

19

LA PRODUCTION MICRO-ALGALE DES CLAIRES A HUITRES : PARTICULARITES NUTRITIONNELLES : IMPORTANCE DE L'AZOTE ORGANIQUE DISSOUS

THE MICROALGAL PRODUCTION OF OYSTER PONDS : NUTRITIONAL FEATURES THE ROLE OF DISSOLVED ORGANIC NITROGEN

S.Y. MAESTRINI* et J.M. ROBERT**

* ER-mixte CNRS-IFREMER, CREMA-L'Houmeau, Case 5,
13137 NIEUL-SUR-MER (FRANCE)

** ER-mixte CNRS-IFREMER, laboratoire de Biologie marine, Université
de Nantes, 2 rue de la Houssinière, 44072 NANTES Cédex, (FRANCE)

SUMMARY - Microalgal population of oyster ponds is dominated by several tychobenthic diatoms which provide a very good food to grow oyster. The mechanisms which allow them to dominate have been put under research.

$\text{NO}_3 + \text{NO}_2 + \text{NH}_4$ concentration range from 8 to 35 $\mu\text{M.l}^{-1}$. P and Si are present at balanced concentrations. Algal growth potential is first limited by nitrogen, and then by phosphorus. Other nutrient reservoirs could support a rather higher algal biomass. Plurispecific natural populations, and axenic strains as well, do not obey the rule of 0.5 - 1 $\mu\text{M.l}^{-1}$ NH_4 as a limit for concomitant uptake of NH_4 and NO_3 ; namely NO_3 is taken up at a maximum rate in the presence of NH_4 up to 8.8 $\mu\text{M.l}^{-1}$, and until 28 $\mu\text{M.l}^{-1}$ NH_4 for a reduced rate. A great deal of the crop was supported by dissolved inorganic nutrients; i.e. up to 30 $\mu\text{g.at.l}^{-1}$ nitrogen. The actual dissolved organic nitrogen (DON) concentrations ranged from 16 to 39 $\mu\text{g.at.l}^{-1}$.

H.P.L.C. analysis demonstrated 17 amino acids amounted 10-17 % of total DON, i.e. 0.6 - 11.5 $\mu\text{g.at.l}^{-1}$ nitrogen. Serin and glycin were the most abundant. None of the substance was related to the presence of oysters. Glutamic acid, alanin and ornithin concentrations showed the greatest variations; they are suspected to play the major role as nutrient source. Screening of nutritional capabilities of ten local isolates of micro-algae to use 42 organic substances as sole source of nitrogen, demonstrated urea, glutamic acid and hypoxanthin are assimilated by all the ten algae, yet urea alone always support a growth as good as the one showed with NO_3 . Other good sources are guanin, ornithin and glycin. Most of the substance, however, are taken up and assimilated by a few strains and subsequent growth is light.

RÉSUMÉ - Les claires à huîtres sont des bassins d'eau de mer de dimensions réduites (300 à 600 m de superficie, 40 à 60 m de profondeur) aménagés sur la côte atlantique française, dans les marais naturels, des polders ou d'anciens marais salants. Leur sol est d'origine sédimentaire et leur alimentation en eau est dépendante du rythme des marées.

Situées entre Vilaine et Gironde (Fig.1), les claires ont pour principal rôle de permettre l'engraissement des huîtres. En effet, les peuplements algaux, ainsi que le matériel particulaire y sont différents de ceux de la mer ouverte, au point que les

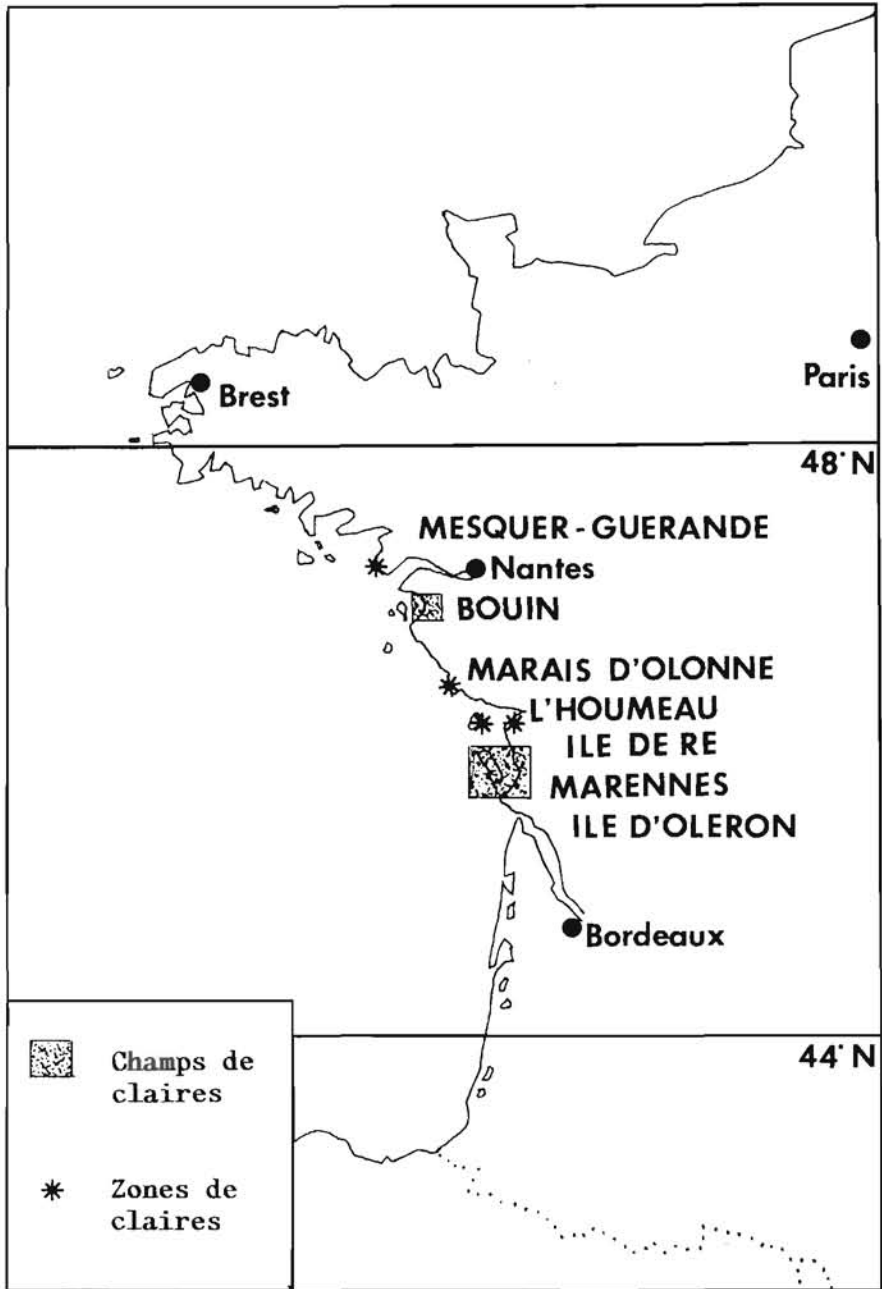


Figure 1 - Positions des principales implantations des claires à huîtres.

huîtres qui y sont immergées présentent le plus souvent des propriétés organoleptiques supérieures à celles des individus cultivés sur parcs, dans la zone intertidale.

La qualité et la quantité de nourriture disponible pour les huîtres mises en engraissement dans ces bassins constituent l'objectif essentiel de nos recherches. Les premiers résultats obtenus que nous présentons ici concernent les conditions nutritionnelle que rencontrent les micro-algues de claire.

1 - RICHESSE EN NUTRIMENTS DES EAUX DE CLAIRE

Les eaux qui alimentent les claires (Fig.2) contiennent généralement une réserve importante en nutriments minéraux : en baie de Bourgneuf, Robert *et al.* font état de teneurs en azote ($\Sigma N = NO_3 + NO_2 + NH_4$) variant de 15 à 35 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$, pendant les périodes de grande richesse nutritive, et de 8 à 15 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ pendant celles de moindre abondance. Les concentrations de ces eaux en phosphore sont également élevées : elles ne sont jamais inférieures à 0,8 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$. De même, les teneurs en silicium, toujours fortes, varient entre 8 et 25 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$. De plus, la valeur moyenne du rapport N/P- PO_4 , de l'ordre de 16,4 ($s = 8,8$) correspond au rapport qui caractérise les eaux marines ainsi qu'au rapport moyen d'assimilation par les algues (Redfield, 1934). Des concentrations en nutriments, encore plus élevées, ont été estimées dans le bassin de Marennes-Oléron par Heral *et al.* (1983, 1984) : ceux-ci mentionnent, par exemple, des teneurs de 80 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ N- NO_3 . Il faut toutefois souligner que cette aire conchylicole se situe dans une zone de type nettement estuarien (i.e. La Seudre) et, de ce fait, la richesse en nutriments des eaux s'accroît d'aval en amont de l'estuaire, dans la portion où les prises d'eau des différents champs de claires sont les plus abondantes.

En tout état de cause, par comparaison avec la composition d'autres eaux marines, on peut considérer les eaux qui alimentent les claires comme étant riches et le plus souvent iniquement équilibrées. Les teneurs en nutriments y sont, en effet, du même ordre de grandeur, sinon supérieures, à celles des eaux profondes remontées en surface (Broenkow, 1965 ; Strickland *et al.*, 1969 ; Dugdale, 1972 ; Minas *et al.*, 1982) et nettement plus élevées que les concentrations de la province néritique (Armstrong, 1965 a, 1965 b ; Vaccaro, 1965 ; Spencer, 1975).

Dans les claires, les eaux provenant de l'océan séjournent une dizaine de jours avant d'être renouvelées. Leur réserve en nutriments est donc en grande partie épuisée au moment du mélange suivant : les teneurs en azote ($NO_3 + NO_2 + NH_4$) y varient de 3 à 10 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ et les teneurs en phosphore et en silicium sont généralement très peu modifiées par rapport à celles des eaux des canaux d'alimentation (Zanette, 1980). Il faut néanmoins souligner que, si leur richesse minérale reste encore proche de celle de bien des eaux marines, les rapports ioniques en sont notablement modifiés ; en particulier, la valeur du rapport N/P est ramenée à une valeur plus proche de 7 par diminution des teneurs en azote.

Il semble, curieusement, que la réserve nutritive des eaux de claire ne soit jamais totalement épuisée par les populations naturelles. Des analyses effectués tous les trois jours et dans trois claires par Robert *et al.* (1979) ont, en effet montré que si les teneurs en azote ($NO_3 + NO_2$) diminuent très rapidement au cours de la première semaine qui suit l'alimentation en eau, elles ne sont que très rarement inférieures à 0,5 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$, même à la fin de la période de séjour. En outre, il faut tenir compte de la teneur en azote ammoniacal qui, d'après Heral *et al.*, (1983), varie de 0,5 à 5 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$. De plus, des expérimentations effectuées en laboratoire ont montré qu'en culture uniaxiale, à l'abri de tout broutage, les diatomées *Navicula ostrearia*, *Phaeodactylum tricornutum* et *Skeletonema costatum* n'épuisent

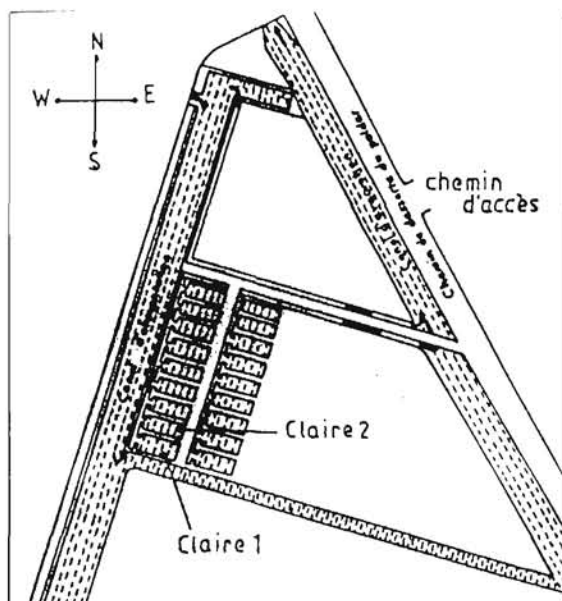


Figure 2 - Disposition des claires dans le polder de Bouin, en baie de Bourgneuf.

