

Écologie / Ecology

Réponses saisonnières du phytoplancton aux rapports d'enrichissements N:Si:P dans la lagune de Bizerte (Sud-Ouest de la Méditerranée)

Mohamed Ali Chikhaoui *, Asma Sakka Hlaili, Hassine Hadj Mabrouk

Laboratoire « Cytologie végétale et phytoplanctonologie », faculté des sciences de Bizerte, 7021 Zarzouna, Bizerte, Tunisie

Reçu le 29 décembre 2007 ; accepté après révision le 25 mars 2008

Disponible sur Internet le 25 avril 2008

Présenté par Philippe Morat

Résumé

Les effets des nutriments N, P et Si sur la croissance du phytoplancton dans la lagune de Bizerte (Sud-Ouest de la Méditerranée, Tunisie) ont été examinés expérimentalement au cours de l'année 2004 (mars, juin, août, octobre et décembre). Pour cela, des bouteilles contenant de l'eau de mer ont été enrichies selon différents rapports N:Si:P [+NSi/-P (40:40:1), +P/-NSi (20:20:2,5), +NP/-Si (16:0:1) et +Si/-NP (16:32:1)] et incubées *in situ* pendant six jours. Les biomasses chlorophylliennes et carbonées du phytoplancton dans les bouteilles ont montré des variations significatives au cours des mois, avec des maxima estivaux ($4\text{--}4,4 \mu\text{g Chl } a \text{ L}^{-1}$ ou $1126\text{--}1721 \mu\text{g C L}^{-1}$). Les dinoflagellés ont dominé les communautés phytoplanctoniques initiales, sauf en août, où les diatomées ont constitué la fraction la plus importante (48%). Les enrichissements nutritifs ont induit des augmentations des concentrations en Chl *a* et des biomasses carbonées finales du phytoplancton. Durant l'été (juin et août), le Si semble être plus limitant pour le phytoplancton que N et P. Les diatomées ont fortement répondu aux fertilisations +Si/-NP et +NSi/-P, et elles ont dominé les communautés phytoplanctoniques finales (52–61%) dans ces deux traitements. Le nutriment Si joue le rôle le plus important sur la croissance des diatomées. Les biomasses et les taux de croissance des dinoflagellés ont été stimulés significativement par les traitements +P/-NSi et +NP/-Si durant presque toutes les périodes de l'année. Après six jours de ces traitements, les dinoflagellés ont contribué à plus de 70% de la biomasse totale du phytoplancton. En outre, l'enrichissement +P/-NSi a favorisé la prolifération de plusieurs genres de dinoflagellés. Ceci suggère que la dynamique des dinoflagellés est surtout contrôlée par le nutriment P. Contrairement aux diatomées et dinoflagellés, la biomasse et la croissance des flagellés n'ont été stimulées par certains traitements que pendant une période donnée. Cette étude révèle que les nutriments N, P et Si ont affecté de différentes manières la dynamique du phytoplancton dans la lagune et ont induit des remaniements dans la composition des microalgues pendant différentes périodes de l'année. **Pour citer cet article :** M.A. Chikhaoui et al., *C. R. Biologies 331 (2008)*. © 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Seasonal phytoplankton responses to N:Si:P enrichment ratio in the Bizerte Lagoon (southwestern Mediterranean). This study investigated the role of N, P and Si enrichments on phytoplankton in the Bizerte Lagoon (southwestern Mediterranean Sea, Tunisia) during March, June, August, October and December 2004. Polycarbonate bottles were enriched with different nutrients according to four treatments N:Si:P ratios [+NSi/-P (40:40:1), +P/-NSi (20:20:2,5), +NP/-Si (16:0:1) and +Si/-NP (16:32:1)]

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : chikhaoui_mohamedali@yahoo.fr (M.A. Chikhaoui).

and incubated *in situ* during six days. Chl *a* and carbon biomass of phytoplankton varied significantly during the course of months, with the highest levels recorded in summer (4–4.4 $\mu\text{g Chl } a \text{ L}^{-1}$ or 1126–1721 $\mu\text{g C L}^{-1}$). Dinoflagellates dominated the initial phytoplankton communities, except in August, when diatoms represented a high fraction of microalgae (48%). Enrichment experiments induced significant increases in Chl *a* and in the final phytoplankton carbon biomasses. In summer (June/August), Si was the main limiting element for phytoplankton. Diatoms strongly responded to +Si/–NP and +NSi/–P enrichments and dominated the final phytoplankton communities (52–61%) in both treatments. Si played the most important role in the growth and development of diatoms. The biomasses and growth rates of dinoflagellates were significantly stimulated by +P/–NSi and +NP/–Si enrichments. After 6 days, dinoflagellates represented more than 70% of the total phytoplankton biomass in samples subjected to these treatments. Moreover, the addition of +P/–NSi increased the biomasses of several dinoflagellates. This suggests that dinoflagellates were mostly controlled by P availability. Unlike diatoms and dinoflagellates, flagellates showed weak responses to nutrient treatments during only some months of the year. The results showed that phytoplankton dynamics in the lagoon were influenced by nutrients in different manners. **To cite this article: M.A. Chikhaoui et al., C. R. Biologies 331 (2008).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots-clés : Lagune côtière ; Limitation nutritive ; Diatomées ; Dinoflagellés ; Flagellés

Keywords: Coastal lagoon; Nutrient limitation; Diatoms; Dinoflagellates; Flagellates

Abridged English version

The focus of this study was to examine the effects of N, P and Si fertilizations on the biomass, growth and taxonomic composition of phytoplankton in the Bizerte Lagoon (southwestern Mediterranean Sea, Tunisia). Enrichment experiments were conducted during March, June, August, October, and December 2004. Polycarbonate bottles filled with seawater were enriched with different nutrients according to four treatments N:Si:P ratios [+NSi/–P (40:40:1), +P/–NSi (20:20:2,5), +NP/–Si (16:0:1) and +Si/–NP (16:32:1)] and incubated *in situ* for six days at one station in the lagoon, located far from the shore. All bottles were sampled at 0, 2, 4 and 6 days of incubation for analyses of Chl *a* and of phytoplankton biomasses.

In natural water, Chl *a* concentration and algal carbon biomasses varied significantly during months, with the highest levels recorded in summer (June and August, 4–4.4 $\mu\text{g Chl } a \text{ L}^{-1}$ or 1126–1721 $\mu\text{g C L}^{-1}$). The summer phytoplankton community was characterized by an important proliferation of diatoms, which represented 48% of the total phytoplankton biomass. However, dinoflagellates were prevailing during the other periods of the year.

Enrichment experiments showed that phytoplankton was limited by N, P and Si during the year, as all fertilizations were followed by significant increases in Chl *a* and in the final phytoplankton carbon biomasses. In summer (June/August), Si was more limiting for phytoplankton than N and P. Indeed, the +Si/–NP (in August) and +NSi/–P (in June) treatments induced more pronounced enhancements in Chl *a* than those observed when Si was deficient (+P/–NSi and +NP/–Si treatments).

Diatoms highly responded to +Si/–NP and +NSi/–P enrichments and they dominated the final phytoplankton community (52–61%) in both treatments. Si seemed to have the main role in controlling diatom development: Si enrichment (+NSi/–P) and, even when N was deficient, (+Si/–NP) induced substantial increases in diatom biomass and growth. However, Si deficiency (+NP/–Si) was followed by less pronounced enhancement in diatom variables. SIMPER results showed that several diatoms (*Asterionella formosa*, *Chaetoceros decipiens*, *C. diadema*, *Coscinodiscus granii*, *Cylindrotheca closterium*, *Guinardia delicatula*, *Paralia sulcata* and *Prorosira glacialis*) highly contributed to the significant change in algal composition between control and +Si/–NP treatment.

Nutrient enrichments affected also the community of dinoflagellates, but their strong responses were observed when P was in excess (+NP/–Si and +P/–NSi). Indeed, the biomasses and the growth rates of dinoflagellates were mostly stimulated by +P/–NSi and +NP/–Si enrichments. After 6 days, dinoflagellates represented more than 70% of the total phytoplankton biomass in both treatments. Moreover, SIMPER analysis indicated that dinoflagellates, such as *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Prorocentrum* and *Protoperidinium* were the main contributors to the difference in algal taxonomic composition between control and +P/–NSi treatment.

Unlike diatoms and dinoflagellates, flagellates showed weak responses to nutrient treatments during only some months of the year.

Our study highlighted the role of nutrients in controlling the phytoplankton dynamic in the lagoon. Diatoms growth and biomass were mostly affected by Si, while the dinoflagellate dynamics seemed to be strongly tied

to P availability. Nutrient increase in the lagoon may influence algal growth as well as specific composition in different ways, depending on the period of the year and the nature of the nutrient.

1. Introduction

Depuis les dernières décennies, l'enrichissement nutritif anthropique (eutrophisation) a été identifié comme un problème écologique pour plusieurs écosystèmes côtiers [1]. Les producteurs primaires étaient les premiers organismes affectés par ce phénomène, ce qui entraîne comme conséquences des changements dramatiques de leur structure et leur dynamique saisonnière [2]. Par suite de l'eutrophisation accrue des régions littorales, plusieurs études écologiques ont mis l'accent sur l'effet des nutriments sur le phytoplancton [3]. Par conséquent, déterminer quel élément nutritif limite le phytoplancton constitue une étape importante dans le développement des stratégies efficaces de gestion des écosystèmes [4]. La disponibilité des nutriments constitue le principal facteur qui contrôle le phytoplancton lorsque les conditions de lumière et de température sont adéquates [5]. En effet, elle peut affecter son taux de croissance [6], sa biomasse [7–9] et sa composition spécifique [8,10]. L'azote (N) a été considéré comme le principal élément qui limite la croissance du phytoplancton dans les lacs tropicaux [11], les eaux du Pacifique central [12] et de l'Atlantique nord [7], les estuaires et les baies [13]. Cependant, une limitation par le phosphore (P) a été enregistrée dans les lacs [14], la mer des Sargasses [15] et les eaux côtières [5,16]. En général, le rapport N:P des concentrations ambiantes peut indiquer le nutriment limitant. Un rapport N:P < 16:1 (rapport de Redfield) indique une limitation par l'azote, alors qu'une limitation par le phosphore survient lorsque le rapport N:P > 16:1 [5,17]. Dans les eaux côtières, où l'apport anthropique d'azote et de phosphore est élevé, le Si pourrait être le nutriment qui contrôle la dynamique du phytoplancton [18]. En effet, le Si peut limiter la biomasse et la production des diatomées [19]. Ce nutriment intervient dans la structure et le métabolisme des diatomées, si bien qu'il joue un rôle central dans leurs floraisons [20]. D'autres travaux ont plutôt reporté une co-limitation des producteurs primaires par N et P dans différents milieux aquatiques [6,8,10,13], et par N, P et Si [16,19].

Bien que la mer Méditerranée soit généralement une région oligotrophe [21], des cas d'eutrophisation ont été identifiés dans un certain nombre de secteurs côtiers, à cause des rejets des eaux usées urbaines et industrielles, des effluents des oueds et du lessivage des terres agricoles [22]. Des études expérimentales menées dans les

eaux côtières de la Méditerranée ont montré que c'est le phosphore, plutôt que l'azote, qui limite la production phytoplanctonique [23]. Dans les lagunes côtières du Sud de la Méditerranée, notamment la lagune de Bizerte (Nord-Est de la Tunisie), des enrichissements nutritifs ont révélé qu'en hiver l'azote est le nutriment limitant pour le phytoplancton, alors qu'en été les producteurs primaires étaient co-limités par l'azote et le phosphore [6]. Jusqu'à cette date, aucune étude n'a porté sur l'effet de Si sur le phytoplancton de cette lagune, bien que les diatomées dominent la biomasse carbonée de la communauté algale du printemps et de l'été [24]. Le présent travail propose donc d'étudier l'impact des enrichissements simultanés en N, P et Si sur le phytoplancton dans la lagune pendant les différentes saisons.

2. Matériel et méthodes

2.1. Site d'étude

La lagune de Bizerte (37°8'–37°14'N, 9°48'–9°56'E) est située sur la côte nord de la Tunisie (Fig. 1). Elle a une superficie de 150 km² et une profondeur moyenne de 8 m. Ce plan d'eau communique avec la mer Méditerranée par un canal de 12 m de profondeur et de 7 km de longueur. L'apport marin est fort en été, avec une circulation anticyclonique dans la lagune [25]. Les vents dominants du nord-ouest constituent le facteur principal forçant, puisque les marées sont négligeables [26]. Cette lagune, connue par une importante activité de pêche et d'aquaculture, supporte une forte biomasse (1–7 µg Chl *a* L⁻¹) et une active production phytoplanctonique (50–360 µg C m⁻³ d⁻¹) [24]. Ceci peut être dû à une disponibilité nutritive assez élevée (NO₂⁻ + NO₃⁻ : 0,8–11 µM ; PO₄³⁻ : 0,14–0,48 µM) [6].

