

ÉTAT DES CONNAISSANCES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES SUR LA CULTURE DE GRACILARIALES (*GRACILARIA ET GRACILARIOPSIS*) : APPLICATION À LA LAGUNE DE BIZERTE

Fethi MENSI^{1*}, J. KSOURI¹, W. HAMMAMI¹, et M.S. ROMDHANE²

¹ Institut National des Sciences et Technologies de la Mer, Laboratoire de biodiversité et biotechnologies marine, 29 Rue Général Kheireddine 2015 Le Kram, Tunisie.

² Institut National Agronomique de Tunisie, Unité de recherche Ecosystèmes et Ressources Aquatiques, 43 av. Charles Nicolle 1082 Tunis. Tunisie
mensifethi@instm.rnrt.tn

ملخص

استزراعطحالب الغراسيلارياالوضع الراهن للمعلومات وأفاق البحث تطبيق لبحيرة المصدر الرئيسي لإنتاج الأغرة وهو مستعمل أيضا لاستخلاص جزينات أخرى ذات حيوية فسيولوجية ولها نفع بيوتكنولوجي. وقد تميزت العشرين الأخيرتين بتوسع مساحات الاستزراع وبارتفاع عدد المزارعين خاصة بآسيا وأمريكا اللاتينية وإفريقيا. بتونس، تعتبر الظروف البيئية ملائمة لتنمية هذا النشاط. لكن رغم أن النتائج الأولى المتحصل عليها على المستوى التجريبي ببحيرة بنزرت مشجعة، فإنه يتوجب تدعيمها ببحوث تهم النواحي التقنية والاقتصادية حتى يتسنى بلوغ المرحلة الصناعية لهذا النشاط. نتعرض في هذا العرض للوضع الحالي للمعلومات التي تهم بيولوجيا هذا الطحلب والعوامل الفيزيوكيميائية المؤثرة في نموه. وقد أعرنا اهتمام خاص لمختلف نواحي الاستزراع كالتقنيات المستعملة والصعوبات ذات الصيغة البيولوجية التي يجابهها المزارع.

الكلمات المفاتيح : بحيرة بنزرت ، غراسيلاريا، استزراع،

RÉSUMÉ

Les Gracilaires constituent la principale source pour la production d'agar et sont aussi prisées pour l'extraction d'autres molécules physioactives d'intérêt biotechnologique. Les deux dernières décennies ont été marquées par une expansion des superficies de culture et par une augmentation du nombre des fermiers principalement en Asie, en Amérique latine et en Afrique. En Tunisie, les conditions environnementales sont favorables pour le développement de cette activité. Les premiers résultats obtenus à l'échelle expérimentale dans la lagune de Bizerte sont encourageants mais gagneraient à être appuyés par des investigations technico-économiques à même de permettre un développement industriel de cette activité. Dans cette revue, nous abordons l'état des connaissances concernant la biologie de l'espèce et les paramètres physicochimiques affectant sa croissance. Un intérêt particulier est accordé aux différents aspects relatifs à la culture de l'espèce, notamment les modes de culture, l'épiphytisme et la faune associée.

Mots clés : Lagune de Bizerte, *Gracilaria*, culture, croissance, épiphytisme, faune associée

ABSTRACT

State of knowledge and prospects for research on Gracilariales (*Gracilaria verrucosa*) culture: Application to the Bizerte lagoon in North of Tunisia. Gracilaires constitute the main source for agar production and are also use for the extraction of other physioactives molecules of biotechnological interest. The two last decades were marked by an expansion of the surfaces of culture and by an increase in the number of the farmers mainly in Asia, Latin America and Africa. In Tunisia, the environmental conditions are favorable for the development of this activity. The first results obtained on an experimental scale in the lagoon of Bizerte are encouraging but have to be supported by technico-economic investigations to allow an industrial development of this activity. In this review, we approach the state of knowledge concerning the biology of the species and the physico-chemical parameters affecting its growth. An interest is granted to the various aspects relating to the culture of the species, in particular the modes of culture, the epiphytism and associated and faunal

Keys words: Bizerte lagoon, *Gracilaria*, culture, growth, epiphytism, associated fauna

INTRODUCTION

Le genre *Gracilaria* est employé essentiellement pour la production d'agar-agar mais aussi dans l'alimentation humaine et dans des applications pharmaceutiques. La production mondiale des algues utilisées pour la production de l'agar est passée de 48000 tonnes (poids sec) en 1991 (*Gracilaria* 53 % et *Gelidium* 44 %) à 55650 tonnes en 2001 (*Gracilaria* 66 % et *Gelidium* 33 %). Quant à la production de l'agar, elle est passée de 6680 t en 1986 à 7650 t en 2001 (McHugh, 2003). Étant donné que *Gelidium* n'est pas cultivable et que les peuplements naturels de *Gelidium* et de *Gracilaria* sont en nette régression, seule la culture de *Gracilaria* pourrait satisfaire la demande croissante en ces ressources. La situation de déséquilibre entre l'offre et la demande a occasionné le développement de différentes techniques de culture dans le souci d'améliorer les rendements et a incité le recours à de nouvelles zones dans les pays où la culture est déjà pratiquée et l'introduction de cette activité dans d'autres pays ayant des potentialités pour son démarrage. La Tunisie fait partie de cette dernière catégorie de pays; ainsi, depuis une dizaine d'années, la culture a été entamée dans le milieu lagunaire (Ksouri et Ben Said, 1998; Ksouri *et al.*, 1999, 2000 et 2006) L'approfondissement des connaissances sur les aspects notamment de sa reproduction en milieu contrôlé et l'identification de nouveaux sites de culture sont des préalables indispensables au développement d'une telle activité.

Dans cette revue, nous évoquerons pour le genre *Gracilaria* et *Gracilariopsis* des caractéristiques qui sont particulièrement importantes pour sa production commerciale et concernent essentiellement les aspects écophysiologicals. Puis, nous passerons en revue les systèmes de culture de ces espèces. Nous n'avons pas inclus dans cette revue les cultures réalisées à partir des spores et qui ne sont pas encore abordées en Tunisie. Le travail actuel ne prévoit pas de reproduire ou remplacer les travaux antérieurs sur cette espèce, mais nous essayons de faire une mise à jour des états de connaissances concernant la culture de cette espèce.

BIOLOGIE DE *GRACILARIA VERRUCOSA*

Le genre *Gracilaria*, largement distribué autour du monde mais dont les peuplements importants sont plutôt situés dans les aires tempérées froides,

regroupe plus que 100 espèces. Six espèces (*armata*, *bursa-pastoris*, *arcuata*, *cervicornis*, *corallicola* et *verrucosa*) ont été signalées par Ben Maiz (1993) en Tunisie dans plusieurs sites sur tout le littoral tunisien; mais, les lagunes côtières constituent les lieux de prédilection à leur développement. Là, elles forment de véritables peuplements (Ksouri *et al.*, 1999) et sont représentées essentiellement par *Gracilaria bursa-pastoris* et *Gracilaria verrucosa*. Au niveau de lagune de Bizerte, ces deux espèces sont présentes principalement dans la partie Nord - Est sous forme d'une bande (figure 1).

La description taxonomique de l'espèce *Gracilaria verrucosa* est détaillée dans les travaux d'Abbott (1983). Au cours de ces dernières années, des techniques moléculaires ont été développées pour l'identification des espèces marines d'intérêt économique. Ces techniques ont été testées avec succès pour l'identification de différents espèces d'algues rouges (Goff *et al.*, 1994; Mizukami, *et al.*, 1999; Antoine et Fleurence, 2003) et la distinction entre *Gracilaria verrucosa* et *Gracilariopsis* sp. de la lagune de Bizerte (Joubert *et al.*, 2009). La classification taxonomique de l'espèce *Gracilaria verrucosa* est indiquée dans le tableau I :

Tableau I. Classification taxonomique de l'espèce

Phylum : Rhodophyta
Classe : Florideophyceae
Ordre : Gracilariales
Famille : Gracilariaceae
Genre : <i>Gracilaria</i> et <i>Gracilariopsis</i>
Espèce : <i>gracilis</i>

Cycle de vie et reproduction

Le cycle de vie de *Gracilaria verrucosa* se compose des trois phases (Figure 2) ; carposporophyte (2n), tétrasporophyte (2n) et gamétophyte (n). Après méiose, le tétrasporophyte (2n), libère des tétrasporopores (n) qui se fixent et se développent en gamétophytes (n) mâles ou femelles. Le zygote (2n), produit de la fécondation des gamètes, donne, par mitose via les carposporophytes (2n), un grand nombre de carpospores (2n) qui reformeront des tétrasporophytes (2n). L'importance d'une phase par rapport aux autres est en relation directe avec les conditions du milieu où vit l'espèce (Perez *et al.*, 1997). Dans les