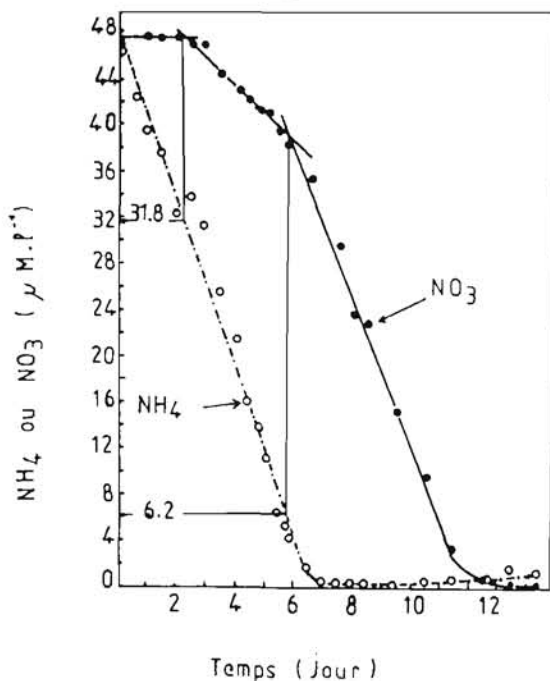


Figure 3 - Diminution des concentrations en NH_4 et NO_3 du milieu, en fonction du temps de culture d'une population naturelle d'algues de claire. Expérience numéro 5.

pas la réserve en nutriments (Robert *et al.*, 1979). Ceci apparaît d'autant plus surprenant que *P. tricornutum* est connue pour son aptitude à épuiser les milieux en azote et en phosphore (Kuenzler et Ketchum, 1962) et que *S. costatum* absorbe de grandes quantités de phosphore (Finenko et Krupatkina-Akinina, 1974). C'est donc là un problème qui, pour l'instant, n'a pas reçu d'explication convaincante.

2. NUTRIMENTS LIMITANT LA BIOMASSE ALGALE

Dans les eaux de claire, c'est l'azote qui limite l'augmentation de la biomasse algale des algues unicellulaires. Des tests biologiques effectués par Robert *et al.* (1982) ont montré que l'addition de nitrate seul est à l'origine d'une augmentation notable de la biomasse des populations naturelles mises en culture, alors que l'addition de l'un quelconque des autres composés n'engendre aucune modification de la biomasse finale. De plus, l'absence des nitrates de l'un quelconque des mélanges enrichissants se traduit par une biomasse qui est du même ordre de grandeur que celle du témoin non enrichi. Dans ces eaux, le phosphore est le deuxième facteur limitant ; l'addition simultanée du phosphore et de l'azote conduit à une biomasse finale presque double de celle des eaux enrichies avec tous les éléments. En règle générale, les autres nutriments sont présents en quantité non limitante ; l'addition d'un mélange métallique est même plus souvent néfaste que bénéfique.

La prédominance du rôle de l'azote dans le contrôle de la croissance des micro-algues des claires ostréicoles concorde avec les résultats publiés pour des eaux néritiques atlantiques riches en sels nutritifs : côtes de Norvège et de la mer Baltique (Melin et Lindahl, 1973 ; Lannergren, 1978), côtes du Massachussets (Goldman, 1976) et de Long Island, New York (Ryther, 1954 ; Ryther et Dunstan, 1971), estuaire de la York River, Virginie (Fournier, 1966), côtes du Brésil (Teixeira et Vieira, 1976) et des golfes du nord de la Patagonie (Charpy-Roubaud *et al.*, 1982). De ce point de vue, donc, les algues de claire ne se différencient en rien des autres espèces unicellulaires, essentiellement planctoniques, qui font l'objet de la plupart des études publiées. En revanche, la composition des peuplements et l'aptitude à prélever les différentes formes de l'azote présentent bien des particularités.

3. LE PEUPEMENT MICRO-ALGAL DES CLAIRES A HUITRES

Rince (1979) a montré que trois contingents principaux de diatomées constituent le peuplement algal type d'une claire (des algues flagellées y sont également présentes, mais n'ont jamais encore fait l'objet d'une description précise). (1) Un contingent phytoplanctonique océanique composé de diatomées centrales, dans lequel *Skeletonema costatum* et *Chaetoceros debile* dominant, la première au printemps, la seconde en été. (2) Un contingent de diatomées planctoniques néritiques avec, notamment, parmi les Pennales, *Cylindrotheca closterium* qui peut donner des proliférations très internes tout au long de l'année, *Amphipleura rutilans* et *Navicula ramosissima* qui prolifèrent en hiver : *Phaeodactylum tricornutum* en été et *Amphora ostrearia* en automne. Toutes ces espèces sont connues pour être communes dans les littoraux. (3) En revanche, *Navicula ostrearia* qui appartient au troisième contingent peut être considérée comme étant caractéristique du milieu claire, car c'est uniquement en claire qu'elle engendre des floraisons extrêmement intenses qui sont suivies d'un phénomène particulier connu sous le nom de "verdissement".

Robert (1983, 1984) a décrit en détail l'évolution des populations de cette espèce dont les individus sont introduits dans les claires à des concentrations très faibles, parfois inférieures à 500 cellules par litre et qui, néanmoins, donnent naissance à des floraisons très intenses au cours desquelles la croissance des autres espèces algales est inhibée. C'est en période de stabilisation des eaux, lorsque la claire est isolée de tout apport d'eau marine, que le *N. ostrearia* se multiplie en passant progressivement de la vie planctonique à la vie benthique. Quatre phases

caractéristiques de cette évolution ont été définies. (1) Une *phase planctonique* au cours de laquelle les cellules demeurent en suspension dans l'eau et se multiplient intensément jusqu'à des densités cellulaires 20 à 40 fois supérieures à celles des bassins où aucune floraison n'a lieu; les individus présentent la couleur jaune-brun caractéristique des diatomées. La durée de cette phase est de un mois environ. Les cellules passent ensuite par (2) une *étape transitoire* caractérisée par le passage à la vie benthique. Les divisions continuent, mais les cellules produisent un pigment bleu surnuméraire, la marennine; la coloration n'est toutefois pas toujours nette. C'est au cours de la (3) *phase benthique* que la coloration bleu-vert des cellules et par voie de conséquence de l'interface eau-sédiment est la plus nette. Elle résulte de l'accumulation de cellules pigmentées en bleu par la marennine: le nombre de cellules benthiques du *N. ostrearia* est alors 10 à 20 fois plus important que celui de l'effectif planctonique. Bon nombre de cellules excrètent la marennine qui, hydro-soluble, diffuse dans l'eau de la claire. Après plusieurs semaines de vie benthique, des amas de cellules dépourvues de marennine, mais devenues riches en lipides, montent en surface et constituent la *crème flottante*, à l'interface eau-atmosphère. C'est (4) la *phase épipélagique*. Curieusement, les cellules de *N. ostrearia* qui n'étaient que faiblement pigmentées en marennine et qui sont remontées en surface avec les amas de cellules vieilles, sont capables de se multiplier à nouveau activement. Au contraire, les cellules sénescences de la phase épipélagique retombent sur le fond où leur dégradation se poursuit. Tout se passe donc comme si le rôle ultime des cellules sénescences était d'éviter l'enfouissement des cellules encore viables, par remontée en surface où l'éclairement est plus propice à l'activité photosynthétique. Cette propriété n'est d'ailleurs pas restreinte au seul *N. ostrearia*: nous avons, en effet, observé, à maintes reprises, que des agrégats cellulaires plurispécifiques benthiques pouvaient prendre la forme d'un dôme piégeant l'oxygène issu de la photosynthèse, jusqu'à établir une flottabilité positive de l'ensemble et permettre la montée en surface de l'agrégat. Comme le succès d'une espèce dépend largement de sa capacité à demeurer dans la couche euphotique, nous pensons que ce pourrait être là un mécanisme équivalent aux migrations par natation des dinoflagellés (Gran, 1929; Holmes *et al.*, 1967; Seliger *et al.*, 1970; Blasco, 1978), ou par variation de la densité cellulaire des cyanobactéries (Walsby, 1972; Oliver et Walsby, 1984) et des diatomées (Knoechel et Kalff, 1975; Anderson et Sweeney, 1978; Jones et Galloway, 1979. Pour plus de détails sur ces mécanismes, cf. Bonin *et al.*, (1981).

En tout état de cause, les floraisons de *N. ostrearia* posent un problème fondamental particulièrement stimulant: par quels mécanismes, cette espèce et les quelques autres qui se comportent d'une manière comparable parviennent-elles à dominer les peuplements micro-algaux de claire, alors qu'en apparence ce milieu diffère assez peu des eaux néritiques adjacentes où leur populations demeurent toujours clairsemées? Sur la base des connaissances acquises sur le phytoplancton (cf. les articles rassemblés par Platt, 1981), il est évident que ces mécanismes sont fort nombreux et intriqués et qu'une étude analytique pourrait bien conduire à appliquer aux algues de claire le terme de "paradoxe", par lequel Hutchinson (1961) résumait sa réflexion désabusée sur la compétition interspécifique au sein du phytoplancton. Néanmoins, quelques résultats inattendus nous incitent à entamer cette recherche par la compétition trophique pour la prise du nutriment limitant: l'azote. Dans ce domaine, en effet, les algues de claire semblent avoir des capacités différant sensiblement des espèces planctoniques.

4. ASSIMILATION CONCOMITANTE DES IONS NO_3 ET NH_4 PAR LES MICRO-ALGUES DE CLAIRE

L'ion ammonium est connu pour être une source d'azote pour les algues d'eau douce depuis Krüger (1984) et pour les espèces marines depuis Brandt (1899).

De plus, dès 1903, Chick démontrait que l'algue verte *Chlorella pyrenoidosa*, en culture axénique, préfère NH_4^+ à l'ion NO_3^- . De nombreux travaux ultérieurs, résumés et discutés par Pringsheim (1949), Myers (1951), Foff (1953), Syrett (1962, 1981) et Morris (1974), ont démontré que, dans un milieu contenant NH_4^+ et NO_3^- , l'absorption de NO_3^- est inhibée par NH_4^+ et ne reprend qu'au moment où la réserve en ion ammoniacal est épuisée. L'inhibition a pour origine la répression de la nitratre-réductase par l'ammonium (Hattori, 1962 a, b,; Morris et Syrett, 1963; Syrett et Morris, 1963).

Sur la base de mesures effectuées avec du phytoplancton, Eppley et al. (1969) ont établi que la limite de concentration pour une assimilation concomitante de deux ions varie de 0,5 à 1,0 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ N- NH_4 . De plus, Packard (1979) a montré que la teneur en nitratre-réductase des cellules est maximale quand le nitratre est assimilé. Ainsi, la mesure de l'activité nitratre-réductase permet de séparer la production nouvelle de la production régénérée (Dugdale et Goering, 1967), si bien qu'elle a été utilisée fructueusement pour suivre l'évolution des floraisons de phytoplancton (Eppley et al., 1969).

La portée de ce concept, accepté jusqu'ici sans restriction et généralisé à l'ensemble des algues, doit à notre avis, être révisée, car des résultats probants ont démontré que les algues de claire sont capables de prélever l'ion nitrique en présence de concentrations en NH_4^+ très supérieures à la limite établie avec du phytoplancton.

Au départ, c'est une observation fortuite qui a attiré notre attention sur ce phénomène. Par curiosité, nous avons voulu vérifier le bien-fondé de notre hypothèse en réalisant un nombre restreint d'expérimentations simples. Nos premières observations nous ont alors conduit à organiser un programme beaucoup plus ambitieux, mettant en oeuvre une technologie complexe. Ainsi, de 1979 à 1984, nous avons réalisé 20 expérimentations avec des populations naturelles incubées, en conditions *in situ* simulées ou en laboratoire, ainsi que 18 expérimentations mettant en jeu des souches axéniques. Les critères d'estimation de la prise d'azote ont d'abord été limités à la disparition des ions minéraux du milieu; puis nous avons fait intervenir la mesure directe au moyen du $^{15}\text{NO}_3^-$, la mesure de l'activité nitratre-réductase et l'analyse des nitrates intra-cellulaires.