2.2. Expériences d'enrichissement nutritif

Afin d'examiner les effets des nutriments sur le phytoplancton, cinq expériences d'enrichissement ont été conduites au printemps (mars), à l'été (juin et août), à l'automne (octobre) et à l'hiver (décembre) de 2004 dans une station de la lagune (Fig. 1) éloignée du rivage et des zones de rejet industriel et urbain. Pendant chaque expérience, des bouteilles en polycarbonate pré-stérilisées ont été remplies avec 2 l d'eau prélevée à une profondeur de 2 m (maximum de Chl *a*) et pré-filtrée sur un filet de vide de maille de 200 µm (afin d'enlever le mésozooplancton). Les bouteilles ont été enrichies selon les différents traitements : T (témoin non enrichi) ; +NSi/-P (addition de trois solutions nutritives selon un rapport N:Si:P > 16:16:1, 40 µM NO₃

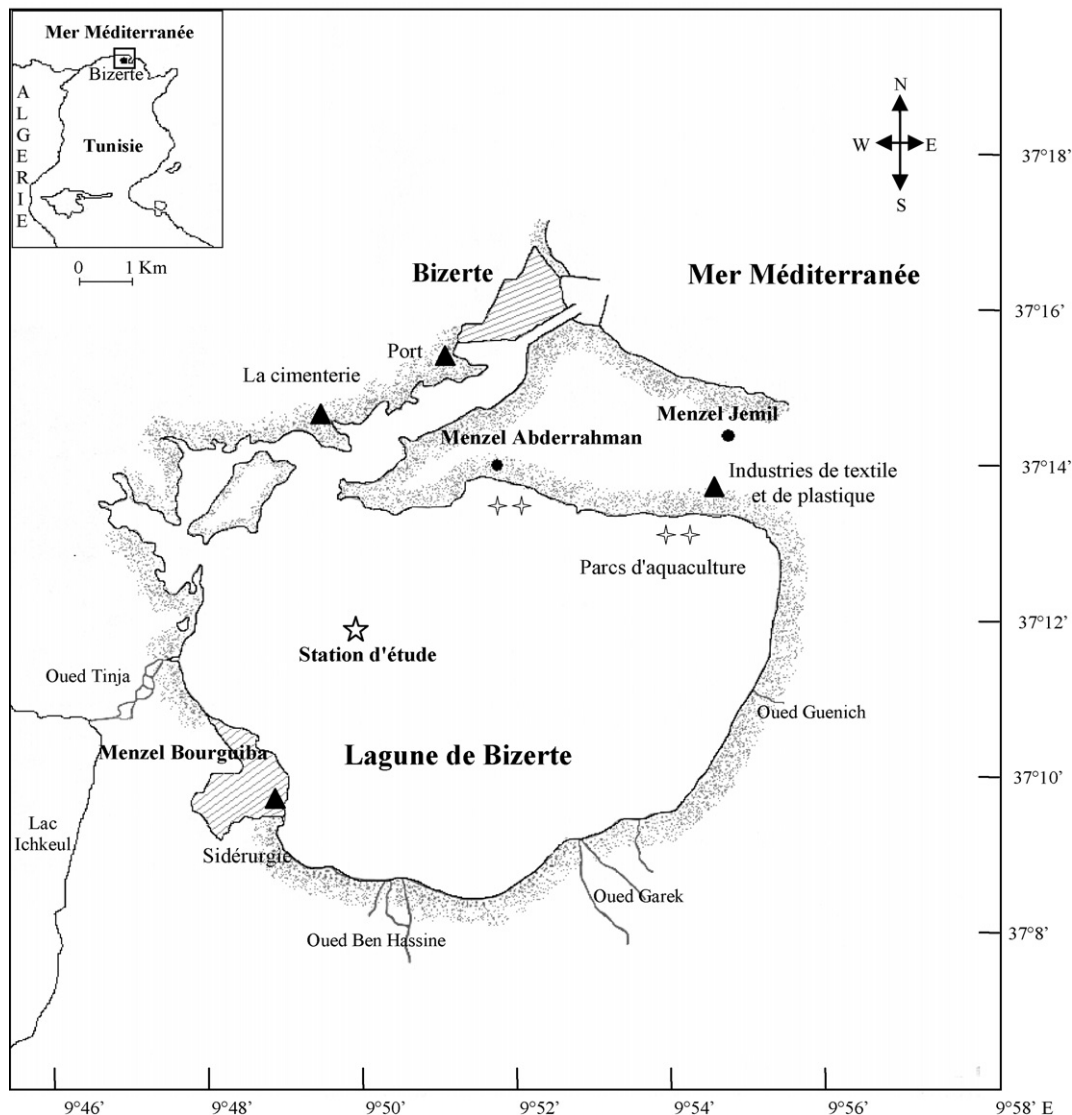


Fig. 1. Localisation de la station d'étude dans la lagune de Bizerte.

+ 40 μM $\text{Si}(\text{OH})_4$ + 1,5 μM PO_4); +P/–NSi (addition de trois solutions nutritives selon un rapport N:Si:P < 16:16:1, 20 μM NO_3 + 20 μM $\text{Si}(\text{OH})_4$ + 2,5 μM PO_4); +NP/–Si (addition de trois solutions nutritives selon un rapport N:Si:P = 16:0:1, 16 μM NO_3 + 0 μM $\text{Si}(\text{OH})_4$ + 1 μM PO_4) et +Si/–NP (addition de trois solutions nutritives, selon un rapport N:Si:P = 16:32:1, 16 μM NO_3 + 32 μM $\text{Si}(\text{OH})_4$ + 1 μM PO_4). Les traitements +NP/–Si et +Si/–NP ont été réalisés seulement en août, alors que les autres enrichissements (+NSi/–P et +NP/–Si) ont été effectués en mars, juin, octobre et décembre.

Tous les traitements réalisés en duplicata sont incubés *in situ* pendant 6 j. Deux bouteilles de chaque trai-

tement ont été prises aux 2^e, 4^e et 6^e jours d'incubation pour analyser les nutriments (NO_2^- + NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-} et $\text{Si}(\text{OH})_4$) et la Chl *a*, ainsi que pour identifier et dénombrer le phytoplancton. Au début de chaque incubation, la température et la salinité de l'eau ont été mesurées *in situ* au moyen d'un salinomètre muni d'un thermomètre (microprocesseur Conductivity Meter LF 196). La turbidité de l'eau a été mesurée au moyen d'un néphélomètre de type Hach 2100P. La teneur de l'oxygène dissous et le pH de l'eau, relevés respectivement à l'aide d'un oxymètre (WTW Oxi 330, sonde WTW CELLOX 325) et d'un pH-mètre (WTW 538) portatifs.

Des échantillons initiaux ont été également prélevés pour déterminer les concentrations des nutriments, la

Chl *a*, l'abondance et la composition taxinomique du phytoplancton dans l'eau naturelle. Toutes les solutions nutritives utilisées ont été préparées avec de l'eau déminéralisée. Tout le matériel employé pour l'incubation et la filtration a été rincé à l'acide chlorhydrique (10%) et lavé à l'eau bidistillée avant utilisation.

2.3. Analyses au laboratoire et calcul

2.3.1. Nutriments

Pour analyser les nutriments, des échantillons de 500 ml ont été filtrés sur des filtres Whatman GF/F; les filtrats ont été conservés à -20°C jusqu'à l'analyse. Les nitrites et les nitrates ont été déterminés selon le procédé de Wood et al. [27]. L'ammonium a été mesuré suivant la technique de Koroleff [28]. Les analyses des phosphates et de l'acide orthosilicique ont été basées sur les méthodes de Murphy et Riley [29] et de Mullin et Riley [30], respectivement. Les limites de détection des méthodes analytiques d'analyse de NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-} et $\text{Si}(\text{OH})_4$ sont 0,01, 0,05, 0,05, 0,02 et 0,1 μM , respectivement.

2.3.2. Chlorophylle *a*

Pour doser la Chl *a*, des échantillons de 1000 ml ont été filtrés sur des filtres Whatman GF/F. L'extraction de la Chl *a* a été réalisée dans l'acétone 90% pendant 30 h dans l'obscurité et à 5°C . Les concentrations des pigments ont été estimées en utilisant la méthode spectrophotométrique de Lorenzen [31].

2.3.3. Abondance et biomasse du phytoplancton

Pour dénombrer et identifier le phytoplancton, des échantillons d'eau (150 ml) ont été fixés avec une solution de Lugol acide (concentration finale de 3%). Les abondances cellulaires ont été déterminées sous microscope inversé à l'immersion [32,33]. Dans chaque échantillon, au moins 200 cellules ont été comptées. Les dimensions de 50 cellules de chaque taxon ont été mesurées en utilisant un micromètre oculaire de calibre; les volumes cellulaires ont été déterminés en appliquant des formes géométriques standard [34]. Les biovolumes (μm^3 cellule $^{-1}$) ont été convertis en contenu cellulaire de carbone (pg C cellule $^{-1}$) en employant les équations de conversion suivantes [35]: $\text{pg C cell}^{-1} = 0,288 V_p^{0,811}$, où V_p est le volume plasmatique, pour les diatomées, et $\text{pg C cell}^{-1} = 0,216 V_p^{0,939}$ pour les flagellés et les dinoflagellés. La biomasse carbonée du phytoplancton a été ensuite déterminée en multipliant le contenu carboné des cellules par leur abondance.

2.4. Taux de croissance du phytoplancton

Le taux de croissance net du phytoplancton dans les différents traitements a été estimé en utilisant le modèle exponentiel de Landry et Hassett [36]:

$$N_t = N_0 e^{\mu t}$$

soit

$$\ln(N_t/N_0) = \mu t \quad (1)$$

où N_0 et N_t sont les concentrations du phytoplancton (biomasse en Chl *a* ou en carbone) initiales et au temps t , respectivement; μ (j^{-1}) est la pente de la régression linéaire $\ln(N_t/N_0)$ en fonction du temps.

2.5. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel SPSS. 11.0 pour Windows.

Une analyse de variance (ANOVA) à un seul facteur a été utilisée pour tester la signification des variations temporelles de la Chl *a* et des biomasses carbonées du phytoplancton. Les coefficients de corrélation de Spearman (r_s) ont été calculés pour tester la relation linéaire entre les variables phytoplanctoniques (Chl *a* et biomasse carbonée) et les facteurs abiotiques.

Les effets significatifs des enrichissements nutritifs sur les variables estimées (Chl *a*, biomasse carbonée et taux de croissance du phytoplancton) ont été testés par une analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs (le traitement nutritif et le jour). Lorsque l'effet est significatif, un test a posteriori de comparaison multiple (test de Dunnett) a été réalisé pour déterminer quel traitement nutritif a été significativement différent du témoin. Lorsque la normalité de la distribution des données (test de Kolmogorov–Smirnov) et/ou l'homogénéité des variances (test de Bartlett–Box) n'ont pas été vérifiées, une analyse ANOVA non paramétrique (Kuskal–Wallis) a été employée.

Une analyse multivariée MDS (*non-parametric multidimensional scaling ordination*), suivie d'une mesure de similarité de Bray–Curtis, a été appliquée sur les racines carrées des biomasses finales (après 6 j de traitement) des différents taxa, pour déterminer si des changements sont intervenus dans la composition taxinomique finale du phytoplancton entre les différents traitements nutritifs. Une analyse des pourcentages de similarité (SIMPER) a été utilisée pour évaluer la contribution des taxa à la dissimilarité observée entre les enrichissements nutritifs et le témoin.

