

ifremer

Alain Ménesguen

juin 2003

LES "MAREES VERTES" EN BRETAGNE, LA RESPONSABILITÉ DU NITRATE



LES "MAREES VERTES" EN BRETAGNE, LA RESPONSABILITÉ DU NITRATE

Alain Ménesguen

IFREMER/Centre de Brest, Direction de l'Environnement et de l'Aménagement du Littoral,
Département d'Ecologie Côtière, B.P. 70, 29280 Plouzané
Mél : amenesg@ifremer.fr

Introduction

Composantes naturelles de nos écosystèmes côtiers et responsables d'une bonne part de leur biodiversité, les algues macrophytes se sont adaptées à la très grande variété de conditions d'éclairement, de turbulence ou de richesse nutritive que présente la bande côtière, et l'une des conséquences les plus visibles de ce phénomène consiste en une zonation verticale des différentes espèces, bien connue sur les côtes à marée. Dans certains sites côtiers cependant, l'équilibre interspécifique lentement élaboré par la sélection peut se trouver déplacé au profit d'une espèce ou de quelques-unes, en réponse à une modification récente des conditions environnementales. C'est notamment le cas des sites soumis depuis quelques décennies à une augmentation importante des apports nutritifs d'origine continentale, parfois d'origine urbaine (effluents de stations d'épuration), souvent d'origine agricole (lessivage de terres cultivées trop enrichies en engrais organiques ou minéraux). La manifestation la plus visible de ce dérèglement local des phytocénoses consiste en une prolifération saisonnière massive d'une espèce particulièrement adaptée aux milieux riches (eutrophes), qui constitue donc un exemple typique d'eutrophisation du milieu marin côtier, similaire à ceux affectant depuis plus longtemps certains écosystèmes d'eau douce. Etant donné que parmi les macrophytes marines, ce sont surtout des algues vertes (chlorophycées) qui se révèlent les plus aptes à profiter d'eaux à salinité variable très enrichies en nutriments, on parlera souvent de "marée verte" à propos de ces accumulations estivales de biomasse macroalgale, sans que l'espèce incriminée soit forcément la même sur tous les sites. L'exemple le plus massif, et donc le plus préoccupant en termes d'atteinte au patrimoine naturel côtier, est fourni par les « marées vertes » à ulves affectant depuis les années 70 de nombreux sites de la côte de Bretagne. Après en avoir brièvement rappelé les caractéristiques visibles, on tentera de montrer sur cet exemple ce que la recherche scientifique permet d'apporter en termes de quantification objective des causes et de simulation de diverses évolutions possibles, de façon à proposer des solutions efficaces permettant de limiter l'ampleur de cette forme d'eutrophisation.

I. Description du phénomène de « marée verte »

1.1. Caractéristiques actuelles

De nombreuses plages de Bretagne, surtout sur la côte nord, voient se répéter tous les ans à la belle saison, avec plus ou moins d'intensité, le même phénomène de prolifération rapide et d'accumulation d'algues vertes du genre *Ulva* appelées communément « laitue de mer », essentiellement des espèces *Ulva armoricana* (toute la Bretagne, fig. 1) et *Ulva rotundata* (uniquement en Bretagne-sud).



Figure 1. Individus de grande dimension d'*Ulva armoricana*, en suspension dans l'eau (Baie de Douarnenez, photo X.Caisey, IFREMER)

Les photographies de la figure 2 montrent l'évolution saisonnière du phénomène en Baie de Saint-Efflam (Côtes d'Armor).



Figure 2 . Evolution saisonnière typique d'une marée verte à ulves sur la plage de Saint-Efflam (Côtes d'Armor). Démarrage printanier (*en haut à gauche*), apogée en juillet (*en haut à droite*), dessèchement et putréfaction estivale des dépôts de haut de plage (*en bas à gauche*), ramassage estival par les pouvoirs publics (*en bas à droite*)

Démarrant au mois d'avril sous la forme de petits fragments de thalle en suspension dans l'eau du rivage, la prolifération s'accélère en juin, pour aboutir en Côtes d'Armor à une biomasse maximale en début juillet, capable de recouvrir par temps calme la quasi-totalité de l'estran lors des

marées descendantes. Les algues des dépôts de haut de plage, non-reprises par la mer lors de marées d'amplitude décroissante, meurent en séchant en surface et en se décomposant sous la croûte superficielle, générant des jus noirâtres et des odeurs d'œuf pourri peu avenantes pour les populations riveraines. L'effet désastreux pour le tourisme incite les communes touchées à opérer un ramassage mécanique, qui n'est qu'un pis-aller car il ne restaure pas la propreté des plages, y prélève des quantités indues de sable et reporte la pollution vers la nappe phréatique lorsque les algues sont déversées en décharge. Seule une petite partie des milliers de tonnes ramassées par an est en effet réemployée comme engrais et amendement calcaire sur des terres agricoles.

