; GARSIDE, C. ; FUHRMAN, J.A. & ROMAN, M.R., 1991.**
Time-dependent coupling of inorganic nitrogen uptake and regeneration in the plume of the Chesapeake Bay Estuary and its regulation by large heterotrophs.
Limnol. Oceanogr., **36**, 5, 895-909.
- GLIBERT, P.M. ; GOLDMAN, J.C. & CARPENTER, E.J., 1982a.**
Seasonal variations in the utilization of ammonium and nitrate by phytoplankton in Vineyard Sound, Massachusetts, USA.
Mar. Biol., **70**, 237-249.
- GLIBERT, P.M. ; LIPCHULTZ, F. ; McCARTHY, J.J. & ALTABET, M.A. 1982c.**
Isotope dilution models of uptake and remineralization of ammonium by marine plankton.
Limnol. Oceanogr., **27**, 4, 639-650.
- GLIBERT, P.M. & McCARTHY, J.J., 1984.**
Uptake and assimilation of ammonium and nitrate by phytoplankton: indices of nutritional status for natural assemblages.
J. Plankt. Res., **6**, 4, 677-697.
- GLIBERT, P.M. ; MILLER, C.A. ; GARSIDE, C. ; ROMAN, M.R. & McMANUS, G.B. 1992.**
 NH_4^+ regeneration and grazing: interdependent processes in size-fractionated $^{15}\text{NH}_4^+$ experiments.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **82**, 65-74.
- GOLDMAN, J.C. & CARON, D.A., 1985.**
Experimental studies on an omnivorous microflagellate : implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain.
Deep-Sea Res., **15**, 157-164.
- GOLDMAN, J.C. ; CARON, D.A. & DENNETT, M.R., 1987.**
Nutrient cycling in a microflagellate food chain: IV. Phytoplankton-microflagellate interactions.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **38**, 75-87.

- GOLDMAN, J.C. & DENNETT, M.R., 1984.**
Effect of photoinhibition during bottle incubation on the measurement of seasonal primary production in a shallow coastal water.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **15**, 169-180.
- GOREAU, T.J., KAPLAN, W.A., WOFSY, S.C., McELROY, M.B., VALOIS, F.W. & WATSON, S.W., 1980.**
Production de NO_2^- et N_2O by nitrifying bacteria at reduced concentrations of oxygen.
Appl. Env. Microbiol., **40**, 3, 526-532.
- GOEYENS, L. ; TREGUER, P. ; LANCELOT, C. ; MATHOT, S. ; BECQUEVORT, S. ; MORVAN, J. ; DEHAIRS, F. & BAEYENS, W., 1991.**
Ammonium regeneration in the scotia-weddell confluence during spring 1988.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **78**, 241-252.
- 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
- GREEN, E.J. & CARRITT, D.E., 1967.**
New tables for oxygen saturation of sea water.
J. Mar. Res., **25**, 140-147.
- GREPMA, 1988.**
A physical, chemical, biological characterization of the Ushant tidal front in the summer of 1982.
Int. Revue. ges. Hydrobiol., **73**, 511-536.
- GRIFFITH, P. ; SHIAH, F.K. ; GLOERSEN, K. ; DUCKLOW, H.W. & FLETCHER, M. 1994.**
Activity and distribution of attached bacteria in Chesapeake Bay.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **108**, 1-10.
- GUIRAUD, G. & FARDEAU, J.C., 1980.**
Détermination isotopique par spectrométrie optique de composés faiblement enrichis en azote-15.
Analisis, **8**, 4, 148-152.
- HAGA, H. ; NAGATA, T. & SAKAMOTO, M., 1995.**
Size-fractionated NH_4^+ regeneration in the pelagic environments of two mesotrophic lakes.
Limnol. Oceanogr., **40**, 6, 1091-1099.
- HALL, J.A. ; BARRETT, D.P. & JAMES, M.R., 1993.**
The importance of phytoflagellate, heterotrophic flagellate and ciliate grazing on bacteria and picoplankton sized prey in a coastal marine environment.
J. Plankt. Res., **19**, 1075-1087.
- HANSON, R.B & ROBERTSON, C.Y., 1988.**
Spring recycling rates of ammonium in turbid continental shelf waters off the Southeastern United States.
Continent. Shelf Res., **8**, 1, 49-68.
- HANSON, R.B. ; ROBERTSON, C.Y., ; YODER, P.G. & BISHOP, S.S., 1990.**
Nitrogen recycling in coastal waters of southern U.S. during summer 1986.
J. mar. Res., **48**, 341-660.
- HARGRAVE, B.T., 1973.**
Coupling carbon flow through some pelagic and benthic communities.
J. Fish. Res., Bd. Can., **30**, 1317-1326.

- HARRIS, G.P., 1986.**
Phytoplankton ecology : structure, function and fluctuation.
Chapman & Hall, London.
- HARRIS, R., 1959.**
The nitrogen cycle in Long Island Sound.
Bull. Bingham. oceanogr. Collection, Yale Univ., 17, 31-65.
- HARRISON, W.G., 1978.**
Experimental measurements of nitrogen remineralization in coastal waters.
Limnol. Oceanogr., 23, 4, 684-694.
- HARRISON, W.G., 1980.**
Nutrient regeneration and primary production in the sea.
In: " Primary productivity in the sea", P.G. Falkowski, (Eds.), Plenum, New York. 433-460.
- HARRISON, W.G., 1983.**
Nitrogen in the marine environment: Use of isotopes.
In: " Nitrogen in the marine environment", Carpenter E.J. & Capone D.G, (Eds.), Academic Press, New York. 763-807.
- HARRISON, W.G., 1992.**
Regeneration of nutrient.
In : "Primary productivity and biochemical cycles in the sea", Falkowski, P.G. & Woodhead, A.D., (Eds.), Plenum Press, New York and London; 385-407.
- HARRISON, W.G. ; COTA, G.F. & SMITH, R.E.H., 1990.**
Nitrogen utilization in ice algal communities of Barrow strait, Northwest territories, Canada.
Mar Ecol.-Prog.Ser., 67, 275-283.
- HARRISON, W.G. ; DOUGLAS, D. ; FALKOWSKI, P. ; ROWE, G. & VIDAL, J., 1983.**
Summer nutrient dynamics of the Middle Atlantic Bight : nitrogen uptake and regeneration.
J. Plankt. Res., 5, 4, 539-556.
- HARRISON, W.G. ; HEAD, E.J.H. ; CONOVER, R.J. ; LONGHURST, A.R. & SAMEOTO, D.D., 1985.**
The distribution and metabolism of urea in the eastern Canadian Arctic.
Deep-Sea Res., 32, 1, 23-42.
- HARRISON, W.G. & PLATT, T., 1986.**
Photosynthesis-irradiance relationships in polar and temperate populations.
Polar Biol., 5, 153-164.
- HARRISON, W.G. ; PLATT, T. & LEWIS, M.R., 1987.**
f-ratio and its relationships to ambient nitrate concentration in coastal waters.
J. Plankt. Res., 9, 1, 235-248.
- HARRISON, W.G. & WOOD, L.J.E., 1988.**
Inorganic nitrogen uptake by marine picoplankton : evidence for size partitioning.
Limnol. Oceanogr., 33, 3, 468-475.
- HARVEY, W.H., 1926.**
Nitrate in the sea : I
Mar. Biol. Assoc., XIV, 71-88.

