



HAL
open science

RÔLE DES FACTEURS ABIOTIQUES SUR LE TAUX DE CROISSANCE D'ULVA RIGIDA DANS DEUX SITES MÉRIDIONAUX

N Barthelemy, O Serrano, F Posada, M-L de Casabianca, A Sfriso

► **To cite this version:**

N Barthelemy, O Serrano, F Posada, M-L de Casabianca, A Sfriso. RÔLE DES FACTEURS ABIOTIQUES SUR LE TAUX DE CROISSANCE D'ULVA RIGIDA DANS DEUX SITES MÉRIDIONAUX. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 2001, pp.21-28. hal-03192079

HAL Id: hal-03192079

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03192079>

Submitted on 7 Apr 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

RÔLE DES FACTEURS ABIOTIQUES SUR LE TAUX DE CROISSANCE D'*ULVA RIGIDA* DANS DEUX SITES MÉRIDIONAUX

Abiotic factors impact on Ulva rigida relative growth rate in two Southern sites

N. BARTHELEMY, O. SERRANO, F. POSADA, M-L. DE CASABIANCA*,
A. SFRISO**

* CNRS, CEFE, Station Méditerranéenne de L'Environnement Littoral, quai de la daurade, 34200 Sète, France

** Venice University, Science Ambientali, calla Santa Marta 2137, 30123, Venezia, Italia

ULVA RIGIDA
TAUX DE CROISSANCE
ETANGS DU SUD
VARIABLES ENVIRONNEMENTALES
A.C.P.

RÉSUMÉ. – Deux stations à *Ulva rigida* C. Agarth, l'une dans l'étang de Thau (Sète, France), l'autre dans la lagune de Venise (Lido, Italie), sont suivies durant une année sur le plan des facteurs environnementaux : salinité, température, lumière incidente, azote (DIN) et phosphore dissous (DRP), et sur le plan des facteurs biotiques : biomasse *in situ* et taux de croissance (RGR) des Ulves en cages. L'A.C.P. relative aux variables environnementales met en avant la liaison « salinité-température de l'eau » à Thau, et la liaison « salinité-lumière incidente » au Lido de Venise. Contrairement au schéma classique, la courbe du RGR annuel, prioritairement sous la dépendance de l'évolution thermique, est bimodale (pics printannier et automnal). Les A.C.P. des facteurs biotiques et abiotiques ajoutent la certitude qu'à Venise le taux faible de phosphates limite le pic printannier du RGR, tandis qu'à Thau le pic automnal est fortement réduit par une lumière incidente faible (conséquence des processus de dégradation estivaux). Les valeurs relativement basses du RGR ($< 10 \%d^{-1}$) sont discutées.

ULVA RIGIDA
RELATIVE GROWTH RATE
SOUTHERN LAGOONS
ENVIRONMENTAL FACTORS
P.C.A.

ABSTRACT. – Environmental factors: water salinity, temperature, incident light, dissolved inorganic nitrogen (DIN), dissolved reactive phosphorus (DRP), and biotic factors: *Ulva rigida* biomass in field and relative growth rates (RGR) in cages of the two Mediterranean stations (Chanel of the Thau lagoon, France and Venice Lido, Italy) were compared. Principal Component Analysis of environmental variables shows the linkage « salinity-temperature » in the eutrophicated Thau lagoon, and the linkage « salinity-incident light » in Venice Lido. Due to the water temperature the annual *Ulva rigida* RGR curve is bimodal (spring and autumn peaks) in contrast to the unimodal classical scheme. The PCA of biological and environmental variables underlines the DRP as the most limiting factor in spring at Venice Lido station and the incident light as a stringent limiting factor for autumn growth in the Thau lagoon.

INTRODUCTION

La Chlorophycée *Ulva rigida* C. Agardh, espèce opportuniste se développant dans des milieux eutrophisés est sujette à des blooms importants, pouvant provoquer des marées vertes (Piriou *et al.* 1989, Geertz-Hansen & Sand-Jensen 1992, Dion & le Bozec 1996, Fletcher 1996, Romero *et al.* 1996) et peut contribuer à provoquer des crises dystrophiques au moment de sa dégradation (Zaouali 1977, Sfriso *et al.* 1987, De Casabianca 1989, Pugnetti *et al.* 1992, Viaroli *et al.* 1992, 1993).

Elle est particulièrement développée dans les deux lagunes méditerranéennes de Thau et de Venise où son développement a été étudié (Sfriso 1995, Sfriso & Marcomini 1997, 1999, De Casabianca & Posada 1998). Les concentrations en sels nutritifs de ces lagunes sont supérieures à celles de la mer (Tournier *et al.* 1983) et à celles des autres étangs méditerranéens (De Casabianca *et al.* 1997a). La comparaison des deux lagunes (Tabl. I) montre un niveau d'eutrophisation plus important à Thau affecté par une activité conchylicole dominante (De Casabianca 1977, Tournier *et al.* 1983, De Casabianca 1996), tandis qu'à Venise, les acti-

Tabl. I. - Caractéristiques des variables environnementales dans les lagunes de Thau et Venise. Moyennes annuelles et extrêmes. D.I.N. (Azote Inorganique Dissous); D.R.P. (Phosphore Réactif Dissous) (Sfriso *et al.* 1989 et 1995 pour Venise; de Casabianca *et al.* 1997a pour Thau).