Tableau 1

Physico-chimie de l'eau naturelle de la station d'étude au début de chaque expérience d'enrichissement pendant l'année 2004

	Mars	Juin	Août	Octobre	Décembre
Température (°C)	17,20 ± 0,07	23,10 ± 0,55	26,90 ± 0,29	16,90 ± 0,48	13,25 ± 0,36
Salinité (PSU)	26,30 ± 0,02	35,70 ± 0,81	37,10 ± 0,35	26,32 ± 0,03	27,95 ± 1,06
Oxygène dissous (mg L ⁻¹)	7,70 ± 0,02	6,85 ± 0,03	6,50 ± 0,04	7,10 ± 0,02	7,40 ± 0,05
pH	8,30 ± 0,04	8,57 ± 0,01	8,73 ± 0,05	8,95 ± 0,03	7,20 ± 0,00
Turbidité (NTU)	1,70 ± 0,02	3,70 ± 0,00	2,20 ± 0,00	7,00 ± 0,04	9,85 ± 0,09
NO ₃ ⁻ + NO ₂ ⁻ (µM)	4,10 ± 0,06	2,91 ± 0,03	2,10 ± 0,02	3,90 ± 0,09	3,93 ± 0,03
NH ₄ ⁺ (µM)	12,68 ± 0,36	20,76 ± 0,10	19,59 ± 0,08	25,29 ± 0,09	17,06 ± 0,11
PO ₄ ³⁻ (µM)	0,54 ± 0,01	0,45 ± 0,01	0,34 ± 0,02	0,80 ± 0,03	0,56 ± 0,07
Si(OH) ₄ (µM)	0,67 ± 0,02	0,57 ± 0,02	1,87 ± 0,01	0,51 ± 0,00	0,55 ± 0,01

Tableau 2

Concentration en Chl *a* et biomasse carbonée du phytoplancton dans l'eau naturelle de la station d'étude au cours de l'année 2004 (moyennes ± écart types). Les valeurs entre parenthèses présentent les contributions relatives des groupes taxinomiques à la biomasse phytoplanctonique

Date	Mars	Juin	Août	Octobre	Décembre
Chl <i>a</i> (µg L ⁻¹)	3,0 ± 0,3	4,4 ± 0,2	4,0 ± 0,3	3,1 ± 0,2	2,0 ± 0,2
Biomasse carbonée (µg CL ⁻¹)					
– Phytoplancton total	755,0 ± 24,3	1721,2 ± 208,3	1126,0 ± 42,8	647,4 ± 22,1	370,5 ± 121,5
– Dinoflagellés	498,0 ± 15,9(66%)	910,3 ± 134,7(61%)	526,1 ± 4,0(46%)	373,1 ± 43,1(57%)	228,0 ± 98,3(61%)
– Diatomées	184,1 ± 4,5(24%)	491,5 ± 1,9(33%)	536,6 ± 28,6(48%)	246,9 ± 29,5(38%)	117,2 ± 17,1(31%)
– Flagellés	71,9 ± 3,8(9%)	76,6 ± 14,9(5%)	63,3 ± 10,2(5%)	27,4 ± 8,5(4%)	25,3 ± 6,0(7%)

3. Résultats

3.1. Variabilité temporelle du milieu naturel

3.1.1. Physicochimie

Le Tableau 1 présente les données physicochimiques enregistrées dans le milieu naturel de la station d'étude au cours des différentes périodes (mars, juin, août, octobre et décembre) de l'année 2004. La température de l'eau a montré un maximum en août (26,90 °C) et un minimum en décembre (13,25 °C). La salinité a été plus élevée en été (juin : 35,70 PSU et août : 37,10 PSU) qu'aux autres saisons (26,30–28,00 PSU). La teneur en oxygène dissous (6,50–7,70 mg L⁻¹) et le pH (7,20–8,95) des eaux n'ont pas beaucoup varié au cours du temps. Les eaux de la station ont été plus turbides en hiver (9,85 NTU) et en automne (7,00 NTU) qu'au printemps (1,70 NTU) et qu'en été (2,20–3,70 NTU). Les concentrations en NO₃⁻ + NO₂⁻ et en PO₄³⁻ ont varié entre 2,10 et 4,01 µM et entre 0,34 et 0,80 µM, respectivement. Les teneurs en Si(OH)₄ les plus faibles ont été mesurées en octobre (0,51 µM), alors que les plus fortes ont été accusées en août (1,87 µM).

3.1.2. Communauté phytoplanctonique

Les concentrations en Chl *a* et les biomasses carbonées du phytoplancton ont significativement varié ($P < 0,001$) au cours des mois, avec un maximum en juin/août (4–4,4 µg Chl *a* L⁻¹ ou 1126–1721 µg

CL⁻¹) et un minimum en décembre (2 µg Chl *a* L⁻¹ ou 370,5 µg CL⁻¹) (Tableau 2). La Chl *a* et la biomasse carbonée du phytoplancton ont été positivement corrélées avec la température ($r_s = 0,906$, $P < 0,001$) et la salinité ($r_s = 0,800$, $P < 0,001$), mais reliées négativement à la turbidité de l'eau ($r_s = -0,680$, $P < 0,001$).

La communauté phytoplanctonique naturelle a été composée de trois groupes taxinomiques, à savoir les dinoflagellés, les diatomées et les flagellés, qui ont montré des différentes contributions relatives à la communauté phytoplanctonique au cours de l'année (Tableau 2). Les dinoflagellés ont dominé le phytoplancton en mars, juin, octobre et décembre, puisqu'ils ont contribué pour 57–66% à la biomasse totale. Les diatomées ont constitué une fraction plus importante en août (48%) qu'aux autres périodes (24–38%). Cependant, les flagellés n'ont présenté que 4–9% de la biomasse totale du phytoplancton.

3.2. Effets des enrichissements nutritifs sur la communauté phytoplanctonique

3.2.1. Effets sur la biomasse chlorophyllienne

Les traitements +NSi/-P et +P/-NSi, réalisés en mars, juin, octobre et décembre 2004 ont été suivis par des augmentations significatives de la Chl *a* par rapport au témoin ($P < 0,001$; Fig. 2A, B, C et D). En juin, la fertilisation avec +NSi/-P a induit une plus forte stimulation du phytoplancton que celle observée

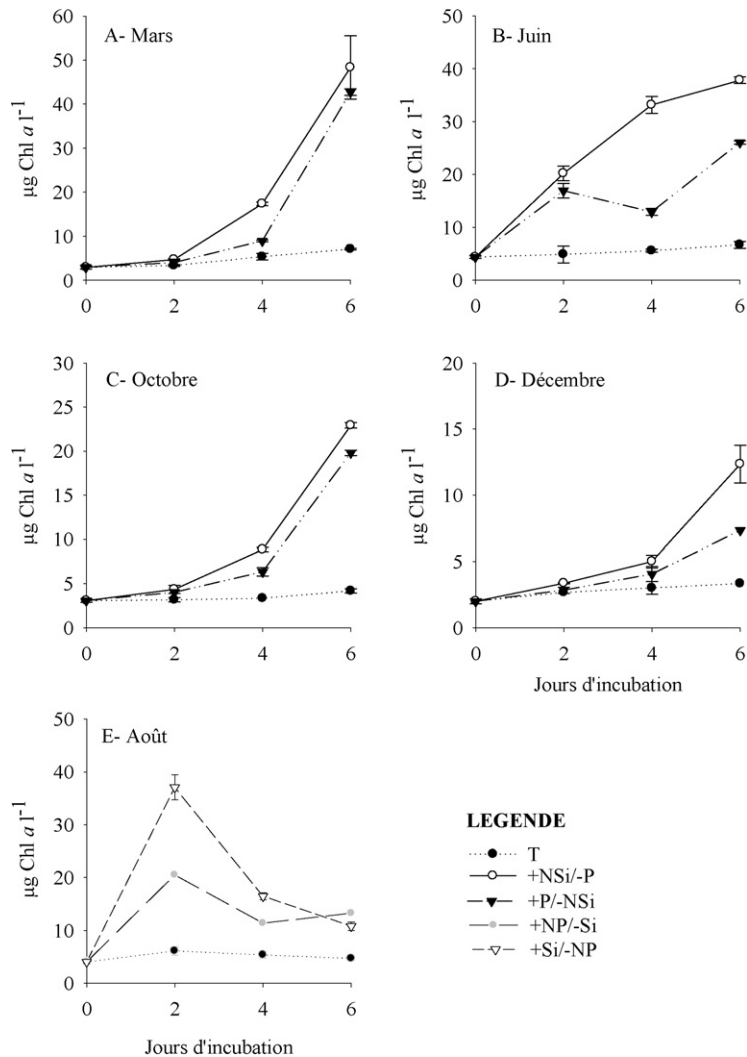


Fig. 2. Variations temporelles des concentrations en Chl *a* (moyennes \pm écart types) dans le témoin (T) et les enrichissements nutritifs (+NSi/-P, +P/-NSi, +NP/-Si et +Si/-NP) au cours de l'année 2004.

après traitement +P/-NSi (Fig. 2B). En effet, au 6^e jour d'incubation, les concentrations en Chl *a* dans ce traitement ont dépassé de cinq à huit fois celles dans le témoin. En août, les teneurs en Chl *a* ont significativement ($P < 0,001$) augmenté dans les deux traitements +Si/-NP et +NP/-Si par rapport au témoin (Fig. 2E), la réponse la plus prononcée étant observée après l'addition de +Si/-NP.

3.2.2. Effet sur les différents groupes phytoplanctoniques

3.2.2.1. Effet sur les diatomées. Pendant les quatre mois (mars, juin, octobre et décembre), les diatomées ont répondu fortement à l'enrichissement +NSi/-P, en augmentant significativement ($P < 0,05$) leur biomasse

(Fig. 3A, B, C et D). En outre, les taux de croissance de la plupart des taxa dominants ont été stimulés par ce traitement (Tableau 3). En octobre et en décembre, les diatomées ont dominé la communauté finale du phytoplancton après addition +NSi/-P. En effet, ces microalgues ont contribué pour 52–61% de la biomasse du phytoplancton au 6^e jour (Fig. 3C et D). Le traitement +Si/-NP, réalisé en août, a aussi significativement ($P < 0,05$) stimulé la biomasse des diatomées totales (Fig. 3E) et la croissance de la plupart des taxa (Tableau 3), tels que *Chaetoceros* spp., *Dactyliosolen* spp., *Entomoneis* spp., *Nitzschia* spp. et *Thalassiosira* spp. Après traitement +Si/-NP, les diatomées ont dominé la communauté finale du phytoplancton (Fig. 3E). Les fertilisations ont induit un changement de la com-

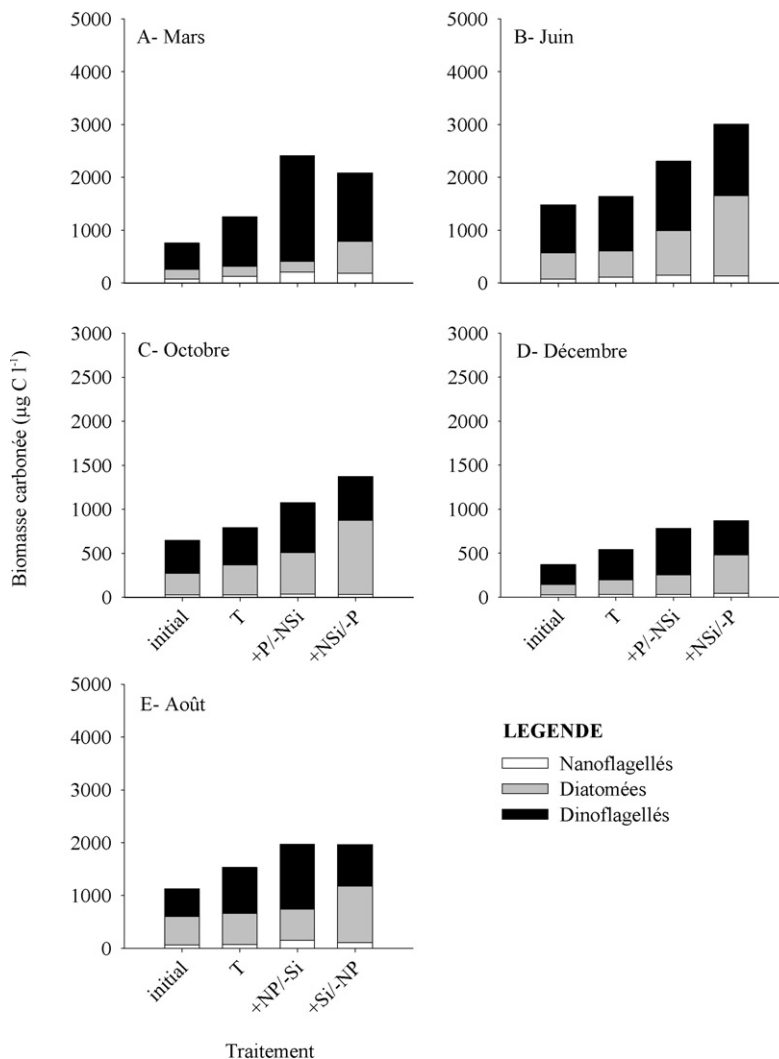


Fig. 3. Biomasses carbonées initiales et finales (après 6 j d'incubation) dans le témoin (T) et les différents enrichissements nutritifs (+P/-NSi, +NSi/-P, +NP/-Si et +Si/-NP) au cours de l'année 2004.

position taxinomique finale des diatomées par rapport au témoin. En mars, les deux traitements +P/-NSi et +NSi/-P ont augmenté la contribution relative de *Thalassiosira gravida* par rapport au témoin. L'addition de +NSi/-P a aussi favorisé le développement des espèces d'*Entomoneis*, qui ont contribué davantage à la communauté finale des diatomées (Fig. 4A). En juin, l'effet du traitement +P/-NSi a été marqué par l'apparition de *Pseudo-nitzschia* spp. et une importante prolifération de *Skeletonema costatum*. Comme en mars, la contribution d'*Entomoneis* a augmenté après 6 j de traitement +NSi/-P, en juin (Fig. 4B). En octobre et en décembre, les compositions taxinomiques des diatomées sont restées presque inchangées par rapport au témoin (Fig. 4C et D). En août, le traitement +NP/-Si a provoqué une

augmentation de la contribution relative de *Chaetoceros* spp., alors que les espèces de *Guinardia* ont été favorisées par l'enrichissement +Si/-NP (Fig. 4E).