- HARVEY, W.H., 1928.**
Nitrate in the sea : II.
Mar. Biol. Assoc., XV, 183-190.
- HASHIMOTO, L.K., 1981.**
Reactions of nitrogen compounds in natural systems.
Ph. D. Thesis, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 211p
- HASHIMOTO, L.K., KAPLAN, W.A., WOFYSY, S.C & MCELROY, M.B., 1983.**
Transformations of fixed nitrogen and N₂O in the Cariaco Trench.
Deep-Sea Res., 30, 6A, 575-590.
- HATTORI, A., 1983.**
Denitrification and dissimilatory nitrate reduction.
In : "Nitrogen in the marine environment", Carpenter, E.J. & Capone, D.G., (Eds), Academic Press, New York, 191-232.
- HELDER, W. & DE VRIES, R.T.P., 1983.**
Estuarine nitrite maxima and nitrifying bacteria (EMS-Dollard Estuary).
Neth. J. Sea. Res., 17, 1, 1-18.
- HELLER, R., 1974.**
L'absorption minérale chez les végétaux.
Dans : "Monographes de physiologie végétale", collection dirigée par E.P. Pilet, Masson (Eds.), Paris, 11-151.
- HENRIKSEN, K. ; HANSEN, J.L & BLACKBURN, J.H., 1981.**
Rates of nitrification, distribution of nitrifying bacteria, and nitrate fluxes in different types of sediments from danish waters.
Mar Biol., 61, 299-304.
- HOBBIE, J.E. ; DALEY, R.J. & JASPER, S., 1977.**
Use of nucleopore filters for counting bacteria by epifluorescence microscopy.
Appl. environ. Microbiol., 33, 1225-1228.
- HOOPER, A.B. & TERRY, K.R., 1974.**
Photo-inactivation of ammonia oxidation in *Nitrosomonas*.
J. Bact., 119, 899-906.
- HOPKINSON, C.S.JR. ; SHERR, B.F. & DUCKLOW, H.W., 1987.**
Microbial regeneration of ammonium in the water column of Davies Reef, Australia.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., 41, 147-153.
- HORRIGAN, S.G. ; CARLUCCI, A.F. & WILLIAMS, P.M., 1981.**
Light inhibition of nitrification in sea surface films.
J. mar. Res., 39, 557-565.
- HORRIGAN, S.G. ; MONTOYA, J.P. ; NEVINS, J.L. ; McCARTHY, J.J. ; DUCKLOW, H. ; GOERICKE, R. & MALONE, T., 1990.**
Nitrogenous nutrient transformations in the spring and fall in the Chesapeake Bay.
Estuar. coast. Shelf. Sci., 30, 369-391.
- HORRIGAN, S.G. & SPRINGER, A.L., 1990.**
Oceanic and estuarine oxidation : effect of light.
Limnol. Oceanogr., 32, 2, 479-482.

- IVERSON, R.L., 1990.**
Control of marine fish production.
Limnol. Oceanogr., 35, 1593-1604.
- JAWED, M., 1969.**
Body nitrogen and nitrogenous excretion in *Neomysis rayii* Murdoch and *Euphausia pacifica* hansen.
Limnol. Oceanogr., 14, 748-754.
- JOHANNES, R.E., 1965.**
Influence of marine protozoa on nutrient regeneration.
Limnol. Oceanogr., 10, 434-442.
- JOINT, L.R. & WILLIAMS, R., 1985.**
Demands of the herbivore community on phytoplankton production in the Celtic Sea in August.
Mar. Biol., 87, 297-306.
- JONES, & R.D.HOOD, M.A., 1980.**
Effects of temperature, PH, salinity, and inorganic nitrogen on the rate of ammonium oxidation by nitrifiers isolated from westland environments.
Microb. Ecol., 6, 339-347.
- JONES, R.D. & MORITA, R.Y., 1985.**
Low-temperature growth and whole-cell kinetics of a marine ammonium oxidizer.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., 21, 239-243.
- KANDA, J. ; ZIEMANN, D.A. ; CONQUEST, L.D. & BIENFANG, P.K., 1989.**
Light-dependency of nitrate uptake by phytoplankton over the spring bloom in Auke Bay, Alaska.
Mar. Biol., 103, 563-569.
- KANDA, J. ; ZIEMANN, D.A. ; CONQUEST, L.D. & BIENFANG, P.K., 1990.**
Nitrate and ammonium uptake by phytoplankton populations during the spring bloom in Auke Bay, Alaska.
Estuar. coast. Shelf. Sci., 30, 509-524.
- KAPLAN, W.A., 1983.**
Nitrification.
In : "Nitrogen in marine environment", Carpenter, E.J. & Capone D.G., (Eds.), Academic Press, New York, 139-190.
- KAUFMAN, Z.G. ; LIVELY, J.S. & CARPENTER, E.J., 1983.**
Uptake of nitrogenous nutrients in a barrier island estuary : Great South Bay, New York.
Estuar. coast. Shelf. Sci., 17, 483-493.
- KING, F.D., 1984.**
The vertical distribution of zooplankton dehydrogenase in relation to chlorophyll in the vicinity of the Nantucket Shoals.
Mar. Biol., 79, 249-256.
- KING, F.D. ; CUCCI, T.L. & TOWNSEND, D.W., 1987.**
Microzooplankton and macrozooplankton glutamate dehydrogenase as indice of the relative contribution of these fractions to ammonium in the Gulf of Maine.
J. Plankt. Res., 9, 2, 277-289.