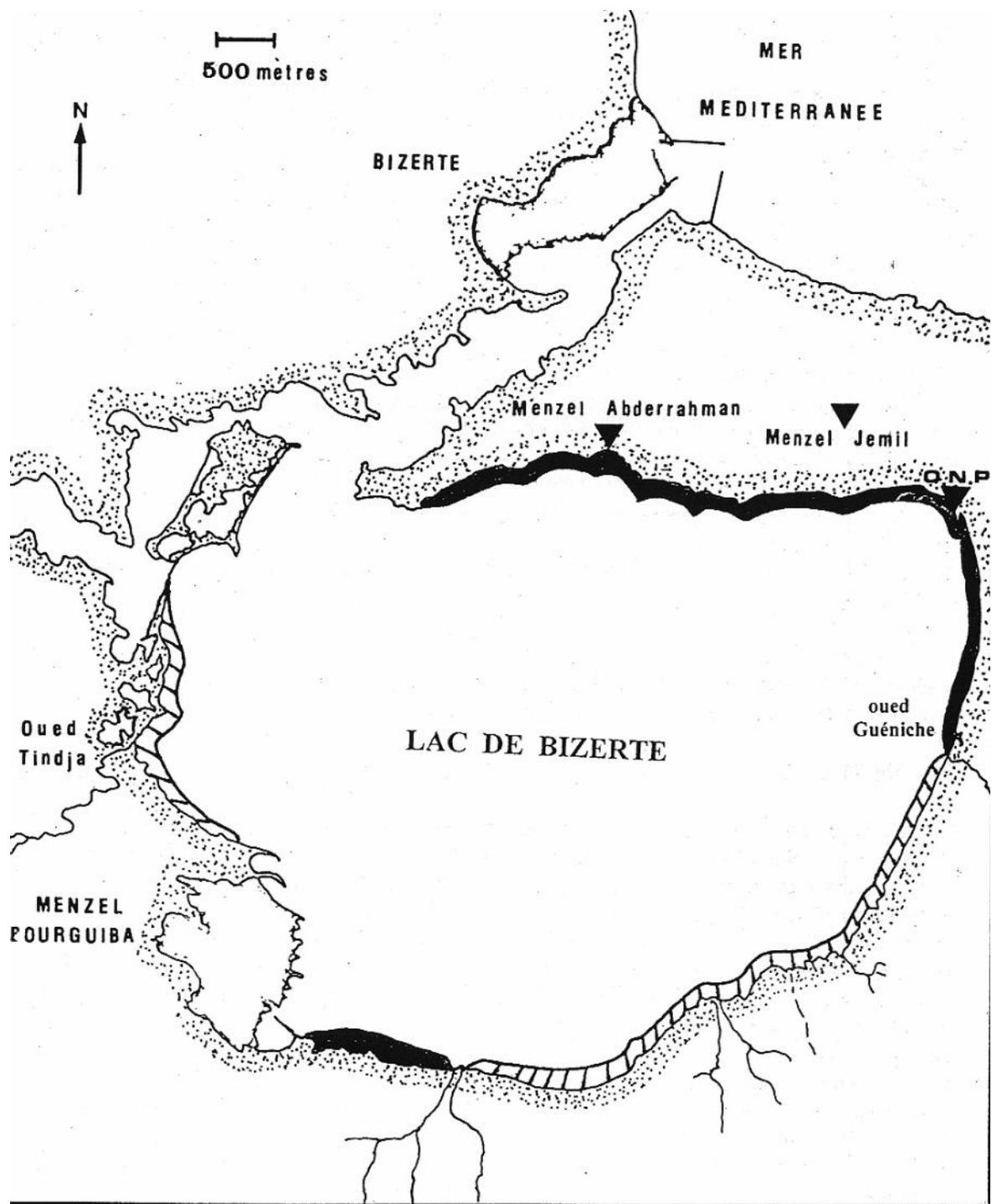


Figure 1 : Prospection des peuplements de *Gracilaria* (bande en noir) sur les bordures du lac de Bizerte entre Juin et Juillet 1997 (D'après Ksouri et Ben Said, 1998)

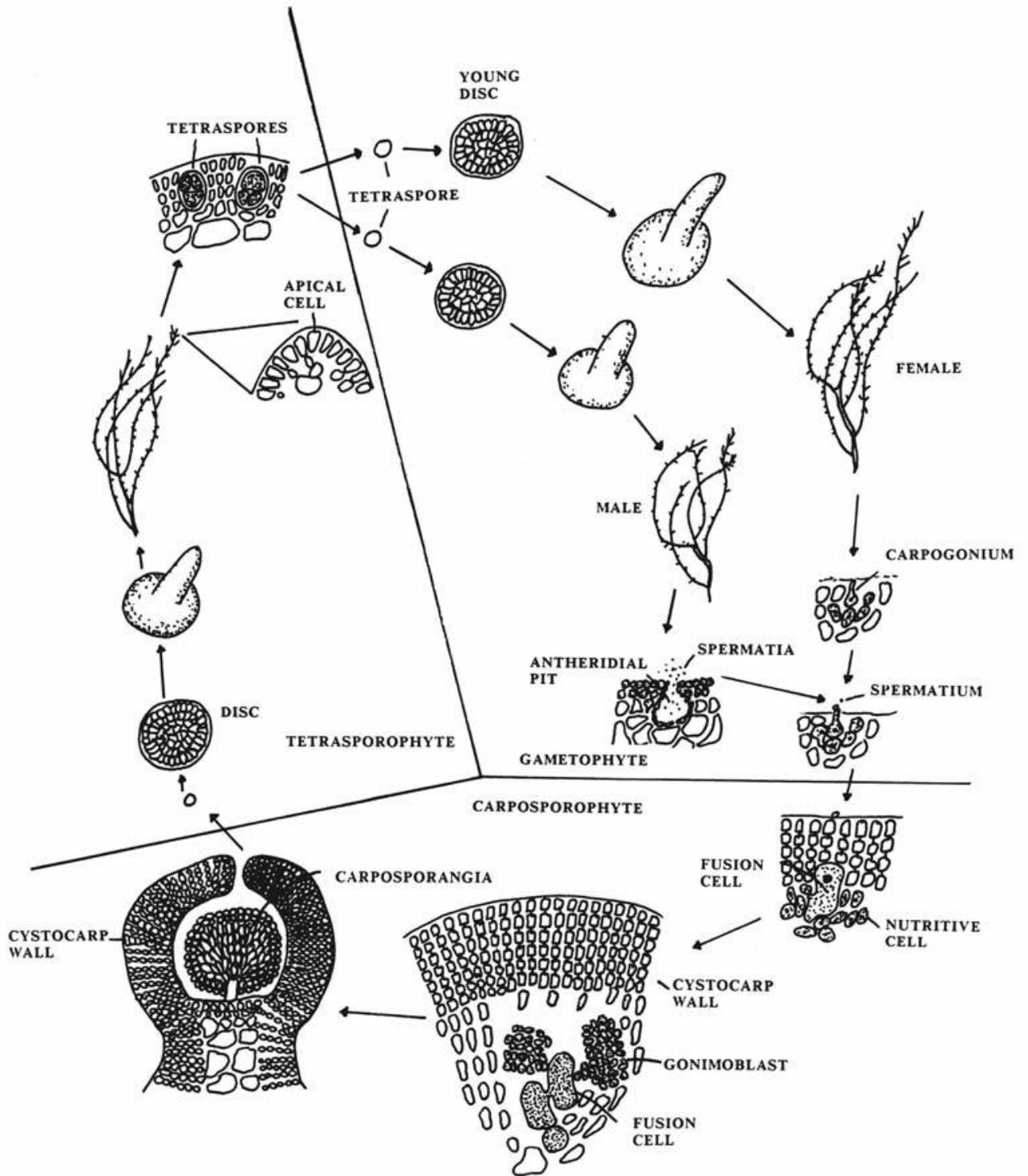


Figure 2 : Cycle de vie du *Gracilaria verrucosa* (D'après Ogata et al., 1972.)

populations naturelles, les thalles femelles sont reconnaissables sans l'aide d'un microscope car ils sont porteurs de protubérances (cystocarpes) hémisphériques aisément visibles à l'oeil nu.

Les frondes stériles grandissent indéfiniment et se propagent naturellement par multiplication végétative, technique largement utilisée actuellement pour la culture des *Gracilaria* à travers le monde.

Dans la lagune de Bizerte, Ben Said et Ksouri, (1999) ont montré que c'est au cours des mois de septembre et octobre que le pourcentage des touffes avec cystocarpes est le plus élevé.

La formation du cystocarpe, l'émission des carpospores, la germination et le développement des plantules a été décrite par Perez et al., (1997). La culture de *Gracilaria verrucosa* par la technique de bouturage est très répandue ; cependant, la maîtrise de la sporulation en conditions contrôlées fournirait une grande facilité de manipulation de l'algue.

Ecophysiologie

La croissance des algues dépend de la quantité et de la qualité de la lumière disponible pour la photosynthèse. La lumière est soumise en termes d'intensité et de spectre à des changements momentanés, diurnes et saisonniers (Talarico et Maranzana, 2000). L'intensité lumineuse reçue à la surface de l'eau est atténuée exponentiellement avec la profondeur selon la loi de Bière-Lamber ($I_z = I_0 \cdot e^{-K_d \cdot Z}$) et est associée aux phénomènes d'absorption et de diffusion liés aux substances optiquement actives présentes dans le milieu. Ce sont principalement les phytoplanctons, la matière organique dissoute, les particules en suspensions et l'eau elle-même (Loiselle et al., 2008). En effet, la variation de l'un de ces composants affectera la pénétration de la lumière. Les lagunes peu profondes, comme c'est le cas du lac de Bizerte, sont très susceptibles à la re-suspension du sédiment dans l'eau (Hellström, 1991; Bengtsson et Hellström, 1992; Søndergaard et al., 1992), ce qui entraîne l'augmentation du taux de particules en suspension et par conséquent le coefficient d'atténuation de la lumière dans l'eau.

La lagune de Bizerte est dominée par un vent Nord-ouest sur une longue période de l'année (200 jours). Ces vents sont généralement forts (6 à 8m/s). Les vents d'une vitesse inférieure à 1 m/s ne soufflant en moyenne que pendant 58 jours par

an, les journées calmes sont rares (Mansouri, 1996). L'étude préliminaire de quelques propriétés physico-chimiques des sédiments de la lagune montre que la frange littorale de la lagune est généralement sableuse. En s'éloignant des côtes de la lagune, les sédiments prennent une texture limoneuse à argilo-limoneuse; les deux parties centrale et ouest de la lagune ont une texture plus lourde caractérisée par un pourcentage d'argiles sodiques (Helmi et al., 2002). Eu égard à la faible profondeur moyenne de la lagune (7 m), à la nature des vents dominants et à la sédimentologie, il y a un brassage continu de la colonne d'eau, suivi d'une forte quantité de matières en suspension. De même, la lagune de Bizerte est servie par plusieurs oueds (Tinja, Mrezig, Garek, Ben Hassine et Gueniche) qui la nourrissent d'eau douce et d'une grande quantité de matériel argileux. Les matériaux argileux mis en suspension, augmentent la turbidité de l'eau de la lagune sur une grande partie de l'année.