3.2.2.2. Effet sur les dinoflagellés. Contrairement au cas des diatomées, la biomasse des dinoflagellés a été surtout stimulée par l'enrichissement +P/-NSi pendant les quatre saisons (Fig. 3A, B, C et D). Dans ce traitement, les dinoflagellés ont contribué à hauteur de 68 à 83% à la biomasse finale du phytoplancton pendant le printemps (mars) et l'hiver (décembre). L'addition de +P/-NSi a favorisé la croissance de plusieurs taxa (Tableau 4). Le traitement +NP/-Si, réalisé en août, a aussi significativement ($P < 0,05$) stimulé la biomasse des dinoflagellés totaux (Fig. 3E) et la croissance de

Tableau 3

Taux de croissance (j^{-1}) des principales diatomées dans le témoin (T) et les différents enrichissements nutritifs (+P/–NSi, +NSi/–P, +NP/–Si et +Si/–NP) au cours de l'année 2004 (moyennes \pm écart types). Les valeurs en gras sont significativement ($P < 0,001$) supérieures au témoin

		T	+P/–NSi	+NSi/–P	+NP/–Si	+Si/–NP
<i>Chaetoceros</i> spp.	mars	0,010 \pm 0,005	–0,016 \pm 0,015	0,213 \pm 0,020		
	juin	0,002 \pm 0,055	–0,077 \pm 0,060	0,090 \pm 0,018		
	août	0,074 \pm 0,042			0,301 \pm 0,032	0,333 \pm 0,011
	octobre	0,013 \pm 0,006	–0,141 \pm 0,038	0,095 \pm 0,008		
	décembre	0,075 \pm 0,039	0,166 \pm 0,127	0,299 \pm 0,121		
<i>Dactyliosolen</i> spp.	mars	–	–	–		
	juin	–0,034 \pm 0,047	0,047 \pm 0,162	0,155 \pm 0,071		
	août	0,371 \pm 0,322	–	–	0,008 \pm 0,001	0,610 \pm 0,085
	octobre	0,192 \pm 0,107	0,254 \pm 0,100	0,287 \pm 0,111		
	décembre	–0,010 \pm 0,000	–0,448 \pm 0,471	0,168 \pm 0,141		
<i>Entomoneis</i> spp.	mars	0,002 \pm 0,000	–0,057 \pm 0,081	0,333 \pm 0,070		
	juin	0,092 \pm 0,122	0,033 \pm 0,012	0,404 \pm 0,057		
	août	0,173 \pm 0,041			–0,001 \pm 0,286	0,486 \pm 0,088
	octobre	0,033 \pm 0,047	0,099 \pm 0,045	0,187 \pm 0,012		
	décembre	–	–	–		
<i>Guinardia</i> spp.	mars	–0,004 \pm 0,005	–0,032 \pm 0,046	0,210 \pm 0,121		
	juin	0,023 \pm 0,104	0,219 \pm 0,78	0,226 \pm 0,049		
	août	0,128 \pm 0,019			–0,251 \pm 0,068	0,294 \pm 0,042
	octobre	0,085 \pm 0,022	0,099 \pm 0,026	0,193 \pm 0,029		
	décembre	0,047 \pm 0,081	0,034 \pm 0,21	0,143 \pm 0,115		
<i>Gyrosigma</i> spp.	mars	0,004 \pm 0,001	0,007 \pm 0,001	0,150 \pm 0,047		
	juin	–	–	–		
	août	0,173 \pm 0,245			–0,173 \pm 0,245	0,173 \pm 0,245
	octobre	0,001 \pm 0,001	0,072 \pm 0,023	0,126 \pm 0,054		
	décembre	–	–	–		
<i>Leptocylindrus</i> spp.	mars	–	–	–		
	juin	0,443 \pm 0,010	0,407 \pm 0,010	0,627 \pm 0,004		
	août	–	–	–	–	–
	octobre	0,062 \pm 0,044	0,104 \pm 0,068	0,252 \pm 0,015		
	décembre	0,022 \pm 0,191	0,085 \pm 0,121	0,267 \pm 0,026		
<i>Nitzschia</i> spp.	mars	0,298 \pm 0,140	0,367 \pm 0,065	0,501 \pm 0,141		
	juin	0,231 \pm 0,330	0,202 \pm 0,238	0,421 \pm 0,248		
	août	0,557 \pm 0,294			0,617 \pm 0,207	0,749 \pm 0,402
	octobre	0,009 \pm 0,007	0,143 \pm 0,013	0,180 \pm 0,013		
	décembre	0,063 \pm 0,204	–0,015 \pm 0,162	0,241 \pm 0,128		
<i>Pleurosigma</i> spp.	mars	–0,027 \pm 0,038	–0,033 \pm 0,110	0,038 \pm 0,059		
	juin	0,045 \pm 0,087	0,172 \pm 0,000	0,213 \pm 0,032		
	août	–0,025 \pm 0,491			0,019 \pm 0,001	–0,384 \pm 0,472
	octobre	0,001 \pm 0,007	0,040 \pm 0,057	0,120 \pm 0,060		
	décembre	–	–	–		
<i>Skeletonema</i> spp.	mars	–	–	–		
	juin	–0,015 \pm 0,074	0,436 \pm 0,040	0,229 \pm 0,068		
	août	–	–	–	–	–
	octobre	–	–	–		
	décembre	–	–	–		
<i>Thalassiosira</i> spp.	mars	0,001 \pm 0,002	0,149 \pm 0,047	0,373 \pm 0,037		
	juin	–	–	–		
	août	–0,173 \pm 0,041			0,006 \pm 0,002	0,173 \pm 0,041
	octobre	0,057 \pm 0,081	0,183 \pm 0,183	0,189 \pm 0,217		
	décembre	0,047 \pm 0,081	0,150 \pm 0,049	0,230 \pm 0,058		

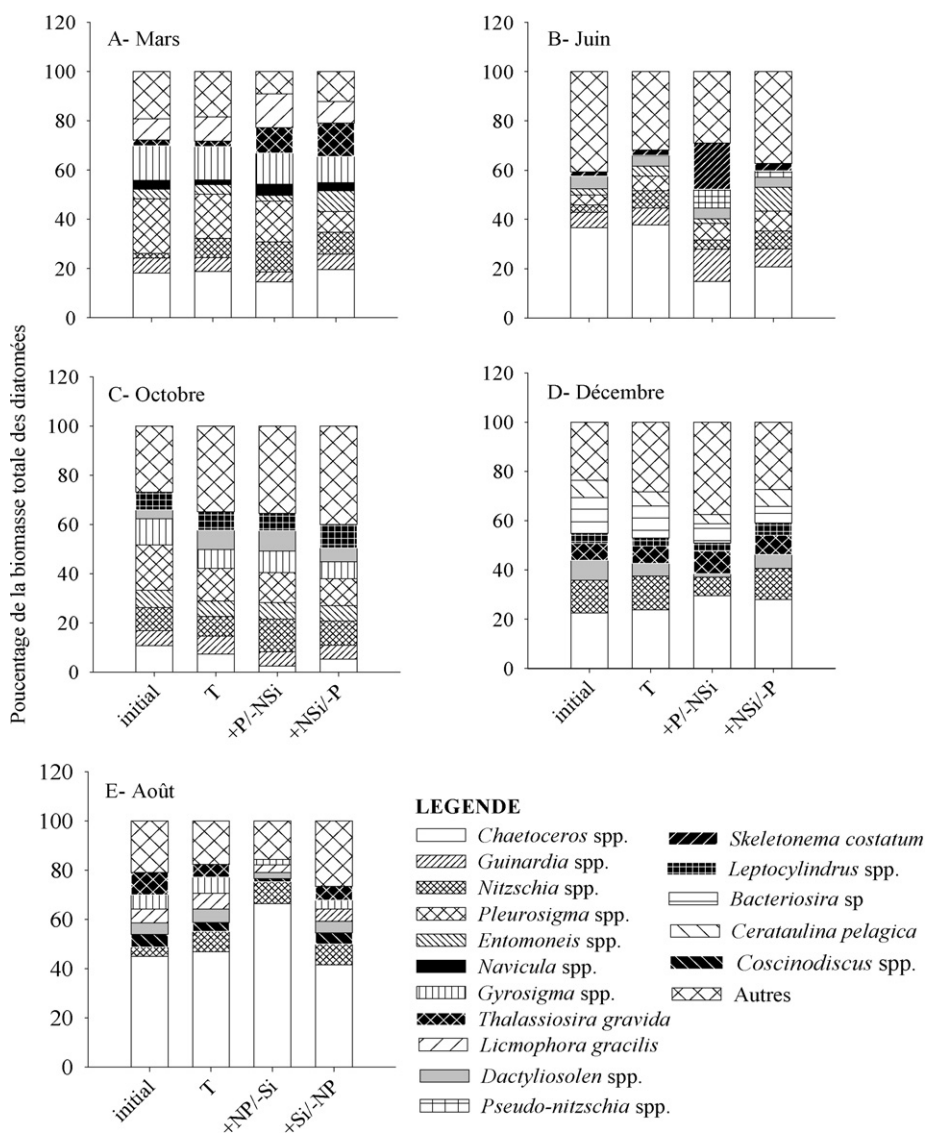


Fig. 4. Composition taxinomique des diatomées à l'état initial et final (après 6 j de traitement) dans le témoin (T) et les différents enrichissements nutritifs (+P/-NSi, +NSi/-P, +NP/-Si et +Si/-NP) au cours de l'année 2004.

quelques taxa, tels que *Ceratium* spp. et *Protoperidinium* spp. (Tableau 4).

Pendant les différentes périodes, les enrichissements ont été suivis par une légère modification de la composition finale des dinoflagellés. L'effet le plus marqué a été observé en mars et juin, durant lesquels les traitements +P/-NSi et +NSi/-P ont augmenté les contributions relatives de *Gyrodinium* et/ou de *Protoperidinium* par rapport au témoin (Fig. 5A et B).

3.2.2.3. Effet sur les flagellés. La biomasse des flagellés a été significativement ($P < 0,001$) augmentée par les additions +P/-NSi et +NSi/-P, seulement en

mars (Fig. 3A). Toutefois, la contribution des flagellés à la biomasse phytoplanctonique finale reste faible. Durant ce mois, ces deux traitements ont surtout stimulé la croissance des Chlorophycées et des Prymnesiophycées (Fig. 6A). En août, les deux traitements +Si/-NP et +NP/-Si ont induit une augmentation significative ($P < 0,001$) de la biomasse carbonée des flagellés (Fig. 3E) et ont favorisé la croissance de quelques groupes, tels que les Prasinophycées, les Chlorophycées et les flagellés $< 5 \mu\text{m}$ (Fig. 6E).

Au cours des différentes périodes, la composition taxinomique finale des flagellés est restée sensiblement la même dans les différents traitements (Fig. 6).

