

Contrat de Plan Etat - Région 2008 - 2013
DEVELOPPEMENT DURABLE DES PERTUIS CHARENTAIS

Chimiodiversité des substances dissoutes et
biodiversité phytoplanctonique dans le bassin de
Marennes Oléron

**Apports de la Charente : processus impliqués dans la
structuration des communautés marines, influence de
la composition des eaux de la charente en substances
nutritives dissoutes minérales et organiques sur le
phytoplancton**

Avancée des travaux 2008

Christian BECHEMIN

veloppement Durable dans les Pertuis Charentais
SP2 - Fiabilisation des productions conchylicoles dans les pertuis
Lot 6 - Déterminisme de la ressource trophique / Apports en nutriments dans les pertuis

Thème général abordé

Chimiodiversité des substances dissoutes et biodiversité phytoplanctonique dans le bassin de
Marennes Oléron

Introduction

L'étude des relations biodiversité et fonctionnement des écosystèmes s'impose de plus en plus en se plaçant entre écologie des communautés et écologie des écosystèmes. Dans ce sens, il est nécessaire de prendre en compte les interactions entre l'organisation du réseau trophique et le fonctionnement du milieu. Le fonctionnement du réseau trophique est un indicateur de la biodiversité car il reflète la diversité et les caractéristiques des espèces. Les communautés diffèrent, entre autres, par le nombre d'espèces, la comestibilité et l'accessibilité des ressources pour les consommateurs, le régime alimentaire des consommateurs et leurs réponses fonctionnelles. Ces caractéristiques décrites au niveau des espèces et des communautés contraignent le fonctionnement des écosystèmes et peuvent être à l'origine de déséquilibres au sein de l'écosystème. En sens inverse les écosystèmes peuvent tout aussi contraindre des espèces

Les zones côtières, en raison de leur rôle de réceptacle du bassin versant déversant eaux de drainages et eaux usées, sont particulièrement exposées aux enrichissements en nutriments et pollution chimique. Par ailleurs, le phénomène d'efflorescence d'algues toxiques (HAB) est une perturbation du milieu côtier dont la fréquence et l'amplitude est de plus en plus importante.

Les aspects spatio-temporelles tant au niveau des facteurs physico chimiques environnementaux qu'à l'échelle des espèces doivent être considérés car s'ils relèvent de processus locaux, ils peuvent avoir des conséquences à l'échelle des communautés voire des écosystèmes

Sujet d'étude

Apports de la Charente : processus impliqués dans la structuration des communautés marines, influence de la composition des eaux de la charente en substances nutritives dissoutes minérales et organiques sur le phytoplancton

Questions

- Dans quelle mesure les algues phytoplanctoniques s'adaptent-elles aux fluctuations de l'environnement ?
- Dans le bassin de Marennes Oléron, la variabilité des apports terrigènes et océaniques en substances dissoutes, organiques et minérales, affecte-t-elle la structure des communautés phytoplanctoniques et notamment le rapport diatomées, dinoflagellés ?
- Face aux perturbations physico-chimiques dans le milieu, dues aux apports océaniques et/ou terrigènes, la diversité du phytoplancton permet-elle de garantir la stabilité de l'écosystème et de son exploitation conchylicole ?

Enjeux environnemental au niveau du Bassin de Marennes Oléron

- Evaluer la qualité estuarienne
- Améliorer la compréhension de son fonctionnement
- Comprendre le rôle des apports terrestres et océaniques dans le bassin
- Mieux prévoir les effets des changements globaux
- Conseiller des méthodes de gestion et de réhabilitation du milieu

Contexte national et international

Le phytoplancton constitue un important indicateur de la qualité de l'eau notamment en raison de la diversité des espèces et de sa capacité à répondre aux changements environnementaux. Sa composition biochimique globale résulte en premier lieu de sa composition spécifique, mais dépend aussi de l'influence de différents facteurs du milieu sur le métabolisme cellulaire. En particulier, la variabilité saisonnière dans la disponibilité des fractions minérale et organique peut être un facteur important dans la structuration des communautés phytoplanctoniques.

Les zones côtières sont des systèmes complexes de faible profondeur (< 200 m) soumis à des contraintes physico-chimiques importantes et de forte variabilité spatio-temporelle. Ces zones sont très productives, elles contribuent à 14-30% de la production primaire des océans (Mantoura et al. 1991). Le phytoplancton responsable de la production primaire joue un rôle important dans le réseau trophique. Des observations ponctuelles en un même endroit des zones côtières, montrent une forte variabilité en termes de densité cellulaire et de structure des communautés phytoplanctoniques. Le phytoplancton constitue un important indicateur de la qualité de l'eau notamment en raison de la diversité des espèces et de sa capacité à répondre aux changements environnementaux.

Depuis les années 1960, les zones côtières sont soumises à des processus d'eutrophisation (Cloern, 2001) perturbant leur fonctionnement. L'augmentation importante des concentrations en nutriments (Sel nut) dans les eaux côtières influence le calendrier de la production primaire, son amplitude et la structure des communautés phytoplanctoniques. La nouvelle directive cadre eau européenne (DCE ou EFWD) demande une évaluation de la durée, de l'intensité et de la succession des efflorescences phytoplanctoniques afin de définir le statut écologique des différents types de masses d'eaux.

Contexte régional

Dans la mer des pertuis charentais, les modalités d'utilisation des substances minérales par les microalgues marines, les modifications de leur métabolisme liées à différents degrés de disponibilité de ces substances ainsi que l'influence des substances organiques dissoutes et leurs effets métaboliques sur les populations phytoplanctoniques restent à préciser.

De même, la question de la dépendance des activités conchylicoles vis à vis des apports d'eaux douces se pose (Bry & Hoflack 2004), d'une part en raison de l'influence positive qu'aurait une salinité faible sur la reproduction des coquillages, et d'autre part en raison du rôle des fleuves sur la fertilisation des eaux côtières (Caraco & Cole 1999). La croissance des coquillages dépend à la fois la quantité et de la qualité des microalgues disponibles (Brown et al. 1998, Flores-Vergara et al. 2004). Les efflorescences phytoplanctoniques mettant en jeu des espèces nuisibles ou espèces toxiques (HAB) sont devenues un problème à la fois environnemental, sanitaire et économique du fait de l'augmentation de leur fréquence. Si le rôle des transports maritimes est primordial dans la dissémination des espèces HAB (Hallegraef 2007), les changements opérés par les activités humaines sur la qualité des eaux littorales sont soupçonnés d'avoir contribué au développement des événements HAB (Anderson et al. 2002).

La baie de Marennes-Oléron a été jusqu'alors relativement épargnée par ces problèmes mais dans les années à venir le réchauffement climatique et l'évolution des activités humaines sur les bassins versants de la Charente et des autres fleuves (Seudre, Lay et Sèvre) pourraient peut-être entraîner des modifications dans la structure de la communauté phytoplanctonique de la baie.

Les apports fluviaux en sels d'azote, de phosphore et de silicium ne sont pas toujours équilibrés par rapport aux besoins du phytoplancton (Turner 2002). L'eutrophisation résultant d'une augmentation de l'azote et du phosphore et les apports en silice restant constants, les Diatomées sont théoriquement défavorisées par rapport aux dinoflagellés qui ne nécessitent pas de silicium. Le

processus d'enrichissement de l'azote et du phosphore au détriment des silicates devrait s'aggraver durant les 50 ans à venir (Tilman et al. 2001). Mais l'augmentation des apports en substances minérales aux eaux côtières ne peut pas être considérée comme le seul processus pouvant modifier la biomasse et la structure de la communauté phytoplanctonique. L'azote organique dissous (DON) peut à certaines occasions constituer la principale source d'azote pour le phytoplancton (Berg et al. 2001).