Selon Middelboe et Markager (1997), si la profondeur maximale de colonisation pour une espèce est due exclusivement à la disponibilité de la lumière et si nous admettons que le pourcentage de la lumière de surface (% SI) à Zc (profondeur de colonisation) ainsi qu'à Zs (profondeur mesurée à l'aide de disque de Secchi) est constant, nous avons si nous restons dans la même latitude, une relation linéaire entre la profondeur de colonisation et la transparence de l'eau. Cette relation est la suivante : $Z_c = w \cdot Z_s$ avec $w = \ln(I_c/I_0) / \ln(I_s/I_0)$, avec I_0 , I_s et I_c correspondant aux intensités lumineuses juste au dessous de la surface de l'eau, au niveau de la profondeur de secchi et au profondeur du maximum de colonisation, respectivement. Dans le cas de la lagune de Bizerte, Zs est comprise entre 1.5 et 4 m ; ceci donne une profondeur de colonisation de *Gracilaria verrucosa* bien supérieure à des profondeurs de 3 m.

L'espèce *Gracilaria verrucosa* supporte de très fortes intensités lumineuses allant jusqu'à 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A cette intensité, les frondes se décolorent et la croissance s'arrête. Selon Ksouri et al., (1999), dans la lagune de Bizerte et à des profondeurs inférieures à 3 m, la croissance de *Gracilaria verrucosa* s'arrête fin mai sous l'effet d'un ensoleillement trop fort. De même, cette espèce supporte de très faibles intensités lumineuses allant jusqu'à 80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La durée de vie des thalles dépend des valeurs extrêmes de l'intensité

lumineuse et de l'adaptation de l'algue aux conditions de stress lumineux. Selon Talarico et Maranzana (2000), les études paraissent suggérer que les algues rouges développent des mécanismes d'adaptation à la quantité et la qualité de la lumière. En plus de la qualité de la lumière, la modulation des rapports entre les composants spectraux paraît jouer le rôle de régulateur du métabolisme et la croissance des algues rouges. Dans ces conditions, ces algues développent des stratégies et des mécanismes d'adaptation à échelle individuelle, cellulaires (adaptation à court terme) et moléculaire (adaptation à long terme). Les adaptations à échelle individuelle impliquent des changements dans l'anatomie du thalle et des parois cellulaires ainsi que des différences dans la morphologie des chloroplastes et de l'organisation du thylacoïde. A échelle moléculaire, il y a une modification dans la pigmentation et dans la composition de la membrane photosynthétique.

Les taux de croissance des végétaux marins, largement influencés par les saisons, accusent une augmentation pendant le printemps et l'été, et une chute pendant l'automne et l'hiver (Li *et al.*, 1984 ; Thom, 1990; Marinho-sorino *et al.*, 2006). Chez les algues rouges, les modèles de croissance sont réglés par l'insolation, la salinité et la température ou par une interaction entre ces différents facteurs (Friedlander *et al.* 1990 ; Marinho-sorino *et al.*, 2006) ; l'irradiance, la température et la salinité étant reliées, il est difficile de séparer leurs effets.

De nombreux chercheurs considèrent la température comme un facteur fondamental de contrôle de la croissance saisonnière. En effet, chez *Gracilaria conferta*, le changement d'une unité de température occasionne une augmentation de la croissance deux fois supérieure à celui de la lumière (Friedlander *et al.*, 1990). Pour des cultures de *Gracilaria verrucosa* dans des bacs, une corrélation entre la température de l'eau et la croissance a été signalée (Silkin et Mironova 2007). En effet, la croissance augmente avec l'élévation de la température, qui passe de 15 °C au mois de mars à 26 °C au mois de juillet. Pour les températures qui dépassent les 30 °C, la croissance chute. La notion de saisonnalité disparaît, chez les espèces tropicales comme c'est le cas pour *Gracilaria cornea* (Feile-Pelegrin et Robledo, 1997).

Il est à noter qu'il y a une interaction entre la salinité et la température pour la croissance de

Gracilaria verrucosa. Une croissance optimale est obtenue pour une température comprise entre 20 et 30 °C et une salinité comprise entre 25 et 30‰. Avec des températures se situant entre 25 et 30 °C et une salinité inférieure 25 ‰ il y a une chute de la croissance (Bird, 1988 ; Choi *et al.*, 2006). Selon Daugherty et Bird (1988), transférer des plantes de *Gracilaria verrucosa* de 17 à 33‰ a entraîné une augmentation dans la production. De même, les valeurs élevées de salinité affectent la croissance de *Gracilaria* sp. Selon Marinho-soriano *et al.*, (2006), dans un milieu lagunaire (côtes Brésilienne) caractérisé par des températures optimales de croissance de *Gracilaria* sp. (26 – 29°C) et des valeurs de salinités élevées (34 et 38 ‰), les valeurs de la biomasse de *Gracilaria* sont faibles comparées à celles d'autres pays où la salinité est optimale pour la croissance de cette espèce (Anderson *et al.*, 1996; Anderson *et al.*, 1999). Les faibles salinités affectent la prolifération latérale (Boraso de Zaixso, 1987) ; La diminution des ramifications latérales implique une richesse du thalle en polysaccharides pariétaux. Ceci est en concordance avec les observations de Bird (1988) qui indique que les faibles salinités entraînent un rendement d'agar plus élevé avec une force de gel plus faible. La force de gel est liée à la richesse de l'algue en rameaux jeunes : plus ces rameaux sont abondants plus la force de gel est grande. Selon Cote et Hanisak (1986), dans les jeunes rameaux, l'agar est riche en 3.6 anhydrogalactose (3.6 AG) et pauvre en esters sulfates (Forte force de gel). Avec l'âge, il y a modification vers un agar riche en groupements méthyles et autres composants (faible force de gel). La diminution du nombre de rameaux affecte aussi la richesse de l'algue en pigments photosynthétiques comme la R-phycoérythrine.

Dans une perspective d'aquaculture de *Gracilaria*, il paraît que l'emplacement du site est déterminant. Les sites dont les variations de température sont modérées (22-32 °C) avec une entrée d'eau douce modérée ou des salinités océaniques constantes devraient être idéale. Dans la lagune de Bizerte, l'amplitude des fluctuations de la température et de la salinité très prononcée entre les saisons et les années explique les fortes variations de croissance des algues. Selon Mansouri (1996), durant la période pluvieuse, les précipitations provoquent une chute de la salinité jusqu'à des valeurs inférieures à 28 ‰. Par contre, pendant la saison estivale, les eaux du lac ont une

salinité tout à fait similaire à celle de l'eau de mer (38‰) pouvant atteindre des valeurs extrêmes de 41 ‰ (Oueyemi, 2003). En examinant les courbes d'évolution de la température et de la salinité, il paraît que dans la lagune de Bizerte, la période correspondant aux conditions optimales de croissance de *Gracilaria verrucosa* est très courte et ne dépasse pas deux mois (mars-avril).

L'azote est considéré comme l'élément nutritif le plus limitant pour la croissance des algues dans les écosystèmes naturels (Hanisak, 1990). Les concentrations des différentes formes d'azote varient considérablement dans l'espace et le temps. Les macroalgues ont des mécanismes physiologiques pour acquérir, utiliser et stocker plusieurs formes d'azote de l'environnement. Ces mécanismes physiologiques seraient variables en fonction de l'espèce.

Selon Hanisak (1990), il y a des différences dans la capacité des macroalgues à utiliser les sources d'azote inorganique (nitrates, nitrites, ammonium) et organique (forme d'urée). Dans les conditions naturelles, les deux principales formes d'azote habituellement utilisées par les algues rouges sont le nitrate et l'ammonium, avec une meilleure assimilation de l'ammonium dans certains cas (D'Elia et DeBoer, 1978 ; Ryther *et al.*, 1981 ; Thomas et Harrison, 1985 ; Rees, 2003) et des nitrates dans d'autre cas (Thomas *et al.*, 1987a). Une assimilation équilibrée pour les deux formes est aussi notée (Thomas *et al.*, 1987b). La capacité d'absorption des différentes formes d'azote changerait en fonction des conditions du milieu, surtout lorsqu'il y a déficience azotée. Selon Jones *et al.*, (1996), après incubation de *Gracilaria edulis* dans différentes sources d'azote (NH_4^+ , NO_3^- et urée) la teneur des pigments photosynthétiques (phycoérythrine et chlorophylle a) et celle de l'azote total ont augmenté au niveau des tissus et ce en réponse à l'augmentation des concentrations d'ammonium ; il n'en est pas de même pour les nitrates et l'urée.

L'utilisation de l'ammonium est théoriquement moins coûteuse (par rapport au nitrate) sur le plan énergétique pour les algues (Vergara *et al.*, 1995). La réduction des nitrates en nitrites (catalysée par le nitrate reductase avec NADPH ou NADH comme donateur d'électrons) ensuite les nitrites en ammonium (catalysée par la nitrite reductase dans les chloroplastes avec la ferredoxine réduite comme donateur d'électrons), exige beaucoup plus

d'énergie que l'assimilation directe de l'ammonium (Vergara *et al.*, 1995). En revanche, sous des conditions de déficience azotée, l'absorption préférentielle d'ammonium ne peut pas se produire (Thomas et Harrison, 1985 ; 1987). Sous ces conditions, l'algue est forcée à utiliser le nitrate pour subvenir à ses besoins. Les conditions de déficience sont caractérisées par un rapport C/N élevé. Chez *Gracilaria tikvahiae*, les taux élevés d'absorption des nitrates sont enregistrés avec les rapports C/N les plus hauts (D'Elia et DeBoer, 1978). L'absorption diminue lorsque le rapport C/N diminue.