- KIRCHMAN, D.L. & MITCHELL, R., 1982.**
Contribution of particle-bound bacteria to total microheterotrophic activity in five pounds and two marshes.
Appl. Environ. Microbiol., 43, 200-209.
- KNOLWES, R. & BLACKBURN, T.H., 1992.**
Nitrogen isotope techniques.
Academic Press, New York, 311p.
- KOKKINAKIS, S.A. & WHEELER, P.A., 1987.**
Nitrogen uptake and phytoplankton growth in coastal upwelling regions.
Limnol. Oceanogr., 32, 5, 1112-1123.
- KOKKINAKIS, S.A. & WHEELER, P.A., 1988.**
Uptake of ammonium and urea in the Northeast Pacific : comparison between netplankton and nanoplankton.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., 43, 113-124.
- KOROLEFF, F., 1969.**
Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue.
In : "Information on techniques and methods for seawater", Rapp. P.v. Réun. 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 ; FARBROT, T. & WHEELER P. A., 1994.**
Nitrogen cycling in the Barents Sea - Seasonal dynamics of new and regenerated production in the marginal ice zone.
Limnol. Oceanogr., 39, 7, 1630-1642.
- KRISTIANSEN, S. & LUND, B. AA, 1989.**
Nitrogen cycling in the Barentz sea. I. Uptake of nitrogen in the water column.
Deep-Sea Res., 36, 2, 255-268.
- KRISTIANSEN, S. & PAASCHE, E., 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, 2, 379-386.
- LAWS, E.A. ; HARRISON, W.G. & DITULLIO, G.R., 1985.**
A comparison of nitrogen assimilation rates based on ^{15}N uptake and autotrophic protein synthesis.
Deep-Sea Res., 32, 1, 85-95.

- LE CORRE, P. ; WAFAR, M. ; L'HELGUEN, S & MAGUER, J.F., 1996.**
Ammonium assimilation and regeneration by fractionated plankton in permanently well-mixed temperate waters.
J. Plankt. Res., in press.
- LEES, H. & SIMPSON, J.R., 1957.**
The biochemistry on the nitrifying organisms. 5 : Nitrite oxidation by *Nitrobacter*.
Biochem. J., **40**, 297-305.
- LEGENDRE, L. & RASSOULZADEGAN, F., 1995.**
Plankton and nutrient dynamics in marine waters.
Ophelia, **41**, 153-172.
- LERAT, Y., 1990.**
Cycles annuels de la matière organique et des éléments nutritifs dans les sédiments d'un système côtier (Baie de Morlaix, France). Interactions avec le compartiment pélagique.
Thèse de doctorat de spécialité (chimie appliquée : chimie marine), Université de Bretagne Occidentale, Brest, 212.p.
- LERAT, Y. ; LASSERRE, P. & LE CORRE, P. 1990**
Seasonal changes in pore water concentration of nutrient and their diffusive fluxes at the sediment water interface.
J. Exp. mar. Biol. Ecol., **135**, 135-160.
- LEWIS, M.R. ; HORNE, E.P.W. ; CULLEN, J.J. ; OAKEY, N.S. & PLATT, T., 1984.**
Turbulent motions may control phytoplankton photosynthesis in the upper ocean.
Nature, **311**, 49-50.
- 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. ; MADEC, C. & LE CORRE, P., 1993.**
Nutrition azotée du phytoplancton dans les eaux brassées de la Manche Occidentale.
Océanologica Acta, **16**, 5-6, 653-659.
- L'HELGUEN, S. ; MADEC, C. & LE CORRE, P., 1995.**
Nitrogen uptake in permanently well-mixed temperate waters.
Estuar. coast. Shelf. Sci., (in press)
- LIPSCHULTZ, F., 1984.**
Environmental factors affecting rates of nitrogen cycling.
PH. D. Thesis, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- LIPSCHULTZ, F., WOFSEY, S.C. & FOX, L.E., 1985.**
The effect of light and nutrients on rates of ammonium transformation in a eutrophic river.
Mar. Chem., **16**, 329-341.
- LIPSCHULTZ, F., WOFSEY, S.C. & FOX, L.E., 1986.**
Nitrogen metabolism of the eutrophic Delaware River ecosystem.
Limnol. Oceanogr., **31**, 4, 701-716.

LIPSCHULTZ, F., WOFSY, S.C, WARD, B.B., CODISPOTI, L.A., FRIEDRICH, G. & ELKINS, J.W, 1990.

Bacterial transformations in organic nitrogen in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical South Pacific Ocean.

Deep-Sea Res., **37, 10**, 1513-1541.

LONGHURST, A.R. & HARRISON, W.G., 1989.

The biological pump : Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean.

Prog. Oceanogr., **22**, 47.

LORENZEN, C.J., 1966.

A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration.

Deep-Sea Res., **37, 10**, 223-227.

MacISAAC, J.J. & DUGDALE, R.C., 1969.

The kinetics of nitrate and ammonia uptake by natural populations of marine phytoplankton.

Deep-Sea Res., **16**, 45-57.

MacISAAC, J.J. & DUGDALE, R.C., 1972.

Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea.

Deep-Sea Res., **19**, 209-232.

MAESTRINI, S.Y. ; ROBERT, J.M. & TRUQUET, L, 1982.

Simultaneous uptake of ammonium and nitrate by oyster-pond algae.

Mar. Biol. Lett., **3**, 143-153.

MALLIN, M.A. & PEARL, H.W., 1992.

Effects of variable irradiance on phytoplankton productivity in shallow estuaries.

Limnol. Oceanogr., **37, 1**, 54-62.

MALONE, T.C., 1976.

Phytoplankton productivity in the apex of the New York Bight: Environmental regulation of productivity/chlorophyll a.

In: *"The Middle Atlantic Shelf and the New York Bight"*, Gross, M.G. (Eds.), *Limnol. Oceanogr.*, *Spec. Symp. 2*, 260-272.

MALONE, T.C., 1980.

Algal size.

In : *"The physiological Ecology of phytoplankton"*, Morris, I., (Eds.), *Blackwell, London*, 43-463.