Les résultats que nous avons obtenus sont sans ambiguïté (Maestrini et al., 1982; Maestrini S.Y., Robert J.M., Leftley J.W., Collos Y., travaux non publiés). Les figures 3 et 4 retracent trois cas typiques d'évolutions respectives des concentrations en NO_3^- et NH_4^+ des milieux. Sur la figure 3 est représentée une culture pour laquelle les concentrations initiales étaient élevée, bien que dans l'ordre de grandeur des valeurs naturelle: 48,2 μM NH_4^+ et 50,0 μM NO_3^- . La prise de l'ion ammoniacal débute sans phase de latence, tandis que celle de l'ion NO_3^- est retardée pendant deux jours, c'est-à-dire jusqu'à ce que la concentrations en NH_4^+ soit de 32 $\mu\text{M.l}^{-1}$. La prise du NH_4^+ commence à une vitesse réduite: 0,10 $\mu\text{M.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$. Quand la concentration en NH_4^+ a baissé jusqu'à une valeur de 6,2 $\mu\text{M.l}^{-1}$, la vitesse d'absorption de l'ion NO_3^- devient pratiquement égale à celle de l'ion NH_4^+ : 0,27 $\mu\text{M.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et 0,30 $\mu\text{M.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ respectivement. Pendant cette période, la biomasse algale s'accroît régulièrement; le coefficient de rendement chlorophylle-a/azote s'établit à la valeur moyenne de 1,1 $\mu\text{g}/\mu\text{g-atom}$, ce qui reflète une assimilation normale de l'élément (Maestrini et Robert, 1979) en conditions de non-limitation en nutriments (Healey, 1975). Sur la figure 4 est représentée en (A) une situation pour laquelle il n'y a pas d'inhibition initiales. Toutefois, la prise de NO_3^- débute à une vitesse réduite: 0,12 $\mu\text{M.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$; la vitesse maximale (0,22 $\mu\text{M.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$) est rétablie quand la concentration en ammonium a baissé jusqu'à une

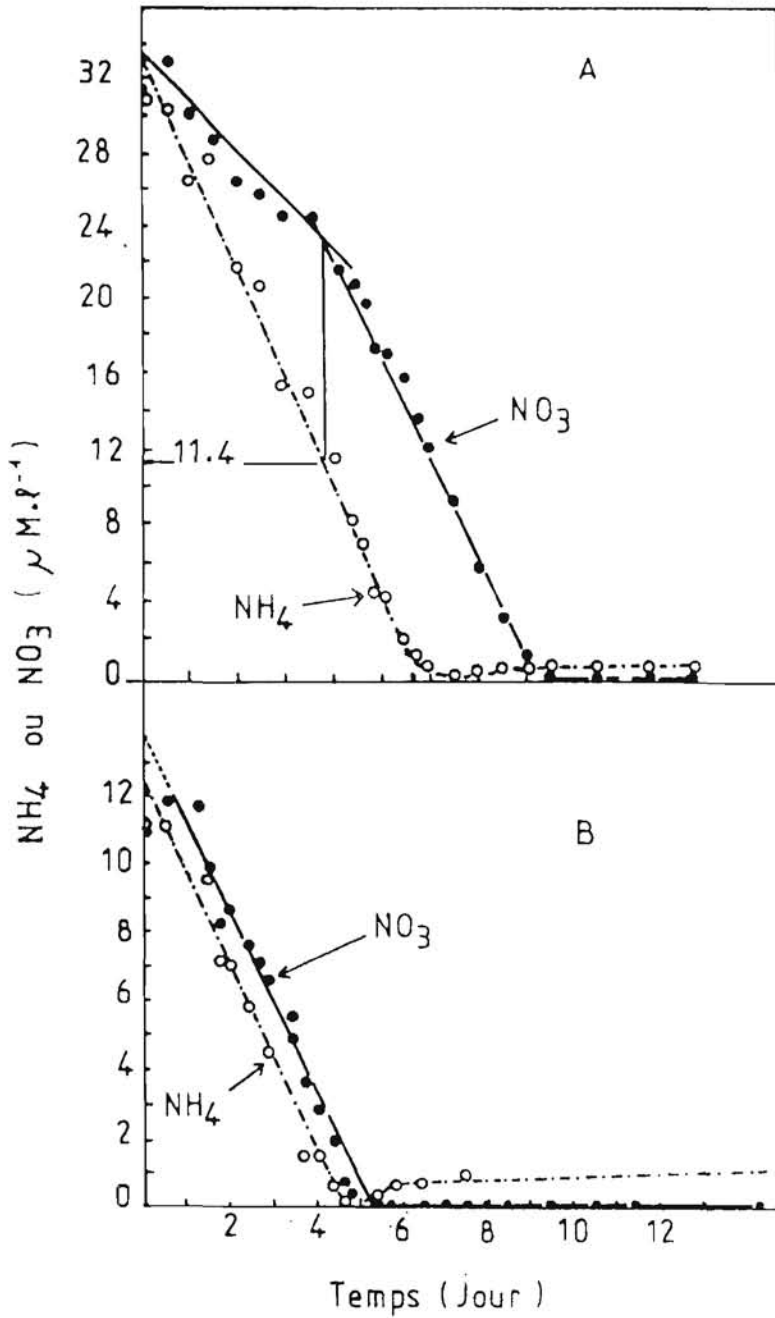


Figure 4 - Diminution des concentrations en NH_4 et NO_3 du milieu, en fonction du temps de culture d'une population naturelle d'algues de claire. Expérience numéro 12 (A) et 14 (B).

valeur de $11,4 \mu\text{M.l}^{-1}$. Quand la teneur initiale en NH_4^+ est proche de $12 \mu\text{M.l}^{-1}$, l'absorption du nitrate n'est ni ralentie ni inhibée ; elle débute immédiatement avec le taux maximal. C'est le cas qui est décrit en B de la figure 4 : les vitesses d'absorption de NH_4^+ et NO_3^- sont identiques dès le début de la croissance algale.

Au cours de cette évolution, le pool total des nitrates internes (Fig.5) s'accroît régulièrement depuis le début de la baisse de la concentration en NO_3^- du milieu, jusqu'à une valeur maximale qui correspond au taux maximal d'assimilation du nitrate. De même, l'activité de la nitrate-réductase est maximale pendant la période d'absorption intense de l'ion NO_3^- . Toutefois, si l'on rapporte les valeurs brutes de ces deux paramètres aux valeurs de ceux qui servent à estimer la biomasse algale, force est de constater que les changements dus au passage de la prise exclusive de NH_4^+ à la prise concomitante de NH_4^+ et NO_3^- ne s'accompagnent pas d'un changement radical de l'activité nitrate-réductase et de la teneur en nitrates intracellulaires par unité de biomasse. Ainsi, la concentration spécifique en nitrates internes, exprimée en pour cent de la teneur totale en azote particulaire (Fig.6) et l'activité de la nitrate-réductase calculée par unité de teneur en protéines (Fig.7), ne présentent pas de corrélation négative très nette avec la teneur en NH_4^+ du milieu. Tout au plus, on peut remarquer que les valeurs élevées sont en plus grand nombre du côté des faibles teneurs en NH_4^+ . L'observation d'une activité nitrate-réductase et la présence de nitrates intracellulaires avant même que la concentration en NO_3^- du milieu ne commence à diminuer pose, à l'évidence, un problème qu'il nous faudra aborder à l'avenir. En effet, ou bien la précision des deux méthodes utilisées est insuffisante pour permettre l'étude du phénomène considéré, ou bien le matériel algal présente une particularité nouvelle. Dans ce dernier cas, des études biochimiques plus approfondies devront être entreprises.

A l'inverse de ces deux premiers paramètres, pour le $^{15}\text{NO}_3^-$, l'absorption de l'azote marqué concorde presque parfaitement avec les estimations réalisées à partir de l'évolution de la concentration de l'ion NO_3^- dans le milieu d'incubation. Certes, un examen rapide de la régression de $-\text{NO}_3^-$ en $^{15}\text{NO}_3^-$ (Fig.8) semble montrer que la méthode au ^{15}N sous-estime le taux d'absorption du NO_3^- . Toutefois, la droite de régression correspondant aux six premiers points diverge notablement de la droite théorique de corrélation parfaite, alors que celle correspondant aux dix points suivant lui est pratiquement parallèle. Pendant cette seconde phase, disparition des ions NO_3^- du milieu et incorporation de l'azote mesurée avec le ^{15}N donnent donc des résultats identiques. Il reste à expliquer ce qui distingue la première phase de la seconde. Pour l'instant nous n'avons pas d'explication à proposer à ce phénomène nouveau puisqu'il n'a encore jamais été signalé dans la littérature. Toutefois, il est intéressant de remarquer que le point d'intersection des deux droites correspond presque exactement à la concentration en ammonium ($\approx 40 \mu\text{M.l}^{-1}$) du milieu à laquelle la vitesse d'absorption des ions NO_3^- devient maximale. Les indications données par la méthode ^{15}N ne seraient donc pas indépendantes de la valeur absolue du taux mesuré et des interactions avec les autres formes chimiques de l'azote.

En tout état de cause, cependant, la réalité du phénomène principal mis en évidence est manifeste. D'ailleurs, un autre calcul, fondé sur la teneur en azote particulaire à laquelle l'on soustrait la quantité d'azote ammoniacal absorbé, corrobore les résultats précédents (Fig.9).

La présence d'une substance organique azotée assimilable par les algues en photohétérotrophie accroît la complexité du phénomène d'assimilation concomitante, sans changer sa nature. Ainsi, en présence d'urée (Fig.10) le même type d'évolution respective des ions ammonium et nitrate est-il observé. L'absorption de

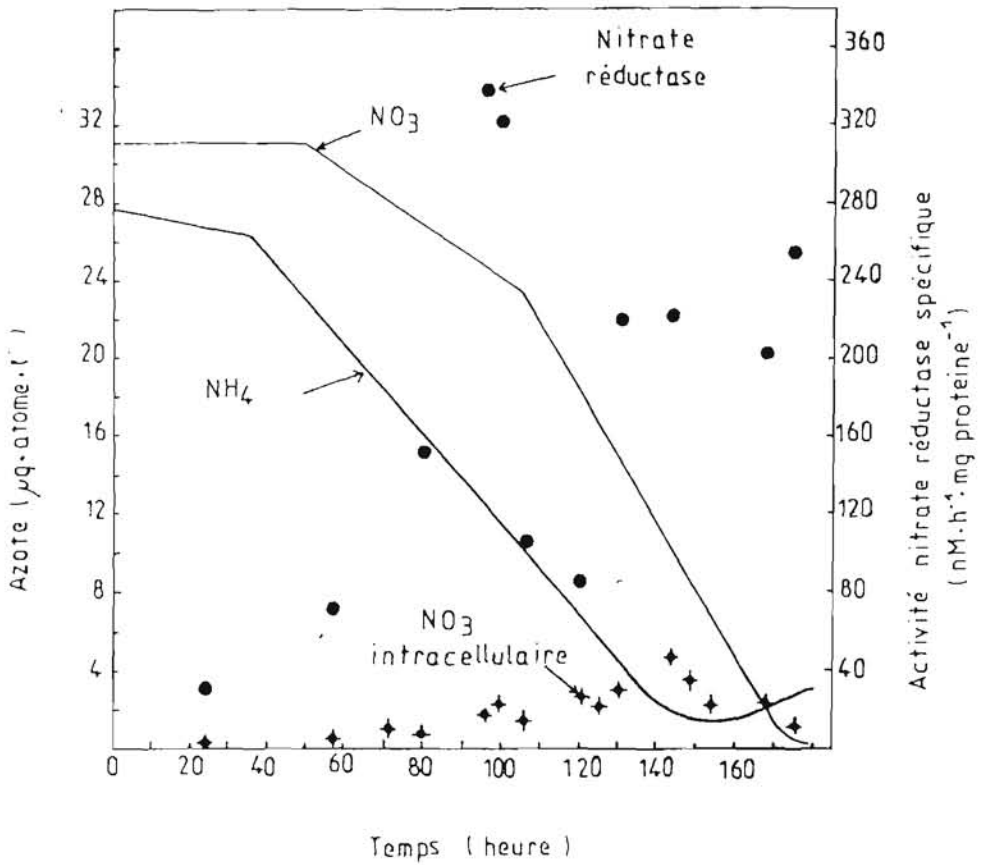


Figure 5 - Evolutions en fonctions du temps de culture d'une population plurispécifique d'algues de claire de l'activité nitrate- réductase spécifique, de la concentration du nitrate intracellulaire et de la croissance des nutriments minéraux du milieu (NO_3 et NH_4). Expérience numéro 15.

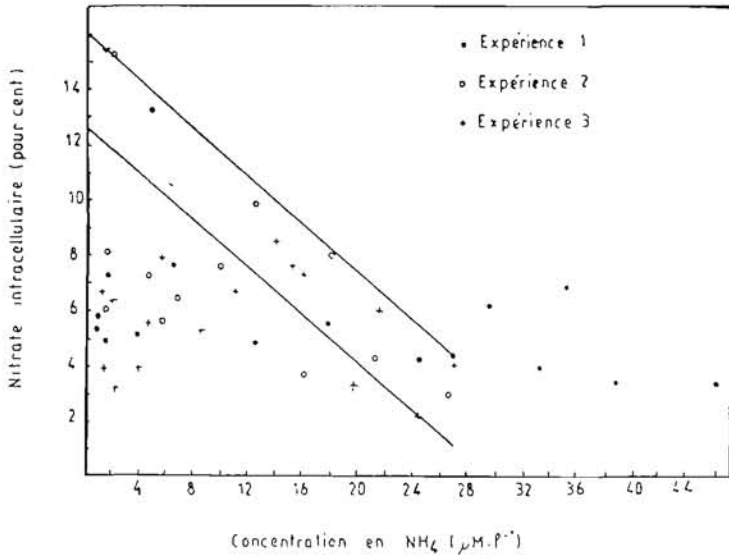


Figure 6 - Variation de la concentration en nitrate intracellulaire en fonction de la teneur en ammonium du milieu de culture.