L'étude de l'écologie du phytoplancton des Pertuis charentais en relation avec les apports fluviaux et /ou océaniques entreprise dans le cadre du CPER Poitou-Charente doit permettre de définir l'influence de ces apports sur la structure des communautés phytoplanctoniques et de mettre en évidence les facteurs pouvant contrôler la succession des populations.

Il s'agit ainsi :

- D'évaluer la diversité des communautés phytoplanctoniques : d'abord identifier pour ensuite comprendre le rôle de chacun
- D'évaluer les interactions trophiques directes et effets en cascades
- De décrire l'organisation des communautés phytoplanctoniques selon des périodes distinctes (début printemps début été etc...)
- De mesurer l'importance relative des facteurs physico-chimiques de régulation tel que température, salinité, lumière, substances dissoutes minérales et organiques

Travaux réalisés et premiers résultats obtenus dans le cadre du CPER/DDPC 2008

Rappel du sujet d'Etude

Processus impliqué dans la structuration des communautés marines, influence de la composition des eaux de la Charente en substances nutritives dissoutes minérales et organiques sur le phytoplancton

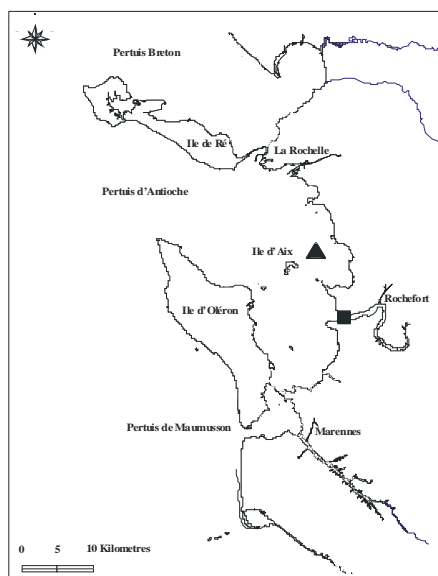
Ce projet repose sur l'acquisition de données biologiques et physico-chimiques à partir des eaux de la Charente. Il comporte deux principaux volets, le premier consacré à un cycle saisonnier, (de septembre 2002 à septembre 2004) le deuxième à la comparaison de trois périodes productives successives, printemps-été 2003 2004 2005.

Les quatre objectifs principaux sont :

- Décrire la dynamique des paramètres biogéochimiques dans l'estuaire de la Charente et apporter des éléments d'information sur la nature du réseau trophique en relation avec les activités conchylicoles dans la baie de Marennes-Oléron,
- rechercher les conséquences potentielles du réchauffement climatique et des pratiques agricoles sur la communauté phytoplanctonique,
- analyser les risques potentiels de voir augmenter les événements HAB dans la baie,
- vérifier si les substances organiques dissoutes colloïdales peuvent être utilisées comme sources d'azote et/ou de phosphore par des dinoflagellés.

Stratégie d'échantillonnage

Le point de prélèvement se situe au débouché de l'estuaire interne de la Charente sur la mer près de Port des Barques (Figure 1). La station est représentative des eaux estuariennes de la façade atlantique européenne. Elle complète les réseaux d'observation de l'IFREMER en mer des pertuis et correspond à une catégorie d'eau de transition définie par la Directive Cadre Eaux (FRFT01).



Les prélèvements ont été réalisés à l'embouchure de la Charente (Fontaine Royale)

centrés sur la mi-marée descendante (flux sortant du fleuve)
prélèvements hebdomadaire

en période de vive-eau et de morte eau

2 cycles saisonniers (Eté automne Hiver printemps)

3 périodes productives (printemps, été)

Figure 1: Situation du point de prélèvement (■) et de la station REPHY: Le Cornard (▲)

Au total, 131 échantillons ont été prélevés sur lesquels 25 variables physico-chimiques et biologiques ont été mesurées (tableau 1)

Physique

- Débit
- Salinité
- Température aire
- Température eau
- pH

Substances minérales dissoutes

- Nitrite
- Nitrate
- Ammonium
- Silice
- Phosphate

Substances organiques dissoutes

- Carbone organique
- Azote organique
- Urée
- Acides aminés

Matières organiques particulaires

- Matière en suspension
- Sucres particulaires fraction soluble
- Sucres particulaires fraction insoluble
- Carbone organique particulaire
- Azote organique particulaire
- Phosphore organique particulaire
- Chlorophylle
- Phéopigments
- Protéines particulaires

Biologie

- Flore totale phytoplanctoniques
- Densité cellulaire phytoplanctonique
- Densité cellulaire bactérienne

Tableau 1 : Listes de variables mesurées selon un pas hebdomadaire de 2002 à 2004 et d'avril à octobre 2005

Avancé des travaux en 2008

Acquisition de résultats et validation

En 2008 l'acquisition de nouveau matériel de détection, la mise à niveau du système analytique des sels nutritifs ont permis de procéder à une partie des analyses restantes et à avancer la validation des résultats acquis.

- acquisition d'un spectrophotomètre d'absorption moléculaire (dosage des protéines particulières et des sucres particuliers fraction soluble et insolubles)
- remise à niveau de l'analyseur des sels nutritifs
- mise en service de l'analyse de l'ammonium par détection en fluorescence

Création d'une base de données

Une banque de données est en fin de construction à partir des résultats validés, elle contient :

5200 résultats de chimie – physique

56 652 845 résultats de cellules phytoplanctoniques.

Les données de la flore phytoplanctonique ont été rangées en Classes, Ordres, Familles, Genres Espèces (tableau 2). La validation du classement taxonomique est en cours de validation

Rangement taxonomique du phytoplancton, compté et identifié

Niveau de rangement	n
Classe	10
Ordre	14
Famille	38
Genre	73
Espèce	139

Tableau 2 : bilan du rangement des cellules phytoplanctoniques

Formulation de premiers constats, effectués à partir des résultats validés

- Les eaux de l'estuaire de la Charente constituent pour la baie Marennes-Oléron une source de matière organique particulaire (MOP) importante correspondant au lessivage des sédiments de l'estran (Diatomées pennées et matériel détritique), sous l'effet du courant descendant, dont la force dépend à la fois des courants de marées et du débit du fleuve. La MOP d'origine purement fluviale semble peut contribuer aux apports. En revanche, de la MOP d'origine terrestre peut alimenter la baie en raison du lessivage de la partie la plus élevée du schorre lorsque des marées à fort coefficient de marée sont associées à des crues. La remise en suspension des sédiments par la marée, le vent et la houle exerce une influence importante sur le réseau trophique et conditionne en partie la capacité de support de la baie de Marennes-Oléron pour la conchyliculture. La lumière étant le premier facteur limitant de la production primaire, l'alternance vive-eau/morte-eau (marée) et la saison (vent) influencent directement les équilibres entre production primaire pélagique (phytoplancton) production primaire benthique (microphytobenthos). A la différence de la matière organique particulaire dont l'origine est essentiellement estuarienne et marine, la matière organique dissoute ($MOD < 0.2 \mu m$) présente une composante nettement fluviale. Les rapports C:N, N:P et C:P dans les MODU montrent que la MOD d'origine fluviale est déficitaire en azote et en phosphore par rapport à celle d'origine marine.

- Les sels nutritifs, jamais épuisés dans l'eau, ne constituent pas le premier facteur limitant de la production primaire. Les rapports entre concentrations de sels nutritifs, en comparaison avec les rapports théoriques dans le phytoplancton, classent le phosphate (SRP) comme premier nutriment limitant potentiel de la production phytoplanctonique devant les silicates puis l'azote inorganique dissous (DIN). Durant les dernières décennies, il y eu passage de la limitation potentielle par le DIN à celle par le SRP parce que les stations d'épuration, d'où proviennent principalement les SRP, ont amélioré leurs capacités de traitement. En revanche, l'utilisation sur le bassin versant de fertilisants azotés n'a pas diminué. Concernant les pratiques agricoles, le remplacement partiel et progressif des nitrates par l'urée fait apparaître cette molécule organique comme une nouvelle substance potentiellement eutrophisante.