MARRA, J., 1978a.

Effect of short term variation in a light intensity on photosynthesis of a marine phytoplankton : a laboratory simulation study.

Mar. Biol., **46**, 191-202.

MARRA, J., 1978b.

Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer.

Mar. Biol., **46**, 203-208.

MARTINEZ, R. ; PACKARD, T.T. & BLASCO, D., 1987.

Light effects and diel variations of nitrate reductase activity in phytoplankton from the northwest Africa upwelling region.

Deep-Sea Res., **34, 5/6**, 741-753.

- McCARTHY, J.J. & EPPLEY, R.W., 1972.**
A comparison of chemical, isotopic and enzymatic methods for measuring nitrogen assimilation of marine phytoplankton.
Limnol. Oceanogr., **17**, **3**, 371-382.
- McCARTHY, J.J., KAPLAN, W. & NEVINS, J.L., 1984.**
Chesapeake Bay nutrient and plankton dynamics. 2. Sources and sinks of nitrite.
Limnol. Oceanogr., **29**, **1**, 84-98.
- McCARTHY, J.J. ; TAYLOR, W.R. & TAFT, J.L., 1977.**
Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. 1. Nutrient availability and phytoplankton preferences.
Limnol. Oceanogr., **22**, **6**, 996-1010.
- MILLERO, F.J. & POISSON, A., 1981.**
International one-atmosphere equation of state seawater.
Deep-Sea Res., **28**, 625-629.
- MIYAZAKI, T. ; WADA, E. & HATTORI, A., 1973.**
Capacities of shallow waters of Sagami Bay for oxidation and reduction of inorganic nitrogen.
Deep-Sea Res., **20**, 571-577.
- MOLLOY, C.J. & SYRETT, P.J., 1988.**
Effect of light and N deprivation on inhibition of nitrate uptake by urea in microalgae.
J. Exp. mar. Biol. Ecol., **118**, 97-101.
- MOLLOY, C.J. & SYRETT, P.J., 1988.**
Interrelationships between uptake of urea and uptake of ammonium by microalgae.
J. Exp. mar. Biol. Ecol., **118**, 85-95.
- MORIN, P., 1984.**
Evolution des éléments nutritifs dans les systèmes frontaux de l'Iroise : assimilation et régénération ; relation avec les structures hydrologiques et les cycles de développement du phytoplancton.
Thèse de Doctorat de Spécialité (Chimie Marine), Université de Bretagne Occidentale, Brest, 220p.
- MORIN, P. ; LE CORRE, P. & LE FEVRE, J., 1985.**
Assimilation and regeneration of nutrients off the west coast of Brittany.
J. mar. biol. Ass. U.K., **65**, 677-695.
- MORIN, P. ; WAFAR, M.V.M. & LE CORRE, P., 1993.**
Estimation of nitrate flux in a tidal front from satellite derived temperature data.
J. Geophys. Res., **98**, 4689-4695.
- MUGGLI, D.L. & SMITH, Jr., W.O., 1993.**
Regulation of nitrate and ammonium uptake in the Greenland Sea.
Mar. Biol., **115**, 199-208.
- MULLIN, J.B. & RILEY, J.P., 1962.**
The spectrophotometric determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water.
Anal. Chim. Acta., **12**, 162-170.
- MULLIN, M.A. & PAERL, H.W., 1992.**
Effects of variable irradiance on phytoplankton productivity in shallow estuaries.
Limnol. Oceanogr., **37**, **1**, 54-62.

- MURPHY, J. & RILEY, J.P., 1962.**
A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters.
Anal. Chim. Acta., **27**, 31-36
- NELSON, D.M. & CONWAY, H.L., 1979.**
Effects of the light regime on nutrient assimilation by phytoplankton in the Baja California and Northwest Africa upwelling systems.
J. mar. Res., **37**, 2, 301-318.
- NIELSEN, T.G & KIORBOE, T., 1994.**
Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate coastal ecosystem. 2- Ciliates.
Limnol. Oceanogr., **39**, 508-519.
- NIELSEN, T.G. ; LOKKEGARD, Bo. ; RICHARDSON, K. PEDERSEN, F.Bo & HANSEN, L., 1993.**
Structure of plankton communities in the Dogger Bank Area (North Sea) during a stratified situation.
Mar. Ecol. -Prog. Ser., **95**, 115-131.
- NIXON, S.W., 1981.**
Freshwater inputs and estuarine productivity.
In : "Freshwater inflow to estuaries", Cross, R.D. & Williams, D.L (Eds.), U.S. Fish Wilds. Serv. off Biol. Serv. FSW/OBS FWS/OBS-81/04, 1, 31-57.
- NIXON, S.W., 1995.**
Coastal marine eutrophication : a definition, social causes and future concerns.
Ophelia, **41**, 199-219.
- OLSON, R.J., 1981a.**
¹⁵N tracer studies of the primary nitrite maximum.
J. mar. Res., **39**, 2, 203-225.
- OLSON, R.J., 1981b.**
Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria : a possible mechanism for the formation of the primary nitrite maximum.
J. mar. Res., **39**, 2, 227-237.
- O'REILLY, J.E. ; THOMAS, J.P. & EVANS, C., 1976.**
Annual primary production (nanoplankton, netplankton, dissolved organic matter) in lower New York bay.
In : McKeon W.H & Lauer G.J. (Eds.), four symposium on Hudson River ecology, Hudson River Environ. Society, New York.
- OWENS, N.J.P., 1986.**
Estuarine nitrification : A naturally occurring fluidized bed reaction?
Estuar. coast. Schelf Sci., **22**, 31-44.
- OWENS, N.J.P. ; MANTURA, R.F.C. ; BURKILL, P.H. ; HOWLAND, R.J.M. ; POMROY, A.J. & WOODWARD, E.M.S., 1986.**
Nutrient cycling studies in Carmarthen Bay: phytoplankton production, nitrogen assimilation and regeneration.
Mar. Biol., **93**, 3, 329-342.
- PAASCHE, E., 1973.**
Silicon and the ecology of marine plankton. II. Silicate-uptake kinetics in five diatoms species.
Mar. Biol., **19**, 262-269.