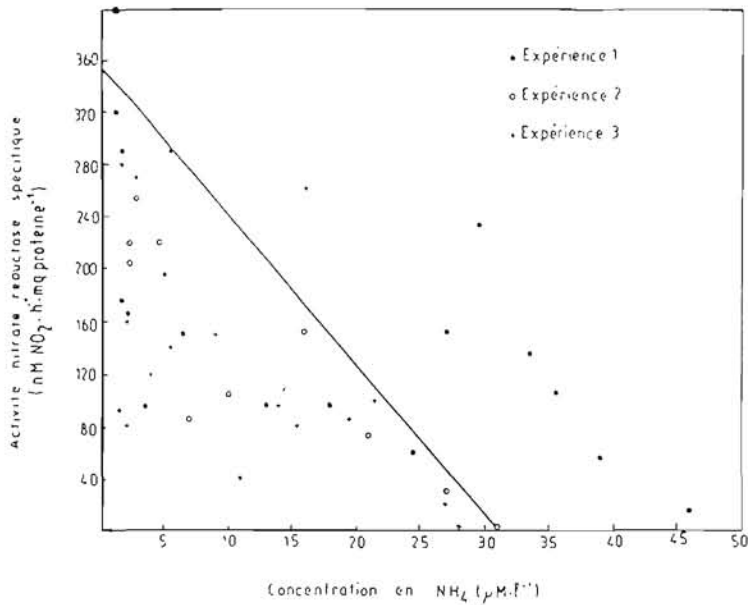


Figure 7 - Variation de l'activité nitrate-réductase spécifique en fonction de la teneur en ammonium du milieu de culture.

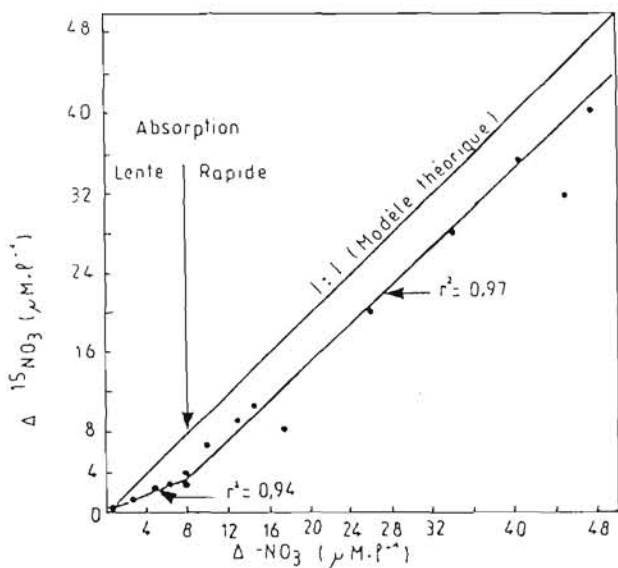


Figure 8 - Taux d'assimilation du nitrate. Régression des valeurs obtenues par mesure directe au moyen du $^{15}\text{NO}_3$ sur celles obtenues par calcul à partir de la diminution de la concentration en NO_3 du milieu. Expérience 15.

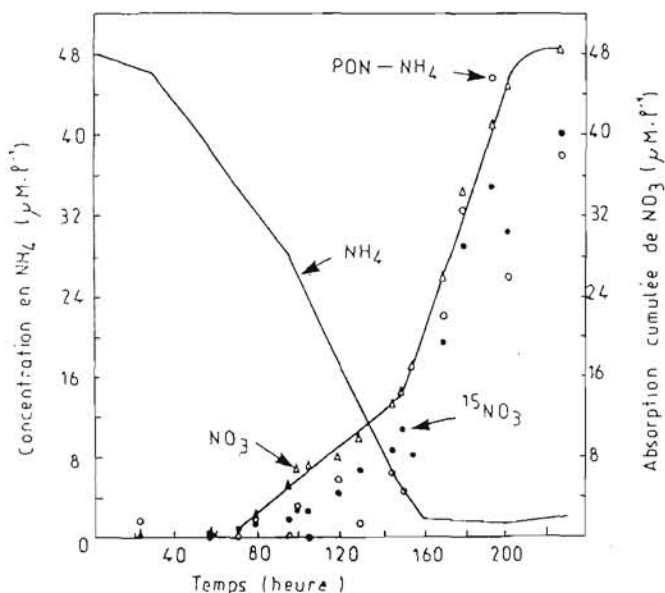


Figure 9 - Absorption cumulée du nitrate en fonction du temps de culture valeurs obtenues par la diminution de la concentration en NO_3 du milieu, par mesure directe au moyen du $^{15}\text{NO}_3$, et par calcul de l'accroissement en azote particulaire diminué de la quantité d'azote ammoniacal absorbé. Evolution de la concentration en ammonium du milieu pendant cette même période. Expérience numéro 15.

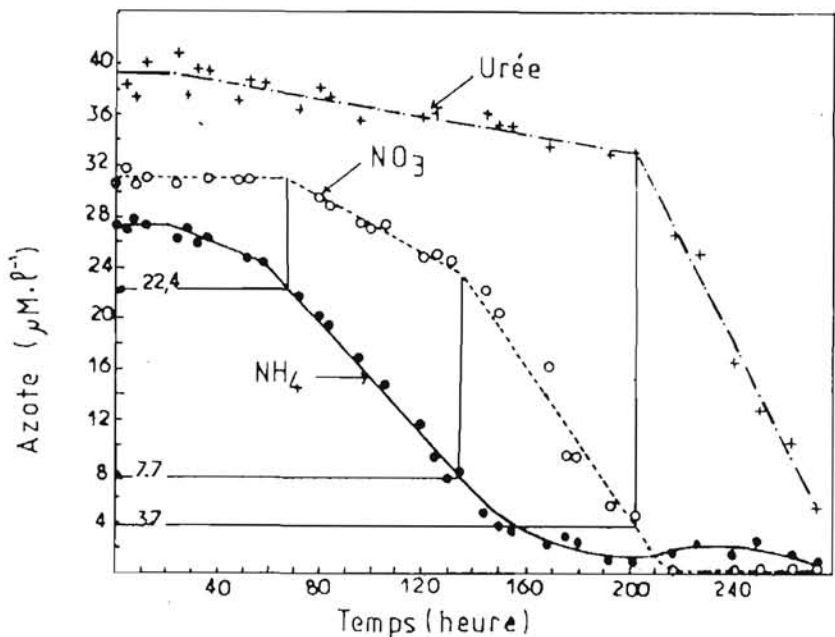


Figure 10 - Diminution des concentrations en NH_4 , NO_3 et en Urée du milieu, en fonction du temps de culture d'une population naturelle d'algues de claire. Expérience numéro 17.

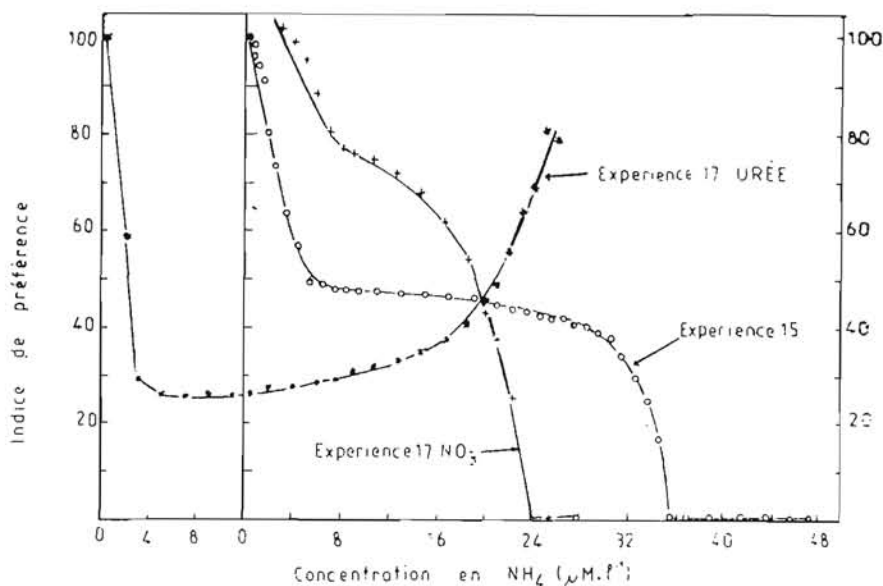


Figure 11 - Evolution de l'indice de présence (en pour cent) en fonction de la concentration en NH_4 du milieu. Expérience 15 : la source d'azote est constituée de $\text{NH}_4 + \text{NO}_3$; expérience 17 : la source d'azote est constituée par $\text{NH}_4 + \text{NO}_3 + \text{Urée}$.

l'urée est également concomitante des deux premières, mais à l'évidence, une vitesse maximale d'absorption de la substance n'est établie qu'après épuisement de la réserve en NH_4^+ et forte décroissance de celle en NO_3^- . L'inter-relation entre les trois formes assimilables de l'azote est certainement complexe, comme le montre le calcul des indices de préférence (Mc Carthy *et al.*, 1977; Maestrini *et al.*, 1982) (Fig.11), mais le nombre très réduit d'expérimentations de ce type réalisées à ce jour n'autorise pas de commentaires plus approfondis.

De l'ensemble des résultats répétitifs que nous avons obtenus, il ressort que le seuil d'absorption concomitante des ions NH_4^+ et NO_3^- s'établit à une valeur moyenne de $27,9 \mu\text{M.l}^{-1}$ de NH_4^+ ($n = 22$, $s = 8,29$), pour une vitesse d'assimilation réduite, et $8,8 \mu\text{M.l}^{-1}$ ($n = 30$, $s = 3,88$), pour la vitesse maximale d'absorption de l'ion nitrate.

Des valeurs aussi élevées sont surprenantes, car jamais signalées jusqu'ici; encore faut-il souligner que quelques articles contiennent des résultats similaires et passés inaperçus. Ainsi, Zobell (1935) affirmait que les résultats de ses expériences prouvaient l'assimilation préférentielle de l'ion ammoniacal en présence de l'ion nitrique, ce qui était certes vrai, en ce sens que la réserve en NH_4^+ était épuisée avant celle de NO_3^- ; toutefois, il apparaît évident que l'ion NO_3^- était prélevé dès le début de croissance de la culture, malgré la présence de $50 \mu\text{M.l}^{-1}$ de NH_4^+ . Encore plus surprenantes sont les conclusions de l'article de Grant *et al.* (1967), souvent cité à l'appui de concept de la répression de l'absorption de NO_3^- en présence le NH_4^+ par la phase suivante: "Whenever ammonium and nitrate are supplied together, nitrate is not assimilated until ammonia is reduced to approximately 1 mg N per litre" (p. 132). Etant donné que $1 \text{ mg N.l}^{-1} = 71,4 \mu\text{g-at.l}^{-1}$, cette conclusion est à l'évidence erronée. Par ailleurs, le phytoplancton d'eau douce a donné lieu à des observations montrant que l'absorption concomitante de NO_3^- et NH_4^+ pouvait s'effectuer alors que la concentration en NH_4^+ était de $11,4 \mu\text{M.l}^{-1}$ (Prochazkova *et al.*, 1970) ou $15,0 \mu\text{M.l}^{-1}$ (Toetz, 1981). De même, on peut observer la phase de vitesse réduite d'absorption de NO_3^- à partir des travaux de Caperon et Myers, 1972 (Fig.2), Bates (1976), Conway (1977), Mc Carthy *et al.* (1977) et Garside (1981). Toutefois, tous ces travaux on trait à des gammes de concentration en NH_4^+ qui n'excèdent que de très peu $3 \mu\text{M.l}^{-1}$.

Les algues de claire constituent donc un matériel fort précieux pour l'analyse des mécanismes fondamentaux de l'absorption et l'assimilation de l'azote. En particulier, l'existence de deux vitesses d'absorption mérite d'être étudié plus précisément, car ce phénomène n'a présentement pas d'explication.

5. UTILISATION PHOTOHETEROTROPHE DES FORMES ORGANIQUES DE L'AZOTE

Au cours d'une étude ayant pour but l'estimation de la fertilité des eaux de claires de la baie de Bourgneuf (Maestrini et Robert, 1981), nous nous sommes aperçus que la biomasse produite par des algues-tests dans des eaux non enrichies ne pouvaient être expliquée par la seule consommation de la réserve en formes minérales de l'azote ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$). Compte tenu du nombre non négligeable d'algues chez lesquelles on a pu mettre en évidence l'existence de la voie photohétérotrophe (Antia *et al.*, 1975; Bonin et Maestrini, 1981), nous avons émis l'hypothèse et vérifié que les formes organiques de l'azote devaient contribuer à la nutrition azotée des algues de claire.

Estimation indirecte des quantités d'azote organique prélevées par 3 diatomées-test. (Maestrini et Robert, 1981).