À des niveaux ambiants bas, l'absorption par les algues d'un élément nutritif est habituellement une fonction hyperbolique de la concentration en celui-ci. La quantification de l'absorption inclut la détermination de V_{max} , le taux d'absorption maximal, qui se produit à des concentrations relativement élevées en éléments nutritifs. Le K_m , constante de demi-saturation, mesure la concentration à laquelle la valeur d'absorption est égale à la moitié de l'absorption maximale. La valeur de cette constante est souvent utilisée pour mesurer l'affinité de l'espèce vis-à-vis de l'élément étudié. Les algues rouges ont généralement une affinité (mesurée par K_m) et une efficacité d'absorption (mesurée par le rapport V_{max}/K_m) plus élevées pour l'ammonium que pour les nitrates (D'Elia et DeBoer, 1978 ; Fujita, 1985 ; Thomas et al. 1987 ; Vergara et al. 1995 ; Smit, 2002). Selon Rees (2003), l'explication probable des valeurs élevées de K_m de l'absorption d'ammonium par les algues, réside dans le fait que l'absorption de l'ammonium est dominée par un transporteur ayant une faible affinité mais une haute capacité.

D'après Hanisak (1990), la vitesse maximale d'absorption des différentes formes azotées (V_{max}) ainsi que la constante de demi-saturation (K_m) sont influencées par les conditions de l'environnement (lumière, température et mouvements d'eau). Il y a une corrélation positive entre la vitesse d'absorption du nitrate, l'intensité lumineuse et la température (Nishihara et al. 2005). Par contre, l'absorption d'ammonium, tout en étant indépendante de l'intensité lumineuse (Ryther *et al.*, 1981 ; Nishihara *et al.*, 2005), peut montrer une répartition journalière différente (Daily periodicity). Selon (Pereira *et al.*, 2008), l'algue rouge *Porphyra dioica*, absorbe 70% de

l'ammonium disponible le jour et seulement 35% la nuit.

Selon Lobban et Harrison (1994), la température a, d'habitude, un effet important sur l'absorption active d'ammonium. Cette absorption est caractérisée par un facteur Q_{10} égal à 2 (pour chaque augmentation de la température de 10 °C, il y a un doublement du taux d'absorption de l'ammonium). Pour la diffusion passive, l'effet est minime, soit un Q_{10} entre 1 et 1.2. Selon Harlin et Craigie (1978), il y a une corrélation positive entre la température et la quantité d'ammonium absorbée par *Laminaria longicruris*. En effet, le facteur Q_{10} est égal à 2, lorsque la température passe de 5 à 15 °C. Chez *Porphyra*, la température n'a pas d'effet sur l'absorption d'ammonium lorsque la température passe de 5 à 15°C (Pedersen et al. 2004). Il semble que l'effet de la température sur l'absorption d'ammonium par les algues est spécifique à l'espèce.

Chez différentes espèces d'algues, le mouvement de l'eau et la turbulence sont d'importants facteurs influençant l'absorption des éléments nutritifs (Hurd *et al.*, 1994; 1996; Larned et Atkinson, 1997; Rydera *et al.*, 2004; Kyle *et al.*, 2006). Le mouvement de l'eau facilite les échanges des éléments nutritifs et du dioxyde de carbone entre la masse d'eau et les différentes parties de l'algue. En effet, ce facteur réduit la couche limite à travers laquelle se produisent les échanges de l'algue avec le milieu (Hurd, 2000) et élimine aussi les épiphytes qui se fixent sur l'algue. Chez *Gracilaria*, le mouvement de l'eau affecte d'une manière significative la croissance et la sporulation pour des vitesses allant jusqu'à 13 ms^{-1} (Rydera *et al.*, 2004).

Le rapport entre la morphologie et la capacité d'absorption de l'azote a été étudié chez plusieurs espèces de macroalgues (Rosenberg et Ramus, 1984; Hein *et al.*, 1995; Taylor *et al.*, 1998; Taylor et Rees, 1999). La morphologie est décrite généralement par le rapport surface /volume (SA/V) et il y a une corrélation positive entre ce rapport et le taux d'absorption de l'azote. Les algues ayant un rapport SA/V élevé, ont des taux de photosynthèse (Markager et Sand-Jensen, 1994; Taylor et Rees, 1999) et des taux de croissance (Nielsen et Sand-Jensen, 1990) élevés. La capacité de stocker l'azote est limitée chez les macroalgues ayant un rapport SA/V élevé par rapport à ceux dont le rapport est faible comme chez *Gracilaria* et *Codium*.

SYSTEME DE CULTURE

Dans le monde

Les différentes méthodes de cultures développées pour *Gracilaria* et décrites notamment par Santelices et Doty (1989) et Perez *et al.*, (1997) concernent le milieu naturel et les milieux contrôlés. Nous nous intéressons dans cette analyse uniquement aux techniques de cultures utilisées dans le milieu naturel (figure 3). Dans ce cas, la culture généralement horizontale, se fait directement sur le substrat ou sur des structures flottantes. Dans le premier cas, les thalles sont enfouis dans le sédiment, généralement du sable, à l'aide d'un outil bifurqué (Santelices et Fonck, 1979). Pour *Gracilaria*, les thalles sont ancrés par des boudins de sable (tubes en polyéthylène de 0.1mm d'épaisseur, approximativement 4 centimètres de diamètre et un mètre de long). Le tube complètement rempli avec du sable, est noué à ces deux extrémités par un fil (Pizarro et Barrales, 1986). Pour la culture sur des structures flottantes des thalles entiers sont insérés sur des cordes linéaires, suspendues et étirées entre des pieux enfoncés dans le fond (Smith *et al.*, 1984).

De même, un système de radeau (figure 4) est aussi utilisé. Les radeaux sont soit flottants avec des cordages suspendus portant les boutures tous les 10 cm, soit fixés entre deux eaux auquel cas, les cordages portant les boutures sont horizontaux (Ren *et al.*, 1984). Ces modes de cultures ont été développés pour fournir de la biomasse, essentiellement pour l'industrie d'extraction de l'agar.

Une nouvelle optique pour la valorisation de *Gracilaria* s'élabore ces dernières années par l'intégration de cette espèce dans les systèmes d'aquaculture multitrophiques. Ces systèmes utilisent les algues comme biofiltre des déchets inorganiques produits par l'aquaculture intensive (Neori *et al.* 2007). Dans le cas de la polyculture *Gracilaria*/poissons d'élevage en cage et dans l'optique d'une meilleure exploitation des sels nutritifs, l'algue est placée dans la colonne d'eau de la surface jusqu'à 5 m de profondeur. En fonction des conditions du milieu, essentiellement la courantologie, il s'établit un gradient de sels nutritifs et une stratification lumineuse dans la

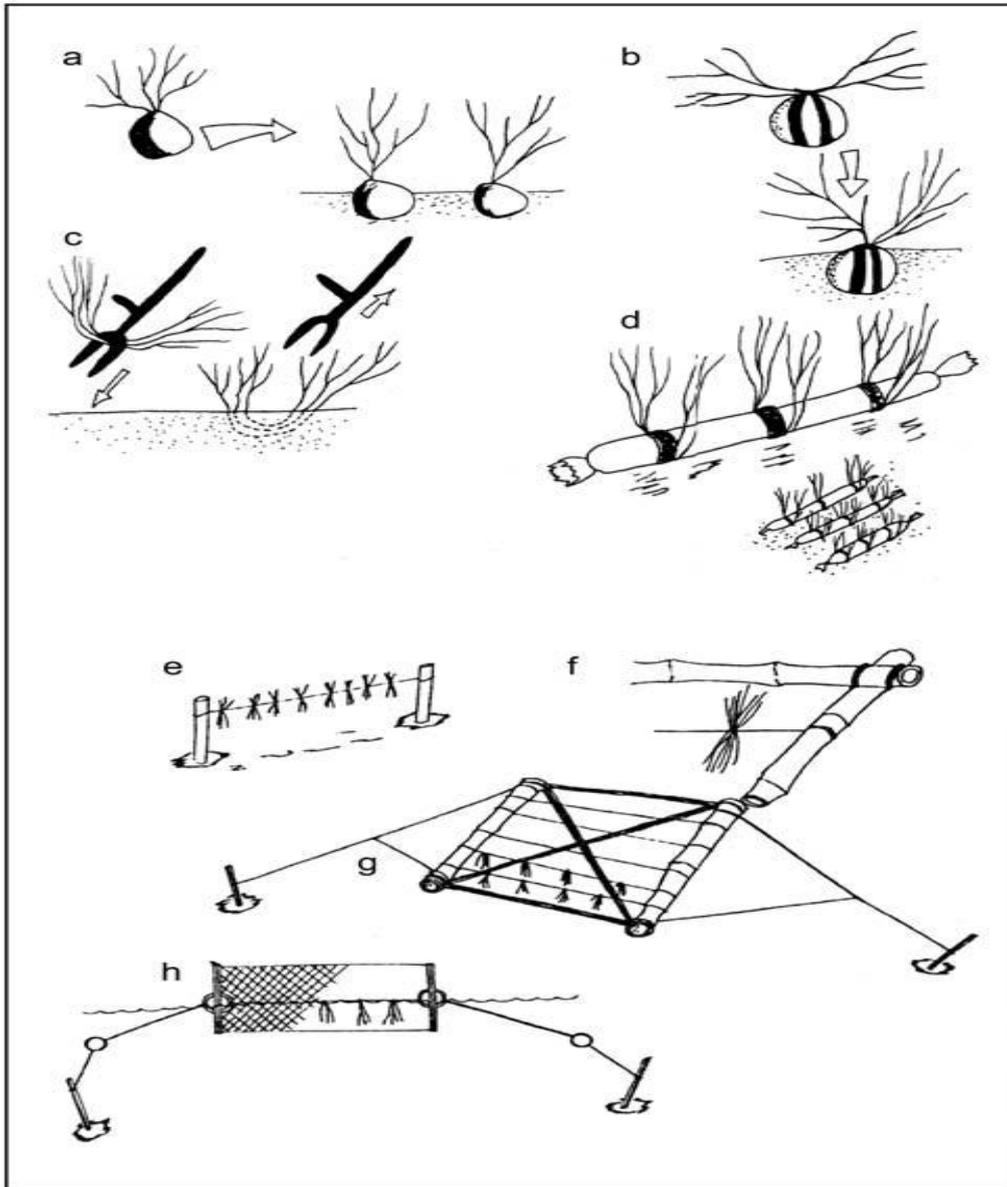


Figure 3 : Illustration générale des techniques de culture de *Gracilaria verrucosa*
(D'après Harrison et Berges, 2005)

(a) *Gracilaria* attachée à un substrat rocheux et transplanté à un nouvel emplacement. (b) *Gracilaria* attachée aux roches avec des bandes élastiques; méthode employée pour ancrer des touffes dans les sédiments mous. (c) Touffes insérées avec une fourchette directement dans les sédiments mous. (d) Touffes fixées sur des tubes en plastique remplis de sable; méthodes des boudins de sable (e) *Gracilaria* attachée à une corde étirée entre deux poteaux fixés dans les sédiments ; méthode de la corde tendue. (f) Attachement des touffes sur les cordes de culture (g) Mode de culture sur des radeaux. (h) Mode de culture sur des filets

colonne d'eau; ce qui peut se répercuter positivement sur les rendements de culture et sur la qualité de l'algue.