- PAASCHE, E., 1988.**
Pelagic primary production in Nearshore waters.
In : "Nitrogen cycling in coastal marine environments", Blackburn, T.H. & Sorensen, J., (Eds.), John Wileys and Sons, 33-57.
- PAASCHE, E. & KRISTIENSEN, S., 1982b.**
Nitrogen nutrition of the phytoplankton in the Oslofjord.
Estuar. coast. Shelf. Sci., 14, 237-249.
- PAASCHE, E. & KRISTIENSEN, S., 1982a.**
Ammonium regeneration by microzooplankton in the Oslofjord.
Mar. Biol., 69, 55-63.
- PAASCHE, E. ; BRYCESON, L & TANGEN, K., 1984.**
Interspecific variation in dark nitrogen uptake by dinoflagellates.
J. Phycol., 20, 394-401.
- PAERL, H.W., RICHARDS, R.C., LEONARD, R.L. & GOLDMAN, C.R., 1975.**
Seasonal nitrate cycling as evidence for complete vertical mixing in lake Tahoe, California, Nevada.
Limnol. Oceanogr., 20, 1-8.
- PAINTER, H.A., 1970.**
A review of literature on inorganic nitrogen metabolism in microorganism.
Wast. Res., 4, 393-450.
- PARK, Y.C. ; CARPENTER, E.J. & FALKOWSKI, P.G., 1986.**
Ammonium excretion and glutamate dehydrogenase activity of zooplankton in great South Bay, New York.
J. Plankt. Res., 8, 3, 489-503.
- PEARL, H.W. & MERKEL, S.M., 1982.**
Differential phosphorus assimilation in attached vs unattached microorganisms.
Arch. Hydrobiol., 93, 123-134.
- 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.
- PIERCE, R.W. & TURNER, J.T., 1992.**
Ecology of planktonic ciliates in marine food webs.
Rev. Aquat. Sci., 6, 139-181.
- PLATT, T. ; GALLEGOS, C.L. & HARRISON, W.G., 1980.**
Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton.
J. mar. Res., 38, 687-701.
- PLATT, T. ; JAUHARI, P. & SATHYENDANATH, S., 1992.**
The importance and measurement of new production.
In : "Primary productivity and biochemical cycles in the sea", Falkowski, P.G. & Woodhead, A.D. (Eds.), Plenum Press, New York and London, 273-284.

- POMEROY, L.R., 1980.**
Microbial roles in aquatic food webs.
In : "Aquatic microbial ecology", Colwell, R.R. (Eds.), Univ. Maryland Press, College Park, 85-109.
- PRICE, N.M. ; COCHLAN, W.P. & HARRISON, P.J., 1985.**
Time course of uptake of inorganic and organic nitrogen by phytoplankton in the Strait of Georgia: comparison of frontal and stratified communities.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., 27, 39-53.
- PRICE, N.M. & HARRISON, P.J., 1988.**
Urea uptake by Sargasso Sea phytoplankton: saturated and in situ uptakes rates.
Deep-Sea Res., 35, 9, 1579-1593.
- PRISCU, J.C., 1989.**
Photon dependence of inorganic nitrogen transport by phytoplankton in perennially ice-covered antarctic lakes.
Hydrobiologica, 172, 173-182.
- PROBYN, T.A. (1985).**
Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in the southern Benguela upwelling system.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., 22, 249-258.
- PROBYN, T.A., 1987.**
Ammonium regeneration by microplankton in an upwelling environment.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., 37, 53-64.
- PROBYN, T.A., 1988.**
Nitrogen utilization by phytoplankton in the Namibian upwelling region during an austral spring.
Deep-Sea Res., 35, 8, 1387-1404.
- PROBYN, T.A. & PAINTING, S.J., 1985.**
Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in Antarctic surface waters.
Limnol. Oceanogr., 30, 6, 1327-1332.
- PROBYN, T.A. ; WALDRON, H.N. & JAMES, A.G., 1990.**
Size fractionated measurements of nitrogen uptake in age upwelled waters : implications for pelagic food webs.
Limnol. Oceanogr., 35, 202-210.
- RAIMBAULT, P., 1986.**
Effects of temperature on nitrite excretion by three diatoms during nitrate uptake.
Mar. Biol., 92, 149-155.
- RAKESTRAW, N.W. & HOLLAENDER, J.T., 1936.**
Photochemical oxidation of ammonia in sea water.
Science, 84, 442-443.
- RASSOULZADEGAN, F. ; LARVAL-PEUTO, M. & SHELDON, R.W., 1988.**
Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton.
Hydrobiologia, 159, 75-88.
- RAVEN, J.A., 1980.**
Nutrient transport microalgae.
Adv. Microb. Physiol., 21, 48-226.

- RILEY, G.A., 1970.**
Particulate organic matter in sea water.
Adv. Mar. Biol., **8**, 1-118.
- RIOU, J., 1990.**
Modèle d'écosystème phytoplanctonique marin sur le littoral nord-breton (Manche Occidentale).
Thèse doctorat de spécialité (physique et chimie de l'environnement), Institut National Polytechnique, Toulouse.
- RIVIER, A. ; BROWNLEE, D.C. ; SHELDON, R.W. & RASSOULZADEGAN, F., 1985.**
Growth of microzooplankton : a comparative study of bacterivorous zooflagellates and ciliates.
Mar. Microb. Food Webs, **1**, 51-60.
- ROWE, G.T. ; CLIFFORD, C.H. ; SMITH, K.L. JR. & HAMILTON, P.L., 1975.**
Bentic nutrient regeneration and its coupling to primary productivity in coastal waters.
Nature, **235**, 215-217.
- RYTHER, J.H. & DUNSTAN, W.M., 1971.**
Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment.
Science, **171**, 1008-1013.
- SAHLSTEN, E., 1987.**
Nitrogenous nutrition in the euphotic zone of the Central North Pacific gyre.
Mar. Biol., **96**, 433-439.
- SALHSTEN, E. ; SORENSEN, F. & PETTERSSON, K., 1988.**
Planktonic nitrogen uptake in the south-eastern Kattegat.
J. Exp. mar. Biol. Ecol., **121**, 227-246.
- SALOMON, J.C & BRETON, M., 1993.**
An atlas of long-term currents in the Channel.
Oceanologica. Acta., **16**, 5/6, 439-455.
- SANDERS, R.W. ; PORTER, K.G. ; BENNETT, S.J. & DE BIASE, A.E., 1989.**
Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in a freshwater planktonic community.
Limnol. Oceanogr., **34**, 673-687.
- SCHLOESING, J.J.T. & MUNTZ, A., 1877.**
Sur la nitrification par les ferments organisés.
C.R. Acad. Sci. Paris, **84**, 301-303
- SCHON, G.H. & ENGEL, H., 1962.**
Der einfluss des Lichtes auf *Nitrosomonas Europaeae* Win.
Arch. Microbiol., **42**, 415-418.
- SEKI, H. ; TSUJI, T. & HATTORI, A., 1974.**
Effect of zooplankton grazing on the formation of the anoxic layer in Tokyo Bay.
Estuar. coast. mar. Sci., **2**, 145-151.
- SELMER, J.S., 1988.**
Ammonium regeneration in eutrophicated coastal waters of Sweden.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **44**, 265-273.