Tableau 4

Taux de croissance (j^{-1}) des dinoflagellés dans le témoin (T) et les différents enrichissements nutritifs (+P/–NSi, +NSi/–P, +NP/–Si et +Si/–NP) au cours de l'année 2004 (moyennes \pm écart types). Les valeurs en gras sont significativement ($P < 0,001$) supérieures au témoin

		T	+P/–NSi	+NSi/–P	+NP/–Si	+Si/–NP
<i>Ceratium</i> spp.	mars	0,097 \pm 0,061	0,148 \pm 0,045	0,057 \pm 0,065		<i>Ceratium</i> spp.
	juin	–	–	–		
	août	0,145 \pm 0,132			0,378 \pm 0,008	
	octobre	0,000 \pm 0,000	0,001 \pm 0,000	0,000 \pm 0,000		
	décembre	0,047 \pm 0,081	0,189 \pm 0,081	0,139 \pm 0,153		
<i>Gymnodinium</i> spp.	mars	0,054 \pm 0,079	0,147 \pm 0,048	0,110 \pm 0,003		<i>Gymnodinium</i> spp.
	juin	–0,002 \pm 0,006	–0,246 \pm 0,367	0,025 \pm 0,136		
	août	0,792 \pm 1,112			0,773 \pm 1,100	
	octobre	0,041 \pm 0,028	0,100 \pm 0,058	0,137 \pm 0,055		
	décembre	0,047 \pm 0,265	0,062 \pm 0,173	0,092 \pm 0,129		
<i>Gyrodinium</i> spp.	mars	0,304 \pm 0,266	0,751 \pm 0,013	0,710 \pm 0,092		<i>Gyrodinium</i> spp.
	juin	0,105 \pm 0,131	–0,181 \pm 0,123	0,203 \pm 0,145		
	août	0,004 \pm 0,005			–0,124 \pm 0,356	
	octobre	–0,332 \pm 0,474	–0,026 \pm 0,030	–0,332 \pm 0,474		
	décembre	–0,414 \pm 0,081	–0,413 \pm 0,081	–0,413 \pm 0,081		
<i>Prorocentrum</i> spp.	mars	0,099 \pm 0,004	0,262 \pm 0,090	0,141 \pm 0,084		<i>Prorocentrum</i> spp.
	juin	0,068 \pm 0,097	–0,138 \pm 0,306	0,030 \pm 0,038		
	août	–0,524 \pm 0,163			0,006 \pm 0,008	
	octobre	0,067 \pm 0,081	0,298 \pm 0,039	0,135 \pm 0,025		
	décembre	0,052 \pm 0,089	0,150 \pm 0,120	0,095 \pm 0,043		
<i>Protoperidinium</i> spp.	mars	0,120 \pm 0,120	0,206 \pm 0,048	0,074 \pm 0,235		<i>Protoperidinium</i> spp.
	juin	0,206 \pm 0,020	0,068 \pm 0,004	0,123 \pm 0,445		
	août	0,238 \pm 0,469			0,507 \pm 0,578	
	octobre	0,198 \pm 0,120	0,185 \pm 0,118	0,222 \pm 0,102		
	décembre	–0,011 \pm 0,000	0,058 \pm 0,081	0,058 \pm 0,081		
<i>Ceratium</i> spp.	mars	0,097 \pm 0,061	0,148 \pm 0,045	0,057 \pm 0,065		<i>Ceratium</i> spp.
	juin	–	–	–		
	août	0,145 \pm 0,132			0,378 \pm 0,008	
	octobre	0,000 \pm 0,000	0,001 \pm 0,000	0,000 \pm 0,000		
<i>Gymnodinium</i> spp.	décembre	0,047 \pm 0,081	0,189 \pm 0,081	0,139 \pm 0,153		<i>Gymnodinium</i> spp.
	mars	0,054 \pm 0,079	0,147 \pm 0,048	0,110 \pm 0,003		
	juin	–0,002 \pm 0,006	–0,246 \pm 0,367	0,025 \pm 0,136		
	août	0,792 \pm 1,112			0,773 \pm 1,100	
	octobre	0,041 \pm 0,028	0,100 \pm 0,058	0,137 \pm 0,055		
<i>Gyrodinium</i> spp.	décembre	0,047 \pm 0,265	0,062 \pm 0,173	0,092 \pm 0,129		<i>Gyrodinium</i> spp.
	mars	0,304 \pm 0,266	0,751 \pm 0,013	0,710 \pm 0,092		
	juin	0,105 \pm 0,131	–0,181 \pm 0,123	0,203 \pm 0,145		
	août	0,004 \pm 0,005			–0,124 \pm 0,356	
	octobre	–0,332 \pm 0,474	–0,026 \pm 0,030	–0,332 \pm 0,474		
<i>Prorocentrum</i> spp.	décembre	–0,414 \pm 0,081	–0,413 \pm 0,081	–0,413 \pm 0,081		<i>Prorocentrum</i> spp.
	mars	0,099 \pm 0,004	0,262 \pm 0,090	0,141 \pm 0,084		
	juin	0,068 \pm 0,097	–0,138 \pm 0,306	0,030 \pm 0,038		
	août	–0,524 \pm 0,163			0,006 \pm 0,008	
	octobre	0,067 \pm 0,081	0,298 \pm 0,039	0,135 \pm 0,025		
<i>Protoperidinium</i> spp.	décembre	0,052 \pm 0,089	0,150 \pm 0,120	0,095 \pm 0,043		<i>Protoperidinium</i> spp.
	mars	0,120 \pm 0,120	0,206 \pm 0,048	0,074 \pm 0,235		
	juin	0,206 \pm 0,020	0,068 \pm 0,004	0,123 \pm 0,445		
	août	0,238 \pm 0,469			0,507 \pm 0,578	
	octobre	0,198 \pm 0,120	0,185 \pm 0,118	0,222 \pm 0,102		

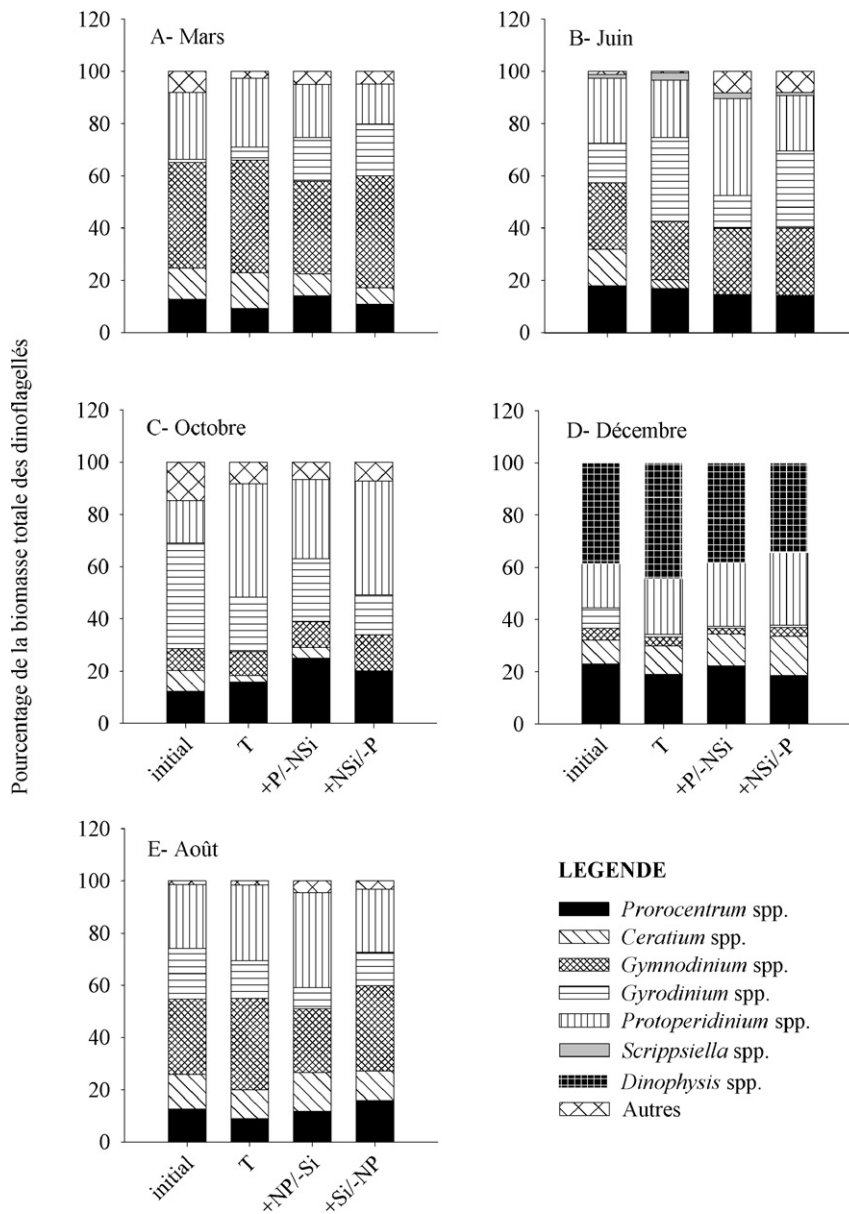


Fig. 5. Composition taxinomique des dinoflagellés à l'état initial et final (après 6 j de traitement) dans le témoin (T) et les différents enrichissements nutritifs (+P/-NSi, +NSi/-P, +NP/-Si et +Si/-NP) au cours de l'année 2004.

3.2.3. Effet sur la composition taxinomique du phytoplancton total

Les réponses des taxa de différents groupes aux traitements nutritifs ont induit un remaniement de la composition finale du phytoplancton total. L'analyse MDS a effectivement montré que les compositions finales du phytoplancton dans les traitements étaient différentes de celle du témoin (Fig. 7). En effet, des dissimilarités moyennes élevées ont été observées entre le témoin et tous les enrichissements nutritifs (Tableau 5). De

plus, les additions nutritives sont dissemblables entre eux. Les effets des fertilisations sur la composition du phytoplancton étaient remarquables, surtout en mars, juin et août, puisque les différences les plus fortes par rapport au témoin ont été mesurées durant ces mois. L'analyse des pourcentages de similarité (SIMPER) a montré que les différences significatives entre les traitements et les témoins ont principalement résulté des changements des biomasses des espèces dominantes (Tableau 6).

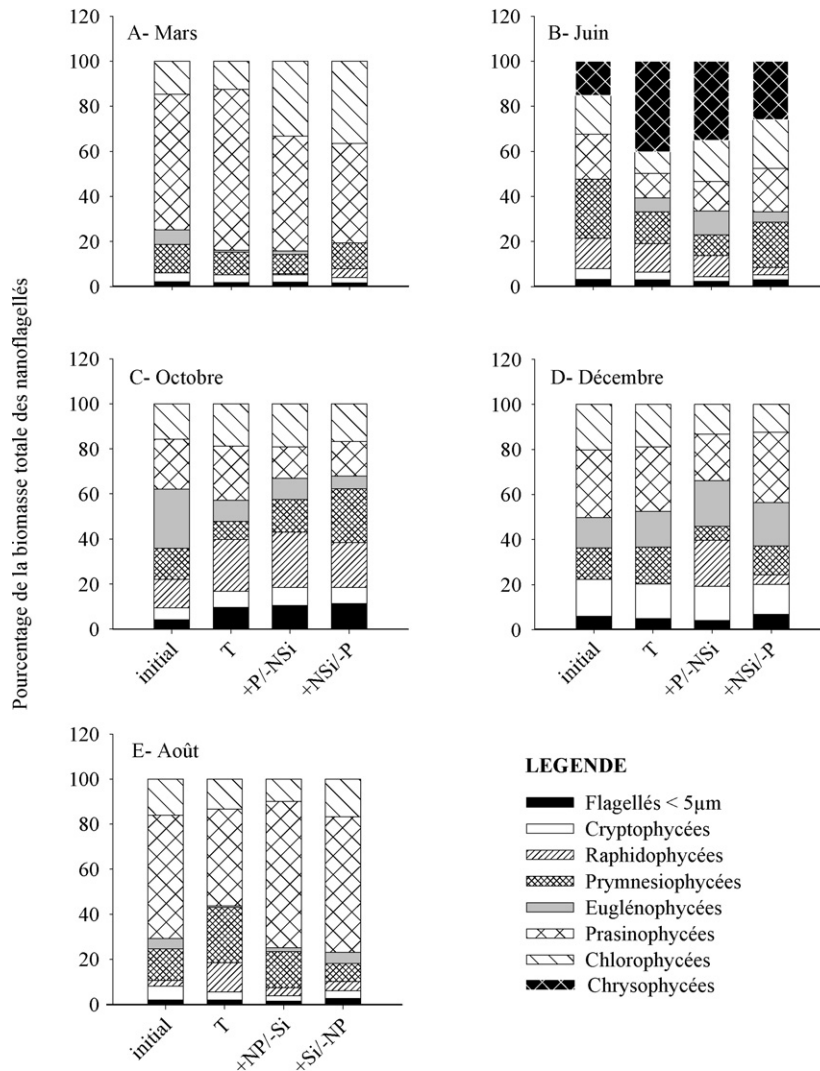


Fig. 6. Composition taxinomique des flagellés à l'état initial et final (après 6 j d'incubation) dans le témoin (T) et les différents enrichissements nutritifs (+P/-NSi, +NSi/-P, +NP/-Si et +Si/-NP) au cours de l'année 2004.

4. Discussion

4.1. Variation saisonnière du phytoplancton

Comme il a été déjà signalé par d'autres auteurs [6,37], les biomasses chlorophylliennes et carbonées du phytoplancton ont montré des variations significatives au cours de l'année 2004, avec des maxima estivaux ($4\text{--}4,4 \mu\text{g Chl } a \text{ L}^{-1}$; $1126\text{--}1721 \mu\text{g CL}^{-1}$; Tableau 2). Les fluctuations temporelles du phytoplancton seraient certainement régies par le changement saisonnier des facteurs physicochimiques du milieu [6,38,39]. En effet, les concentrations phytoplanctoniques ont été corrélées positivement avec la température de l'eau ($r_s = 0,906$, $P < 0,001$) et la salinité ($r_s = 0,800$, $P < 0,001$) et

négativement avec la turbidité de l'eau ($r_s = -0,680$, $P < 0,001$).