- L'été caniculaire de 2003 qui correspondait à une anomalie climatique a été comparé aux 2 autres étés 2004 et 2005. En 2003, la température médiane de l'eau était significativement plus élevée de 3°C. L'été 2003 était caractérisé par une baisse significative des concentrations de phosphates et de silicates en même temps qu'une hausse des concentrations de chlorophylle a, traduisant un accroissement de la production primaire pélagique. Le phytoplancton a probablement bénéficié d'une meilleure pénétration de la lumière en raison de l'influence moindre de la remise en suspension par le vent et la houle. En 2003, les filtreurs ont théoriquement profité d'une composante planctonique plus forte et d'une composante détritique plus faible dans leur bol alimentaire, favorisant à priori leur croissance. En extrapolant les résultats de 2003, on peut poser l'hypothèse que le réchauffement climatique pourrait, au moins dans un premier temps favoriser la croissance des huîtres et donc la production conchylicole.

- La flore phytoplanctonique inventoriée à la station estuarienne comporte 8 espèces dites «HAB» pouvant, si elles émergeaient dans les taxons dominants, donner lieu à des problèmes sanitaires dans la consommation des coquillages et des perturbations dans le réseau trophique. Les conditions environnementales des eaux littorales, influencées notamment par le climat et les activités sur le bassin versant, pourraient évoluer dans un sens favorable aux dinoflagellés dont font partie 3 des espèces HAB identifiées dans la baie.

Actions 2008 mises en place et ou réalisées à partir de cette étude

Action 1 (analyse chimiques réalisées et validées, Fluo 3D en cours)

Matière Organique Dissoute de la Charente, variabilité saisonnière et caractérisation par fluorescence 3D

Action 2 (analyses chimiques réalisées, validation en cours premiers constats)

Variabilité et effet des apports de la Charente, en azote organique dissous sous forme d'urée

Action 3 (en cours)

Influence des apports de la Charente en matière organique dissoute sur la complexation des métaux

Action 4 (nouveau, phase de mise en place)

Apports océaniques en substances dissoutes dans le bassin de Marennes Oléron

Action 5 (en cours de validation et d'interprétation)

Variabilité de la structure des communautés naturelles phytoplanctoniques à l'embouchure de la Charente en fonction de la fluctuation environnementale

Action 6 (en cours de finalisation)

Mise place et validation d'une procédure analytique des sels nutritifs en milieu estuarien

Action 7 (en cours)

Mise place et validation d'une procédure analytique du carbone et de l'azote organique dissous en milieu estuarien

Action 8 (réalisée, en phase d'interprétation, premiers résultats présentés à ASLO)

Influence des apports organiques dissous de la charente sur différentes espèces du dinoflagellé marin Alexandrium

Action 1 (analyse chimiques réalisées et validées, Fluo 3D en cours)

Matière Organique Dissoute de la Charente, variabilité saisonnière et caractérisation par fluorescence 3D

Questions spécifiques de l'action :

- Y a-t-il une variabilité saisonnière de la matière organique dissoute terrigène de la Charente?
- Cette variabilité a-t-elle des conséquences sur le phytoplancton?

La matière organique dissoute (MOD) renferme un spectre très large de molécules qui va de l'urée aux colloïdes de poids moléculaires très élevés (10^6 Dalton). La grande hétérogénéité de ce compartiment rend son étude difficile et impose des choix dans l'approche méthodologique. L'ultrafiltration de l'eau préfiltrée sur $0.2 \mu\text{m}$ permet de concentrer la matière organique dissoute jusqu'à rendre les concentrations en substances inorganiques (DIN et SRP) négligeables dans les analyses d'azote et de phosphore. Les résultats obtenus dans les Matières Organiques Dissoutes Ultrafiltrées (MODU) permettent donc une analyse plus fine des proportions en C, N et P de ce compartiment au long du gradient de salinité.

En milieu estuarien, la MOD a pour origines principales les eaux fluviales, les eaux marines et la production *in situ*. La MOD produite *in situ* provient surtout de la dégradation par les bactéries de la matière organique particulaire (Raymond et al. 2001b) et de l'excrétion par le phytoplancton (Myklestad et al. 1989).

Dans cette étude, les concentrations de carbone organique dissous (DOC) ont une valeur médiane nettement supérieure à celle du carbone organique particulaire (POC). Même si le DOC

présente des variations saisonnières très significatives similaires au POC (Planche 4), les deux paramètres ne sont pas corrélés.

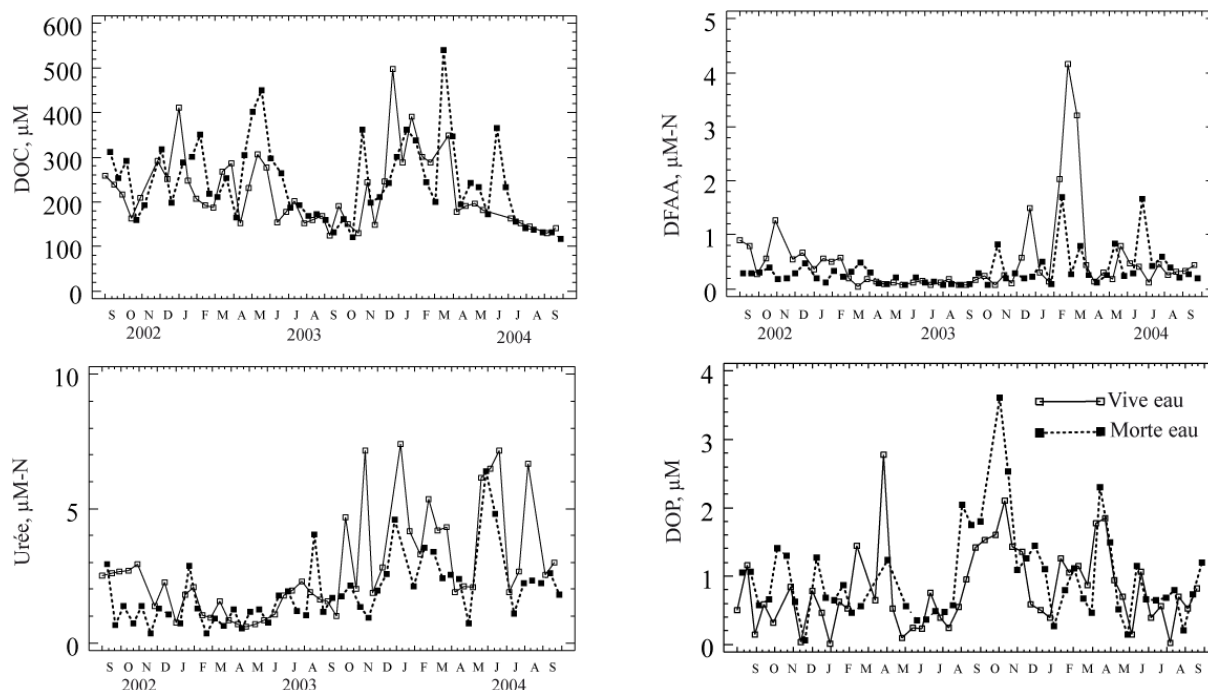


Planche 4: Evolutions des concentrations en carbone organique dissous (DOC), en phosphore organique dissous (DOP), en urée et en acides aminés libres dissous (DFAA) dans les eaux du bas estuaire de la Charente de septembre 2002 à septembre 2004.