Selon Yang *et al.*, (2005), les résultats de 116 jours de culture sur des cordes ont montré que le poids frais moyen de *Gracilaria lemaneiformis* a augmenté de 89 fois, avec un taux de croissance spécifique moyen de 3.95% par jour. La couche d'eau la plus favorable pour son développement était entre 1.0 et 1.8 m au-dessous de la surface de l'eau, pour des profondeurs de culture allant jusqu'à 3m. Le taux de croissance spécifique enregistré est comparable à celui obtenu par un système de culture classique (Fei, 2000). Avec de tels systèmes, le taux de croissance spécifique peut atteindre des valeurs plus élevées que les cultures traditionnelles sur le fond (Abreu *et al.*, 2009). De même, pour *Gracilaria chilensis*, Torell *et al.*, (1997) ont trouvé des taux de croissance de 7% par jour à des profondeurs de 1 et 3 m et 4 % à des profondeurs de 5 m au dessous de la surface de l'eau. Ainsi la culture de *Gracilaria* en mode suspendu est intéressante par référence à la croissance. D'après Torell *et al.*, (1997), le rendement d'agar se situe entre 17 et 23 % de la matière sèche. Toutefois, ces résultats doivent être complétés par la qualité du produit obtenu (agar) et par une évaluation technico-économique de l'installation de ce type de culture.

En Tunisie

En Tunisie, le démarrage de la culture expérimentale de *Gracilaria* et *Gracilariopsis* a débuté vers la fin des années 1990 dans la lagune de Bizerte. Plusieurs modes ont été testés (figure 5). La technique de la corde tendue (Ksouri *et al.*, 1999) s'est avérée la plus efficace. Dans ce cas, des thalles entiers sont insérés sur des cordes linéaires placées sur le fond et étirées entre des pieux enfoncés dans le sédiment. Les conditions optimales de la culture de cette espèce sont engendrées par un poids initial des touffes de 200 g, une distance entre les touffes de 30 cm et une période de culture de trois mois (Ksouri *et al.*, 2000). Toujours dans une optique d'optimisation des conditions de culture de *Gracilaria verrucosa* dans la lagune de Bizerte, des essais de régénération ont montré que l'algue ne s'apprête pas à une multitude de coupes et qu'il est préférable d'effectuer une seule coupe (Ksouri *et al.*, 2006). Cependant, une telle technique, n'est applicable que dans des zones où la profondeur

est inférieure à 2 m, correspondant à seulement 10 % de la superficie de la lagune. Une restriction de la superficie utile pour la culture qui s'ajoute au fait que *Gracilaria* ne supporte pas la compétition avec les espèces nitrophiles (*Ulva* et *Chaetomorpha* en particulier). L'essai de la technique de culture en mode suspendu, évitant les problèmes antécédents, pourrait aboutir à des résultats plus concluants autant qu'elle pourrait se faire en polyculture avec les moules produites à une échelle commerciale.

ECOLOGIE DES CULTURES

Epiphytisme

Depuis l'initiation des cultures de *Gracilaria*, le problème de l'épiphytisme demeure sérieux. Durant les 30 dernières années, plusieurs travaux ont été consacrés à la description de ce phénomène et à la recherche de solutions. Fletcher (1995) fournit une synthèse des travaux portant sur les impacts de l'épiphytisme sur la culture de *Gracilaria* en établissant une liste détaillée des principaux épiphytes et en décrivant les aspects écologiques et biologiques de ces derniers (Tableau II). De même, il aborde les effets exercés par les épiphytes sur les plantes hôtes et passe en revue les moyens physiques, chimiques et biologiques de lutte contre ce fléau. Si le problème d'épiphytisme est bien abordé pour les cultures classiques sur le fond, il n'en est pas de même pour les cultures en suspension. Pour ce dernier mode de culture, l'épiphytisme semble ne pas avoir un effet considérable sur la croissance de *Gracilaria* (Torell *et al.*, 1997 ; Abreu *et al.*, 2009).

Epifaune

Les plus importants facteurs qui influencent la structure de la faune associée aux macrophytes regroupent la structure physique du macrophyte et ses épiphytes, le nombre de microhabitats, la nature du sédiment, les sources de nourriture, les refuges de prédateurs et la courantologie (Lewis, 1984).

Les algues sont d'importants refuges pour les invertébrés (Nelson, 1979; Edgar et Aoki, 1993; Martin-Smith, 1993; Isakson *et al.*, 1994; Borg *et al.*, 1997) et constituent une source de nourriture (Kohn et Leviten, 1976; Leber, 1985; Dean et Connell, 1987a,b).

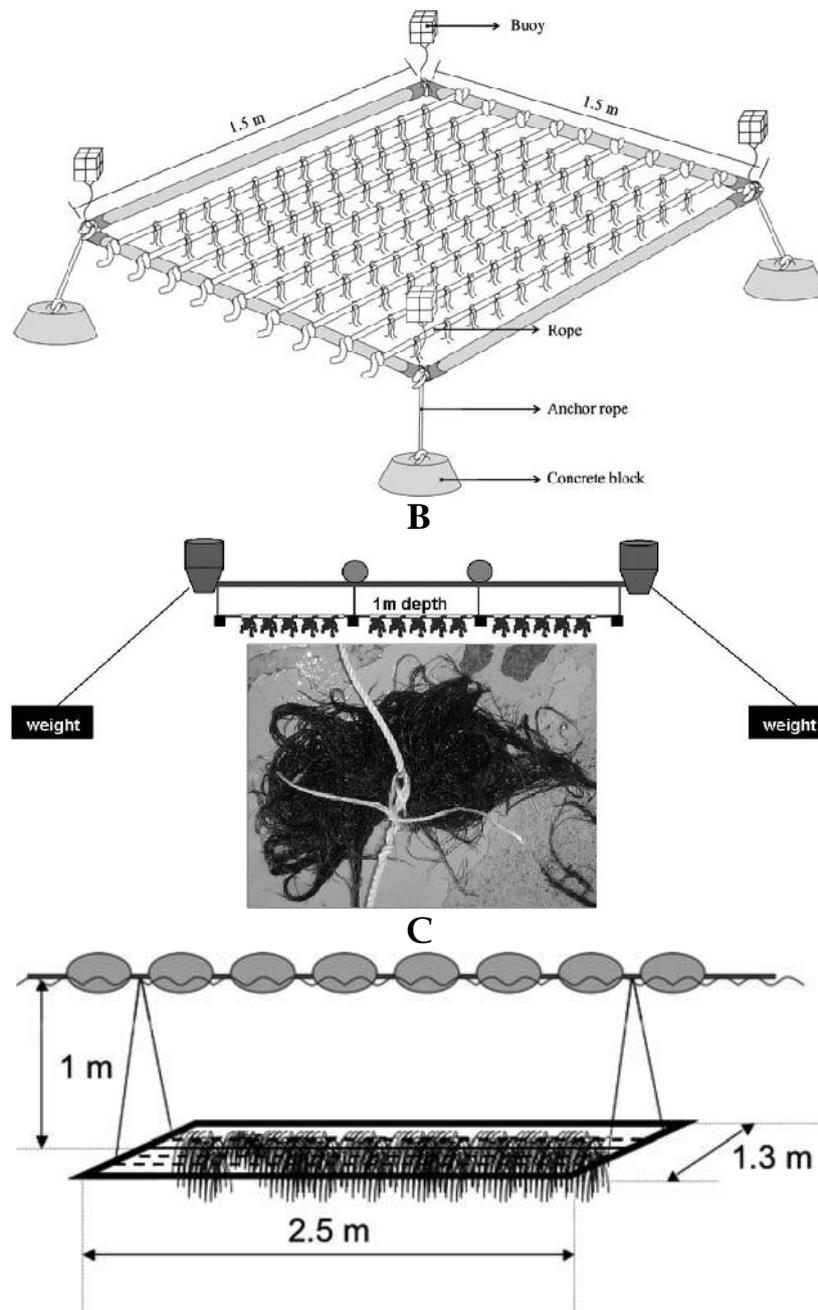
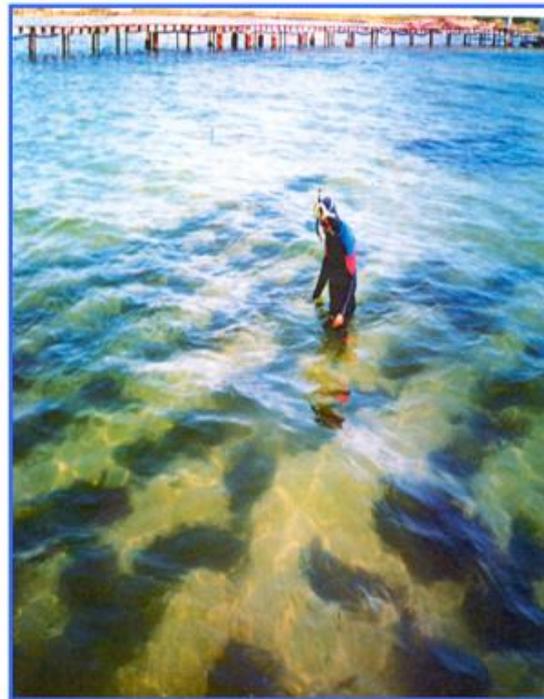


Figure 4 : Méthodes de culture de *Gracilaria verrucosa* en mode suspendu sur des radeaux (D'après Abreu et al., 1999 ; Halling et al., 2005)



Pesée et attachement des touffes



Installation d'une parcelle de culture

(a) Technique des boudins de sables



(b) Technique de la corde tendue sur le substrat



(c) Technique de la culture suspendue

Figure 5 : Techniques de cultures expérimentales de *Gracilaria* et *Gracilariopsis* dans le lac de Bizerte (photos Ksouri et Mensi).