Les travaux antérieurs ont montré que la composition des communautés algales change dans le temps, en réponse aux variations saisonnières des conditions environnementales [24,40,41]. Au cours de cette étude, la communauté phytoplanctonique estivale a été caractérisée par une importante prolifération des diatomées qui ont contribué en août à hauteur de 48% à la biomasse totale des microalgues. Cependant, les dinoflagellés ont dominé pendant les autres périodes de l'année (Tableau 2). La prolifération estivale des diatomées a été signalée par des travaux antérieurs dans la lagune de Bizerte [6,24] et également dans d'autres écosystèmes côtiers méditerranéens, comme la baie de Tunis (côtes

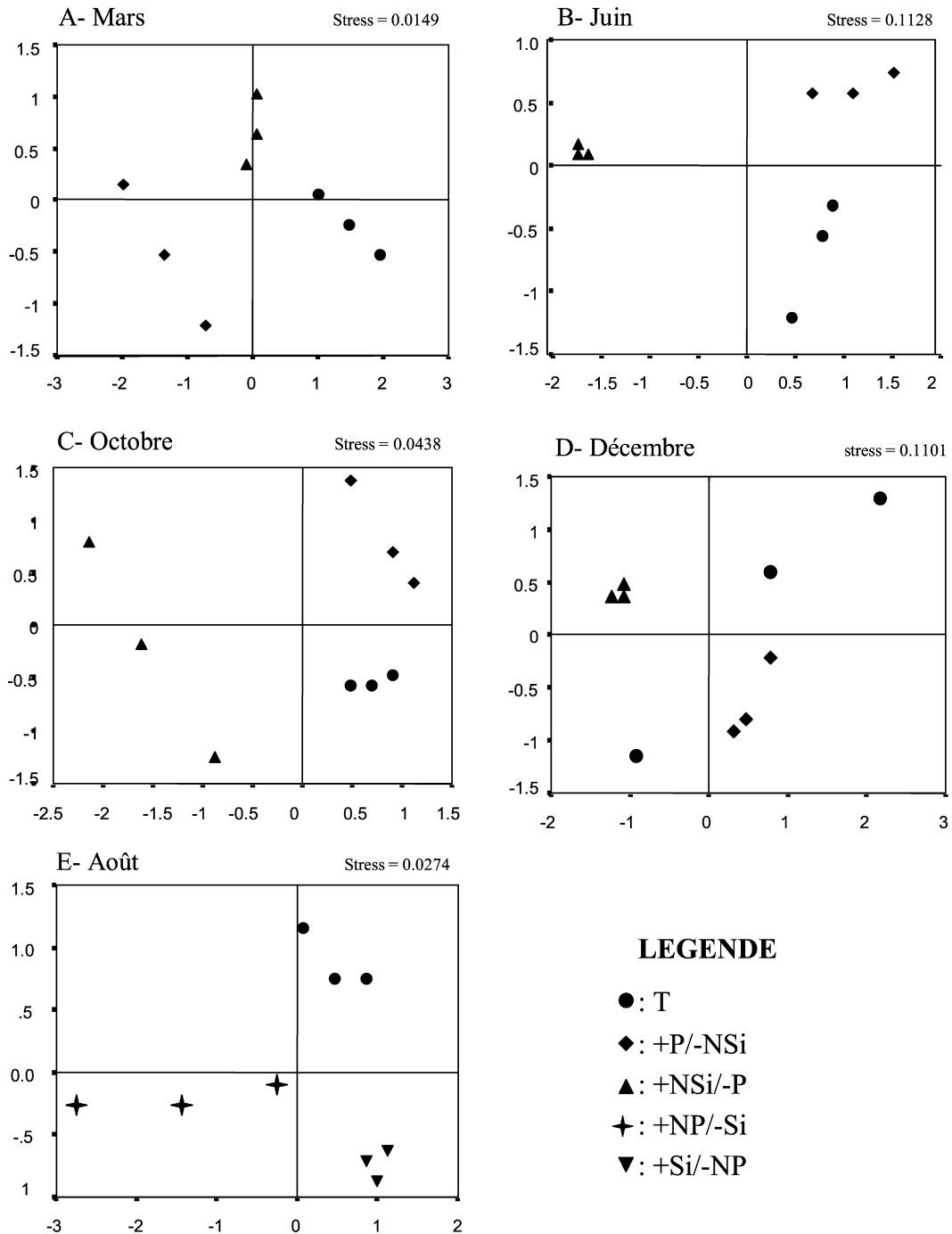


Fig. 7. Résultats de l'analyse non paramétrique MDS (positionnement multidimensionnelle) des biomasses finales des taxa phytoplanctoniques dans les différents traitements nutritifs au cours de l'année 2004.

tunisiennes, [42]), les lagunes de Mar Menor (côtes espagnoles, [43]), d'Orbetello (côtes italiennes, [44]) ainsi que sur les côtes libanaises [45], égyptiennes [46] et catalanes [47]. L'augmentation de la température de l'eau, de la salinité et des teneurs en Si(OH)_4 au cours de

l'été (surtout en août, [Tableau 1](#)) pourrait contribuer à la prolifération estivale des diatomées, puisque des corrélations positives ont été observées entre ces variables abiotiques et la biomasse des diatomées (température : $r_s = 0,906$, $P < 0,001$; salinité : $r_s = 0,800$,

Tableau 5

Dissimilarités moyennes concernant la composition taxinomique finale du phytoplancton entre les différents traitements nutritifs au cours de l'année 2004

		T	+P/–NSi	+NSi/–P	+NP/–Si	+Si/–NP
Mars	T					
	+P/–NSi	491,56				
Juin	+NSi/–P	299,69	343,23			
	T					
Août	+P/–NSi	330,82				
	+NSi/–P	486,90	530,18			
Octobre	T					
	+NP/–Si	282,29				
Décembre	+Si/–NP	221,42			307,13	
	T					
Mars	+P/–NSi	104,63				
	+NSi/–P	158,92	143,73			
Juin	T					
	+P/–NSi	104,21				
Août	+NSi/–P	120,83	125,07			

$P < 0,001$; $\text{Si}(\text{OH})_4$: $r_s = 0,638$, $P < 0,05$). Plusieurs travaux ont effectivement montré que ces microalgues se développent tout particulièrement à de fortes températures et salinités [24,38] et que leur croissance augmente avec la disponibilité de Si [19,48,49].

Contrairement aux diatomées, les dinoflagellés ne sont pas toujours tributaires des conditions nutritives du milieu, étant donné qu'ils ont des comportements trophiques très diversifiés (autotrophie, hétérotrophie, mixotrophie) [50,51]. Les dinoflagellés sont aussi dotés des mouvements migratoires dans la colonne d'eau qui leur permettent d'éviter leurs prédateurs zooplanctoniques [52]. En outre, certains dinoflagellés peuvent sécréter des substances capables d'inhiber la croissance et de provoquer la lyse d'autres espèces phytoplanctoniques [53]. Ces caractéristiques des dinoflagellés contribuent probablement à leur dominance durant presque toute l'année dans notre site d'étude. D'une façon générale, il a été prouvé que le développement des dinoflagellés est plus favorisé que celui des autres groupes phytoplanctoniques dans les écosystèmes à faible turbulence, et à long temps de renouvellement des eaux, tels que les lagunes [51].

4.2. Limitations nutritives du phytoplancton au cours des différentes périodes de l'année

La limitation nutritive des producteurs primaires a été signalée dans plusieurs milieux méditerranéens. Plusieurs travaux ont reporté une limitation par le P en Méditerranée occidentale et orientale [23], alors que d'autres ont souligné que c'est plutôt le N (et non le P) qui est limitant dans certains secteurs orientaux de cette

mer [54]. Une étude récente réalisée dans la lagune de Bizerte a montré que le N est l'élément limitant pour le phytoplancton en hiver, alors qu'en été le N et P co-limitent la croissance microalgale [6]. La présente étude a traité pour la première fois des effets des additions simultanées de N, P et Si.

Les résultats ont montré que le phytoplancton est limité par les nutriments N, P et Si pendant les différentes périodes de l'année. Les différents enrichissements nutritifs ont induit des augmentations des concentrations en Chl *a* (Fig. 2) et des biomasses finales du phytoplancton (Fig. 3) par rapport aux témoins. Les taux de croissance de plusieurs taxa observés après différentes fertilisations ont été significativement supérieurs à ceux déterminés dans les témoins (Tableaux 3 et 4). En plus, les producteurs primaires ont montré des degrés de limitation pour les trois nutriments au cours de l'année. Durant l'été (juin et août), le Si semble être plus limitant pour le phytoplancton que N et P. Effectivement, les traitements +Si/–NP (en août) et +NSi/–P (en juin) ont induit des augmentations de la Chl *a* plus prononcées que celles observées lorsque Si est déficient (traitements +P/–NSi et +NP/–Si) (Fig. 2B et E). La communauté initiale du phytoplancton de la lagune a été caractérisée par une intense prolifération estivale des diatomées (Fig. 3B et E). Ceci pourrait expliquer la forte réponse des microalgues à l'addition de Si (+NSi/–P ; +Si/–NP), qui est un élément indispensable à la structure et au métabolisme des diatomées. Durant les autres périodes de l'année (mars, octobre et décembre) le phytoplancton a présenté presque les mêmes degrés de limitation pour les trois éléments N, P et Si. Les concentrations en Chl *a* ont augmenté de la même manière

Tableau 6

Résultats de l'analyse des pourcentages de similarité (SIMPER), montrant les espèces responsables des différences entre le témoin et les traitements (+P/–NSi, +NSi/–P, +NP/–Si et +Si/–NP)

	+P/–NSi	+NSi/–P	+NP/–Si	+Si/–NP
Mars	<i>Gyrodinium fusiforme</i> (+) <i>Gyrodinium spirale</i> (+) <i>Protooperidinium depressum</i> (+) <i>Prorocentrum rostratum</i> (+) <i>Gymnodinium sanguineum</i> (+)	<i>Thalassiosira gravida</i> (+) <i>Ceratium longipes</i> (–) <i>Gyrodinium spirale</i> (+) <i>Entomoneis</i> sp. (+) <i>Gyrosigma</i> sp. (+) <i>Protooperidinium conicum</i> (–) <i>P. compressum</i> (–) <i>Prorocentrum compressum</i> (+) <i>Licmophora gracilis</i> (+) <i>Gyrodinium fusiforme</i> (+)		
Juin	<i>Protooperidinium conicum</i> (+) <i>Skeletonema costatum</i> (+) <i>Gymnodinium sanguineum</i> (+) <i>Gyrodinium fusiforme</i> (+) <i>Guinardia delicatula</i> (+)	<i>Entomoneis</i> sp. (+) <i>Rhizosolenia crassispina</i> (+) <i>Guinardia delicatula</i> (+) <i>Gyrodinium fusiforme</i> (+) <i>Asterionella formosa</i> (+) <i>Protooperidinium depressum</i> (+) <i>Gyrosigma</i> sp. (+) <i>Pleurosigma directum</i> (+) <i>Attheya longipes</i> (+) <i>Cylindrotheca closterium</i> (+) <i>Protooperidinium</i> sp. (+) <i>Pleurosigma strigosum</i> (+) <i>Prorocentrum arcuatum</i> (+) <i>Nitzschia rectilonga</i> (+)		
Août			<i>Protooperidinium</i> sp. (+) <i>P. depressum</i> (+) <i>Chaetoceros decipiens</i> (+) <i>Chaetoceros teres</i> (+) <i>Ceratium fusus</i> (+)	<i>Chaetoceros decipiens</i> (+) <i>Asterionella formosa</i> (+) <i>Chaetoceros diadema</i> (+) <i>Cylindrotheca closterium</i> (+) <i>Prorosira glacialis</i> (+) <i>Gyrodinium fusiforme</i> (–) <i>Coscinodiscus granii</i> (+) <i>Paralia sulcata</i> (+) <i>Guinardia delicatula</i> (+)
Octobre	<i>Protooperidinium</i> sp. (+) <i>Gyrodinium fusiforme</i> (+) <i>Prorocentrum micans</i> (+) <i>Gyrosigma fascicola</i> (+) <i>Torodinium robustum</i> (+) <i>Prorocentrum lima</i> (+)	<i>Leptocylindrus danicus</i> (+) <i>Cyclotella</i> sp. (+) <i>Protooperidinium brevipes</i> (+) <i>Gyrodinium fusiforme</i> (–) <i>Asterionellopsis glacialis</i> (+) <i>Pleurosigma strigosum</i> (+) <i>Prorocentrum micans</i> (+) <i>Pleurosigma directum</i> (+) <i>Coscinodiscus granii</i> (+) <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (+) <i>Gyrosigma fasciolla</i> (+) <i>Cylindrotheca closterium</i> (+) <i>Chaetoceros mitra</i> (+)		
Décembre	<i>Dinophysis norvegica</i> (+) <i>Protooperidinium</i> sp. (+) <i>Prorocentrum micans</i> (+) <i>Ceratium fusus</i> (+)	<i>Gyrodinium formosum</i> (+) <i>Thalassiosira gravida</i> (+) <i>Cerataulina pelagica</i> (+) <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (+) <i>Ceratium fusus</i> (+) <i>Chaetoceros decipiens</i> (+) <i>Ceratium lineatum</i> (+) <i>Nitzschia rectilonga</i> (+) <i>Leptocylindrus danicus</i> (+)		

(+) : plus abondant ; (–) : moins abondant. Les espèces contribuant pour environ 50% de la dissimilarité globale entre les traitements sont rangées par ordre d'importance de leur participation à cette dissimilarité.

dans les traitements suivants : +NSi/–P et +P/–NSi (Fig. 2A, C et D).