L'alternance des marées de vive eau et de morte eau n'entraîne pas de variations significatives dans les concentrations de DOC. En revanche le DOC est corrélé positivement avec le débit du fleuve et les nitrates. A l'opposé, le DOC présente une forte corrélation négative avec la température, la salinité et la Chlorophylle. Le comportement du DOC peut donc être considéré comme inverse de celui du POC, même si ce dernier présente aussi une corrélation significative avec le débit.

Ces résultats sont cohérents avec ceux mesurés en parallèle par Auguet et al. (2005) au long du gradient de salinité de l'estuaire de la Charente. Les concentrations présentent une amplitude similaire à celles mesurées dans l'estuaire du Mississippi (Wang et al. 2004), du Delaware (Sharp et al. 1982, Harvey & Mannino 2001) et de Galveston (Guo et al. 2003). L'absence de corrélation avec le coefficient de marée et avec le POC mais une corrélation forte avec le débit du fleuve indiquent que le DOC a une origine principalement fluviale. Le comportement quasi conservatif du DOC au long du gradient de salinité est aussi observé par Auguet et al. (2005) dans l'estuaire de la Charente et dans les estuaires américains cités (voir auteurs correspondants).

Les concentrations d'acides aminés libres dissous (DFAA) sont restées pour la plupart inférieures à $0.5 \mu\text{M}$ avec des pics dépassant $2 \mu\text{M-N}$ en fin d'hiver 2003-2004 (Planche 4). Les concentrations de DFAA sont significativement plus élevées durant le deuxième cycle annuel d'observations (Planche 4). Les acides DFAA présentent un profil de corrélations proche de celui du DOC avec toutefois une significativité moindre dans les relations. Les DFAA montrent leurs plus fortes corrélations avec les phosphates et l'ammonium.

Les acides aminés, qu'ils soient libres (DFAA) ou combinés (DCAA) constituent une des principales sources de DON pour les bactéries (Wheeler & Kirchman 1986, Middelburg & Nieuwenhuize 2000).

Le rapport C:N dans les acides aminés (3.2) étant plus faible que celui dans les bactéries marines (4 à 7), les bactéries éliminent l'azote excédentaire sous forme d'urée (Jørgensen et al. 1999).

Action 2 (analyses chimiques réalisées, validation en cours premiers constats)

Variabilité et effet des apports de la Charente, en azote organique dissous sous forme d'urée

Questions spécifiques :

- Les apports saisonniers de la charente, en azote organique dissous sous forme d'urée, ont-ils une influence sur la structure des communautés phytoplanctoniques observées?
- Les apports en urée influencent-ils le rapport diatomées-dinoflagellés?
- Y a-t-il une relation avec l'utilisation d'urée comme engrais azoté?

Les concentrations d'urée mesurées dans cette étude sont d'un niveau équivalent à celles mesurées par Auguet et al. (2005) au long du gradient de salinité de l'estuaire. Les valeurs médianes sont cependant comparables aux concentrations les plus élevées reportées dans différents environnements côtiers (Bronk 2002, Jørgensen et al. 2006). Cette variable ne présente pas de caractère conservatif, ni de variations saisonnières, ceci pouvant s'expliquer par la multiplicité des sources de production et de consommation. L'urée est avec l'ammonium un produit de dégradation de la matière organique par les bactéries (Berman et al. 1999). Elle est aussi produite *in situ* par le zooplancton, les poissons et les microhétérotrophes avec des taux de régénération qui culminent en été (L'Helguen et al. 2005).

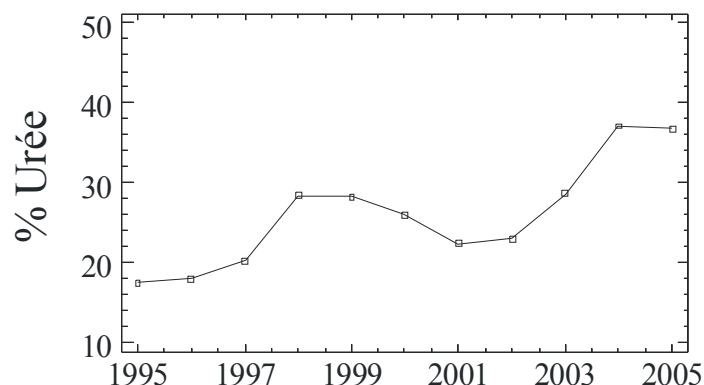


Figure 10: Evolution de la part en Urée dans les engrais azotés commercialisés en Charente et Charente-Maritime de 1995 à 2005 (D'après UNIFA, communication personnelle).

Les mammifères éliminant l'azote sous forme d'urée, les stations d'épuration et les rejets d'élevages constituent des sources anthropiques importantes pour les estuaires. La corrélation entre urée et ammonium peut indiquer tout aussi bien une dégradation *in situ* de la MOD (acides aminés) ou l'influence des rejets de stations d'épuration. L'urée est aussi de plus en plus utilisée comme source d'engrais azoté pour remplacer les nitrates, ces derniers étant facilement lessivés par les précipitations (Glibert et al. 2006). Des pics d'urée dépassant 20 $\mu\text{M-N}$ ont été mesurés dans des cours d'eau soumis à l'influence d'activités agricoles intensives (Glibert et al. 2005).

L'augmentation des concentrations d'urée dans l'estuaire de la Charente entre 2002 et 2005 ne peut être assimilée à une tendance. Mais il est difficile de ne pas faire le parallèle entre cette augmentation et celle de la part en urée dans les engrais azotés commercialisés en Charente et Charente-Maritime de 1995 à 2005. L'urée présentant moins de pertes par lessivage que les nitrates, son utilisation comme engrais a été multipliée par 100 dans le monde durant les 40 dernières années

(Glibert et al. 2006) L'urée est donc une substance à surveiller dans les eaux littorales pour les années à venir.

Action 5 (en cours de validation et d'interprétation)

Variabilité de la structure des communautés naturelles phytoplanctoniques à l'embouchure de la Charente en fonction de la fluctuation environnementale

L'émergence des dinoflagellés n'est pas simplement expliquée par une limitation des Diatomées par les silicates (Bode et al 2005, Collos et al. en prep)

Sensibilité de l'écosystème « Marennes-Oléron » aux événements HAB.

Les blooms de dinoflagellés se développent principalement dans des eaux du large qui présentent une tendance à la stratification haline dans le cas des panaches fluviaux et/ou thermique à l'extérieur de la zone d'influence des marées. Les eaux côtières situées au nord du pertuis Breton (Figure 1) peuvent contenir des quantités importantes d'espèces HAB dont l'origine est la fertilisation par la Loire entre autres sources. Selon la courantologie, ces eaux peuvent exceptionnellement rentrer en baie de Marennes-Oléron pour provoquer des événements HAB. Au sud de la baie de Marennes-Oléron, les eaux issues du panache de la Gironde peuvent entrer par le pertuis de Maumusson et entraîner avec elles des biomasses importantes d'espèces HAB (Mireille). En dehors de ces rares importations directes d'eaux riches en espèces HAB, le risque pour la conchyliculture de Marennes-Oléron repose sur l'évolution de la production primaire dans la baie elle-même. La faible profondeur de la baie et l'action de la marée et des vents entraîne un brassage important qui est plus favorable aux diatomées qu'aux dinoflagellés.

Réchauffement climatique

Le réchauffement climatique pourrait entraîner des changements dans la structure de la communauté phytoplanctonique. Les dinoflagellés ont plutôt tendance à se développer en période chaude (mai à août) alors que les Diatomées se distribuent sur l'ensemble de la saison (Gailhard et al. 2002). L'augmentation de température, associée à des conditions accrues de stabilité de la colonne d'eau, pourrait donc favoriser la prolifération des dinoflagellés (Edwards et al. 2006, Cloern et al. 2005), tout comme celle des Diatomées pélagiques par rapport aux Diatomées benthiques. Le réseau REPHY indique la présence d'espèces HAB dans les eaux de la baie de Marennes-Oléron mais cet écosystème a jusqu'ici été peu touché par des efflorescences de phytoplancton nuisibles. Cependant, l'hypothèse que le réchauffement climatique pourrait conduire au développement d'épisodes HAB dans la baie dans les décennies à venir est à considérer. De plus, les effets du réchauffement climatique pourraient rentrer en synergie avec ceux entraînés par les apports du bassin versant (Edwards et al. 2006).