Main characteristics of Thau and Venice lagoons. Annual means and/or ranges. D.I.N. (Dissolved Inorganic Nitrogen); D.R.P. (Dissolved Reactif Phosphorus) (Sfriso *et al.* 1989, 1995 for Venice, de Casabianca *et al.* 1997 a for Thau).

Lagune		Thau	Venise
Latitude / Longitude		43°24 N et 3°35 E	45°22 N et 12°6 E
Profondeur (m)	Moyennes	~ 3,8	~ 1
	Extrêmes	12	5
Variations niveau (m)		+/- 0.15	+/- 1
Surface (km ²)		75	549
Renouvellement(Volume total)		1,5 mois	20 heures
Salinité (PSU)	Moyennes	36	28
	Extrêmes	29-42	25-33
Température (°C)	Moyennes	16	16
	Extrêmes	4-27	4,8-32
D.I.N. (µmol.l ⁻¹)	Moyennes	55.14	21
	Extrêmes	20,7-136,1	2-41,5
D.R.P. (µmol.l ⁻¹)	Moyennes	13,87	1,2
	Extrêmes	0,1-20,9	0,3-2,9

vités industrielles et l'urbanisation en sont prioritairement responsables (Sfriso *et al.* 1989). Un autre trait important différencie les sites : les marées lunaires au Nord de l'Adriatique ont une grande amplitude (0,6 m en moyenne) conditionnant les échanges mer-lagune (Pirazzoli 1974, Pavoni *et al.* 1992); à Thau, au contraire, ces marées sont de faible amplitude (Millet 1989) et les échanges et variations de niveau (± 15 cm) sont essentiellement dus aux vents (De Casabianca & Kepel 1999).

Dans ce travail il nous a paru intéressant d'analyser, en parallèle dans ces deux milieux, la croissance des populations d'*U.rigida*. Celles-ci étant sujettes à un arrachement précoce, l'étude sera centrée au niveau des points de pousse.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les sites de pousse sont situés à proximité de la mer où les populations d'*U.rigida* sont fixées : dans l'étang de Thau, au niveau principal du chenal de communication avec la mer, dans la lagune de Venise, près du Lido (Fig. 1).

Tous les facteurs environnementaux ont été mesurés à -1,5 m, tous les 10 jours en 1994-1995, dans les deux lagunes, avec une méthodologie comparable :

La température et la salinité sont mesurées *in situ* à l'aide de sondes électroniques de modèle WTW OXI 196, LF 196, à Thau, et HD 8705, Deta OHM, à Venise. La lumière incidente a été mesurée par photomètre dans les deux cas. Pour Venise, le photomètre est de type « Quantum-Radiometer-Photometer » (LI-Cor) portable. Pour Thau, ensoleillement journalier (J.cm⁻²), communi-

qué par la station météorologique de Fréjorgues (France). Les radiations sont exprimées en PAR (Photosynthetic Active Radiation, μ E.m⁻² s⁻¹). La formule utilisée (De Casabianca & Posada 1998) est : $I_c = [I_d/e^{k \cdot P}]$, où I_c = radiation incidente; I_d = radiation journalière; k = coefficient d'atténuation 0,5 correspondant à la cage; e : exponentiel.

Les échantillons d'eau récoltés à -1,5 m ont été filtrés sur filtre Whatman GF/C pour déterminer la quantité de phosphore dissous réactif (DRP = P-PO₄³⁻) et d'azote inorganique dissous (DIN = N-NO₂⁻ + N-NO₃⁻ + N-NH₄⁺) (DIN = N-NO₂⁻ + N-NO₃⁻ + N-NH₄⁺) selon des méthodes colorimétriques de Strickland et Parsons (1972).

La biomasse d'*U.rigida* a été prélevée mensuellement (3 réplicats) en utilisant un cadre métallique (0,125 m² × 0,25 × 0,5 m) selon la méthode des quadrats permanents (Nienhuis 1978) à -1,5 m. Les Ulves recueillies ont été rincées, séchées à 60 °C pendant 24 h et pesées; leur biomasse exprimée en kg PS.m⁻² (PS : poids sec).

Le taux de croissance relative d'*U.rigida* est mesuré à partir d'une croissance en cage : de jeunes thalles de 10 cm fixés sont prélevés et déposés dans des cages disposées à -1,5 m. Après rinçage et essorage rapide, 3 lots de 50 g d'Ulves (w_i) à Thau et 200 g à Venise sont mis en place. Les cages (50x100 cm) ont un vide de maille de 1cm. Les algues sont récoltées au bout de 7 ou 10 j, pour être à nouveau pesées (w_f). Le taux de croissance relative (R.G.R : Relative Growth Rate), exprimé en pourcentage journalier est calculé selon la formule d'Evans (1972) : $R.G.R = [(\ln(w_f/w_i)/T)] \times 100$; où w_i : poids initial (g); w_f : poids final (g); T : temps (jours).