Les préférences diffèrent d'une espèce à une autre (Edgar, 1983; Jacobi and Langevin, 1996; Knowles et Bell, 1998; Chemello et Milazzo, 2002; Edgar et Klumpp, 2003), selon les dimension et la forme du corps de l'animal (Hacker et Steneck, 1990; Taylor et Cole, 1994; Hull *et al.*, 2001). Pour certains auteurs (Viejo, 1999; Wernberg *et al.*, 2004), la faune associée n'est pas tout à fait spécifique du moins pour certaines algues. Les avis controversés entre les auteurs trouvent leur explication dans la différence de mobilité de différentes espèces ou groupes d'espèces (Knowles et Bell, 1998).

Gracilaria fournit l'habitat pour une faune diversifiée, répartie essentiellement entre les groupes zoologiques suivants, Crustacés, Mollusques et Annélides (Nicotri, 1977 ; Anderson *et al.*, 1998 ; Smit *et al.*, 2003). Pour un grand nombre d'espèces appartenant à ces groupes zoologiques ainsi que pour certaines espèces de poissons herbivores (Ganesan *et al.*, 2006), *Gracilaria* est une source de nourriture. Par comparaison à plusieurs espèces appartenant aux différents phylum (*Caulerpa*, *Halimeda*, *Padina* et *Sargassum*), les Gracilaires sont les plus attaquées. Il paraît que les autres espèces utilisent leurs morphologies et la sécrétion de certaines substances chimiques pour se défendre (Feeny, 1976 ; Hay et Fenical 1988 ; Ganesan *et al.*, 2006). Le fait que *Gracilaria* est une espèce préférée pose un problème pour la culture dans le milieu naturel lorsque la population d'animaux brouteurs est élevée. La perte peut être considérable même dans le cas de la culture en milieu contrôlé (Nicotri, 1977; Shacklock et Croft, 1981; Smit *et al.*, 2003 ; Njobeni, 2005).

Les moyens de lutte contre ce fléau dépendent essentiellement du mode de culture. Les mesures

suggérées pour contrôler ces animaux nuisibles dans les systèmes de culture contrôlées sont les suivants : nettoyage des bacs, ramassage à la main, traitements mécaniques, utilisation des toxines et introduction de prédateurs (Nicotri, 1977; Shacklock et Croft, 1981; Aleem, 1988). Récemment, l'utilisation de l'eau douce seule ou en association avec le gaz carbonique a donné ses preuves (Smit *et al.*, 2003). Dans les milieux ouverts, la lutte est beaucoup plus difficile voire même impossible.

PERSPECTIVES

Les personnes impliquées vers les années 60 dans la culture de *Gracilaria* n'ont probablement eu aucune idée sur son développement et sa réussite. La production annuelle dépasse aujourd'hui les 15 Millions de tonnes mobilise un nombre considérable de fermiers. En outre, à travers la culture des gracilaires, le marché de l'agar agar a été révolutionné par la garantie d'un approvisionnement régulier en matière première. Cependant, 30 ans après, l'industrie de l'agar agar est encore confrontée aux problèmes concernant la qualité et les volumes des quantités produites. Il est temps de faire des efforts concertés afin d'assurer un futur prospère et durable pour la culture des *Gracilaires* et par conséquent pour l'industrie de l'agar. La demande pour cette matière première continue de s'accroître et de se développer avec le développement de nouveaux marchés.

Tableau II: Epiphytes des cultures de *Gracilaria et Gracilariopsis* (D'après : Fletcher, 1995) (G = *Gracilaria*, Gs = *Gracilariopsis*)

Epiphyte	Espece Hôte
General	
Epiphytes	<i>G. debilis</i>
Epiphytes	<i>Gracilaria</i> sp.
Epiphytes	<i>G. conferta</i>
Bivalves	<i>G. chilensis</i>
Bacillariophyceae	
Diatoms	<i>G. chilensis</i>
Diatoms	<i>Gs. Lemaneiformis</i>
Diatoms	<i>Gracilaria</i> sp.
Colonial diatoms	<i>Gracilaria</i> sp.
Cocconeis sp	<i>Gracilaria</i> sp.
Cyanophyta	
Blue-green algae	<i>Gracilaria</i> sp.
Chlorophyta	

<i>Green algae</i>	<i>G. tenuistipitata</i>
<i>Green algae</i>	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Chaetomorpha</i> sp.	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Cladophora pellucida</i>	<i>G. conferta</i>
<i>Cladophora</i> spp.	<i>G. tenuistipitata</i>
<i>Enteromorpha compressa</i>	<i>G. chilensis</i>
<i>Enteromorpha compressa</i>	<i>G. conferta</i>
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	<i>G. tenuistipitata</i>
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	<i>Gracilarias</i> sp.
<i>Enteromorpha</i> sp.	<i>G. chilensis</i>
<i>Enteromorpha</i> sp.	<i>Gs. lemaneiformis</i>
<i>Enteromorpha</i> sp.	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Enteromorpha</i> sp.	<i>G. chilensis</i>
<i>Rhizoclonium</i> sp.	<i>G. chilensis</i>
<i>Ulva rigida</i>	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Ulva rigida</i>	<i>G. conferta</i>
<i>Ulva lactuca</i>	<i>G. chilensis</i>
<i>Ulva</i> sp.	<i>G. multipartita</i>
<i>Ulva</i> sp.	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Ulva</i> sp.	
Prasinophyceae	<i>G. multipartita</i>
<i>Platymonas suecica</i>	
Phaeophyceae	<i>G. tenuistipitata</i>
<i>filamentous browns</i>	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Colpomenia sinuosa</i>	<i>G. conferta</i>
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	<i>G. chilensis</i>
<i>Ectocarpus</i> sp.	<i>G. tenuistipitata</i>
<i>Ectocarpus</i> sp.	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Ectocarpus</i> sp.	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Giffordia</i> sp.	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Streblonema</i> sp.	<i>G. multipartita</i>
Rhodophyta	
<i>Ceramiales</i>	<i>G. chilensis</i>
<i>Ceramiales</i>	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Acrochaetium</i> sp.	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Ceramium nodulosum</i>	<i>G. chilensis</i>
<i>Ceramium</i> sp.	<i>Gracilaria</i> sp.
<i>Polysiphonia</i> sp.	<i>G. chilensis</i>
<i>Polysiphonia</i> sp.	<i>Gracilarias</i> sp.

Il est important que la recherche focalise plus d'efforts sur l'amélioration de la productivité des cultures et de la qualité des algues commercialisées. L'augmentation de la production peut se faire par l'introduction de cette culture dans des nouvelles régions là où les conditions naturelles le permettent, tout en respectant les exigences de cette espèce. À l'intérieur de la même région, il est intéressant d'introduire des nouveaux systèmes de culture. L'amélioration de la productivité peut se réaliser par l'essai de nouveaux systèmes de culture et en faisant recours à l'ensemencement de plantules issues de

développement des spores obtenues en conditions contrôlées.

BIBLIOGRAPHIE

- Abbott, I.A., 1983. Some species of *Gracilaria* Rhodophyta from California, U.S.A. *Taxon*, 32 : 561-564.
- Abreu, M. H., Varela, D. A., Henríquez, L., Villaruel, A., Yarish, C., Sousa-Pinto I., Buschmann, A. H., 2009. Traditional vs. Integrated Multi-Trophic Aquaculture of *Gracilaria chilensis* C. J. Bird, J. McLachlan & E. C. Oliveira: Productivity and