- SELMER, J.S. ; FERRIER-PAGES, C. ; CELLARIO, C. & RASSOULZADEGAN, F., 1993.**
New and regenerated production in relation to the microbial loop in the NW Mediterranean Sea.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **100**, 71-83.
- SELMER, J.S. & SÖRENSSON, F., 1986.**
New procedure for extraction of ammonium from natural waters for ¹⁵N isotopic ratio determinations.
Appl. environ. Microbiol., **52**, **3**, 577-579.
- SHELL, D.M., 1978.**
Chemical and isotopic methods in nitrification studies.
In : "Microbiology", Schlessinger, D. (Eds.), Amer. Soc. Microbiol. Washington, D.C., 292-295.
- SHEPPARD, C.W., 1962.**
Basic principles of the tracer method.
Wiley, New York, 282p
- SHERR, B.F. ; SHERR, E.B. & NEWELL, S.Y., 1984.**
Abundance and productivity of heterotrophic nanoplankton in Georgia coastal waters.
J. Plankt. Res., **6**, 195-202.
- SHERR, E.B. ; RASSOULZADEGAN, F. & SHERR, B.F., 1989.**
Bacterivory by pelagic *Choreotrichous* ciliates in coastal waters of the N.W. Mediterranean Sea.
Mar. Ecol. -Prog. Ser., **55**, 235-240.
- SHERR, E.B. & SHERR, B.F., 1987.**
High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates.
Nature, **325**, 710-711.
- SHERR, E.B. ; SHERR, B.F. ; BERMAN, T. & McCARTHY, J.J., 1982.**
Difference in nitrate and ammonium uptake components of a phytoplankton community.
J. Plankt. Res., **4**, 961-965.
- SHERR, E.B. ; SHERR, B.F. ; FALLON, R.D. & PAFFENHOFER, G.A., 1986.**
Phagotrophic protozoa as food for metazoans : a "missing" trophic link in marine pelagic food webs.
Mar. Microb. Food Webs, **1**, **2**, 61-80.
- SLAWYK, G., 1980.**
L'absorption de composés azotés par le phytoplancton marin : rôle dans la production primaire, relations avec la photosynthèse et les variables du milieu extra- et intracellulaire.
Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles, Université d'Aix-Marseille, II, 213p.
- SLAWYK, G. & RAIMBAULT, P., 1995.**
A simple procedure for the simultaneous recovery of dissolved inorganic and organic nitrogen in ¹⁵N-tracer experiments on oceanic waters improving the isotopic mass balance.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., (in press).
- SMITH, J.K.L., 1978a.**
Nutrient exchange and oxygen consumption by deep sea benthic communities : preliminary in situ measurements.
Limnol. Oceanogr., **23**, 997-1005
- SMITH, S.L., 1978b.**
The role of zooplankton in the nitrogen dynamics of a shallow estuary.
Estuar. coast. Shelf. Sci., **7**, 555-565.

- SMITH, S.L. & WHITLDEGE, T.E., 1977.**
The role of zooplankton in the regeneration of nitrogen in a coastal upwelling system off North West Africa.
Deep-Sea Res., **24**, 49-56.
- SMITH, W.O. & HARRISON, W.G., 1991.**
New production in polar regions : the role of environmental controls.
Deep-Sea Res., **38**, 12, 1463-1479.
- SOLIC, M. & KRSTULOVIC, N., 1995.**
Bacterial carbon flux through the microbial loop in Kaštela bay (Adriatic Sea).
Ophelia, **41**, 345-360.
- SOLORZANO, L., 1969.**
Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite Method.
Limnol. Oceanogr., **14**, 799-801.
- SOURNIA, A. ; BIRRIEN, J.L. ; DOUVILLE, J.L. ; KLEIN, B. & VIOLLIER, M., 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.
- STRICKLAND, J.D.H., 1960.**
Measuring the production of phytoplankton.
Bull. Fish. Res. Bd Canada., **122**, 172p.
- STRICKLAND, J.D.H. & PARSONS, T.R., 1972.**
A practical handbook of sea water analysis.
J. Fish. Res. Bd. Can., **167**, 310p.
- SUESS, E., 1980.**
Particulate organic carbon flux in the oceans-surface productivity and oxygen utilization.
Nature, **288**, 260-263.
- SVERDRUP, H.U., 1953.**
On conditions for the vernal blooming of phytoplankton.
J. Cons. Int. Explor. Mer., **18**, 287-295.
- SYRETT, P.J., 1962.**
Nitrogen assimilation.
In : "Physiology and biochemistry of algae", Lewin, R.A. (Eds.), Academic Press, New York, London, 171-188.
- SYRETT, P.J., 1981.**
Nitrogen metabolism of microalgae.
Can. Bull. Fish. aquat. Sci., **210**, 346, 182-210.
- SYRETT, E. & LEFTLEY, J.W., 1976.**
Nitrate and urea assimilation by algae.
Perspect. Exp. Biol. Proc. Anniv. Meet. Soc. Exp. Biol. 50th, 221-234.
- TAYLOR, G.T. ; ITURNGA, R. & SULLIVAN, C.W., 1985.**
Interactions of bacterivorous grazers and heterotrophic bacteria with dissolved organic matter.
Mar Ecol.-Prog. Ser., 129-141.