Le traitement des données intégrant les paramètres physico-chimiques seuls (Température, Salinité, Lumière incidente, DIN et DRP à 1,5 m de profondeur) ainsi que ces mêmes variables et le R.G.R. ont été effectués par Analyse en Composante Principale (A.C.P.). D'autre part des courbes de variations saisonnières des variables physico-chimiques et biotiques ont été réalisées à partir des moyennes mensuelles.

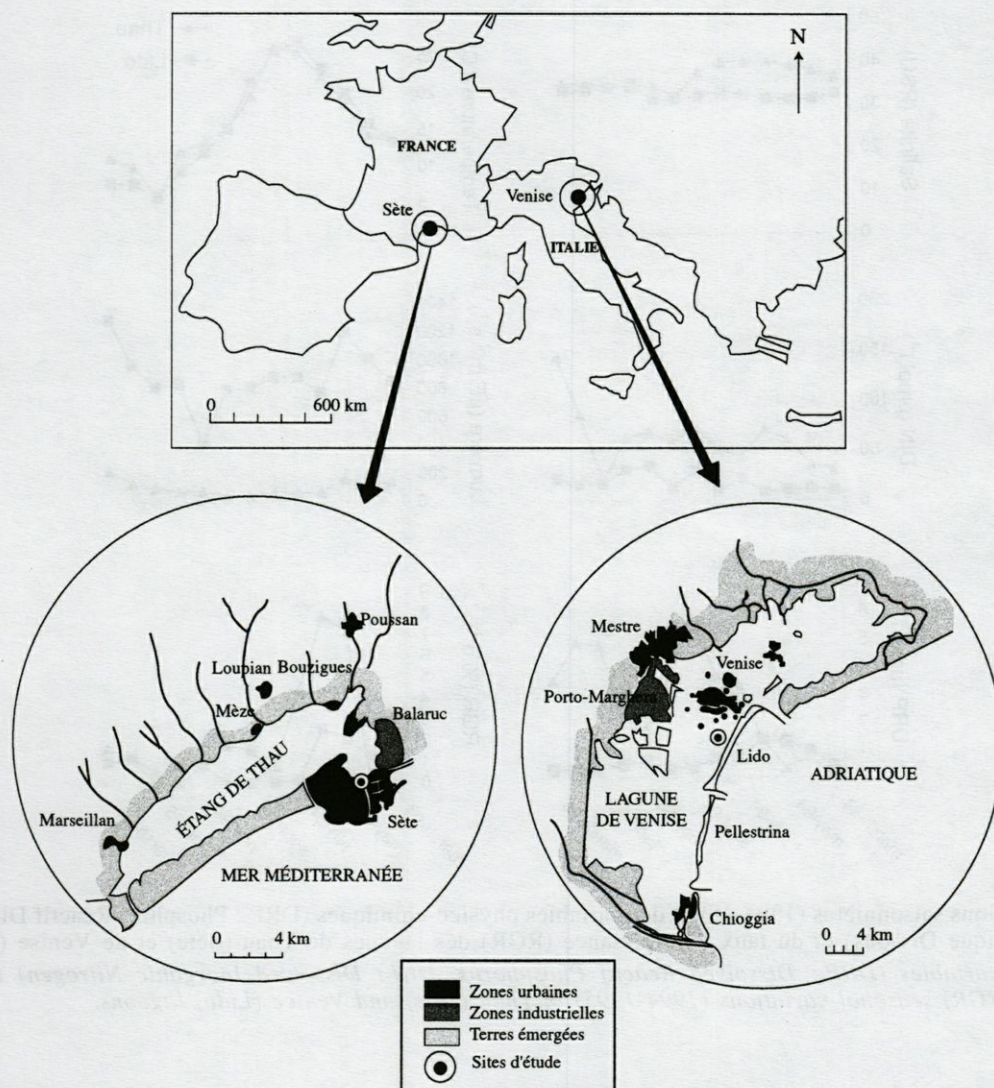


Fig. 1. – Les lagunes de Thau et de Venise. Localisation des sites d'étude (cercles).
Thau and Venice lagoons. Location of the sampling sites (circles).

RÉSULTATS

Variables environnementales

Variations saisonnières (Fig. 2).

Les températures de l'eau à Thau (Sète) et à Venise (Lido) sont voisines (avec des moyennes respectives de 16,07 °C et de 15,85 °C). Le minimum est atteint dans les 2 stations en janvier (6 °C) et le maximum en juillet (28 °C à Thau).

La lumière incidente au niveau des peuplements de la lagune de Venise (de 427 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en novembre 94 à 1300 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en mars 95) est supérieure à celle reçue dans le bassin de Thau (43 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en octobre à 227 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en mars 95).

La salinité moyenne des eaux de Thau (36,8 PSU) est supérieure à celle de la lagune de Venise (32,6 PSU). Les variations annuelles restent peu importantes dans les 2 lagunes (à Thau $\pm 8,1$ PSU et à Venise $\pm 3,7$ PSU).

La teneur moyenne en DIN du chenal de Thau ($62 \mu\text{mol.l}^{-1}$) est supérieure à celle du Lido de Venise ($17,9 \mu\text{mol.l}^{-1}$). Il en est de même pour celle des phosphates (DRP) : 2,79 $\mu\text{mol.l}^{-1}$; maximum : 5,79 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ à Thau et 0,62 $\mu\text{mol.l}^{-1}$; maximum : 1,4 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ à Venise.