- physiological performance. *Aquaculture*, 293 : 211-220.
- Aleem, S.O., 1988. An assessment of tobacco waste for control of the gastropod *Thympanotonus fuscata* (Linnaeus) in brackishwater fish ponds. *Aquaculture*, 73:19-25.
- Anderson, R.J., Levitt, G., Share, A., 1996. Experimental investigations for the mariculture of *Gracilaria* in Saldanha Bay, South Africa. *J. Appl. Phycol.* 8: 421-430.
- Anderson, B.C. Smit, A.J., Bolton, J.J., 1998. Differential grazing effects by isopods on *Gracilaria gracilis* and epiphytic *Ceramium diaphanum* in suspended raft culture. *Aquaculture*, 169 : 99 - 109.
- Anderson, R.J., Smit A. J., Levitt, G.J., 1999. Upwelling and fish-factory waste as nitrogen sources for suspended cultivation of *Gracilaria gracilis* in Saldanha Bay, South Africa. *Hydrobiologia*, 398/399: 455-462.
- Antoine, E., Fleurence, J., 2003. Species identification of red and brown seaweeds using ITS ribosomal DNA amplification and RFLP patterns. *J. Sci. Food. Agric.*, 83 : 709-773.
- Ben Maiz, N., 1993. Inventaire des algues et phanérogames marines d'intérêt économique : Bilan potentiel des ressources sur le littoral tunisien. Plan Directeur de l'aquaculture, Ministère de l'Agriculture de Tunisie, Projet PNUD : 1-65.
- Ben Said, R., Ksouri, J., 1999. La Rhodophycée *Gracilaria Verrucosa* du lac de Bizerte (Tunisie): variations mensuelles de la biomasse, du rendement d'extraction et de la qualité de l'agar. *Bull. Inst. Sci. Tech. Mer de Salammbô*, 26 : 127-136.
- Bengtsson, L., Hellström, T., 1992. Wind-induced resuspension in a small shallow lake. *Hydrobiologia*, 241: 163-172.
- Bird, K.T., 1988. Agar production and quality from *Gracilaria* sp. Strain G-16: effects of environmental factors. *Bot. Mar.*, 31 : 31-39
- Boraso de Zaixso, A.L., 1987. *Gracilaria verrucosa* in Golfo Nuevo, Chubut, Argentina. I. Population parameters and environmental factors. *Hydrobiologia*, 151/152: 238-244.
- Borg, Å., Pihl, L. Wennhage, H., 1997. Habitat choice by juvenile cod (*Gadus morhua* L.) on soft bottoms with different vegetation types. *Helgol. Mar. Res.*, 51:197-212.
- Chemello, R., Milazzo, M., 2002. Effects of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal mollusks. *Mar. Biol.*, 140 : 981-990.
- Choi, H.G., Kim, Y.S., Kim, J.H., Lee, S.J., Park, E.J., Ryu, J. Nam, K.W., 2006. Effects of temperature and salinity on the growth of *Gracilaria verrucosa* and *G. chorda*, with the potential for mariculture in Korea. *J. Appl. Phycol.*, 18:269 - 277.
- Cote, G.L., Hanisak, M.D., 1986. Production and properties of native agars, from *Gracilaria tikvahiae* and other red algae. *Bot. Mar.*, 24: 359-366.
- D'Elia, C.F., DeBoer, J. A., 1978. Nutritional studies of two red algae. II. Kinetics of ammonium and nitrate uptake. *J. Phycol.* 14 : 266-272.
- Daugherty, B.K., Bird, K.T., 1988. Salinity and temperature effects on agar production from *Gracilaria verrucosa* Strain G-16. *Aquaculture*, 75 : 105 - 113.
- Dean, R.L., Connell, J.H., 1987a. Marine invertebrates in algal succession. II. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 109 : 217-247.
- Dean, R.L., Connell, J.H., 1987b. Marine invertebrates in algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with succession. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 109 : 249-273.
- Edgar, G.J., 1983. The ecology of South-East Tasmanian phytal animal communities. IV. Factors affecting the distribution of amphitoid amphipods among algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 70 : 205-225.
- Edgar, G.J., Aoki, M., 1993. Resource limitation and fish predation: their importance to mobile epifauna associated with *Japanese sargassum*. *Oecologia*, 95 : 122-133.
- Edgar, G.J., Klumpp, D.W., 2003. Consistencies over regional scales in assemblages of mobile epifauna associated with natural and artificial plants of different shape. *Aquat. Bot.*, 75 : 275-291.
- Feeny, P., 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.* 10 : 1-40.
- Fei, X.G., 2000. Solving the coastal eutrophication problem by large scale seaweed cultivation. *Hydrobiologia*, 512 : 145-151.
- Feile-Pelegri, Y., Robledo, D., 1997. Effects of season on the agar content and chemical characteristics of *Gracilaria corena* from Yucatan, Mexico. *Bot. Mar.*, 40 : 285-290.

- Fletcher, R. L., 1995. Epiphytism and fouling in *Gracilaria* cultivation: an overview. *J. Appl. Phycol.*, 7 : 325-333.
- Friedlander, M., Noya, G., Farbstein, H., 1990. A model of seaweed growth in an outdoor culture in Israel. *Hydrobiologia*, 204/205 : 367-373.
- Fujita, R.M., 1985. The role of nitrogen status in regulating transient ammonium uptake and nitrogen storage by macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 92 : 283-301.
- Ganesan, M., Thirupathi, S., Sahu, N., Veeragurunathan, V., Bhavanath, J., 2006. *In situ* observations on preferential grazing of seaweeds by some herbivores. *Curr. Sci.*, 91 : 1256-1260.
- Goff, L. J., Moon, D. A., Coleman, W., 1994. Molecular delineation of species and species relationships in the red algal agarophytes *Gracilariopsis* and *Gracilaria*(Gracilariales). *J. Phycol.*, 30 : 521-537.
- Hacker, S.D., Steneck, R.S., 1990. Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytalamphipod. *Ecology*, 71 : 2269-2285.
- Halling, C., Aroca, G., Cifuentes, M., Buschmann A.H., Troell, M., 2005. Comparison of spore inoculated and vegetative propagated cultivation methods of *Gracilaria chilensis* in an integrated seaweed and fish cage culture. *Aquacult. Int.*, 13 : 409 - 422.
- Hanisak, D.M., 1990. The use of *Gracilaria tikvahiae* (Gracilariales, Rhodophyta) as a model system to understand the nitrogen nutrition of cultured seaweeds. *Hydrobiologia*, 204/205 : 79 - 87.
- Harlin, M. M., Craigie, J. S., (1978). Nitrate uptake by *laminaria longicuris* (phaeophyceae). *J. Phycol.*, 14 : 464 - 467
- Harrison, P. J., Berges, J. A., 2005. Marine Culture Media. In : Andersen Robert A. (Ed), *Algal Culturing Techniques*. Elsevier Academic Press, Oxford, UK.
- Hay, M.E., Fenical, W., 1988. Marine plant-herbivore interactions: the ecology of chemical defence. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19 : 111-145.
- Hein, M., Pedersen, M. F., Sand-Jensen, K., 1995. Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 118 : 1-3.
- Hellström, T., 1991. The effect of resuspension on algal production in a shallow lake. *Hydrobiologia*, 213:183-190.
- Helmi H., Naceur, J., Mitsuo Y., Mohamed, M., Ahmed, G., 2002. Quelques propriétés physico-chimiques des sédiments du Lac Bizerte Some Physico-Chemical Properties of Lake Bizerte Sediments. *Rapport INRST-JICA*, p.49-54.
- Hull, S.L., Winter, L.J., Scott, G.W., 2001. Habitat heterogeneity, body size and phenotypic diversity in *Idotea granulosa* (Isopoda) on the north-east coast of England. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 81 : 949-954.
- Hurd, C. L., 2000. Water motion, marine macroalgal physiology, and production. *J. Phycol.*, 36 : 453-472.
- Hurd C. L., Quick, M., Stevens, Craig L., Laval, B. E., Harrison, P. J., Druehl, L. D., 1994. A low-volume flow tank for measuring nutrient uptake by large macrophytes. *J. Phycol.*, 30 : 892 - 896.
- Hurd, C. L., Harrison, P. J., Druehl, L. D., 1996. Effect of seawater velocity on inorganic nitrogen uptake by morphologically distinct forms of *Macrocystis integrifolia* from wave-sheltered and exposed sites. *Mar. Biol.*, 126 : 205-214.
- Isakson, I., Pihl, L., Van Montfrans, J., 1994. Eutrophication-related changes in macrovegetation and foraging of young cod (*Gadus morhua* L.): a mesocosm experiment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 177 : 203-217.
- Jacobi, C.M., Langevin, R., 1996. Habitat geometry of benthic substrata: effects on arrival and settlement of mobile epifauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 206 : 39-54.
- Jones, A.B., Dennison, W.C., Stewart, G.R., 1996. Macroalgal responses to nitrogen source and availability: Amino acid metabolic profiling as a bioindicator using *Gracilaria edulis* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, 32 : 757-766.
- Joubert, Y., Ben Abdeladhim, L., Ksouri, J., Fleurence, J., 2009. Development of a molecular method for the rapid discrimination of red seaweeds used for agar production. *Food. Chem.*, 113 : 1384-1386.
- Knowles, L.L., Bell, S.S., 1998. The influence of habitat structure in faunal-habitat associations in a Tampa bay seagrass system, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 62 : 781-794.
- Kohn, A.J., Leviten, P.J., 1976. Effect of habitat complexity on population density and species richness in tropical intertidal predatory gastropod assemblages. *Oecologia*, 25 : 199-210.