- TERRY, K.L., 1982.**
Nitrate uptake and assimilation in *Thalassiosira weissflogii* and *Phaeodactylum tricornutum* : interactions with photosynthesis and with uptake of other ions.
Mar. Biol., **69**, 21-30.
- THOMAS, W.H., 1966.**
Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean.
Limnol. Oceanogr., **11**, 393-400.
- THOMAS, W.H., 1969.**
Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and in the Eastern Equatorial Pacific Ocean.
J. Fish. Res. Can., **26**, 1113-1145.
- THOMAS, W.H. & KRAUSS, R.W., 1955.**
Nitrogen metabolism in *Scenedesmus* as affected by environmental changes.
Pl. Physiol., **30**, 113-122.
- THOMPSON, P.A., LEVASSEUR, M.E. & HARRISON, P.J., 1989.**
Light-limited growth on ammonium vs. nitrate: what is the advantage for marine phytoplankton.
Limnol. Oceanogr., **34**, 6, 1014-1024.
- TREGUER, P. & LE CORRE, P., 1975.**
Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'Autoanalyseur II. Technicon), 2^{ème} édition.
Université de Bretagne Occidentale, Brest, 110p.
- TUPAS, L. & KOIKE, I., 1991**
Simultaneous uptake and regeneration of ammonium by mixed assemblages of heterotrophic marine bacteria.
Mar. Ecol.-Prog. Ser., **70**, 273-282.
- TURPIN, D.H. & HARRISON, P.J., 1978.**
Fluctuations in free amino acids pools of *Gymnodinium simplex* (Dinophyceae) in response to ammonia perturbation : evidence for glutamine synthetase pathway.
J. Phycol., **14**, 461-464.
- VACARRO, R.F. & RYTHER, J.H., 1960.**
Marine phytoplankton and the distribution of nitrite in the sea.
J. Cons. int. Explor. Mer., **25**, 260-271.
- VARGO, G.A., 1979.**
The contribution of ammonia excreted by zooplankton to phytoplankton production in Narragansett Bay.
J. Plankt. Res., **1**, 1, 75-84.
- VERITY, P.G., 1985.**
Ammonia excretion rates of oceanic copepods and implications for estimates of primary.
Biol. Oceanogr., **3**, 249-283.
- VINCENT, .F. ; CHANG, F.H. ; DOWNES, M.T. ; JAMES, M.R. ; MAY, L., MOORE, M. & WOODS, P.H., 1989.**
Short-term changes in planctonic community structure and nitrogen transfers in a coastal upwelling system.
Estuar. coast. Shelf. Sci., **29**, 131-150.

- VOITURIEZ, B. & HERBLAND, A., 1977.**
 Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. II. Distribution du nitrate et production de nitrite.
Cah. O.R.S.T.O.M., Ser Océanogr., vol. XV, 1, 57-65
- VON BREYMAN, M.T., DE ANGELIS, M.A. & GORDON, L.L., 1982.**
 Gas chromatography with electron capture detection for determination of hydroxylamine in seawater.
Anal. Chem., 54, 1209-1210.
- WAFAR, M.V.M., 1981.**
 Nutrients, primary production, and dissolved and particulate organic matter in well mixed temperate waters.
Thèse de Doctorat de Spécialité (Océanographie biologique), Université Pierre et Marie Curie., Paris VI, 226p.
- WAFAR, M.V.M., LE CORRE, P. & BIRRIEN, J.L., 1983.**
 Nutrients and primary production in permanently well-mixed temperate coastal waters.
Estuar. coast. Shelf. Sci., 17, 431-446.
- WAFAR, M.V.M., LE CORRE., P. & L'HELGUEN, S., 1995.**
 f-ratio calculated with and without urea uptake in nitrogen uptake by phytoplankton.
Deep Sea Res., in press.
- WALSH, J.J., 1988.**
 On the nature of continental shelves.
Academic Press, London, 520p.
- WARD, B.B., 1985.**
 Light and substrate concentration relationships with marine ammonium assimilation and oxydation rates.
Mar. Chem., 16, 301-316.
- WARD, B.B., 1987.**
 Nitrogen transformations in the Southern California Bight.
Deep-Sea Res., 34, 516, 785-805.
- WARD, B.B. & KILPATRICK, K.A., 1990.**
 Relationships between substrate concentration and oxidation of ammonium and methane in a stratified water column.
Cont. Shelf. Res., 10, 12, 1193-1208
- WARD, B.B., KILPATRICK, K.A., RENGER, E.H. & EPPLEY, R.W., 1989.**
 Biological nitrogen cycling in the nitracline.
Limnol. Oceanogr., 34, 3, 493-513.
- WARD, B.B., TALBOT, M.C. & PERRY, M.J., 1984.**
 Contribution of phytoplankton and nitrifying bacteria to ammonium and nitrite dynamics in coastal waters.
Cont. Shelf. Res., 3, 4, 383-398.
- WARD, B.B. & ZAFIRIOU, O.C., 1988.**
 Nitrification and nitric oxide in the oxygen minimum of the eastern tropical North Pacific.
Deep-Sea Res., 35, 1127-1142.

- WATSON, S.W., 1976.**
Gram-negative chemolithotrophic bacteria.
In : "Bergey's manual of determinative bacteriology", Buchanan E.R., Gibbons N.E., (Eds.)
Baltimore-Williams and Wilkins 8th Ed., 450-456.
- WEISS, R.F., 1970.**
The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater.
Deep-Sea Res., 35, 23-31.
- WHALEN, S.C. & ALEXANDER, V., 1984.**
Diel variations in organic carbon and nitrogen uptake by phytoplankton in a arctic lake.
J. Plankt. Res., 6, 4, 571-590.
- WHEELER, P.A., 1983.**
Phytoplankton nitrogen metabolism.
In : "Nitrogen in the marine environment", Carpenter E.J & Capone D.G., (Eds.), Academic Press,
New York. 309-346.
- WHEELER, P.A., GLIBERT, P.M. & McCARTHY, J.J., 1982.**
Ammonium uptake and incorporation by Chesapeake Bay phytoplankton: short term uptake kinetics.
Limnol. Oceanogr., 27, 6, 1113-1128.
- WHEELER, P.A. & KIRCHMAN, D.L., 1986.**
Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems.
Limnol. Oceanogr., 31, 5, 998-1009.
- WHEELER, P.M. ; KIRCHMAN, D.L. ; LANDRY, M.R. & KOKKINAKIS, S.A., 1989.**
Diel periodicity in ammonium uptake and regeneration in the oceanic subarctic Pacific : implications
for interactions in microbial food webs.
Limnol. Oceanogr., 34, 1025-1033.
- WHEELER, P.M. & KOKKINAKIS, S.A., 1990.**
Ammonium recycling limits nitrate use in the oceanic subarctic Pacific.
Limnol. Oceanogr., 35, 6, 1267-1278.
- WINOGRADSKY, S., 1890a.**
Recherches sur les organismes de la nitrification.
Ann. Ins. Pasteur, 4, 257-275.
- WINOGRADSKY, S., 1890b.**
Sur les organismes de la nitrification.
C.R. Acad. Sci., 110, 1013-1016
- WINOGRADSKY, S., 1892.**
Contribution à la morphologie des organismes de la nitrification.
C.R. Acad. Sci., 192, 1000-1004.
- WONG-CHONG, G.M. & LOEHR, R.C., 1975.**
The kinetics of microbial nitrification.
Wat. Res., 9, 1099-1106.
- WOOD, E.D. ; ARMSTRONG, F.A.J. & RICHARDS, F.A., 1967.**
Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction to nitrite.
J. mar. biol. Ass. U.K., 47, 23-31.