Dans un premier temps, il nous a paru utile de procéder à une évaluation indirecte des quantités d'azote prélevées sous cette forme et pouvant être à l'origine des biomasses algales estimées. Pour cela, nous avons tracé les droites de régression de la biomasse algale (Δ chlorophylle-a et Δ densité cellulaire) en fonction de l'azote "minéral" prélevé/ Δ ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2 + \text{NH}_4$). Ces droites ne passent généralement pas par l'origine ; ainsi, donc, l'ordonnée à l'origine représente la biomasse algale produite en dehors de toute assimilation des formes minérales analysées et l'intersection de ces deux droites avec l'axe des abscisses donne une estimation des quantités utilisées sous des formes autres que celle analysées. La figure 12 décrit un exemple de ces opérations.

L'ensemble des résultats obtenus avec trois diatomées-tests (*Navicula ostrearia*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Skeletonema costatum*) montre que ces quantités représentent de 0,6 à 30,7 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ N, selon les modes d'évaluation, les espèces et l'origine des eaux (Tabl.1). Elles sont jusqu'à six fois supérieures au nombre d'atomes d'azote absorbés sous la forme d'ions minéraux. *Navicula ostrearia* est capable d'en puiser les plus grandes quantités, surtout si on la compare à *Skeletonema costatum*. Le plus remarquable, cependant, est que les claires chargées en huître permettraient le prélèvement de quantités d'azote accrues ; ces bivalves pourraient donc contribuer à la libération de substances utilisables par les algues, probablement sous la forme d'urée.

En tout état de cause, ces quantités estimées étant étonnamment fortes, la réalité de leur existence in situ devenait une question essentielle. Pour y répondre, nous avons décidé de réaliser des analyses chimiques directes avec des échantillons aliquotes de ceux ayant donné lieu aux estimations indirectes, que nous gardions congelés pour des études ultérieures. A titre de comparaison et afin d'avoir une idée plus générale du phénomène, nous avons fait de nouveaux prélèvements dans le bassin ostréicole de Marennes-Oléron.

Analyses directes globales de l'azote organique dissous (Robert et al., 1982).

Les analyses de l'azote organique dissous total ont été réalisées par la méthode utilisant la minéralisation préalable au moyens de rayons ultra-violets (Armstrong et Tibbitis, 1968). Les valeurs obtenues (Tabl.2 et 3) montrent indubitablement que la teneur en azote organique dissous est nettement supérieure dans les eaux de claire, si on la compare à celle des eaux néritiques libres, surtout dans les claires fortement chargées en huîtres. Le rôle des mollusques dans la production de ces substances est donc probable, d'autant plus que, dans les bassins de stockage d'huîtres où les charges sont très grandes, nous avons analysé des concentrations de 65 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ N-organique dissous. Ces teneurs sont moins fortes en hiver (Tabl.2), sans doute à cause de la diminution d'activité des mollusques aux basses températures.

En définitive, des valeurs de 14 à 30 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ constituent la teneur normale en azote organique des eaux de claire. Elles sont du même ordre de grandeur que celui mentionné pour d'autres eaux néritiques très riches en nutriments minéraux et organiques (Remsen, 1971 ; Remsen *et al.*, 1972 ; Le Corre *et al.*, 1972 ; Venugopalan et Rajendran, 1975 ; Daumas *et al.*, 1979 ; Le Jehan et Treguer, 1979-1980 ; Wafar, 1981). En tout état de cause, ces teneurs issues d'analyses sont supérieures aux estimations indirectes exposées ci-dessus ; elles autorisent donc à penser que dans des eaux ayant servi aux estimations de la fertilité, il y avait bien une source d'azote organique dont l'absorption expliquerait l'excès de biomasse observé. Pour autant, la preuve n'était pas encore faite de la réalité du phénomène *in situ*, car la méthode utilisée ne donne que des valeurs globales et, donc, n'indique pas la na-

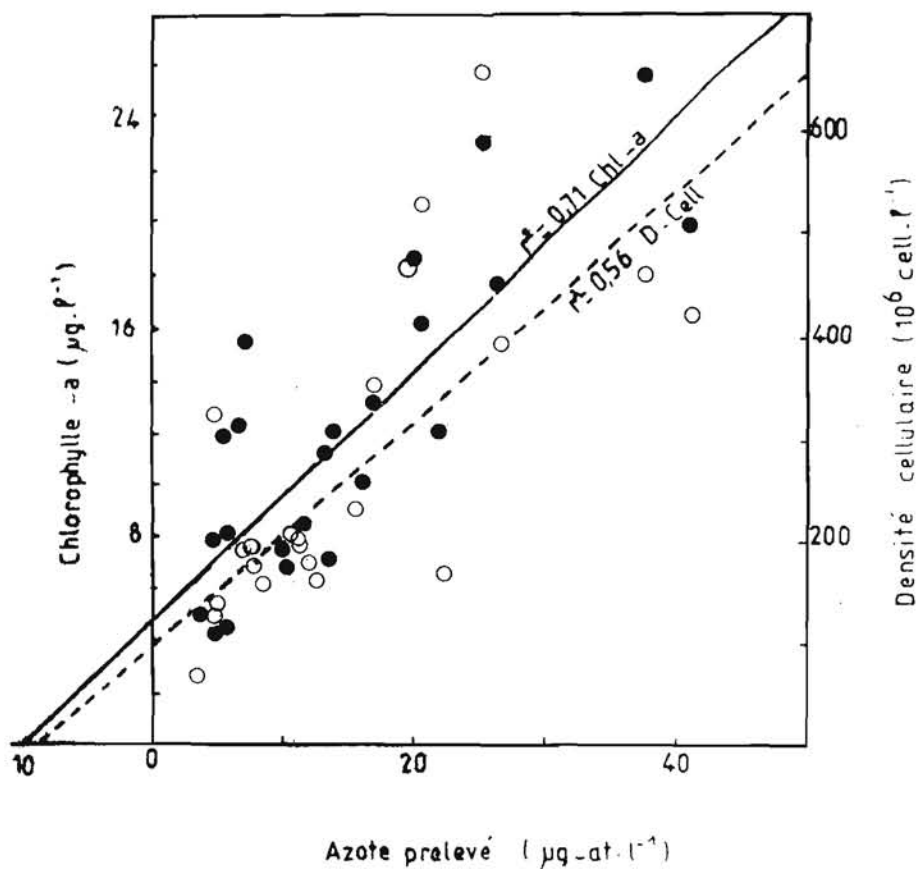


Figure 12 - Biomasse produite par la diatomée *Phaeodactylum tricorutum*, cultivée dans l'eau d'un canal alimentant des claires de la baie de Bourgneuf, en fonction de la quantité d'azote prélevée (= $N-NO_3 + NO_3 + NH_4$). La biomasse est exprimée par la teneur en chlorophylle-a ($y = 0,53 x + 5,1$; $r = 0,56$). L'intersection des droites de régression avec l'axe des x indique la concentration moyenne des formes chimiques assimilées par les cellules, mais non prises en compte par les analyses de routine.

Origine des eaux	<u>Navicula ostrearia</u>		<u>Phaeodactylum tricornutum</u>		<u>Skeletonema costatum</u>	
	Chl	Cell	Chl	Cell	Chl	Cell
Canal alimentant les claires	3,1	24,9	7,8	12,4	0,6	3,8
Claire sans huître	17,0	—	—	0,9	—	—
Claire avec huîtres	9,0	30,7	7,5	—	6,2	—

TABLEAU I - QUANTITES D'AZOTE (EN $\mu\text{g-at.l}^{-1}$) ASSIMILE PAR LES DIATOMÉES *Navicula ostrearia*, *Phaeodactylum tricornutum* ET *Skeletonema costatum* SOUS FORMES CHIMIQUES AUTRES QUE NO_3^- , NO_2^- ET NH_4^+ . LES ESTIMATIONS ONT ÉTÉ FAITES AVEC LES DROITES DE REGRESSION DE LA CHLOROPHYLLE a (Chl) ET DE LA DENSITÉ CELLULAIRE (Cell). LES TIRES INDIQUENT DES VALEURS QUI N'ÉTAIENT PAS ESTIMABLES.

Origine des eaux	Printemps-Été		Hiver	
	\bar{x}	(s ; n)	\bar{x}	(s ; n)
Canal d'alimentation	29,3	(10,1 ; 12)	16,3	(3,4 ; 8)
Claire sans huîtres	38,2	(8,6 ; 12)	18,9	(5,5 ; 15)
Claire avec huîtres	39,5	(15,2 ; 13)	20,4	(7,0 ; 15)

TABLEAU II - TENEURS MOYENNES EN AZOTE ($\mu\text{g-atome.l}^{-1}$) PRÉSENT SOUS FORME DE SUBSTANCES ORGANIQUES DISSOUTES DANS LES EAUX D'UN CANAL D'ALIMENTATION D'UNE CLAIRE SANS HUITRES ET D'UNE CLAIRE CHARGÉE EN HUITRE DE LA BAIE DE BOURGNEUF. LES ÉCHANTILLONS ONT ÉTÉ PRÉLEVÉS DE JANVIER 1977 À MARS 1978.

Origine des eaux	Eau de surface		Eau du fond	
	\bar{x}	(s ; n)	\bar{x}	(s ; n)
Eau du bassin	14,2	(3,6 ; 14)	---	
Claire sans huîtres	30,8	(6,7 ; 9)	22,4	(11,5 ; 9)
Claire avec 4 huîtres.m ²	28,2	(6,1 ; 9)	41,3	(10,9 ; 9)
Claire avec 22 huîtres.m ²	34,3	(8,5 ; 9)	37,3	(14,2 ; 9)

TABLEAU III - TENEURS MOYENNES EN AZOTE ($\mu\text{g-atome.l}^{-1}$) PRESENT SOUS FORME DE SUBSTANCES ORGANIQUES DISSOUTES DANS LES EAUX DU BASSIN DE MARENNES-OLERON, DANS UNE CLAIRE SANS HUITRES ET DANS DEUX CLAIRES DIFFEREMMENT CHARGEES EN HUITRES. LES ECHANTILLONS ONT ETE PRELEVES, DE JUIN A DECEMBRE 1980, EN SURFACE ET A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT.

Acide aminé	Concentration ($\text{ng-at.l}^{-1}\text{N}$)			Concentration relative (%)	
	min	max	excep	min	max
Ac. aspartique	15	714	--	1,3	7,5
Asparagine	12	96	228	0,5	2,5
Ac. glutamique	29	177	--	1,4	13,7
Glutamine	95	267	--	1,0	20,6
Alanine	31	320	952	2,2	11,9
Arginine	68	520	--	0,5	5,4
Glycine	115	342	2 046	8,9	28,3
Histine	111	207	570	1,0	6,3
Leucine	8	106	343	0,5	5,1
Isoleucine	nd	125	200	ε	4,6
Lysine	18	96	742	1,1	5,0
Ornithine	40	260	1 712	2,9	11,6
Phénylalanine	22	119	276	1,3	5,7
Sérine	202	617	1 637	15,6	29,6
Thréonine	56	365	790	4,3	11,0
Tyrosine	nd	137	276	ε	3,9
Valine	15	206	400	0,9	4,5
Σ	562	7 296	11 534	100	100

TABLEAU IV - CONCENTRATIONS MINIMALES, CONCENTRATIONS MAXIMALES HABITUELLES, CONCENTRATIONS EXCEPTIONNELLES ($\text{ng-atome.l}^{-1}\text{N}$) ET CONCENTRATION RELATIVE (POUR CENT) PAR RAPPORT A LA CONCENTRATION TOTALE DE 17. AMINES LIBRES DISSOUS DANS DES EAUX DE CLAIRES FORTEMENT CHARGEES EN HUITRES. LES PRELEVEMENTS ONT ETE EFFECTUES EN BAIE DE BOURGNEUF, ENTRE SEPTEMBRE ET NOVEMBRE 1981. nd = TRACES NON DOSABLES ; ε = VALEURS PROCHES DE 0.

ture des principales substances présentes dans les eaux. Or cette connaissance est nécessaire, si l'on veut aller plus avant en comparant la liste des substances détectées *in situ* à celle des diverses substances organiques potentiellement assimilables par les principales espèces micro-algales. Force était de recourir à une méthodologie plus adaptée.

Analyse des acides aminés libres dissous dans les eaux de claire par H.P.L.C. (Delmas D., Maestrini S.Y., Robert J.-M. ; résultats non publiés par ailleurs).

En septembre et novembre 1981, 34 échantillons d'eau ont été prélevés en baie de Bourgneuf, dans divers canaux d'alimentation, dans des claires sans huîtres, dans des claires hébergeant des huîtres, ainsi que dans des "dégorgeoirs" (bassins pour stockage de courte durée) contenant de fortes densités de ces mollusques. Les prélèvements ont été réalisés en période d'alimentation, pour des coefficients de marée compris entre 90 et 100, puis en période de stabulation correspondant à des coefficients compris entre 45 et 50. Dix-sept acides aminés principaux ont été dosés par séparation en H.P.L.C. des dérivés isoindols fluorescents (Lindroth et Nopper, 1979).