4.3. Limitations nutritives des différents groupes taxinomiques

Les groupes taxinomiques (diatomées, dinoflagellés et flagellés) ont montré diverses réponses aux enrichissements nutritifs, aboutissant à des changements importants des communautés de microalgues. Les résultats de l'analyse multivariée (MDS) ont effectivement montré que les compositions spécifiques finales du phytoplancton après les traitements +NSi/–P, +P/–NSi, +NP/–Si et +Si/–NP ont été nettement différentes de celles des témoins (Fig. 7). Des dissimilarités élevées ont été également observées entre chaque enrichissement nutritif et le témoin et entre les fertilisations (+NSi/–P, +P/–NSi, +NP/–Si et +Si/–NP) (Tableau 5).

Les diatomées ont fortement répondu à l'addition +NSi/–P durant les quatre périodes de l'année (mars, juin, octobre et décembre), puisque leur biomasse finale dans ce traitement a dépassé de loin (2–4 fois) celle du témoin (Fig. 3A, B, C et D). Ces microalgues qui n'ont contribué que pour 24–38% à la biomasse de la communauté initiale du phytoplancton (Tableau 2) sont devenues dominantes (52–61%) dans la communauté phytoplanctonique après 6 j de traitement +NSi/–P (Fig. 3A, B, C et D). Les biomasses finales des diatomées estimées dans le traitement +Si/–NP en août ont également fortement dépassé celles accusées dans les autres traitements (Fig. 3E). Outre les biomasses, les taux de croissance de la plupart des diatomées ont été stimulés par les fertilisations +NSi/–P et +Si/–NP durant presque toutes les expériences (Tableau 3). Ces résultats indiquent que N et Si sont limitants pour la majorité des diatomées rencontrées dans la lagune durant les différentes périodes de l'année. Cependant, les deux traitements n'ont pas la même importance dans le contrôle des diatomées. Une étude antérieure menée dans la lagune de Bizerte a signalé que la croissance des diatomées est régie par N durant l'été et l'hiver [6]. Nos résultats révèlent que c'est plutôt le Si qui a un rôle plus important dans le développement des diatomées. En effet, l'ajout de Si combiné avec N (traitement +NSi/–P) et même lorsque N est déficient (traitement +Si/–NP) a été suivi par une augmentation nette de la croissance de la plupart des taxa de diatomées. En revanche, la déficience en Si (traitement +NP/–Si) a entravé l'effet stimulateur de l'ajout de N sur la croissance de la majorité des diatomées, sauf celles des espèces de *Chaetoceros* (Tableau 3). De plus, la biomasse

finale des diatomées après traitement +NP/–Si n'a pas été différente de celle du témoin, mais inférieure à celle observée après enrichissement +Si/–NP (Fig. 3E). Ces faits suggèrent que le Si est le principal élément qui limite la croissance des diatomées dans la lagune et que le N a un rôle moins intense dans le contrôle de ces microalgues. La disponibilité de Si est évidemment importante pour la croissance et le développement des diatomées [19,48,49] et pour soutenir la synthèse des nouveaux frustules au moment de la division cellulaire [20,55,56].

Une étude d'enrichissement menée dans la rade de Brest (France) a montré que, consécutivement à l'ajout de Si, la communauté printanière du phytoplancton initialement composée du nanophytoplancton est devenue dominée par les microalgues essentiellement constituée de diatomées [57]. D'autres travaux ont aussi indiqué que la fertilisation avec Si a induit une augmentation de la biomasse des diatomées plus prononcée que les enrichissements avec N et/ou P [19,58,59].

Quoique les additions +P/–NSi et +NP/–Si n'ont induit aucun effet significatif sur la biomasse totale des diatomées (Fig. 3), la croissance de certains taxa a été favorisée par ces traitements : c'est le cas de *Chaetoceros*, *Guinardia*, *Gyrosigma*, *Nitzschia* et *Thalassiosira* (Tableau 3). Cependant, la stimulation de la croissance de ces taxa a été observée seulement pendant une des cinq périodes de l'étude et a aussi été moins prononcée que celles induites par les traitements +NSi/–P et +Si/–NP (Tableau 3). Ceci suggère que, par périodes, le N et P pourraient être spécifiquement limitants pour la croissance de certaines espèces de diatomées. Des travaux de fertilisation dans des microcosmes, menés dans les eaux côtières eutrophes en Méditerranée, ont signalé que l'ajout de N et P a induit une importante augmentation de la biomasse des diatomées [23]. D'autres travaux d'enrichissement nutritif ont attesté que, dans le cas où le Si est déficient, la communauté du phytoplancton serait composée de chaînes de diatomées de petites tailles faiblement silicifiées, comme *Chaetoceros*, *Skeletonema* et *Thalassiosira* [9,19,39]. Nos résultats ont indiqué que *Skeletonema costatum* est contrôlée surtout par P, puisque son taux de croissance (Tableau 3) et sa biomasse finale (Fig. 4B) ont fortement répondu au traitement +P/–NSi. Des expériences d'enrichissement in vitro ont rapporté effectivement que *Skeletonema costatum* est limité par le P [9].

Comme pour diatomées, les enrichissements nutritifs ont affecté la communauté des dinoflagellés, mais leur forte réponse a concerné l'élément P. La biomasse finale des dinoflagellés et les taux de croissance de plusieurs taxa ont été fortement stimulés par le traitement

+P/–NSi et +NP/–Si durant presque toutes les périodes de l'année (Tableau 4, Fig. 3). Après six jours de ces traitements, les dinoflagellés ont contribué à plus de 70% de la biomasse totale du phytoplancton (Fig. 3). Ces résultats indiquent que le développement des dinoflagellés dans la lagune est fortement lié à la disponibilité du P. Les dinoflagellés sont caractérisés par un contenu cellulaire élevé en ADN et, par suite, ces organismes ont un fort besoin en l'élément P [60]. Ceci pourrait expliquer leur forte réponse aux additions de P (traitement +P/–NSi, +NP/–Si). Des travaux menés dans la lagune de Bizerte et d'autres régions méditerranéennes ont montré l'effet stimulateur des additions de P sur la croissance des dinoflagellés [6,61,62]. Il a été aussi signalé que la fertilisation avec NP dans des mésocosmes a été suivie d'une importante prolifération des dinoflagellés [59].

Les effets spécifiques des enrichissements nutritifs sur la croissance des taxa de diatomées et de dinoflagellés ont été suivis par un remaniement dans la communauté finale de ces microalgues (Figs. 4 et 5) et dans la composition spécifique du phytoplancton total (Fig. 7). Les différences significatives entre les traitements et les témoins ont principalement abouti à des changements des biomasses des espèces dominantes (Tableau 6). L'augmentation de la biomasse de plusieurs espèces de diatomées et de quelques espèces de dinoflagellés et la diminution d'autres au cours des expériences étaient responsables de la différence significative entre le traitement +NSi/–P et le témoin (Tableau 6). L'addition +Si/–NP réalisée en août a induit l'accroissement significatif de la biomasse de quelques espèces de diatomées par rapport au témoin, telles que *Asterionella formosa*, *Chaetoceros decipiens*, *C. diadema*, *Coscinodiscus granii*, *Cylindrotheca closterium*, *Guinardia delicatula*, *Paralia sulcata* et *Prorosira glacialis* (Tableau 6). La fertilisation +P/–NSi a stimulé l'augmentation de la biomasse de plusieurs genres de dinoflagellés par rapport au témoin durant les quatre périodes de l'année tel que *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Prorocentrum* et *Protopteridinium*.

Pendant certaines périodes de l'année, le traitement +NSi/–P a favorisé le développement de quelques dinoflagellés, dont certains sont hétérotrophes, comme *Ceratium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium* et *Protopteridinium* (Tableau 4). Ceci peut être une réponse à l'augmentation de la biomasse de leurs proies potentielles, les diatomées [63].

Contrairement aux diatomées et aux dinoflagellés, la biomasse des flagellés a augmenté dans les traitements +NSi/–P et +P/–NSi seulement en mars et dans les traitements +NP/–Si et +Si/–NP en août (Fig. 3A et

E). En outre, ce ne sont que certains groupes (Chlorophycées, Prasinophycées et Prymnesiophycées) qui ont répondu aux traitements en augmentant leur croissances. Toutefois, la composition finale des nanoflagellés dans les différentes fertilisations reste inchangée par rapport au témoin (Fig. 6). De plus, l'analyse SIMPER a montré que les flagellés n'ont pas contribué aux changements dans la composition taxinomique du phytoplancton entre chaque traitement et le témoin (Tableau 6).

5. Conclusion

Le présent travail montre que le phytoplancton dans la lagune de Bizerte est limité par les nutriments (N, P et Si) au cours des différents mois de l'année 2004. Les traitements nutritifs ont induit des augmentations significatives des concentrations chlorophylliennes et des biomasses finales du phytoplancton par rapport aux témoins. En outre, les producteurs primaires ont montré des degrés de limitation pour les nutriments au cours de l'année. Durant l'été (juin et août), le Si semble être plus limitant pour le phytoplancton que N et P. Le nutriment Si joue le rôle le plus important sur la croissance et le développement des diatomées, puisque l'enrichissement de +Si/–NP en août a induit une augmentation significative de la biomasse de plusieurs taxa (*Asterionella formosa*, *Chaetoceros decipiens*, *C. diadema*, *Coscinodiscus granii*, *Cylindrotheca closterium*, *Guinardia delicatula*, *Paralia sulcata* et *Prorosira glacialis*). Les biomasses et les taux de croissance des dinoflagellés ont été stimulés significativement par les traitements +P/–NSi et +NP/–Si durant presque toutes les périodes de l'année. Après 6 j de ces traitements, les dinoflagellés ont contribué à hauteur de plus de 70% de la biomasse totale du phytoplancton. En outre, l'enrichissement de +P/–NSi a favorisé la prolifération de plusieurs genres de dinoflagellés, tels que *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Prorocentrum* et *Protopteridinium*. Ceci suggère que la dynamique des dinoflagellés est surtout contrôlée par le nutriment P. Contrairement aux diatomées et dinoflagellés, la biomasse et la croissance des flagellés n'ont été stimulées par certains traitements que pendant une période donnée.

Les augmentations des décharges nutritives d'origine anthropique, agricole et industrielle finissent par déséquilibrer le système planctonique de la lagune, puisque les nutriments N, P et Si peuvent affecter de différentes manières la dynamique du phytoplancton et induire des remaniements dans la composition des microalgues pendant différentes périodes de l'année.

Remerciements

Nous exprimons notre gratitude à M.E. Mahmoudi pour son aide en analyses statistiques et nous remercions un expert anonyme pour ses suggestions utiles.