WRIGHT, R.T. & COFFIN, R.B., 1984.

Measuring microzooplankton grazing on planktonic marine bacteria by its impact on bacterial production.

Microb. Ecol., **10**, 137-149.

YENTSCH, C.S. & MENZEL, D.W., 1963.

A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence.

Deep-Sea Res., **10**, 221-231.

ZOBELL, C.E., 1933.

Photochemical nitrification in sea water.

Science, **77**, 27-28.

ABSTRACT

Nitrogen uptake and regeneration rates were measured using ^{15}N as a tracer over an annual cycle in a shallow sector of the well - mixed waters of the western English Channel. Causes for the seasonal changes in the measured N flux rates are examined in relation to those of hydrography and phytoplankton biomass and production.

Changes in N uptake and regeneration present some novel characteristics in the shallow well - mixed waters. Uptake was maximum in spring and remained high during the whole of the summer. Contribution of nitrate to the nitrogenous nutrition of phytoplankton was relatively low, especially in summer when its uptake was substrate - constrained. A major part of the N taken up by phytoplankton was in the form of ammonium. The proportion of ammonium assimilated was similar to that of nitrate right from the beginning of spring. In summer, ammonium concentration was sufficiently high enough to satisfy all the N needs of phytoplankton and prevent a N limitation. The presence of high concentrations of ammonium at the end of summer inhibited nitrate uptake. Because of the continuous vertical mixing, light has an important role to play in initiating and sustaining the phytoplankton development by regulating the nitrogen uptake throughout the year. One of the novel characteristics of this ecosystem is the high rate at which ammonium is regenerated. This, resulting from an intense microheterotrophic activity, was maximum in spring and remained high during the summer. Bacterial regeneration of ammonium was low on an annual basis, and most of ammonium production was by the protozoans, particularly the ciliates. The high regeneration by these organisms is related to the existence of an active microbial loop comprising several steps of grazing. Phytoplankton production, expressed in terms of N assimilation was high ($3000 \text{ mmol N /m}^2 \text{ /an}$). A high regeneration resulting from a rapid recycling of N, not only as ammonium but also as nitrate, rather than any input from external sources, sustains the high uptake rates. New production in this ecosystem was 22 % of total production, and is among the lowest known from coastal waters. This is due to the permanently well - mixed state of the ecosystem which modified not only the seasonal cycle of phytoplankton development but also favours the predominance of microbial food chain which degrades particles of biogenic origin and regenerated N.

KEYWORDS

Nitrogen ; uptake; regeneration ; size-classes ; nitrogen-15 ; annual cycle ; new production ; regenerated production ; coastal systems.

RESUME

Les flux d'absorption et de régénération de l'azote ont été étudiés par la technique du traceur azote-15 au cours d'un cycle annuel dans le système brassé peu profond de la Manche Occidentale. Ils ont été examinés en relation avec les conditions hydrologiques et le cycle de développement du phytoplancton.

L'azote présente une dynamique originale dans le système brassé peu profond. L'absorption azotée, maximale au printemps, demeure élevée durant toute la période estivale. La contribution des nitrates à la nutrition azotée du phytoplancton est relativement faible, en particulier en été où l'absorption de ce composé est limitée par le substrat. La majeure partie de l'azote absorbée par le phytoplancton est sous forme d'ammonium. La proportion d'ammonium utilisé par le phytoplancton est comparable à celle des nitrates dès le début du printemps. En période estivale, l'ammonium se maintient à des concentrations suffisantes pour satisfaire la demande du phytoplancton en azote et empêche une limitation du développement phytoplanctonique par cet élément. La présence de fortes concentrations en ammonium à la fin de l'été inhibe l'absorption des nitrates. La lumière tient un rôle important dans le développement du phytoplancton en raison du brassage vertical des masses d'eaux. Elle régule durant toute l'année les processus d'absorption. Le système présente, et c'est l'une de ces originalités, une forte régénération en ammonium. Cette régénération, associée à l'activité des microhétérotrophes, est maximale au printemps et reste élevée en été. La régénération d'ammonium par les bactéries est réduite sur une base annuelle, et l'essentiel de l'ammonium produit est associé à l'activité des protozoaires, en particulier des ciliés. La forte régénération d'ammonium attribuée à ces organismes est liée à l'existence d'une chaîne microbienne active comprenant plusieurs étapes de broyage. La production primaire annuelle exprimée en azote est élevée ($\approx 3000 \text{ mmol N/m}^2/\text{an}$). Elle ne résulte pas d'apports côtiers en azote mais correspond à une forte production régénérée induit par un recyclage intense de l'azote non seulement sous forme d'ammonium, mais aussi sous forme de nitrates. La part de la production nouvelle dans le domaine brassé peu profond représente 22 % de la production totale ; elle est parmi les plus faibles reportées pour les systèmes côtiers. Cette situation correspond au caractère brassé du système qui modifie non seulement le cycle saisonnier du développement du phytoplancton mais favorise aussi la prédominance de la chaîne microbienne qui dégrade les particules d'origine biogénique et régénère l'azote.

MOTS-CLES

Azote ; absorption ; régénération ; classe de taille ; azote-15 ; cycle annuel ; production nouvelle ; production régénérée ; systèmes côtiers.