Il ressort de cette première étude que, contrairement à notre attente, aucun des 17 acides aminés identifiés n'est particulièrement associé à la présence des huîtres. Les concentrations varient uniquement entre des limites spécifiques à chacun d'eux (Tabl.4). Toutefois, la sérine et la glycine sont les plus abondants quelle que soit l'origine des eaux : ils représentent, respectivement, de 16 à 30 % et de 9 à 28 % de l'azote de l'ensemble des acides aminés dosés ; soit entre 0,2 et 1,6 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ N, pour la sérine, et entre 0,1 et 2 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ N pour la glycine. L'acide glutamique, l'alanine et l'ornithine présentent des variations de leurs concentrations plus fortes que les autres substances dosées. On est donc en droit de penser qu'ils jouent un rôle plus important que les autres dans la nutrition azotée de l'ensemble de la microflore bactérienne et des algues unicellulaires de claire. Il faut, cependant, tenir compte du fait que les quantités analysées ne représentent, *in situ*, que la résultante de processus contradictoires : excrétion animale, reminéralisation bactérienne, absorption par les algues, notamment. La part prise par des substances organiques azotées dans la nutrition des micro-algues ne peut donc être déterminée par de simples analyses ponctuelles ; une estimation des flux et des transferts d'énergie sera, à l'évidence, nécessaire pour parvenir à une telle estimation.

Néanmoins, à partir des résultats obtenus, il faut retenir que les 17 acides aminés identifiés peuvent représenter à eux seuls entre 0,6 et 11,5 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ N, soit de 10 à 17 % de la réserve totale en azote organique dissous (Tabl.5). De plus, alors que la teneur en azote organique dissous total est plus élevée dans les claires et les dégorgeoirs que dans les eaux d'alimentation, la proportion en acides aminés y apparaît, au contraire, plus faible (entre 10 et 12 %). On peut donc déjà en déduire que la présence des huîtres contribue à la production de substances autres que les acides aminés dosés ; l'urée, très probablement, et aussi des bases puriques et pyrimidiques issues du catabolisme des mollusques.

La recherche et l'analyse quantitative de ces substances dans les eaux de claire devra donc, à l'évidence, faire l'objet d'une étude ultérieure. Toutefois, la mise en évidence et, éventuellement, l'abondance de ces composés azotés émis par les huîtres - ou tout autre organisme - ne signifierait pas pour autant qu'ils sont utilisés par les micro-algues de claire.

Pour établir l'existence de ce processus, il est, en effet, indispensable de vé-

Origine des eaux		Azote organique total ($\mu\text{g-at. l}^{-1}$)	Acides aminés %
Canal d'alimentation	\bar{x}	19,3	16,9
	s	12,6	8,5
	n	9	9
Claire	\bar{x}	27,1	12,3
	s	8,1	5,9
	n	19	19
Dégorgeoir	\bar{x}	29,2	10,4
	s	12,9	3,6
	n	6	6

TABLEAU V - TENEURS BRUTES ($\mu\text{g.atome.l}^{-1}$) MOYENNES EN AZOTE ORGANIQUE DISSOUS TOTAL ET TENEURS RELATIVES (EN % DE LA RESERVE ORGANIQUE AZOTEE TOTALE) DES 17 ACIDES AMINES PRINCIPAUX. LES ECHANTILLONS ONT ETE PRELEVES EN PERIODE AUTOMNALE DANS LES EAUX D'UN CANAL D'ALIMENTATION, DANS PLUSIEURS CLAIRES CHARGEES EN HUITRES ET DANS UN DEGORGEOIR DE LA REGION DE BOUIN (BAIE DE BOURGNEUF).

rifier d'abord les algues possédant la capacité métabolique de les utiliser, puis éventuellement, de déterminer la part qui peut revenir aux algues dans une compétition trophique algues-bactéries inéluctable. C'est pourquoi, nous avons entrepris de déterminer les potentialités d'assimilation des formes organiques de l'azote par quelques diatomées dominantes de claire, réservant pour une étude ultérieure l'interaction entre les formes minérales et organiques et pour plus tard encore les aspects liés à la compétition interspécifique.

Substances organiques susceptibles d'être utilisées comme source en photo-hétérotrophie, par quelques diatomées de claire (Maestrini S.Y., Robert J.-M., Josse F. ; résultats non publiés par ailleurs).

Le protocole expérimental est inspiré, sinon identique, à ceux de Guillard (1963), Wheeler *et al.*, (1974) et Antia *et al.* (1975) : de l'eau de claire pauvre en azote minéral et traitée sur charbon actif préalablement lavé, puis enrichi avec le milieu de Antia de Cheng (1970) dilué de moitié et ne contenant pas d'azote. Les différentes sources d'azote sont ajoutées isolément au milieu de base, de manière à amener la concentration finale de cet élément à $100 \mu\text{g-at.l}^{-1}$. Toutes ces opérations sont effectuées en condition aseptique. Les cultures sont réalisées en double, dans des tubes à essais et sont incubées à 17°C avec un éclaircissement de 14 heures par jour et de $10,4 \times 10^5 \text{ quanta.s}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$ environ. La durée d'incubation est maintenue suffisante pour que la phase de croissance stationnaire soit atteinte ou, à défaut, que l'on observe un début de croissance des algues, c'est-à-dire pendant 30 jours environ au minimum. La croissance est estimée après agitation complète des cultures, par des mesures quotidiennes de la densité optique à 600 nm, corrigées en fonction de la croissance résiduelle observée dans les témoins, dûe aux traces de substances azotées présentes initialement dans l'eau de claire et aux réserves intracellulaires de l'inoculum. De plus, dans l'expression des résultats, la croissance observée est toujours exprimée par rapport à celle obtenue en présence d'azote nitrique, utilisée comme référence. Afin de vérifier le caractère abactérien des cultures expérimentales, un test de stérilité des cultures-mères est réalisé à chaque série d'inoculations.

Les différents substrats ajoutés comme source d'azote, outre les formes minérales nitrique et ammoniacale qui servent de témoin, appartiennent à cinq groupes chimiques : (1) des acides aminés, formes fréquentes d'excrétion chez les organismes marins ; (2) la taurine, proche des acides aminés et abondante dans les tissus et les déchets de nombreux invertébrés marins ; (3) la glucosamine qui entre dans la composition du mucilage de certaines diatomées ; (4) l'allantoïne, la créatine, l'hypoxanthine et l'urée qui sont des composés de catabolisme des acides nucléiques et des protéines ; (5) l'adénine, la guanine, la cytosine et la thymine qui sont des bases constitutives des acides nucléiques.

Dix diatomées de claire en culture axénique ont été utilisées : *Amphiprora paludosa* Wm. Smith, *Amphiprora* sp. (petite espèce très abondante mais non encore totalement identifiée), *Amphora coffeaeformis* var. *perpusilla* (Agardh-Kützing) (sensu Hendey, 1964), *Amphora hyalina* Kützing, *Melosira nummuloides* (Dillwyn) Agardh, *Navicula ostrearia* (Gaillon) Bory, *Navicula ramosissima* (Agardh) Cleve, *Nitzschia clausii* Hantzsch et *Nitzschia* sp. cf. *acicularis* Smith (identification provisoire).

La figure 13 visualise l'ensemble des résultats obtenus. Une seule substance, la diphénylalanine, n'est utilisée par aucune des dix algues ; plusieurs autres, cependant, ne sont utilisées que par un nombre réduit d'algues et ne supportent qu'une croissance faible par rapport à celle des témoins cultivés en présence d'ion

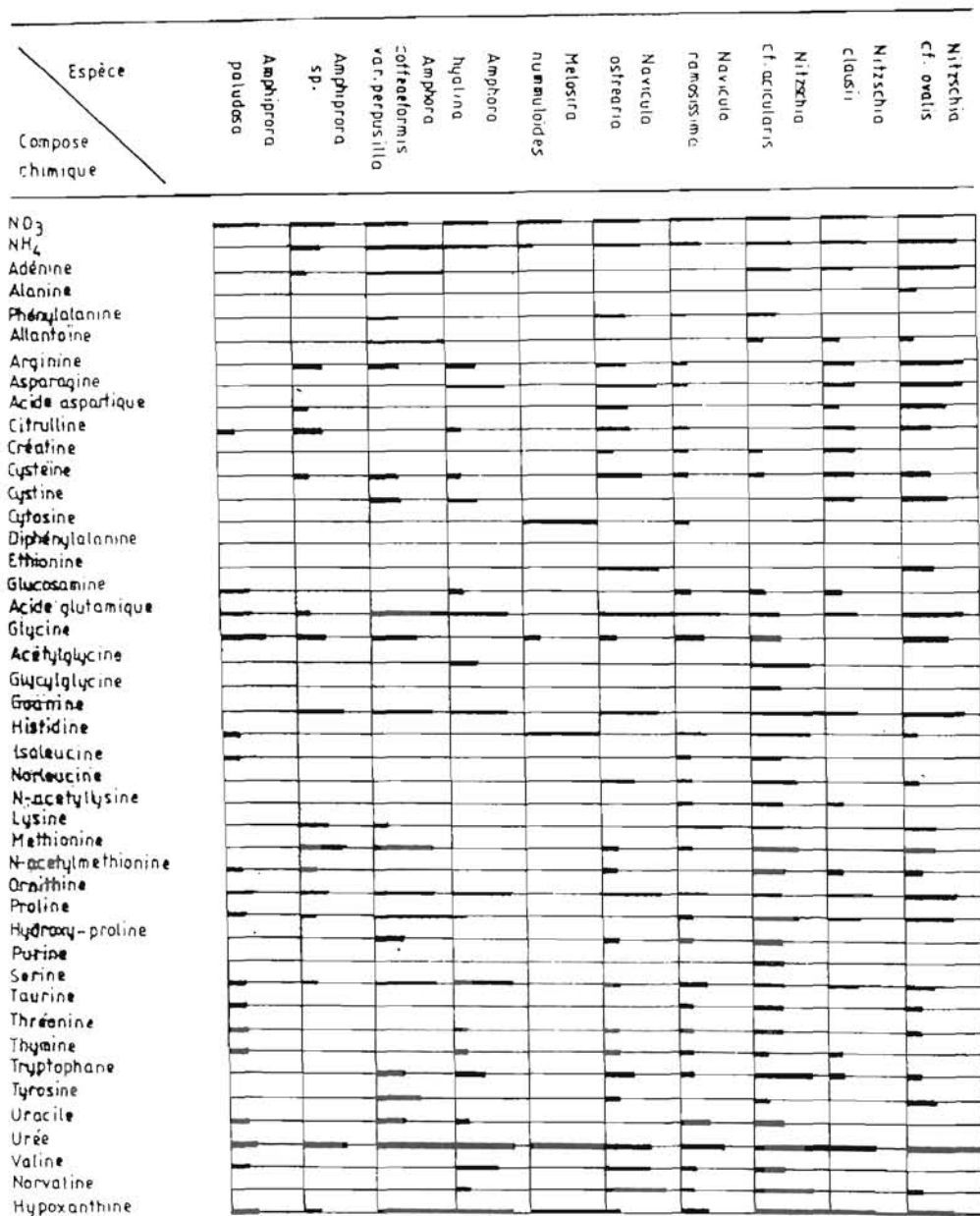


Figure 13 - Utilisation photohétérotrophe de substances organiques azotées comme seule source d'azote par dix algues de claire en culture axénique.

- Croissance représentant 10 à 50 % de celle du témoin
- Croissance représentant 50 à 90 % de celle du témoin
- Croissance représentant 90 à 110 % de celle du témoin
- Croissance représentant 110 à 150 % de celle du témoin
- Croissance supérieure de plus de 150 % à celle du témoin (plus de 150 %).

nitrate. En tout état de cause, ce qui importe ici c'est davantage le nombre et la nature des substances qui sont utilisées comme seule source d'azote et qui sont à l'origine d'une croissance algale tout au moins à peine inférieure à celle des témoins. Considérés de ce point de vue, les résultats montrent clairement que l'urée, la guanine, l'hypoxanthine, l'acide glutamique et l'ornithine sont utilisés par la plupart des souches testées et supportent une croissance algale plus grande que l'ion nitrate. Ces résultats sont très proches de ceux d'Antia *et al.*, (1975) qui ont montré que pour 26 algues planctoniques, 88 % se multiplient aussi bien sur l'urée que sur le nitrate, 69 % sur l'hypoxanthine, 50 % sur la glycine et 42 % sur la glucosamine. Ils sont également de même nature que ceux de Turner (1979) qui mentionne la glycine, l'acide glutamique et l'asparagine comme meilleure source d'azote pour les algues planctoniques. Au total, ce sont 26 substances sur 42 qui constituent une bonne source d'azote pour au moins une algue (tableau 6) et 213 tests sur 420 ont été positifs.