Analyse en Composante Principale (Fig. 3)

A Thau, l'information portée par les axes 1 et 2 est respectivement de 34,9 et de 25,4 % (soit un total de 60,3 %). Salinité et température affectent positivement l'axe 1 (coordonnée 0,9 et 0,9) ; DIN et

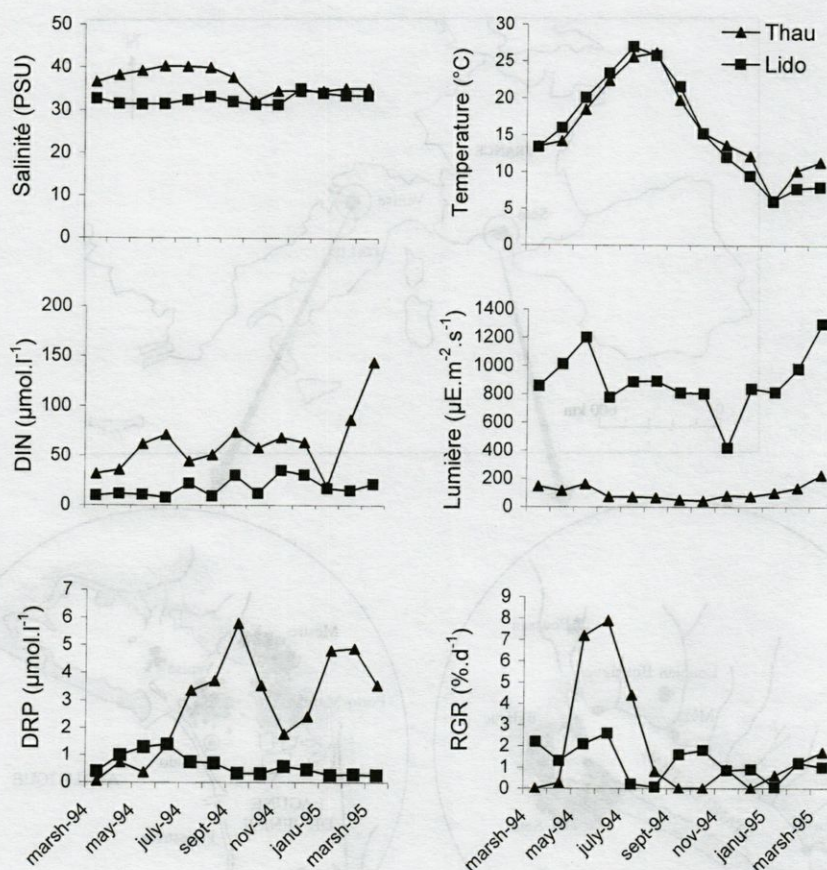


Fig. 2.- Variations saisonnières (1994-1995) des variables physico-chimiques (DRP : Phosphate Réactif Dissous, DIN : Azote Inorganique Dissous) et du taux de croissance (RGR) des lagunes de Thau (Sète) et de Venise (Lido).

Environment variables (DRP : Dissolved Reactif Phosphorus, DIN : Dissolved Inorganic Nitrogen) and relative growth rate (RGR) seasonal variations (1994-1995) in Thau (Sète) and Venice (Lido) lagoons.

DRP marquent négativement le 2^e axe (coordonnées respectives : -0,7 et -0,8). Le DIN est lié négativement avec l'axe 1 (coordonnée : -0,2). La lumière est faiblement représentée dans ce premier plan principal. Le coefficient de corrélation entre la salinité et la température est de 0,7.

Les variables hydrologiques de la station du Lido sont représentées à 56 % par le premier plan principal, le premier axe principal détient 34 % de l'information. On remarque que la salinité est bien représentée par l'axe 1 (coordonnée : 0,7). La lumière est fortement et négativement corrélée à l'axe 2 (-0,8). Dans la matrice des corrélations de ces variables la température est corrélée positivement avec le DRP ($R^2 = 0,3$), et négativement à la salinité ($R^2 = -0,4$).

Variables biotiques

Biomasse et taux de croissance

La biomasse (Fig. 4). d'*U. rigida* de la station de Thau (0,4 Kg PS.m⁻²) est nettement moins impor-

tante que celle du Lido de Venise (0,9 Kg PS.m⁻²). Le pic est atteint pour les 2 stations en juin. La biomasse diminue de juin à novembre à Thau ; à Venise on note un développement important à partir de septembre.

Le RGR moyen calculé sur l'année est de 1,2 %.j⁻¹ à Venise et de 1,9 %.j⁻¹ à Thau. Les courbes du RGR (Fig. 2) montrent de faibles valeurs (< 10 %.j⁻¹), et confirment l'existence de 2 pics équivalents (printemps et automne) à Venise et d'un pic important printanier à Thau, le second étant très peu marqué.

Analyse en Composante Principale (Fig. 5)

Dans l'ACP de Sète : 71 % de l'information est portée par les 2 premiers axes et 48,6 % par le premier. R.G.R., salinité, température et lumière sont bien représentés par l'axe 1 (coordonnées respectives = 0,6 ; 0,7 ; 0,7 ; 0,8). Le DIN est lié à l'axe 2 (coordonnée = 0,8). Le R.G.R. est corrélé à la lumière ($R^2 = 0,6$) et plus faiblement à la température ($R^2 = 0,3$).