Activité sur le bassin versant

La baisse des apports d'eaux de la Charente dans la baie enregistrée jusqu'alors provient essentiellement de l'augmentation des captages pour l'agriculture. Le rapport du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du Climat (GIEC 2001) prévoit une augmentation des précipitations moyennes mondiales avec des précipitations plus intenses sur un grand nombre de régions de l'hémisphère nord. Cette conséquence du réchauffement climatique pourrait au mieux atténuer les effets de la demande en eau toujours croissante en France. Si des changements rapides et drastiques n'interviennent pas dans les pratiques agricoles, l'utilisation d'engrais azotés et phosphorés devrait encore augmenter dans les prochaines décennies (Tilman et al. 2001), accroissant encore le déficit en silicates par rapports aux autres nutriments.

La succession Diatomées/dinoflagellés observée dans les eaux estuariennes de la Charente ne s'explique pas par l'épuisement des silicates dans l'eau. Mais les apports disproportionnés en azote, phosphore et silicium devraient de plus en plus influencer la structure de la communauté phytoplanctonique au profit des dinoflagellés. L'utilisation de plus en plus fréquente de l'urée comme engrais azoté en remplacement des nitrates constitue aussi un facteur pouvant influencer la composition du phytoplancton au profit des dinoflagellés.

Action 6 (première phase finalisée deuxième étape en cours)

Mise place et validation d'une procédure analytique des sels nutritifs en milieu estuarien

Les financements obtenus dans le cadre du CPER ont permis une remise à niveau importante du système analytique des sels nutritifs. Cet ensemble d'analyse a pu être doté de détecteurs de dernière génération plus fiables et beaucoup plus sensibles, permettant une avancé qualitative et quantitative importante dans la détermination du nitrite, du nitrate de l'urée, de la silice et du phosphore. La détection colorimétrique de l'ammonium a été remplacé par la mesure en fluorescence permettant ainsi de mettre cette chaîne analytique au normes nationales et internationales.

Cet ensemble analytique a pu être mis en place et validé avec le concours d'un étudiant de Master 2 de l'Université de Poitiers (Chimie analytique et démarche qualité). Cet étudiant durant les 6 mois de son stage, a eu en charge la validation et la mise en place d'une démarche qualité appliquée à l'analyse des sels nutritifs en eaux côtières et estuarienne. Un rapport de stage de fin d'études ainsi qu'une soutenance devant un jury universitaire ont permis d'évaluer ce travail.

Action 7 (en cours)

Mise place et validation d'une procédure analytique du carbone et de l'azote organique dissous en milieu estuarien

Le LER/PC est doté d'un analyseur simultané de carbone et d'azote organique dissous, lui conférant une particularité national. Le financement CPER contribue à la mise en place d'une procédure de validation de ce système. Cette procédure est enrichie par la participation à un atelier international animé par Jonathan Sharp, Professor of Oceanography College of Marine and Earth Studies University of Delaware (USA).

Action 8 (réalisée, en phase d'interprétation, premiers résultats présentés à ASLO)

Influence de la salinité, de la matière organique extraite de la Charente et de la turbidité sur l'activité allélopathique du dinoflagellés marin *Alexandrium*.

Action réalisée en collaboration avec une équipe Suédoise de l'université de Kalmar

Question spécifique de cette action :

- Les apports organiques dissous de la Charente ont-ils un effet sur l'activité du dinoflagellé toxique *Alexandrium*?

Certaines espèces phytoplanctoniques, produisent des substances ayant des effets négatifs (toxiques) sur des compétiteurs ou des prédateurs. Ainsi la compétition entre organismes pourrait aussi induire une activité allélopathique qui peut être définie comme un effet d'un organisme sur un autre, par le biais de composés chimiques ou biochimiques libérés dans l'environnement. Ce processus pourrait permettre à certaines espèces d'être dominantes notamment en ce qui concerne les espèces impliquée dans les efflorescences toxiques des eaux côtières.

L'étude des interactions allélopathiques ne peut pas être détachée de celle des réseaux trophiques car (1) si les composés toxiques ont un effet contre les compétiteurs ou les prédateurs, c'est bien l'acquisition des ressources, par les algues ou par leurs prédateurs, qui est en jeu, et (2) les interactions directes et indirectes, propagées au sein des réseaux trophiques et résultant de la compétition et de la prédation entre les espèces composant les communautés, sont susceptibles de contrôler des algues toxiques et, de fait, le développement d'efflorescences algales.

Les dinoflagellés marins *Alexandrium minutum*, *Alexandrium catenella* et *Alexandrium tamarense* produisent des substances ayant un effet négatif sur les compétiteurs. La présence de ces trois espèces de dinoflagellés est souvent observée dans des eaux côtières à la salinité fluctuante et caractérisées par une composition complexe en matière organique dissoute et particulaire.

L'effet de ces indicateurs du réseau trophique a été testé sur l'activité allélopathique (AC) des ces 3 dinoflagellés. L'impacte de trois salinités différentes (28, 32, 38) et de 4 concentrats de matière organique dissoute de la charente, obtenus par ultrafiltration tangentielle, ont été mesuré dans des tests en culture. Quelque soit la salinité, la croissance des trois espèces d'*Alexandrium* était constante alors que l'activité allélopathique variait de 20 à 25 %. L'activité allélopathique d'*Alexandrium minutum* augmente à faible salinité à l'inverse d'*Alexandrium catenella*. La matière organique dissoute de morte-eau favorise l'activité allélopathe de deux des espèces d'*Alexandrium* étudiées. Les résultats montrent une influence chimique du milieu sur l'adaptation physiologique des espèces étudiées.

Collaborations entreprises au travers des activités DDPC



Edith Parlanti
Institut des Sciences Moléculaires
UMR 5255 CIRS
Laboratoire de Physico- et Toxicochimie de
l'Environnement (LPTC)



Sylvie DERENNE
Biogéochimie et écologie des milieux continentaux
BIOGÉOCHIMIE ET ÉCOLOGIE DES MILIEUX CONTINENTAUX
(BIOEMCO) - UMR 7618 UMR_A 1122



Helene BALMANN
LABORATOIRE DE GÉNIE CHIMIQUE
Toulouse



**Jean Pascal Berge
STAM**



**C. Legrand
A. Weissbach
M. Rudström**
Marine Ecology Group



**Stephane Mounier
Cedric Garnier
Veronique Lenoble**

Laboratoire FROTEE, Equipe CAPTE
Chimie Analytique et Processus de Transferts dans l'Environnement

Participants

LER/PC

C. Béchemin, chercheur Ifremer (LER/PC La Rochelle)

C. Vérité, technicienne de laboratoire d'analyses chimiques, Ifremer (LER/PC La Rochelle)

Hors LER/PC

P. Souchu, chercheur Ifremer (LER/MPL Nantes)

C. Arnaud, technicien CNRS UMS

Collaboration internationale

Catherine Legrand, Professeur associé Université de Kalmar (Suède)

Etudiants encadrés

Benjamin Cochard

Etudiant en Master 2, Université de Poitiers (Chimie analytique et démarche qualité).