En l'absence de toute autre étude portant sur des algues issues d'un même peuplement (les souches mentionnées dans les articles publiés ont toujours des origines très diverses, e.g. Antia *et al.*, 1975), aucune comparaison rigoureuse n'est possible entre les algues de claire et celles appartenant à d'autres niches écologiques. Néanmoins, sur la base des résultats obtenus avec des algues planctoniques et parus dans la littérature (cf. résumés de Bonin et Maestrini, 1981), il est possible de dire que l'assimilation photohétérogène de l'azote est une voie métabolique ayant probablement une importance plus grande chez les algues de claire que chez les algues planctoniques. Il faut considérer, en effet, que nos tests ont été effectués avec une concentration en azote de 100 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$, soit seulement environ 4 fois plus que la teneur moyenne des eaux de claire en azote organique dissous (tableau 5), alors que bon nombre de résultats parus dans la littérature ont été obtenus avec des concentrations en azote représentant de 100 à 1000 fois celles des eaux naturelles et que Berland *et al.*, (1976, 1979) ont prouvé que l'accroissement de la concentration en azote pouvait faire apparaître la capacité à croître sur une substance normalement non utilisée. Il faut cependant garder à l'esprit que ces considérations portent sur des potentialités mises en évidence par des expérimentations in vitro. Toute extension aux populations naturelles demeurera spéculation de l'esprit, tant que des mesures directes n'auront pas apporté une preuve irréfutable de l'implication réelle des processus considérés dans la croissance des micro-algues in situ. En revanche, les résultats déjà obtenus donnent, à l'évidence, une première approche de la liste des substances sur lesquelles l'attention devra être concentrée et qui devraient être utilisées pour des mesures qui mettraient en jeu des éléments marqués. En ce sens, les travaux de Mc Carthy (1972) et de Harvey et Caperon (1976) constituent un modèle dont il conviendra de s'inspirer, en étendant toutefois l'éventail des substances prises en compte. Ces auteurs ont, en effet, montré que dans les eaux côtières du sud de la Californie et dans une baie d'Hawaï, l'urée pouvait représenter de 30 à 50 % de l'azote totale prélevé par le phytoplancton et qu'exceptionnellement ce pourcentage pouvait atteindre 100 %.

Des dix souches employées, quatre espèces utilisent l'azote de plus de la moitié des 42 substrats. Ce sont : *Nitzschia cf. acicularis* qui utilisées. La croissance est plus forte avec des substances qu'avec l'ion nitrate dans onze cas pour les deux espèces du genre *Nitzschia*, dans neuf cas pour le *Navicula ostrearia* et dans trois cas pour le *Navicula ramosissima*. Au contraire, *Melosira nummuloides* n'utilise que quatre substances et les deux espèces du genre *Amphiprora* moins d'une vingtaine, avec une croissance représentant le plus souvent à peine la moitié de celle supportée par l'ion nitrate. Les différences entre espèces sont donc très nettes et conduisent à prendre en compte l'assimilation photohétérotrophe dans la détermination des mécanismes impliqués dans la compétition spécifique qui, comme on l'a vu

N / 10	Substance
9	Urée (10)
6	Guanine (6), Hypoxanthine (10)
5	Ac. glutamique (10), ornithine (9)
3	Adénine (5), asparagine (5), glycine (8), méthionine (6), proline (7)
2	Histidine (4), sérine (9), valine (5), norvaline (5)
1	Allantoïne (4), arginine (7), ac. aspartique (4), cystéine (8), cystine (4), cytosine (2), éthionine (2), acétylglycine (2), norleucine (4), lysine (5), tryptophane (7), tyrosine (4).

TABLEAU VI - NOMBRE DES DIX ALGUES TESTEES (N/10) UTILISANT UNE SUBSTANCE AZOTEE PERMETTANT UNE CROISSANCE AU MOINS EGALE A CELLE OBSERVEE EN PRESENCE DE L'ION NITRATE. LE NOMBRE ENTRE PARENTHESES SUIVANT LE NOM D'UNE SUBSTANCE INDIQUE LE NOMBRE TOTAL DES ESPECES QUI L'UTILISENT, SANS CONSIDERATION DE L'INTENSITE DE LA CROISSANCE.

précédemment, prend un caractère aigu dans les claires. En particulier, se pose la question suivante : l'aptitude de *Navicula ostrearia* à utiliser de nombreux substrats organiques comme source d'azote peut-elle expliquer les floraisons presque unispécifiques qu'il présente en claire. S'agissant de compétition, ce ne sont plus les propriétés intrinsèques des organismes et du milieu qui sont impliquées, mais les vitesses des processus. Ainsi, avant de répondre à la question posée, faudra-t-il : (1) compléter la liste des substances présentes in situ dans les eaux de claire et, surtout, déterminer leurs taux de régénération, (2) apporter la preuve que les espèces concernées peuvent absorber ces substances aux concentrations naturelles et déterminer les paramètres K_s , V_{max} qui reflètent les vitesses spécifiques de ce processus, et (3) estimer les contributions respectives de formes minérales et organiques de l'azote.

Ce dernier point n'est pas des moindres, car les synergies entre nutriments ne sont pas toujours favorables. Ainsi, par exemple, North et Stephens (1972) ont démontré que *Nitzschia ovalis* possède au moins trois systèmes d'absorption des acides aminés qui sont spécifiques du transport des composés acides, polybasiques ou neutres. L'efficacité de ces systèmes n'est pas identique. Ainsi, les acides aminés et neutres ne sont prélevés que par des cellules très pauvres en azote ; au contraire, ceux qui sont neutres sont prélevés en toutes conditions. De même, Hellebust (1970) a montré que les trois systèmes qui sont également présents chez *Melosira nummuloides* peuvent être saturés par des analogues qui empêchent l'absorption des acides aminés. De plus, Kirk et Kirk (1978) ont prouvé que chez diverses chlorophycées, les acides aminés et diverses substances comme l'urée peuvent être en compétition pour l'occupation d'un même site de perméase ; il en résulte que chez une espèce donnée ce n'est pas obligatoirement la substance la plus utile pour la biosynthèse qui va être absorbée dans un milieu à composition complexe. Enfin, à l'intérieur de la cellule toutes les substances n'ont pas le même devenir. Par exemple, Wheeler et Stephens (1977) ont montré que l'arginine, l'alanine et la lysine absorbées par les cellules déficientes en azote de *Platymonas* entrent rapidement dans les voies anaboliques ; au contraire, chez les cellules déjà riches en azote, toute l'alanine, mais seulement une partie de la lysine et de l'arginine contribuent à la synthèse des protéines.

Par ailleurs, l'assimilation hétérogène à l'obscurité n'est probablement pas un processus négligeable. Certes, Neuville et Daste (1974) qui ont testé expérimentalement l'aptitude à la nutrition hétérotrophe de diatomées isolées des claires de Marennes-Oléron, ont conclu qu'une seule espèce pouvait utiliser cette voie métabolique. Il faut remarquer, cependant, que ces auteurs ont surtout utilisé des glucides, des acides organiques et des substances complexes et que, calqué sur la méthodologie utilisée avec les bactéries, leur protocole était conçu pour mettre en évidence l'assimilation de carbone et la production de l'énergie nécessaire à l'anabolisme. Si, au contraire, l'on cultive les algues uniquement en présence de substances contenant de l'azote, la proportion des souches pouvant croître à l'obscurité est nettement plus grande ; Lewin (1963) et Admiral et Peletier (1979) signalent, par exemple, que 50 % des micro-algues benthiques d'eaux saumâtres présentent cette propriété. De même, les premiers résultats que nous avons obtenus dans ce domaine laissent penser que plusieurs micro-algues de claire sont capables de croître sur de l'azote organique prélevé à l'obscurité ; en revanche, ce processus métabolique serait nettement moins fréquent que la photohétérotrophie.

En définitive, si à la suite de cette longue liste de processus impliqués dans la réussite d'une espèce dans la compétition interspécifique, l'on ajoute encore que rien n'interdit de penser que le mécanisme d'adaptation décrit sous le nom de "fast adapted cells" - "slow adapted cells" par Droop (1974) ou "shift-up" -

"shift-down" par Harrison et al. (1976) et Conway et al. (1976), après, d'ailleurs, avoir été décrit chez les bactéries (Schaechter, 1968; Bremer et Dennis, 1975), s'applique également à l'assimilation photohétérotrophe, et que l'aptitude à éviter le broutage est un avantage décisif de certaines espèces algales par rapport à d'autres (Tomas, 1981) et que les facteurs physiques interfèrent profondément avec la nutrition (Bonin et al., 1981) pour déterminer la croissance d'une espèce, force et de constater qu'aucune réponse pertinente n'est formulable, pour l'instant, à la question de départ.

CONCLUSION

A partir de l'observation de phénomènes apparemment simples, nous sommes entrés dans un système d'une décourageante complexité, auquel nous appliquerions volontiers la définition de Hutchinson : "paradoxe", sans aller plus avant. Toutefois, notre curiosité stimulée par la problématique rencontrée, la netteté des premiers résultats, l'amplitude inhabituelle de certains processus et les facilités que procure la certitude de disposer à tout instant du matériel algal désiré militent pour la poursuite et l'amplification de nos recherches.

-
- Admiral W., Peletier H., 1979. Influence of organic compounds and light limitation on the growth rate of estuarine benthic diatoms. *Br. Phycol. J.*, 14 : 197-206.
- Anderson L.W.J., Sweeney B.M., 1978. Role of inorganic ions in controlling sedimentation rate of a marine centric diatom *Ditylum brightwellii*. *J. Phycol.*, 14 : 204-214.
- Antia N.J., Cheng J.Y., 1970. The survival of axenic cultures of marine phytoplankton algae from prolonged exposure to darkness at 20°C. *Phycologia*, 9 : 179-183.
- Antia J.J., Berland B.R., Bonin D.J., Maestrini S.Y., 1975. Comparative evaluation of certain organic and inorganic sources of nitrogen for phototrophic growth of marine algae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 55 (3) : 519-539.
- Armstrong F.A.J., 1965 a. Phosphorus. In : Chemical Oceanography, ed. par J.P. Riley et G. Skirrow, Academic Press, London, N.Y., 1 : 323-364.
- Armstrong F.A.J., 1965 b. Silicon. In : Chemical Oceanography, ed. par J.P. Riley et G. Skirrow, Academic Press, London, N.Y., 1 : 409-432.
- Berland B.R., Bonin D.J., Maestrini S.Y., Ligarraga-Partida M.L., Antia N.J., 1976. The nitrogen concentration requirement of *D*-glucosamine for supporting effective growth of marine microalgae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 56 : 629-637.
- Berland B.R., Bonin D.J., Guerin-Ancey O., Antia N.J., 1979. Concentration requirement of glycine as nitrogen source for supporting effective growth of certain microplankton algae. *Mar. Biol.*, 55 : 83-92.
- Blasco D., 1978. Observations on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California coast. *Mar. Biol.*, 46 : 41-47.

- Bonin D.J., Maestrini S.Y., Leftley J.W., 1981. Some processes and physical factors that affect the ability of individual species of algae to compete for nutrient partition. pp. 292-309, In: Physiological bases of phytoplankton ecology, éd. par T. Platt. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 210 : 346 p.
- Bonin D.J., Maestrini S.Y., 1981. Importance of organic nutrients for phytoplankton growth in natural environments : implications for algal species succession. pp. 279-291, In: Physiological bases of phytoplankton ecology, éd. par T. Platt. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 210 : 346 p.
- Brandt K., 1899. Über den Stoffwechsel im Meere. *Wiss. Meeresunt. Abt. Kiel, Neue Folge*, 4 : 213-230.
- Bremer H., Dennis P.P., 1975. Transition period following a nutritional shift-up in the bacterium *Escherichia coli* B/r: stable RNA and protein synthesis. *J. theor. Biol.*, 52 : 365-382.
- Broenkow W.W., 1965. The distribution of nutrients in the Costa Rica dome in the eastern tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 10 (1) : 40-52.
- Charpy-Roubaud C.J., Charpy L.J., Maestrini S.Y., 1982. Fertilité des eaux côtières nord-patagoniques : facteurs limitant la production du phytoplancton et potentialités d'exploitation mycicole. *Oceanol. Acta.*, 5 (2) : 179-188.
- Chick H., 1903. A study of an unicellular green alga, occurring in polluted water, with special reference to its nitrogenous metabolism. *Proc. R. Soc. London*, 71 : 458-476.
- Conway J.L., Harrison P.J., David C.O., 1976. Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. II. Transient response of *Skeletonema costatum* to a single addition of the limiting nutrient. *Mar. Biol.*, 35 : 187-199.
- Daumas R., Laborde P., Paul R., Romano J.-C., Sautriot D., 1979. Les mécanismes de transformation de la matière organique en Atlantique intertropicale. Etude de la minéralisation et de la diagenèse dans les sédiments superficiels. pp. 43-86, in: Géochimie organique des sédiments marins profonds, Orgon II, Atlantique N E Brésil, octobre 1975, éd. par Combaz A. et Pelet R., C.N.R.S., Paris.
- Dungdale R.C., Goering J.J., 1967. Uptake of a new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 196- 206.
- Dungdale R.C., 1972. Chemical oceanography and primary production in upwelling regions. *Geoforum*, 11 : 47-61.
- Eppley R.W., Coatsworth J.L., Solorzano L., 1969. Studies on nitrate reductase in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 194- 205.
- Finenko Z.Z., Krupatkina-Akinina D.K., 1974. Effect of inorganic phosphorus on the growth rate of diatoms. *Mar. Biol.*, 26 : 193-201.
- Fogg G.E., 1953. The metabolism of algae. Wiley and sons, Publishers, New York, 14g pp.
- Fournier R.O., 1966. Some implications of nutrient enrichment on different temporal stages of a phytoplankton community. *Chesapeake Sci.*, 7 : 11-19.
- Goldmann J.C., 1976. Identification of nitrogen as a growth- limiting nutrient in waste waters and coastal marine water through continuous culture algal assays. *Wat. Res.*, 10 : 97-104.
- Gran H.H., 1929. Investigation of the production of plankton outside the Romsdalsfjord 1926-1927. *Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 56 : 1-112.
- Guillard R.R.L., 1963. Organic sources of nitrogen for marine centric diatoms, p. 93-104, in: *Symp. on mar. Microbiol.*, éd. by C.H. Oppenheimer, Thomas C.C., Springfield, Illinois.
- Harrison P.J., Conway H.L., Dugdale R.C., 1976. Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. I. Cellular chemical composition and steady-state growth kinetics of *Skeletonema costatum*. *Mar. Biol.*, 35 : 187-199.