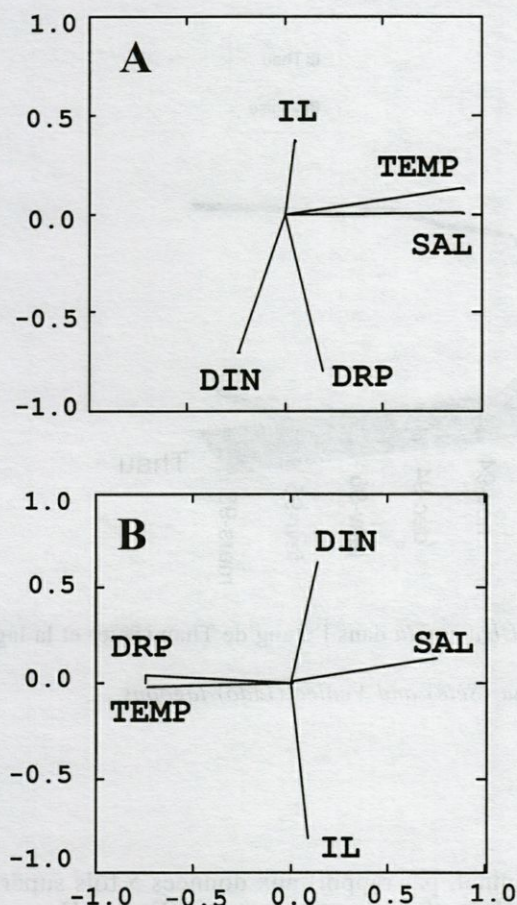


Fig. 3.— Analyses en Composantes Principales relatives aux variables environnementales : DIN (Azote Inorganique Dissous); DRP (Phosphore Réactif Dissous); IL (Lumière Incidente); SAL (Salinité); TEMP (Température) à $-1,5$ m de profondeur, dans l'étang de Thau (A) et la lagune de Venise (B).

Principal Component Analysis of main environment factors: DIN (Dissolved Inorganic Nitrogen); DRP (Dissolved Reactive Phosphorus); IL (Incident Light); SAL (Salinity); TEMP (Temperature) at $-1,5$ m depth, in the Thau (A) and Venice (B) lagoons.

Dans l'ACP du Lido : les variables étudiées sont expliquées à 28 % par le premier axe et à 21 % par le deuxième. Le R.G.R. est fortement et négativement lié à l'axe 2 (coordonnée = $-0,8$). A noter, la corrélation entre R.G.R. et DRP ($R^2 = 0,3$).

DISCUSSION

Les résultats relatifs aux variables environnementales concernent la corrélation entre salinité et température (ACP de Thau), et celle entre DRP et température (ACP de Venise). Dans l'étang de Thau qui subit un faible renouvellement d'eau, la température augmente en même temps que la sali-

mité du fait de l'évaporation. La lagune de Venise sujette à marées, ne connaît pas le même phénomène; le rôle du phosphate y apparaît par contre, mettant en évidence le relargage à partir des sédiments lié à la montée thermique (Callame 1961), élément confortant les résultats antérieurs (De Casabianca *et al.* 1997) et à Venise (Sfriso *et al.* 1987, 1988).

Le pic de biomasse observé dans le site de Thau est relativement bas ($0,85 \text{ Kg ps.m}^{-2}$ contre $1,69 \text{ Kg ps.m}^{-2}$ dans le site de Venise), ce qui contraste avec le RGR (supérieur à Thau). En fait, il faut considérer les valeurs de Thau comme correspondant strictement à une biomasse d'algues jeunes et fixées à leur support, ce qui n'est pas entièrement le cas ni pour Venise ni pour les données citées par ailleurs, jusqu'à 10 fois supérieures, mais qui représentent une biomasse accumulée par les courants souvent très loin des sites de pousse (Riouall 1976, De Casabianca 1989, Piriou *et al.* 1989, Sfriso 1989, Dion & Le Bozec 1996).

Les données de RGR sont donc plus rigoureuses car elles sont réellement la résultante de l'effet des variables environnementales du lieu considéré. L'examen de leur évolution saisonnière révèle ici, à Thau comme à Venise, une courbe bimodale dont les deux pics (printanier et automnal), sont équilibrés à Venise contrairement à Thau où le second est peu marqué. Ce schéma méridional bimodal s'oppose au schéma classique unimodal nordique (Sand-Jensen & Borum 1991, Geertz-Hansen & Sand-Jensen 1992, Geertz-Hansen *et al.* 1993, Malta & Verschuere 97). La courbe de biomasse décrite en Espagne (Romero *et al.* 1996) nous donne raison. Si la phase descendante de la courbe « nordique » a été souvent expliquée par une limitation de l'azote, il est clairement démontré aujourd'hui que l'évolution saisonnière de la température en est prioritairement responsable, les températures $< 10^\circ$ et $> 23^\circ \text{C}$ limitant le développement de l'algue (De Casabianca & Posada 1998). Il apparaît nettement ici que les températures élevées sont responsables de la dépression estivale du RGR, comme il est bien clair que le schéma unimodal ne se produit que dans les milieux où la température excède rarement 20°C ; les « marées vertes » pouvant alors s'y produire avec intensité et durée.