Références

- [1] V.H. Smith, Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems – a global problem, *Environ Sci. Pollut. Res.* 10 (2003) 126–139.
- [2] J.L. Pinckney, H.W. Paerl, E. Haugen, P.A. Tester, Response of phytoplankton and Pfiesteria-like-dinoflagellate zoospores to nutrient enrichment in the Neuse River Estuary, North Carolina, USA, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 192 (2000) 65–78.
- [3] E. Granéli, P. Carlsson, J.T. Turner, P. Tester, C. Bechemin, R. Dawson, E. Funari, Effects of N:P:Si ratios and zooplankton grazing on phytoplankton communities in the northern Adriatic Sea. I. Nutrients, phytoplankton biomass, and polysaccharide production, *Aquat. Microb. Ecol.* 18 (1999) 37–54.
- [4] N.P. Smith, P.A. Pitts, Regional-scale and long-term transport patterns in the Florida Keys, in: J.W. Porter, K.G. Porter (Eds.), *The Everglades, Florida Bay, and Coral Reefs of the Florida Keys: An Ecosystem Sourcebook*, CRC Press, Boca Raton, FL, 2002, pp. 343–360.
- [5] R.E. Hecky, P. Kilham, Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment, *Limnol. Oceanogr.* 33 (1988) 796–822.
- [6] A. Sakka Hlaili, M.A. Chikhaoui, B. El Grami, H. Hadj Mabrouk, Effects of N and P supply on phytoplankton in Bizerte Lagoon (Western Mediterranean), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 333 (2006) 79–96.
- [7] L.M. Graziano, R.J. Geider, W.K.W. Li, M. Olaizola, Nitrogen limitation of North Atlantic phytoplankton: analysis of physiological condition in nutrient enrichment experiments, *Aquat. Microb. Ecol.* 11 (1996) 53–64.
- [8] D.A. Caron, E.L. Lim, R.W. Sanders, M.R. Dennett, U.G. Berninger, Response of bacterioplankton and phytoplankton to organic carbon and inorganic nutrient additions in contrasting oceanic ecosystems, *Aquat. Microb. Ecol.* 22 (2000) 175–184.
- [9] A. Lagus, J. Suomela, G. Weithoff, K. Heikkila, H. Helminen, J. Sipura, Species-specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichment and the N:P ratio in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea, *J. Phytoplankton Res.* 26 (2004) 779–798.
- [10] E.B. Örnólfsson, E. Lumsden, J.C. Pinckney, Nutrient pulsing as a regulator of phytoplankton abundance and community composition in Galveston Bay Texas, *J. Plankton Res.* 26 (2004) 325–339.
- [11] R. Henry, K. Hino, J.G. Tundisi, J.S.B. Ribeiro, Responses of phytoplankton in Lake Jacaretinga to enrichment with nitrogen and phosphorus in concentrations similar to those in the River Solimoes (Amazon, Brazil), *Arch. Hydrobiol.* 103 (1985) 453–477.
- [12] P. Dufour, B. Berland, Nutrient control of phytoplanktonic biomass in atoll lagoons and Pacific Ocean waters: studies with factorial enrichment bioassays, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 234 (1999) 147–166.
- [13] M.F. Piehler, L.J. Twoney, N.S. Hall, H.W. Paerl, Impacts of inorganic nutrient enrichment on phytoplankton community structure and function in Pamlico Sound, NC, USA, *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 61 (2004) 197–209.
- [14] D.W. Schindler, The evolution of phosphorus limitation in lakes, *Science* 195 (1977) 260–262.
- [15] J.B. Cotner, E.R.P. Ammerman, E. Bentzen, Phosphorus-limited bacterioplankton growth in the Sargasso Sea, *Aquat. Microb. Ecol.* 13 (1997) 141–149.
- [16] J.A. Downing, Marine nitrogen:phosphorus stoichiometry and the global N:P cycle, *Biogeochemistry* 37 (1997) 237–252.
- [17] A.C. Redfield, B.H. Ketchum, F.A. Richards, The influence of organisms on the composition of seawater, in: M.N. Hill (Ed.), *The Sea*, vol. 2, John Wiley & Sons, New York, 1963, pp. 26–77.
- [18] N. Kress, B. Herut, Hypertrophication in the oligotrophic Eastern Mediterranean: a study in Haifa Bay (Israel), *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 46 (1998) 645–656.
- [19] C.J. Gobler, N.J. Buck, M.E. Sieracki, S.A. Sañudo-Wilhelmy, Nitrogen and Silicon limitation of phytoplankton communities across an urban estuary: The Esat River–Long Island Sound system, *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 68 (2006) 127–138.
- [20] D.J. Conley, T.C. Malone, Annual cycle of dissolved silicate in Chesapeake Bay: implication for the production and fate of phytoplankton biomass, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81 (1992) 121–128.
- [21] O. Gotsis-Skretas, K. Pagou, M. Moraitou-Apostolopoulou, L. Ignatiades, Seasonal variability in primary production and standing stocks of phytoplankton and zooplankton in the Cretan Sea and the Straits of the Cretan Arc (March 1994–January 1995), *Prog. Oceanogr.* 44 (1999) 625–649.
- [22] K. Pagou G. Assimakopoulou, Distribution of phytoplankton populations in Thermaikos Gulf, in: C. Anagnostou (Ed.), *Monitoring of the Marine Ecosystem of Thermaikos Gulf*, Technical Report, NCMR, Athens, July 1996, pp. 103–134 (in Greek).
- [23] N. Kress, T.F. Thingstad, B. Herut, T. Zohary, P. Pitta, S. Psarra, T. Polychronaki, G. Spyres, F. Mantoura, T. Tanaka, F. Ras-soulzadegan, S. Groom, M. Krom, Effect of P and N addition to oligotrophic Eastern Mediterranean waters influenced by near-shore waters: A microcosm experiment, *Deep-Sea Res. II* 52 (2005) 3054–3073.
- [24] A. Sakka Hlaili, B. Grami, Hadj H. Mabrouk, M. Gosselin, D. Hamel, Phytoplankton growth and microzooplankton grazing rates in a restricted Mediterranean lagoon (Bizerte Lagoon, Tunisia), *Mar. Biol.* 151 (2007) 767–783.
- [25] A. Harzallah, État actuel et évolution de l'exploitation halieutique des lagunes (Bizerte), Institut national des sciences et technologie de la mer, Tunisie, 2002 (128 p.).
- [26] T. Mansouri, Application de la télédétection et des systèmes d'information géographiques à l'étude du fonctionnement hydrologique du lac de Bizerte et son bassin versant, DEA, université Tunis-2, 1996 (101 p.).
- [27] E.D. Wood, F.A.J. Armstrong, F.A. Richards, Determination of nitrate in seawater by cadmium–copper reduction to nitrite, *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 47 (1967) 23–31.
- [28] F. Koroleff, Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue, *ICES, C.M.* 1969/C, 9 Hydr. Comm., 1969.
- [29] J. Murphy, J.P. Riley, A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters, *Anal. Chem. Acta* 27 (1962) 31–36.
- [30] J.B. Mullin, J.P. Riley, The colorimetric determination of silicate with special reference to sea and natural waters, *Anal. Chem. Acta* 12 (1955) 162–176.
- [31] C.J. Lorenzen, Determination of chlorophyll and pheopigments by spectrophotometric equations, *Limnol. Oceanogr.* 12 (1967) 343–346.

- [32] H. Utermöhl, Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons (mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons), Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol. 5 (1931) 567–596.
- [33] J.W.G. Lund, C. Kipling, E.D. LeCren, The inverted microscope method of estimating algal numbers and statistical basis of estimations by counting, Hydrobiologia 11 (1958) 143–170.
- [34] H. Hillebrand, C.D. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollingher, T. Zohary, Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae, J. Phycol. 35 (1999) 403–424.
- [35] S. Menden-Deuer, E.J. Lessard, Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton, Limnology and Oceanography 45 (2000) 569–579.
- [36] M.R. Landry, R.P. Hassett, Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton, Mar. Biol. 67 (1982) 283–288.
- [37] M. Brahim, Paramètres hydrobiologiques dans le golfe de Tunis et la lagune de Bizerte. Med. POL Phase II, rapport de l'Institut national des sciences technologiques de la mer (INSTM), Tunisie, 1994 (22 p.).
- [38] N. Chomérat, C. Bertrand, S. Fayolle A. Cazaubon, Étude de la dynamique spatio-temporelle des paramètres physico-chimiques et du phytoplancton d'un écosystème méditerranéen hypereutrophisé : l'étang de Bolmon, in : Cinquième congrès international de limnologie–océanographie, Paris, 9–12 septembre 2002.
- [39] C.M. Carter, A.H. Ross, D.R. Schiel, C. Howard-Williams, B. Hayden, In situ microcosm experiments on the influence of nitrate and light on phytoplankton community composition, J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 326 (2005) 1–13.
- [40] T.J. Smayda, Phytoplankton species succession, in: I. Morris (Ed.), The Physiological Ecology of Phytoplankton, Studies in Ecology, Blackwell Publisher, Oxford UK, 1980, pp. 493–570.
- [41] A.B. Jones, M.J. O'Donohue, J. Udy, W.C. Dennison, Assessing ecological impacts of shrimp and sewage effluent: biological indicators with standard water quality analyses, Estuar. Coast. Shelf Sci. 52 (2001) 91–109.
- [42] M.N. Daly Yahia, O. Daly Yahia-Kéfi, S. Soussi, F. Maaoui, P. Aissa, Association Tintinnides (Ciliophora, Tintinna)–Dinoflagellés (Dinophyceae) autotrophes potentiellement nuisibles au niveau de la baie de Tunis et de deux lagunes associées : Ghar El Melh et Tunis Sud (Méditerranée sud-occidentale), La Mer 43 (2005) 19–32.
- [43] J. Gilabert, Seasonal plankton dynamics in a Mediterranean hypersaline coastal lagoon: The Mar Menor, J. Plankton. Res. 23 (2001) 207–217.
- [44] C. Nuccio, C. Melillo, L. Massi, M. Innamorati, Phytoplankton abundance, community structure and diversity in the eutrophicated Orbetello lagoon (Tuscany) from 1995 to 2001, Oceanol. Acta 26 (2003) 15–25.
- [45] S. Lakkis, Les Dinoflagellés des côtes libanaises : aspects écologiques, Rev. Int. Oceanogr. Méditerran. 101–104 (1991) 115–123.
- [46] A. Samman, Y. Halim, H.A. Sultan, Qualitative phytoplankton distribution around Alexandria, Rapp. Comm. Int. Mer. Méditerran. 28 (1983) 61–62.
- [47] C. Gomis, M.L. Fernandez De Puellas, The phytoplankton cycle in the south-west of Majorcan shelf (Balearic islands): seasonal distribution, Rapp. Comm. Int. Mer. Méditerran., 34. 1995 (207 p.).
- [48] R.E. Turner, N.A. Qureshi, N.N. Rabalais, Q. Dortch, D. Justic, R. Shaw, J. Cope, Fluctuating silicate:nitrate ratios and coastal plankton food webs, Proc. Natl Acad. Sci. USA 95 (1998) 13048–13051.
- [49] Q. Dortch, N.N. Rabalais, R.E. Turner, N.A. Qureshi, Impacts of changing Si/N ratios and phytoplankton species composition, in: N.N. Rabalais, R.E. Turner (Eds.), Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems, Coast. Estuar. Stud. 58 (2001).
- [50] E. Berdalet, C. Marrasé, M. Estrada, L. Arin, M.L. Mac Lean, Microbial community responses to nitrogen- and phosphorus-deficient nutrient inputs: microplankton dynamics and biochemical characterization, J. Plankton. Res. 18 (1996) 1627–1641.
- [51] C.H. Gibson, W.H. Thomas, Effects of turbulence intermittency on growth inhibition of a red tide dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra*, J. Geophys. Res. 100 (1995) 24841–24846.
- [52] J.T. Turner, D.M. Anderson, Zooplankton grazing during dinoflagellate blooms in a Cape Cod embayment, with observations of predation upon tintinnids by copepods, Mar. Ecol. 4 (1983) 359–374.
- [53] G.O. Fistarol, C. Legrand, E. Selander, C. Hummert, W. Stolte, E. Granéli, Allelopathy in *Alexandrium* spp.: effect on a natural plankton community and an algal monocultures, Aquat. Microb. Ecol. 35 (2004) 45–56.
- [54] B. Heurt, A. Almogi-Labin, N. Jannik, I. Gertman, The seasonal dynamics of nutrient and chlorophyll a concentrations on the SE Mediterranean shelf-slope, Oceanol. Acta 23 (2000) 771–782.
- [55] V. Martin-Jézéquel, M. Hildebrand, M.A. Brzezinski, Silicon metabolism in diatoms: implications for growth, J. Phycol. 36 (2000) 821–840.
- [56] J.K. Egge, D.L. Aksnes, Silicate as a regulating nutrient in phytoplankton competition, Mar. Ecol. Prog. Ser. 83 (1992) 281–289.
- [57] P. Fouillaron, P. Claquin, S. L'Helguen, P. Huonnic, V. Martin-Jézéquel, A. Masson, S. Ni Longphuiert, P. Pondaven, G. Thouzeau, A. Leynaert, Response of a phytoplankton community to increased nutrient inputs: a mesocosm experiment in the Bay of Brest (France), J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 351 (2007) 188–198.
- [58] J.T. Wu, T.L. Chou, Silicate as the limiting nutrient for phytoplankton in a subtropical eutrophic estuary of Taiwan, Estuar. Coast. Shelf Sci. 58 (2003) 155–162.
- [59] L. Schlüter, The influence of nutrient addition on growth rates of phytoplankton groups, and microzooplankton grazing rates in mesocosm experiment, J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 228 (1998) 53–71.
- [60] E. Costas, V. Lopez-Rodas, A comparative study of DNA content in six dinoflagellate species, Sci. Mar. 55 (1991) 557–561.
- [61] R. Riegman, Nutrient related selection mechanisms in marine phytoplankton foodweb, Water Sci. Technol. 32 (1995) 63–75.
- [62] V. Escaravage, T.C. Prins, C. Nijdam, A.C. Smaal, J.H.C. Peters, Response of phytoplankton communities to nitrogen production in mesocosm experiments, Mar. Ecol. Prog. Ser. 179 (1999) 187–199.
- [63] P.J. Hansen, A.J. Calado, Phagotrophic mechanisms and prey selection in free-living dinoflagellates, J. Eukaryot. Microbiol. 146 (1999) 382–389.