Stage de 6 mois

Astrid Weissbach

Etudiante en Thèse (PHD), Université de Kalmar (Suède)

Maria Rudström,

Etudiante en Master à Université de Kalmar (Suède)

Diffusion des premiers résultats

Colloque National (membre du conseil scientifique organisateur du colloque)

Colloque Matières Organiques et Environnement

(25-29 janvier 2009, Sainte Maxime –Maxime France)

Présentation aux membres du comité scientifique du colloque dans le cadre de biodiversité et matière organique

Contacts: reseau-mo@grignon.inra.fr
www.inra.fr/reseau_matières_organiques

Première circulaire

Matières Organiques et Environnement

Sainte Maxime (83)
18-21 janvier 2009

Comité scientifique

Christian Béchemin, IFRBMER La Rochelle, Laboratoire Environnement, Ressources des Petites Charentes
 Pierre Baniol, INRA Versailles-Grignon, UMR Environnement et grandes cultures
 Laetitia Bernard, IRD Montpellier, UR Systèmes d'écovégétation et biodiversité
 Delphine Denier, INRA Champenoux, Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers
 Marie-Françoise Dirsa, INRA Versailles-Grignon, UMR Biogéochimie et écologie de systèmes complexes
 Jérôme Collet, INRA ENSIA Nancy, Laboratoire sols et environnement
 Yves Duval, INRA Montpellier, UMR Sap-Agro Biogéochimie du Sol et de la Rhizosphère
 Pierre-François Fayolle, INRA Grignon, UMR Ecologie et gestion des ressources minérales et énergétiques
 Jérôme Jacob, INRA Institut des Sciences de la Terre d'Orléans
 Clotilde Migeot, Comagref, Groupement de Lyon, Laboratoire des Métopolluants Organiques
 Edith Parfent, CNRS, Université Bordeaux 1, UMR S225, ISM, Laboratoire de Physicochimie de l'environnement
 Claude Rodier, Université de Poitiers, UMR CNRS 6614, Laboratoire de synthèse et d'activité des substances naturelles

Organisé par le Réseau Matières Organiques

Objectifs

Initié en 2004 par les Départements "Environnement et Agronomie" (EA) et "Ecologie des Forêts, Prairies et Milieux Aquatiques" (EPPA) de l'INRA, le « Réseau Matières Organiques » vise à améliorer la coordination et les échanges entre tous les chercheurs des différents organismes et Universités en France sur le thème des matières organiques. Le Réseau Matières Organiques travaille actuellement à l'organisation d'un nouveau colloque sur les matières organiques en relation avec les questions environnementales actuelles.

Les objectifs principaux de ce second séminaire sont de réunir les différents communautés travaillant sur les Matières Organiques et leur permettre de présenter leurs résultats scientifiques récents plaçant les MO au cœur des problématiques environnementales actuelles.

Une conférence en invitation introduira chacune de ces différentes sessions, et sera suivie de 3 communications orales + 30 de questions. Deux heures par session seront consacrées aux posters. Ceux-ci resteront néanmoins affichés pendant toute la durée du séminaire.

Les communications pourront concerner les matières organiques présentes dans différents milieux (eaux, sédiments, air, sols...) qui sont étudiés en relation avec les questions environnementales.

Date et lieu du colloque

Du 18 janvier en soirée jusqu'au 21 janvier 2009
 Hôtel « Les jardins de Sainte Maxime », Sainte Maxime (Var)
 - à 26 km de St-Raphaël (Gare)
 - à 15 km de St-Tropez

Organisation

Le Séminaire sera organisé autour de 4 sessions par grande question environnementale :

Session 1 : Les changements globaux
 > MO et changements climatiques passés et futurs, effet de serre, action de l'homme, réchauffement climatique, changement des pratiques, dynamique des MO, stabilisation, dégradation...

Session 2 : La biodiversité
 > microorganismes, macrofaune, végétaux, plancton, allelopathie, mixotrophie, osmotrophie, structure des communautés... Marqueurs et indicateurs environnementaux.

Session 3 : La pollution
 > les contaminants dans les sols et les eaux, les milieux anthropisés. Réactivité, biodisponibilité, rétention, atténuation naturelle...

Session 4 : Les déchets
 > traitement (eaux et déchets solides), stockage, atténuation naturelle...

Calendrier

4 novembre 2008 : date limite pour l'envoi des résumés

www.inra.fr/reseau_matières_organiques

Colloque international Présentation
 ASLO Aquatic Sciences Meeting 2009
 (25-30 January 2009 Centre de Congrès Acropolis Nice, France)

Factors affecting allelopathic activity in the dinoflagellate *Alexandrium* salinity, high molecular weight (HMW) concentrates of seawater and turbidity



Catherine Legrand^a, C. Béchemin^b, M. Rudström^a, C. Vêrité^b, A. Weissbach^a
^a Marine Science Center, Univ. Kalmar, Sweden, ^b LER/PC, IFREMER, France

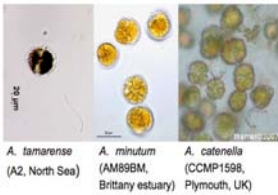
Background and objective

The dinoflagellates *Alexandrium minutum*, *A. catenella* and *A. tamarense* produce bioactive substances, which can be fatal to humans through contaminated shellfish (Paralytic Shellfish Toxins) or detrimental to competitors (allelochemicals). These dinoflagellates bloom in coastal areas, estuaries, lagoons, with changing salinity regimes and chemically complex combinations of dissolved organic matter (DOM) and suspended particles. DOM has a general positive impact on *Alexandrium*, but it is unclear whether DOM can affect the allelopathic activity of *Alexandrium*, hence its competitiveness against other phytoplankton. **We tested the effect of these highly dynamic indicators on the allelopathic activity (AC) of *Alexandrium* spp.**

Conclusions

- Allelopathic activity is regulated as a physiological adaptation to *Alexandrium* spp. chemical surroundings.
- Low salinity affected greatly *A. minutum* AC indicating that allelopathy may play a significant role in the eurythermal capacity of this species.
- *A. catenella* was more allelopathic at high salinity, which can confer a competitive advantage and favor bloom intensity in confined areas.
- Ambient concentrations of HMW-DOM impacted the AC of *A. tamarense* and *A. catenella*, suggesting that HMW-DOM could act as triggering factors.
- Allelopathy (interference competition) is reduced in turbid waters.

Methods

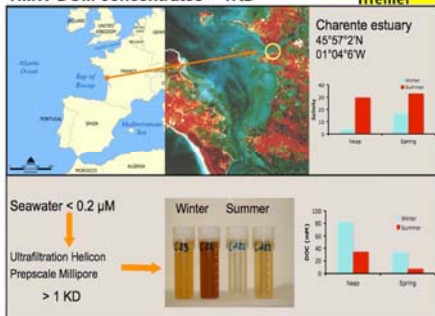


Cultures were grown in K-medium at salinities 28, 32 and 38 for 2 weeks under T = 18 °C, L:D = 16: 8, and E = 90 µmol m⁻² s⁻¹

Allelopathic activity (AC) of *Alexandrium* spp. was measured with a dose response assay using *Alexandrium* cultures (donor) and the flagellate *Rhodomonas salina* (target) after 3 h exposure. AC of *Alexandrium* was measured in growing cells adapted to various salinities for 2 weeks, after 3 days exposure to HMW concentrates and over changing turbidity.



HMW-DOM concentrates > 1KD

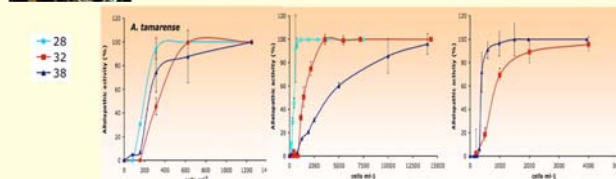


Changing turbidity was simulated by changing the content in suspended particles (mostly sand, diatoms frustules, fecal pellets) in < 200 µm coastal seawater. *Alexandrium minutum* cells were mixed with a gradient of this particle -suspension for 3 days before AC was measured.