Il n'est pas question de faire ici le procès de l'azote qui est indispensable au développement de l'Ulve et dont l'importance a été en particulier soulignée par l'analyse des contenus de l'algue (Rivers & Peckol 1995, Viaroli *et al.* 1992, 1993); et de son niveau critique (Hernandez *et al.* 1997); mais en milieu constamment eutrophisé, il est bien difficile de démontrer quoi que ce soit dans ce sens (Sfriso 1995, Sfriso & Marcomini 1997).

Un autre facteur important, la lumière incidente, peut expliquer la faiblesse des valeurs de RGR de Thau ($< 10 \text{ \% .j}^{-1}$), et particulièrement celle du pic

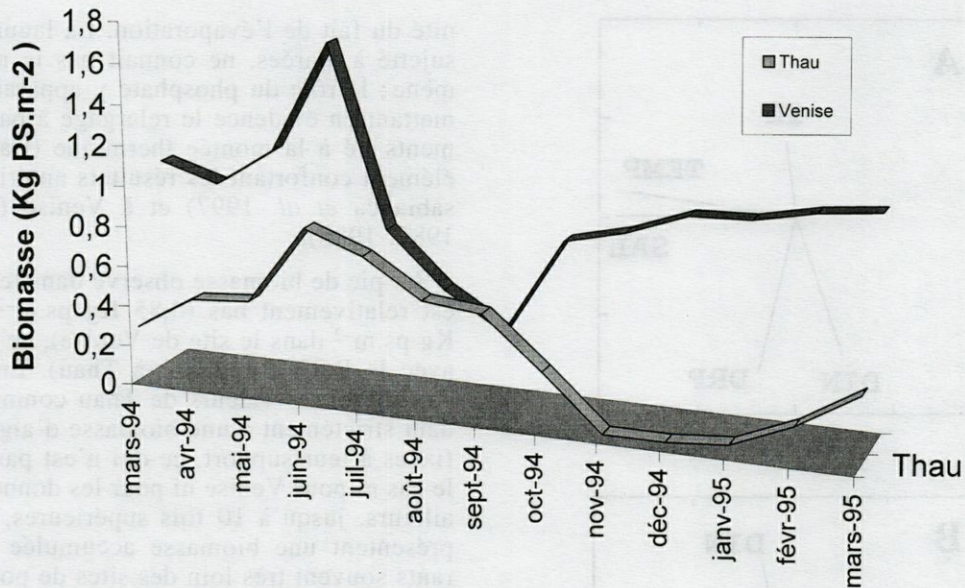
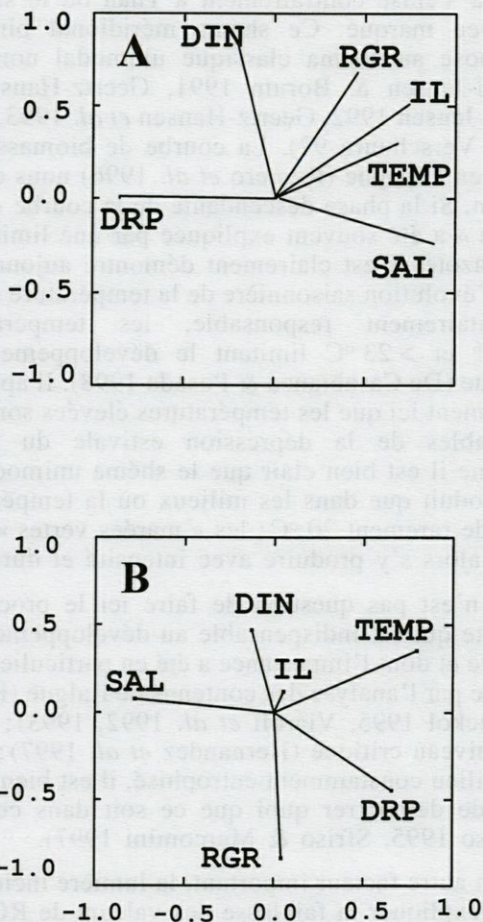


Fig. 4.- Variations saisonnières de la biomasse (PS : poids sec) d'*Ulva rigida* dans l'étang de Thau (Sète) et la lagune de Venise (Lido).

Ulva rigida biomass (PS: dry weight) seasonal variations in Thau (Sète) and Venice (Lido) lagoons.



automnal, par rapport aux données 5 fois supérieures observées en mer ouverte (Geertz-Hansen & Sand-Jensen 1992); les valeurs lagunaires sétoises ($42-227\mu E m^{-2}s^{-1}$ contre $427-1300\mu E m^{-2}s^{-1}$ au Lido de Venise) sont en effet inférieures aux besoins de l'Ulve en lumière ($400-500\mu E m^{-2}s^{-1}$ d'après Ramus 1983).