- Harvey W.A., Caperon J., 1976. The rate of utilization of urea, ammonium and nitrate by natural populations of marine phytoplankton in a eutrophic environment. *Pac. Sci.*, 30 : 329-340.
- Holmes R.W., Williams P.M., Eppley R.W., 1967. Red tide in La Jolla Bay, 1964-1966. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 503-512.
- Hattori A., 1962 a. Light-induced reduction of nitrate and hydroxylamine in a blue-green alga, *Anabaena cylindrica*. *Plant Cell Physiol.* (Tokyo), 3 : 355-369.
- Hattori A., 1962 b. Adaptive formation of nitrate reducing system in *Anabaena cylindrica*. *Plant Cell Physiol.* (Tokyo), 3 : 371-377.
- Healey F.P., 1975. Physiological indicators of nutrient deficiency in algae. *Fish. Mar. Serv. Res. Dev. Tech. Rep.*, 585, 30 pp.
- Hellebust J.A., 1980. The uptake and utilization of organic substances by marine phytoplankters. p. 223-256. In : Symposium on organic matter in natural waters, ed. by Hood D.W. Inst. mar. Sci., Univ. Alaska Publish., *occas. public.* n 1.
- Heral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Berthome J.P., Garnier J., 1983. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 46 (2) : 97-119.
- Heral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Manaud F., Truquet I., Garnier J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Résultats du Réseau national d'observation : 1977 à 1981. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Maritime*, 7 (2) : 259-277.
- Hutchinson G.E., 1961. The paradox of plankton. *Am. Nat.*, 95 : 137-145.
- Jones T.W., Galloway R.A., 1979. Effect of light quality intensity on glycerol content in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) and the relationship to cell growth/osmoregulation. *J. Phycol.*, 15 : 101-106.
- Kirk D.L., Kirk M.M., 1978. Amino acid and urea uptake in ten species of Chlorophyta. *J. Phycol.*, 14 : 198-203.
- Knoechel R., Kalff Y., 1975. Algal sedimentation: the cause of a diatom-blue-green succession. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 19 : 745-754.
- Kruger W., 1984. Beiträge zur Kenntniss der Organismen des Saftflusses (sog. Schleimflusses) der Laubbäume. *Beiträge Physiol. Morphol. nied. Organismen*, Leipzig, 4: 69-116.
- Kuenzler E.J., Ketchum B.H., 1962. Rate of phosphorus uptake by *Phaedactylum tricornutum*. *Biol. Bull.*, 123 : 134-145.
- Lannergren C., 1978. Phytoplankton production at two stations in Lindaspollène, a Norwegian land-locked fjord, and limiting nutrients studied by two kinds of bio-assays. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 63 : 57-76.
- Le Corre P., Treguer P., Courtot P., 1972. Evaluation de la matière organique dissoute dans les eaux côtières de la Bretagne méridionale en avril 1970. *Cah. Biol. Mar.*, 13 : 443-445.
- Le Jehan S., Treguer P., 1979-1980. Evolution de la concentration en urée dans les eaux de la rade de Brest et en Manche occidentale. *Oceanis*, Paris, 5 : 627-635.
- Lewin J.C., 1963. Heterotrophy in marine diatoms. p. 229-235. In : Symposium on marine Microbiology, ed. by Oppenheimer C.H., Thomas C.H. Publish., Springfield, Illinois, USA.
- Lindroth P., Mopper K., 1979. High performance liquid chromatographic determination of subpicomole amounts of amino acids by precolumn fluorescence derivatization with O-phthaldialdehyde. *Anal. Chem.*, 51 : 1667-1674.
- Maestrini S.Y., Robert J.-M., 1979. Fertilité et teneurs en sels nutritifs des eaux marines. *J. Rech. Océanogr.*, 4 (3) : 17-25.
- Maestrini S.Y., Robert J.-M., 1981. Rendements d'utilisation des sels nutritifs et variations de l'état des cellules de trois diatomées de claire à huitres de Vendée. *Oceanol. Acta*, 4 (1) : 13-21.

- Maestrini S.Y., Robert J.-M., Truquet I., 1982. Simultaneous uptake of ammonium and nitrate by oyster-pond algae. *Mar. Biol. Lett.* 3 : 143-153.
- Mc Carthy J.J., 1972. The uptake of urea by natural populations of marine phytoplankton in a eutrophic environment. *Pac. Sci.* 30 : 329-340.
- Melin K.E.R., Lindahl P.E.V., 1973. Algal biotest of Stockholm Archipelago waters - qualitative aspects. Nutrients and their influence on the algae in the Stockholm Archipelago during 1970. *Oikos*, suppl. 15 : 189-194.
- Minas H.J., Codispoti L.A., Dugdale R.C., 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa. *Rapp. P.V. Réun. Con. int. Explor. Mer*, 180 : 148-183.
- Morris I., 1974. Nitrogen assimilation and protein synthesis. In : *Algal physiology and biochemistry*, éd. par W.D.P. Stewart, Bat. Monographs, Blackwell Sci. Public., Oxford, vol 10 : 583-609.
- Morris I., Syrett P.J., 1963. The development of nitrate reductase in *Chlorella* and its repression by ammonium. *Archiv. für Mikrobiol.*, 47 : 32-41.
- Myers J., 1951. Physiology of the algae. *Ann. Rev. Microbiol.*, 5 : 157-180.
- Neuville D., Daste Ph., 1974. L'hétérotrophie chez les diatomées des claires ostréicoles. *Rev. gén. Bot.*, 81 : 299-313.
- North B.B., Stephens G.C., 1972. Amino acid transport in *Nitzschia ovalis* Arnott. *J. Phycol.*, 8 : 64-68.
- Oliver R.L., Walsby A.E., 1984. Direct evidence for the role of light-mediated gas vesicle collapse in the buoyancy regulation of *Anabaena flos-aquae* (cyanobacteria). *Limnol. Oceanogr.*, 29 (4) : 879-886.
- Packard T.T., 1979. Half-saturation constants for nitrate reductase and nitrate translocation in marine phytoplankton. *Deep-Sea Rs.*, 26 : 321-326.
- Platt T. (editor), 1981. Physiological bases of phytoplankton ecology. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 210 : 346 p.
- Pringsheim E.G., 1949. Pure cultures of algae. Cambridge.
- Redfield A.C., 1934. On the production of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. In : James Johnstone Memorial Volume. The University Press, Liverpool, 176-192.
- Remsen C.C., 1971. The distribution of urea in coastal and oceanic waters. *Limnol. Oceanogr.* 16 (5) : 732-740.
- Remsen C.C., Carpentier E.J., Schroeder B.W., 1972. Competition urea among estuarine microorganisms. *Ecology*, 53 : 921-926.
- Rince Y., 1979. Cycle saisonnier des peuplements phytoplanctoniques et microphytobenthique des claires ostréicoles de la baie de Bourgneuf. *Rev. Algol.*, N.S., 14 (4) : 297-313.
- Robert J.-M., 1983. Fertilité des eaux des claires ostréicoles et verdissement : utilisation de l'azote par les diatomées dominantes. Thèse Doctorat d'Etat et Sciences naturelles, Université de Nantes, 281 pp.
- Robert J.-M., 1984. Données nouvelles sur le verdissement des claires à huîtres par la diatomée *Navicula ostrearia* Bory : genèse du phénomène. VIII^e syp. internat. sur les Diatomées actuelles et fossiles, Paris, 27 août-1^{er} sept. 1984.
- Robert J.-M., Maestrini S.Y., Bages M., Dreno J.P., Gonzalez-Rodriguez E., 1979. Estimation, au moyen de tests biologiques, de la fertilité pour trois diatomées des eaux des claires à huîtres de Vendée. *Oceanol. Acta*, 2 (3) : 275-286.
- Robert J.-M., Maestrini S.Y., Heral M., Zanette Y., 1982. Production des microalgues des claires ostréicoles en relation avec l'azote organique dissous excrété par les huîtres. Actes Symp. internat. lagunes côtière, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 sept. 1981, *Oceanol. Acta*, n spé. : 389-395.

- Robert J.-M., Maestrini S.Y., Heral M., Rince Y., Dreno J.P., Beker L., 1982. Enrichissement expérimental d'eaux printanières de claires à huîtres en baie de Bourgneuf (Vendée, France) : augmentation de la biomasse et utilisation des éléments nutritifs par les algues unicellulaires. *Hydrobiologia*, 96 (1) : 53-63.
- Ryther J.H., 1954. The ecology of phytoplankton blooms in Moriches Bay, Long Island, New York. *Biol. Bull.* (Lancaster), 106 : 198-209.
- Ryther J.H., Dunstan W.M., 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science* (Washington), 171 : 1008-1013.
- Schaechter M., 1968. Growth : Cells and populations. p. 136-162, in *Biochemistry of bacterial growth*, ed. by Mc Quillen K. J. Wiley and sons, publish., New York.
- Seliger H.H., Carpentier J.H., Loftus M. McE roy W.D., 1970. Mechanisms for the accumulation of high concentrations of dinoflagellates in a bioluminescent bay. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 234-245.
- Spencer C.P., 1975. The micronutrient elements. In : *Chemical Oceanography*, éd. par J.P. Riley et G. Skirrow, Academic Press, London, N.Y., 2ème éd., 2 : 245-300.
- Strickland J.D.H., Eppley R.W., Mendiola B.R., 1969. Phytoplankton populations, nutrients and photosynthesis in Peruvian coastal water. *Bol. Inst. Mar. Peru*, 2 : 1-45.
- Syrett P.J., 1962. Nitrogen assimilation. In : *Physiology and Biochemistry of algae*, ed. par R.A. Lewin, Academic Press, London, New York, pp. 171-188.
- Syrett P.J., 1981. Nitrogen metabolism in micro-algae. In : *Physiological bases of phytoplankton ecology*, éd. par T. Platt. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 210 : 182-210.
- Syrett P.J., Morris I. The inhibition of nitrate assimilation by ammonium in *Chlorella*. *Biochim. Biophys. Acta*, 67 : 566-575.
- Teixeira C., Vieira A.A.H., 1976. Nutrient experiment using *Phaeodactylum tricorutum* as an assay organism. *Bolm. Inst. oceanogr.*, San Paulo, 25 : 29-42.
- Tomas C., 1981. *Olithodiscus luteus* (Chrysophyceae). V. Its occurrence, abundance and dynamics in Narragansett Bay, Rhode Island. *J. Phycol.* 16 : 157-166.
- Turner M.F., 1979. Nutrition of some marine microalgae with special reference to vitamin requirements and utilization of nitrogen and carbon sources. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 59 : 535-552.
- Vaccaro R.F., 1965. Inorganic nitrogen in sea water. In : *Chemical Oceanography*, éd. par J.P. Riley et G. Skirrow, Academic Press, London, New York, 1 : 365-408.
- Venugopalan V.K. ; Rajendran A., 1975. Dissolved and particulate nitrogen in Vellar estuary. *Bull. Dept. mar. Sci. Univ. Cochin*, 7 (4) : 885-897.
- Wafar M.V.M., 1981. Nutrients, primary production and dissolved and particulate organic matter in well-mixed temperate coastal waters (Bay of Morlaix, Western English Channel). Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Paris VI, 226 p.
- Walsby A.E., 1972. Structure and function of gas vacuoles. *Bacterio Rev.*, 36 : 1-32.
- Wheeler P.A., North B.B., Stephens G.C., 1974. Amino acid uptake by marine phytoplankters. *Limnol. Oceanogr.* 19 : 249-259.