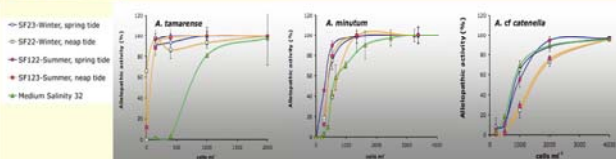
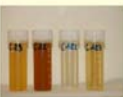
Results



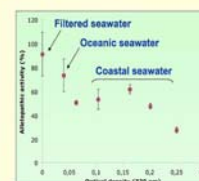
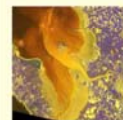
Over the salinity range (28-38), growth rates were constant but AC varied 20- 50%. *A. tamarense* and *A. minutum* AC increased at low salinity while the opposite was found in *A. catenella*.



HMW-DOM had a strong effect on *A. tamarense* AC and no effect on *A. minutum*. HMW-DOM isolated during neap tides affected negatively the AC of *A. catenella* (t-test, p<0.5).



Turbidity (suspended particles) affected negatively AC in *A. tamarense* indicating surface adhesion of active metabolites.



Acknowledgments

This study was funded by the Faculty of Natural Sciences and Technology, Univ. Kalmar (Sweden), the Region Poitou-Charentes (CPER 2008, France) and IFREMER (ALTOX, DDPC programmes and the LER/PC technical resources, France). Credits for the photographs of *Alexandrium minutum*: I. Yang, U. Tillmann (AWI, Germany); Charente estuary: SPOTIMAGE 2000

Colloque international

ASLO Aquatic Sciences Meeting 2009

(25-30 January 2009 Centre de Congrès Acropolis Nice, France)



GRAZING CONTROLS THE BALANCE BETWEEN AUTOTROPHIC AND NON-AUTOTROPHIC CARBON ACQUISITION BY ALEXANDRIUM CATENELLA



Ifremer

Y. Collos, C. Jauzein, M. Laabir, A. Vaquer, C. Béchemin, A. Pastoureaud

Ecosystèmes Lagunaires (UMR 5119 CNRS), Université Montpellier 2, France

Laboratoire LER/Pertuis Charentais, Ifremer, L'Houmeau, France

Laboratoire LER/Languedoc-Roussillon, Ifremer, Sète, France

INTRODUCTION

The toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* has been reported to bloom in various coastal zones of the world ocean. In certain areas, it can form quasi-monospecific blooms. A paradox of such blooms is that while exhibiting rather low growth rates, *Alexandrium catenella* still becomes periodically dominant.

A competitive advantage of this species may be provided by the ability of *A. catenella* cells to use organic matter as a source of carbon or nitrogen. Comparisons of N based gross growth rates and dissolved inorganic nitrogen (DIN) and urea uptake rates (Collos et al. 2007) point out to a variable but occasionally important deficit in N that can only be explained by utilization of organic matter. Indirect evidence from isotope dilution experiments (Collos et al. 2006) also indicate important exchanges of dissolved organic nitrogen (DON) between cells of *A. catenella* and the culture medium. This DON also necessarily contains carbon atoms.

Here we attempt to compare inorganic carbon acquisition to increases in particulate carbon that represent total C acquisition by both autotrophic and other means such as organic matter utilization.

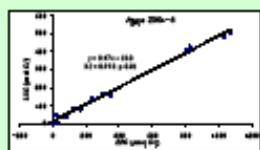
MATERIAL AND METHODS

During natural blooms of *Alexandrium catenella* in Thau lagoon (Southern France) between 2001 and 2004, dissolved inorganic carbon (DIC) uptake was measured by the ^{14}C tracer technique (Slawyk et al. 1979). In parallel, *in situ* gross and net growth rates based on particulate carbon as biomass estimates as well as grazing rates were determined over 24 h by the dilution method (Landry et al. 1998).

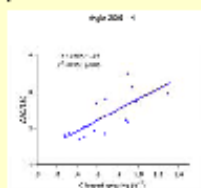
Autotrophic carbon acquisition is defined as DIC uptake and was estimated from ^{14}C incorporation in particulate matter. Non autotrophic carbon acquisition is defined as any process leading to C acquisition other than DIC, and was estimated from differences between increases in particulate carbon (PC) and estimates of autotrophic carbon acquisition. Increases in PC integrate all processes leading to carbon gain by the cells of *A. catenella*: DIC uptake, dissolved organic carbon (DOC) uptake (Legrand & Carlsson 1998, Carlsson et al. 1998), and particulate organic carbon such as cyanobacteria (Jeong et al. 2006)

RESULTS AND DISCUSSION

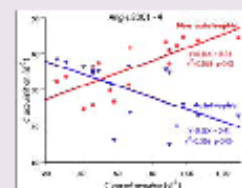
For conventional incubations over 24 h, the relationship between net carbon uptake estimated from the ^{14}C tracer technique and the increase in PC is highly significant (Fig. 1), but the slope of the regression indicates that the tracer method could on average account for only 47% of the increase in PC. The highest rates were observed in September 2003 and the lowest in October 2001. Generally, PC concentrations increased with time, but also decreased on some occasions (October 2001). Results from dilution experiments yielded a very similar relationship, but with a lower range of values.



In 5% diluted samples, the ratio of PC increases to net DIC uptake could be related to the carbon based grazing rate (Fig. 2). High values were observed in October 2001, low values in September 2003 and intermediate values in November 2001 and 2004. As grazing increased, the ratio increased indicating that non-autotrophic C assimilation became predominant.

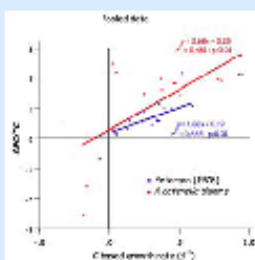


This led us to discriminate between autotrophic and non-autotrophic C acquisition as defined in methods. There were clearly different trends in both processes as a function of grazing rate (Fig. 3): as carbon-based grazing increased, autotrophic C acquisition decreased from 56% of total C acquisition down to 33% at the highest grazing rate (1.3 d⁻¹), while non autotrophic C acquisition increased (from 54% to 67% of total C acquisition).



When expressed as the ratio of PC increases to estimates of DIC uptake based on tracer methods (either ^{14}C or ^{13}C), the general trends obtained with 24 hour traditional incubations (Fig. 1) on natural populations of *A. catenella* were similar to those reported by Peterson (1978) for Cayuga Lake phytoplankton (Fig. 4). The differences were that the range of values covered was larger in our study: the carbon-based growth rate ranged from -0.18 to 0.96 d⁻¹ vs. 0.04 to 0.60 d⁻¹ in Peterson (1978). Our study also included negative growth values. Note that the isotopic method always yielded positive values (Fig. 1), even when PC decreased over the incubation period, a major drawback of the tracer method.

In Peterson's study, the ratio $\Delta\text{PC}/\Delta\text{DIC}$ did not exceed 1.2 and his overall conclusion was that the ^{14}C method overestimated net PC production. In our case, the ratio $\Delta\text{PC}/\Delta\text{DIC}$ reached a value near 2 at high growth rates (1 d⁻¹), but also exhibited negative values at negative growth rates (Fig. 3). Part of our data therefore indicates underestimation of net PC production by the ^{14}C tracer method at growth rates above approximately 0.2 d⁻¹, and overestimation below that value. The cross over point is different between both studies, being lower in our study than in Peterson's (1978). In our case, the relationship with grazing (Fig. 2) suggests that DOC is involved.



CONCLUSION

Grazing appears to closely control the balance between autotrophic and non-autotrophic processes leading to carbon acquisition by natural populations of *A. catenella*. This organism is able to lower its photosynthetic capacity when using reduced carbon compounds.