Le pic automnal de Thau est éliminé par la turbidité des eaux (la dégradation estivale étant suivie d'un pic de phosphate puis de phytoplancton provoquant une restriction de lumière au niveau des peuplements) (De Casabianca *et al.* 1997a). Ceci corrobore les mesures de Vergara *et al.* (1998) au niveau des peuplements. Donc, malgré des conditions thermiques symétriques à celles du printemps, le pic du RGR automnal de Thau se trouve réduit par manque d'intensité lumineuse. Notons, par contre, que deux pics équivalents sont observés

Fig. 5.- Analyses en Composantes Principales des variables environnementales (DIN = Azote Inorganique Dissous; DRP = Phosphore Réactif Dissous; IL = Lumière Incidente; SAL = Salinité; TEMP = Température) et du taux de croissance relative (RGR) d'*Ulva rigida* dans l'étang de Thau (A) et la lagune de Venise (B).

Principal Component Analysis of the main environmental variables (DIN = Nitrogen; DRP = Dissolved Reactive Phosphorus; IL = Incident Light); SAL = Salinity); TEMP = Temperature) and Relative Growth Rate (RGR) of Ulva rigida in Thau (A) and Venice (B) lagoons.

à Thau chez la Rodophycée *Gracilaria bursa-pastoris* Gemlin (Silva) (De Casabianca et al 1997b), dont les besoins en lumière ($9,6-100 \mu E m^{-2} s^{-1}$) sont inférieurs à ceux de l'Ulve. L' A.C.P. relative au RGR confirme ces résultats par une corrélation R.G.R./lumière. Donc, dans l'étang de Thau, où la turbidité de l'eau est plus importante que dans la lagune de Venise et où les sels nutritifs (DIN et DRP) sont présents en quantité supérieure aux besoins de l'algue, la lumière est le facteur limitant.

Un point reste à expliquer : la faiblesse du RGR de Venise que ni la lumière incidente, ni l'azote, ni la biomasse mise en cage, ne peuvent expliquer. Deux variables peuvent intervenir : - 1) la qualité des Ulves mises en culture (thalles jeunes encore fixés à forte potentialité à Thau, fragments libres pouvant être plus âgés à Venise. - 2) la limitation en DRP des eaux du Lido. Jamais observée dans le Nord de l'Europe (Ryter & Dunstan 1971), l'ACP de Venise confirme cette hypothèse au Lido. Dans cette station où l'eau est claire et renouvelée, la teneur en DRP faible, apparaît comme le facteur limitant du développement d'*U. rigida*.

On conclut donc à l'importance des facteurs physiques (température et lumière) en milieu eutrophisé.

RÉFÉRENCES

- Callame B 1961. Note sur les échanges de phosphates entre l'eau interstitielle des sédiments marins et l'eau qui les recouvre. *Bull Inst Océanog* 1201 : 1-5.
- De Casabianca ML 1977. Résultats préliminaires des expériences sur la biodéposition en milieu lagunaire. *Rapp Com Int Mer Médit* 24 : 91-92.
- De Casabianca ML 1989. Dégradation des ulves, lagune du Prévost, France. *C R A Sc Paris* 308 : 155-160.
- De Casabianca ML 1996. The Mediterranean Lagoons. *In Ecological Studies* 123: Marine Benthic Vegetation. Recent changes and the Effects of Eutrophication. Schramm & Nienhuis, Springer, Berlin: 307-329.
- De Casabianca ML, Laugier T, Marhino-Soriano E, 1997 a. Seasonal changes of nutrients in water and sediment in a Mediterranean lagoon with shellfish farming activity, Thau lagoon, France. *ICES J Mar Sci* 54: 905-916.
- De Casabianca ML, Marhino-Soriano E, Laugier T 1997 b. Growth of *Gracilaria bursa-pastoris* in a Mediterranean lagoon: Thau, France. *Bot Mar* 40: 29-37.
- De Casabianca ML, Posada F 1998. Effect of environmental parameters on the growth of *Ulva rigida*, Thau lagoon, France. *Bot Mar* 41: 157-165.
- De Casabianca ML, Kepel RC 1999. Impact of dominant winds on hydrological variables in a Mediterranean lagoon: Thau lagoon, France. *Oebalia* 25: 3-16.
- Dion P, le Bozec F 1996. The French Atlantic coasts. *In Ecological Studies* 123: Marine Benthic Vegetation. Recent Changes and the effects of Eutrophication. Schramm & Nienhuis, Springer, Berlin: 251-264.
- Evans GC 1972. The quantitative analysis of plant growth. *In Studies in Ecology*, Blackwell, Sci. Publ, Oxford: 247-254.
- Fletcher RL 1996. The occurrence of "Green Tides" - a review. *In Ecological Studies* 123: Marine Benthic Vegetation. Recent Changes and the effects of Eutrophication. Schramm & Nienhuis, Springer, Berlin: 7-44.
- Geertz-Hansen O, Sand-Jensen K 1992. Growth rates and photon yield of growth in natural populations of a marine macroalga *Ulva lactuca*. *Mar Ecol Prog Ser* 81: 179-183.
- Geertz-Hansen O, Sand-Jensen K, Hansen DF, Cristian-sen A 1993. Growth and grazing control of abundance of marine macroalgae, *Ulva lactuca* L. *In a eutrophic marine estuary. Aquatic Bot* 46: 101-109.
- Hernandez I, Peralta G, Perez-Llorens JL, Vergara JJ, Niell FX 1997. Biomass and dynamic growth of *Ulva* species in Palmones river estuary. *J Phyc* 33: 764-772.
- Malta EJ, Verschuure J 1997. Effect of environmental variables on between-year variation of *Ulva* growth and biomass in a eutrophic brackish lake. *J Sea Res* 38: 71-84.
- Millet B 1989. Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation. *Oceanol Acta* 12: 37-46.
- Nienhuis PH 1978. Dynamics of benthic algal vegetation and environment in dutch estuarine salt marshes, studied by means of permanent quadrats. *Vegetatio* 38: 103-112.
- Pavoni B, Marcomini A, Sfriso A, Donazzolo R, Orio A 1992. Changes in an estuarine ecosystem. The lagoon of Venice as case of study. *Amer Chemi Soc* 483: 287-305.
- Pirazzoli P 1974. Historical data on the mean tidal level at Venice. *A A Sci Istit Bologna* 13: 125-148.
- Piriou JY, Menesguen A, Salomon JC 1989. Les marées vertes à Ulves: conditions nécessaires, évolution et comparaison de sites. *In Estuaries and Coasts*. 19e sympos Estuar Coast Sci Assoc, Elliot and Ducrotoy, Caen, France: 117-122.
- Pugnetti A, Viaroli P, Ferrari IS 1992. Processes leading to dystrophy in a Po river delta lagoon (Sacca di Goro): phytoplankton-macroalgae interactions. *Sc Total Envir, Suppl*: 445-456.
- Ramus J 1983. A physiological test of the theory of complementary chromatic adaptation. Brown, green and red seaweeds. *J Phycol* 19: 173-178.
- Riouall A 1976. Etude quantitative des algues de substrat meuble de l'étang de Prévost (Hérault). *Nat mon Bot* 26: 73-94.
- Rivers JS, Peckol P 1995. Interactive effects of nitrogen and dissolved inorganic carbon on growth and ammonium uptake of the macroalgae *Cladophora vagabunda* and *Gracilaria tikvahiae*. *Mar Biol* 121: 747-753.
- Romero J, Niel FX, Martinez A, Arroyo A, Perez M, Camp J 1996. The Spanish Mediterranean Coasts. *In Ecological Studies* Vol. 123: Marine Benthic Vegetation. Recent changes and the Effects of Eutrophication. Schramm & Nienhuis, Springer, Berlin: 295-305.