- Ksouri, J., Ben Said, R., 1998. Potentialités en macroalgues: Cartographie et biomasse de l'agorophyte *Gracilaria* dans le lac Bizerte. *Bull. Inst. Sci. Tech. Mer de Salammbô*, 25 : 17-34
- Ksouri, J., Ben Said, R. Pellegrini, M., 1999. Résultats des cultures expérimentales de la rhodophycée *Gracilaria verrucosa* Papenfuss dans le lac Bizerte, Tunisie septentrionale. *Bull. Inst. Sci. Tech. Mer de Salammbô*, 26 : 113-127.
- Ksouri, J., Mensi, F., Ben Said, R., 2000. Ajustement de certains paramètres de culture par bouturage de *Gracilaria verrucosa* (algue rouge), Hudson Papenfuss, dans le lac de Bizerte. *Bull. Inst. Sci. Tech. Mer de Salammbô*, 27 : 69-74
- Ksouri, J., Mensi, F., Sahli-Hamza, K., 2006. Evaluation de la capacité régénératrice de l'algue rouge *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss du lac de Bizerte (Tunisie septentrionale). *Bull. Inst. Sci. Tech. Mer de Salammbô*, 33 : 59-68
- Kyle, F. E., Catherine, A. Pfister, K. L., Van A., 2006. Nitrogen content in the brown alga *Fucus gardneri* and its relation to light, herbivory and wave exposure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 336 : 99-109.
- Lobban, C.S., Harrison. P.,J., 1994. *Seaweed Ecology and Physiology*, Cambridge University Press, Cambridge, London: 163-209
- Larned, S. T., Atkinson, M. J., 1997. Effects of water velocity on NH₄ and PO₄ + uptake and nutrient-limited growth in the macroalga *Dictyosphaeria cavernosa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 157: 295-302.
- Leber, K.M., 1985. The influence of predatory decapods, refuge and microhabitat selection on seagrass communities. *Ecology*, 1951-1964.
- Lewis, F.G., 1984. Distribution of macrobenthic crustaceans associated with *Thalassia*, *Halodule* and bare sand substrata. *Mar. Ecol., Prog. Ser.*, 19 : 101-113.
- Li, R., Chong, R., Meng, Z., 1984. A preliminary study of raft cultivation of *Gracilaria verrucosa* and *Gracilaria sjoestedtii*. *Hydrobiologia*, 116/117 : 252-254.
- Loiselle, S., Nicholas A., Andres, C., Bracchini, L. Antonio, T., Arduino, D., Claudio, R., 2008. Variability in factors causing light attenuation in Lake Victoria. *Freshwater Biol.*, 53 : 535-545
- Mansouri, T. 1996. Application de la télédétection et des systèmes d'information géographiques à l'étude du fonctionnement hydrologique du lac de Bizerte et de son bassin versant. DEA, Fac. Sci. Tunis, 84p.
- Marinho-Sorino, E., Fonseca, P.C., Carneiro, M.A.A., Moreira, W.S.C., 2006. Seasonal variation in the chemical composition of two seaweeds. *Bioresour Technol.*, 97 : 2402-2406.
- Markager, S., Sand-Jensen, K., 1994. The physiology and ecology of light-growth relationship in macroalgae. *Prog. Phycol. Res.*, 10 : 209-298.
- Martin-Smith, K. M., 1993. Abundance of mobile epifauna: the role of habitat complexity and predation by fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 174, 243-260.
- McHugh, D.J., 2003. A guide to the seaweed industry. FAO Fisheries Technical paper N° 441. Rome, FAO. 105p.
- Middelboe, A., L., Markager, S., 1997. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biol.*, 37 : 553-568.
- Mizukami, Y., Kito, H., Kaminishi, Y., Murase, N., Kunimoto, M., 1999. Nucleotide sequence variation in the ribosomal internal transcribed spacer regions of cultivated (cultivars) and field-collected thalli of *Porphyra yezoensis*. *Fish. Sci.*, 65 : 788-789.
- Nelson, W.G., 1979. Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 38 : 225-245.
- Neori, A., Troell, M., Chopin, T., Yarish, C., Critchley, A., Buschmann, A., 2007. The need for a balanced ecosystem approach to blue revolution aquaculture. *Environnement*, 49: 38-42
- Nicotri, M.E., 1977. The impact of crustacean herbivores on cultured seaweed populations. *Aquaculture*, 12 : 127-136.
- Nielsen, S. L., Sand-Jensen, K., 1990. Allometric scaling of maximal photosynthetic growth rate to surface-volume ratio. *Limnol. Oceanogr.*, 35 : 177-181.

- Nishihara, G.N., Ryuta, T., T., Noro., 2005. Effect of temperature and irradiance on the uptake of ammonium and nitrate by *Laurencia brongniartii* (Rhodophyta, Ceramiales). *J. Appl. Phycol.*, 17 : 371-377.
- Njobeni, A., 2005. The cultivation of *Gracilaria gracilis* (Rhodophyta) in an integrated aquaculture system, for the production of abalone feed and the bioremediation of aquaculture effluent. Master thesis, University of Cape Town.
- Ogata, E., Matsui, T., Nakamura, H., 1972. The life cycle of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyceae, Gigartinales) in vitro. *Phycologia*, 11:75-80.
- Oueryemi, N., 2003. Influence de la densité d'élevage sur la croissance des moules *Mytilus galloprovincialis* dans le parc conchyicole de Menzel Jemil. DEA, Fac. Sci. Bizerte, 89p.
- Pedersen, A., Kraemer, G., Yarisha, C., 2004. The effects of temperature and nutrient concentrations on nitrate and phosphate uptake in different species of *Porphyra* from Long Island Sound (USA). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 312 : 235- 252
- Pereira, R., George, K., Charles, Y., Isabel, S., 2008. Nitrogen uptake by gametophytes of *Porphyra dioica* (Bangiales, Rhodophyta) under controlled-culture conditions. European Journal of Phycology <http://www.informaworld.com/smpp/title~db=all~content=t713725516~tab=issue~slist~branches=43-v4343>, 107 - 108.
- Perez, R., Kaas, R., Arbault, S., Barbaroux, O., 1997. La culture des algues marines dans le monde. Edition IFREMER : 613p.
- Pizarro, A., Barrales, H., 1986. Field assessment of two methods for planting the agar-containing seaweed, *Gracilaria*, in northern Chile. *Aquaculture*, 59: 31-34
- Rees, T. A. V., 2003. Safety factors and nutrient uptake by seaweeds. *Mar Ecol Prog Ser.*, 263 : 29-42.
- Ren, G., Wang, J., Chen, M., 1984. Cultivation of *Gracilaria* by means of low rafts. *Hydrobiologia*, 116/ 117: 72-76.
- Rosenberg, G., Ramus, J., 1984. Uptake of inorganic nitrogen and seaweed surface area : volume ratios. *Aquat Bot*, 19 : 65-72.
- Rydera, E., Stephen, G., Nelson, C., M., Edward, P., Glenna, K., Fitzsimmons, S., N., 2004. Effect of water motion on the cultivation of the economic seaweed *Gracilaria parvispora* (Rhodophyta) on Molokai, Hawaii. *Aquaculture*, 238 : 207.
- Ryther, J.H., Corwin, N., DeBusk, T.A., Williams, L.D., 1981. Nitrogen uptake and storage by the red algae *Gracilaria tikvahiae* (McLachlan, 1979). *Aquaculture*, 26: 107-115.
- Santelices, B., Doty, M.S., 1989. A review of *Gracilaria* farming. *Aquaculture*, 78 : 95-1333.
- Santelices, B., Fonck, E., 1979. Ecología y cultivo de *Gracilaria lemaneiformis*. In B. Santelices (ed.), Actas I Symp. Algas mar. Chilenas. Subsecretaria de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Santiago. p165-200.
- Shacklock, P.F., Croft, G.B., 1981. Effect of grazers on *Chondrus crispus* in culture. *Aquaculture*, 22 : 331-342.
- Silkin, V.A., Mironova, N. V., 2007. Production properties of the red alga *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. from the Black Sea under culture conditions. *Int. J. Algae*, 9 : 107.
- Smith, A. H., Nichols, K., McLachlan, J., 1984. Cultivation of seamoss (*Gracilaria*) in St. Lucia, West Indies. *Hydrobiologia*, 116/117 : 249-251.
- Smit, A. J., 2002. Nitrogen uptake by *Gracilaria gracilis* (Rhodophyta): adaptations to a temporally variable nitrogen environment. *Bot. Mar.*, 45:196-209.
- Smit A.J., Fourie, A. M., Robertson, D.R., 2003. Control of the herbivorous isopod, *Paridotea reticulata*, in *Gracilaria gracilis* tank cultures. *Aquaculture*, 217 : 385-393
- Søndergaard, M., Kristensen, P., Jeppesen, E., 1992. Phosphorus release from resuspended sediment in the shallow and wind exposed Lake Arresø, Denmark. *Hydrobiologia*, 228: 91-99.
- Talarico, L., Maranzana, G., 2000. Light and adaptive responses in red macroalgae: an overview. *J. Photochem. Photobiol. B-Biol.*, 56 : 1-11.
- Taylor, M. W., Rees, T. A. V., 1999. Kinetics of ammonium assimilation in two seaweeds, *Enteromorpha* spp. (Chlorophyceae) and *Osmundaria colensoi* (Rhodophyceae). *J. Phycol.*, 35, 740-746.
- Taylor, R.B., Cole, R.G., 1994. Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Mar. Ecol., Prog. Ser.*, 115 : 271-282.
- Taylor, R. B., Peek, J. T. A., Rees, T. A. V., 1998. Scaling of ammonium uptake by seaweeds

- to surface area : volume ratio: Geographical variation and the role of uptake by passive diffusion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 169 : 143-148.
- Thom, R.M., 1990. Spatial and temporal patterns in plant standing stock and primary production in a temperate seagrass system. *Bot. Mar.*, 33 : 497-510.
- Thomas, T. E., Harrison, P. J., 1985. Effects of nitrogen supply on nitrogen uptake, accumulation and assimilation in *Porphyra perforata* (Rhodophyta). *Mar. Biol.*, 85 : 269-278.
- Thomas, T. E., Harrison, P. J., 1987. Rapid ammonium uptake and nitrogen interactions in five intertidal seaweeds grown under field conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 107 : 1-8.
- Thomas, T. E., Harrison, P. J., Turpin, D. H., 1987a. Adaptations of *Gracilaria pacifica* (Rhodophyta) to nitrogen procurement at different intertidal locations. *Mar. Biol.*, 93 : 569-580.
- Thomas, T. E., Turpin, D. H., Harrison, P. J., 1987b. Desiccation enhanced nitrogen uptake rates in intertidal seaweeds. *Mar. Biol.*, 94 : 293-298.
- Torell, M., Halling, C., Nillsson, A., Buschmann, A.H., Kautsky, N., Kautsky, L., 1997. Integrated marine cultivation of *Gracilaria chilensis* (Gracilaria, Rhodophyta) and salomon cages for reduced environmental impact and increased economic output. *Aquaculture*, 156 : 45-61.
- Vergara, J.J., Bird, K.T., Niell, F.X., 1995. Nitrogen assimilation following NH_4^+ pulses in the red alga *Gracilariopsis lemaneiformis*: effect of C metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122 : 253-263.
- Viejo, R.M., 1999. Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. *Aquat. Bot.*, 64 : 131-149.
- Wernberg, T., Thomsen, M.S., Staehr, P.A., Pedersen, M.F., 2004. Epibiota communities of the introduced and indigenous macroalgal relatives *Sargassum muticum* and *Halidrys siliquosa* in Limfjorden (Denmark). *Helgol. Mar. Res.*, 58 : 154-161.
- Yang, H., Zhou, Y. Mao, Y., Xiaoxu L., Ying, L., Zhang, F., 2005. Growth characters and photosynthetic capacity of *Gracilaria lemaneiformis* as a biofilter in a shellfish farming area in Sanggou Bay, China. *J. Appl. Phycol.*, 17 : 199-2006