REFERENCES

- Carlsson, P., Billig, H., Balch, C., 2005. Interactions between a marine dinoflagellate (*Alexandrium catenella*) and a diatom (*Thalassiosira weissflogii*) in a mesocosm. *Marine Ecology Progress Series* 301: 1-15.
- Collos, Y., Landry, A., Vaquer, A., Landry, M., & Pastoureaud, A. 2006. Uptake and assimilation of urea by *Alexandrium catenella* during natural pulses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 333: 1-10.
- Collos, Y., Vaquer, A., Landry, M., Alouf, B., Landry, T., Pastoureaud, A., & Sire, P. 2007. Contribution of several nitrogen sources to growth of *Alexandrium catenella* during blooms in the lagoon, Southern France. *Marine Ecology Progress Series* 351: 1-10.
- Jeong, H.J., Park, S.C., Kim, C.H., Park, H.G., Ha, J.H., Jeong, E.H., Jeong, C.H., Lee, K.Y., Yeh, H.H. 2006. Feeding by red tide diatoms on the predator *Alexandrium catenella*. *Marine Ecology Progress Series* 333: 1-10.
- Landry, M. R., E. L. Strain, L. Campbell, Z. Constantinou, and M. Liu. 1998. Spatial patterns in phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the Arabian Sea during monsoon forcing. *Deep-Sea Res.* 45: 203-218.
- Legrand, C., Carlsson, P. 1998. Uptake of high-molecular weight diatoms by the dinoflagellate *Alexandrium catenella*. *Marine Ecology Progress Series* 161: 81-86.
- Peterson, B.J. 1978. Reduction uptake: its relation to net particulate carbon production. *Limnol. Oceanogr.* 23: 975-984.
- Slawyk, A., Collos, Y., Audebert, J.C. 1977. The use of the ^{14}C and ^{13}C isotopes for the simultaneous measurement of carbon and nitrogen turnover rates in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 22: 905-913.

Références citées

- Anderson DM, Glibert P, Burkholder JM (2002) Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition and consequences. *Estuaries* 25:704-726
- Auguet JC, Montanié H, Delmas D, Hartmann HJ, Huet V (2005) Dynamics of virioplankton abundance and its environmental control in the Charente estuary (France) *Microb Ecol* 50:337-349
- Berg GM, Glibert PM, Jørgensen NOG, Balode M, Purina I (2001) Variability in inorganic and organic nitrogen uptake associated with riverine nutrient inputs in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Estuaries* 24:204-214
- Berman T, Béchemin C, Maestrini SY (1999) Release of ammonium and urea from dissolved organic nitrogen in aquatic ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 16:295-302
- Brzezinski MA (1985) The Si:C:N ratio of marine diatoms: Interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J Phycol* 21:347-357
- Bronk DA (2002) Dynamics of organic nitrogen. In: Hansell DA, Carlson CA (eds) *Biogeochemistry of marine dissolved organic matter*. Academic Press, San Diego, p 153-247
- Brown MR, McCausland MA, Kowalski K (1998) The nutritional value of four microalgal strains fed to Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 165:281-293
- Bry C, Hoflack P (2004) Le bassin versant de la Charente. *Courrier de l'Environnement de l'INRA* 52:81-96
- Caraco N, Cole J (1999) Human impact on nitrate export: an analysis using major world rivers. *Ambio* 28:167-170
- Cloern J (1987) Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. *Cont Shelf Res* 7:1367-1381
- Cloern JE, Schraga TS, Lopez CB, Knowles N, Grover Labiosa R, Dugdale R (2005) Climate anomalies generate an exceptional dinoflagellate bloom in San Francisco Bay. *Geophys Res Lett* 32:L14608, doi:10.1029/2005GL023231
- Cooper SR, Brush GS (1993) A 2,500-year history of anoxia and eutrophication in Chesapeake Bay. *Estuaries* 16:617-626
- Edwards M, Johns DG, Leterme SC, Svendsen E, Richardson AJ (2006) Regional climate change and harmful algal blooms in the northeast Atlantic. *Limnol Oceanogr* 51:820-829
- Flores-Vergara C, Cordero-Esquivel B, Cerón-Ortiz AN, Arredondo-Vega BO (2004) Combined effects of temperature and diet on growth and biogeochemical composition of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) spat. *Aquac Res* 35:1131-1140
- Gailhard I, Gros P, Durbec J-P, Beliaeff B, Belin C, Nézan E, Lassus P (2002) Variability patterns of microphytoplankton communities along the French Coasts. *Mar Ecol Prog Ser* 242:39-50
- Glibert PM, Harrison J, Heil C, Seitzinger S (2006) Escalating worldwide use of urea – a global change contributing to coastal eutrophication. *Biogeochemistry* 77:441-463

- Glibert PM, Legrand C (2006) The diverse nutrient strategies of harmful algae: focus on osmotrophy. In: Ecology of harmful algae. Granéli E, Turner JT (eds), Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p 163-175
- Glibert PM, Trice TM, Michael B, Lane L (2005) Urea in the tributaries of the Chesapeake and Coastal Bays of Maryland. *Water Air Soil Poll* 160:229-243
- Guo L, Tanaka N, Schell DM, Santchi PH (2003) Nitrogen and carbon isotopic composition of high-molecular-weight dissolved organic matter in marine environments. *Mar Ecol Prog Ser* 252:51-60
- Hallegraeff G (2007) Foreword. *Harmful Algae* 6:461-464
- Harvey HR, Mannino A (2001) The chemical composition and cycling of particulate and macromolecular dissolved organic matter in temperate estuaries as revealed by molecular organic tracers. *Org Geochem* 32:527-542
- Jørgensen NOG (2006) Uptake of urea by estuarine bacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 42:227-242
- Jørgensen NOG, Kroer N, Coffin RB, Hoch MP (1999) Relations between bacterial nitrogen metabolism and growth efficiency in an estuarine and an open-water ecosystem. *Aquat Microb Ecol* 18:247-261
- L'Helguen S, Slawyk G, Le Corre P (2005) Seasonal patterns of urea regeneration by size-fractionated microheterotrophs in well-mixed temperate coastal waters. *J Plankton Res* 27:263-270
- Middelburg JJ, Nieuwenhuize J (2000) Uptake of dissolved inorganic nitrogen in turbid, tidal estuaries. *Mar Ecol Prog Ser* 192:79-88
- Myklestad S, Holm-Hansen O, Vårum KM, Volcani BE (1989) Rate of extracellular amino acids and carbohydrates from the marine diatom *Chaetoceros affinis*. *J Plankton Res* 11:763-773
- Raymond PA, Bauer JE (2001b) DOC cycling in a temperate estuary: A mass balance approach using natural ¹⁴C and ¹³C isotopes. *Limnol Oceanogr* 46:655-667
- Redfield AC, Ketchum BH, Richard FA (1963) The influence of organisms on the composition of sea water. In: Hill MH (Ed) The sea. Vol 2. The composition of sea-water comparative and descriptive oceanography. Interscience Publishers, New-York, p 26-77
- Sharp JH, Culbertson CH, Church TM (1982) The chemistry of the Delaware estuary/ General considerations. *Limnol Oceanogr* 27:1015-1028
- Tilman D, Fargione J, Wolff B, D'Antonio, Dobson A, Howarth R, Shindler D, Schlesinger WH, Simberloff, Swackhamer D (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292:281-284
- Turner RE (2002) Element ratio and aquatic food webs. *Estuaries* 25:694-703
- Wang X-C, Chen RF, Gardener GB (2004) Sources and transport of dissolved and particulate organic carbon in the Mississippi River estuary and adjacent coastal waters of the northern Gulf of Mexico. *Mar Chem* 89:241-256
- Wheeler PA, Kirchman DL (1986) Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems. *Limnol Oceanogr* 31:998-1009