Ryter JH, Dunstan WM 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Sciences* 171:1008-1012.

Sand-Jensen K, Borum J 1991. Interaction among phytoplankton, periphyton and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Bot* 41: 137-175.

Sfriso A, Marcomini A, Pavoni B 1987. Relationships between macroalgae biomass and biomass and nutrient concentrations in a hypertrophic area of the Venice lagoon. *Mar Environ Res* 22: 297-312.

Sfriso A, Pavoni B, Marcomini A 1989. Macroalgae and phytoplankton standing crops in the central Venice lagoon: primary production and nutrient balance. *Sc Total Envir* 80: 139-159.

Sfriso A, 1995. Temporal and spatial responses of growth of *Ulva rigida* C. Ag. to environmental and tissue concentrations of nutrients in the lagoon of Venice. *Bot Mar* 38: 557-573.

Sfriso A, Marcomini A 1997. Macrophyte production in a shallow coastal lagoon. Part I: Coupling with chemico-physical parameters and nutrients concentrations in waters. *Mar Environ Res* 44: 351-375.

Sfriso A, Marcomini A 1999. Macrophyte production in a shallow coastal lagoon. Part II: Coupling with sediment, SPM and tissue carbon, nitrogen and phosphorus concentrations. *Mar Environ Res* 47: 285-309.

Strickland JDH, Parson TR 1972. A practical handbook for seawater analysis. Fish Res. Board Canada, Ottawa, 310 p.

Tournier H, Hamon PY, Landre In S 1983. Conditions de milieu moyennes dans l'étang de Thau établies sur les observations réalisées de 1974 à 1980. *Rapp Com intern Mer Médit* 28: 195-200.

Vergara JJ, Sebastian M, Perez-Llorens JL, Hernandez I 1998. Photoacclimation of *Ulva rigida* and *U. rotundata* arranged in canopies. *Mar Ecol Prog Ser* 165: 283-292.

Viarioli P, Fumagali I, Cavalca M 1992. Chemical composition and decomposition of *Ulva rigida* in a coastal lagoon (Sacca di Goro, Po River Delta). *Sci Total Environ* S: 471-474.

Viaroli P, Naldi M, Christian RR, Fumagali I 1993. The role of macroalgae and detritus in the nutrient cycles in a shallow-water dystrophic lagoon. *Verh Internat Verein Limnol* 25: 1048-1051.

Zaouali J 1977. Le lac de Tunis: facteurs climatiques, physico-chimiques et crises dystrophiques. *Bull Off Nat Pêches Tunisie* 1: 37-49.

Reçu le 17 juillet 2000; received July 17, 2000
 Accepté le 27 septembre 2000; accepted September 27, 2000