Afin d'avoir une vision d'ensemble de l'importance du phénomène sur les côtes bretonnes, deux moyens différents de cartographie ont été utilisés : d'une part, par voie d'enquête effectuée depuis 1978 par le Centre d'Etude et de Valorisation des Algues de Pleubian (Côtes d'Armor), le recensement annuel des tonnages collectés par toutes les communes littorales françaises pour le nettoyage des estrans à vocation touristique ; d'autre part, la cartographie à partir de multiples échantillonnages de terrain : l'IFREMER et le CEVA ont ainsi réalisé, une fois tous les 3 ans, de 1988 à 1994, puis tous les ans depuis 1997 grâce à un financement de l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne (Merceron, 1998), une cartographie semi-quantitative des biomasses visibles en été sur le littoral breton par photographie aérienne et vérité-terrain synoptiques (la figure 3 donne la vision aérienne du site de Saint-Efflam, déjà évoqué par la figure 2). Si la première approche fournit une vision "administrative" très biaisée de la production annuelle de macroalgues, la seconde permet plutôt d'estimer la biomasse instantanée lors de son apogée annuelle, début juillet.

GREVE DE SAINT MICHEL (prise de vue du 19/07/96)



Figure 3. Exemple de vue aérienne de marée verte sur la plage de Saint-Efflam (Côtes d'Armor). La bande vert sombre est créée par la suspension dense d'ulves au bord de l'eau, tandis que les formes dendritiques sont dues aux dépôts d'ulves sur l'estran découvert à marée basse.

Il est frappant de constater néanmoins que, pour la Bretagne, ces deux approches fournissent deux images très concordantes de la répartition géographique des "marées vertes", grossièrement stable en valeurs relatives depuis 1988. La situation (fig.4) peut se résumer par une biomasse d'ulves de l'ordre de 50 000 tonnes en poids frais pour l'ensemble du littoral breton en juillet, touchant essentiellement des sites largement ouverts sur la haute mer, ce qui peut paraître paradoxal en présence

d'une forte amplitude de marée. Parmi la cinquantaine de sites régulièrement atteints en Bretagne, une dizaine le sont fortement. Ils sont distribués principalement sur les côtes finistériennes et costarmoricaines. En 1997, 43 000 m³ de ces algues ont été ramassées au cours de la belle saison.

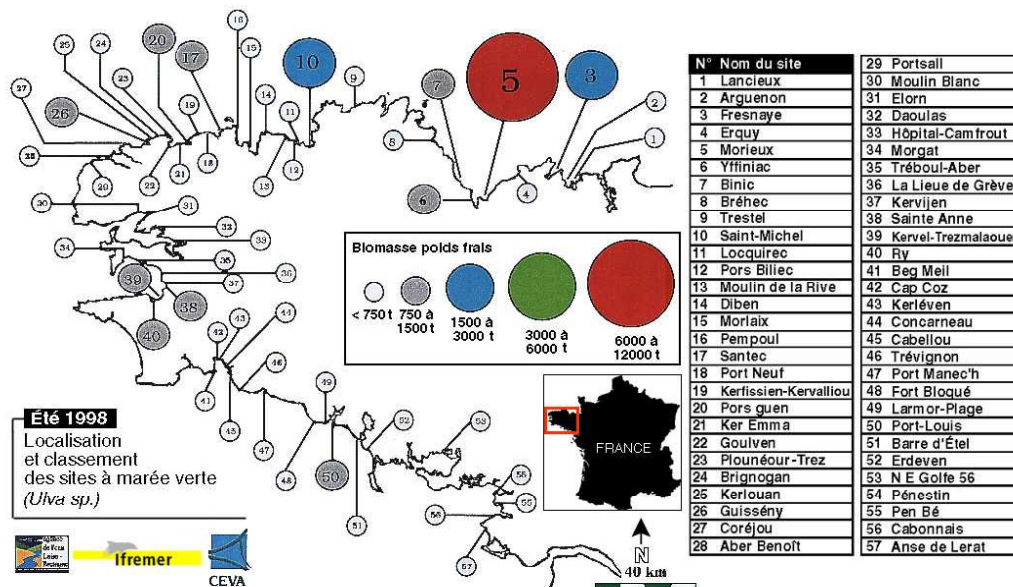


Figure 4. Carte semi-quantitative des accumulations d'ulves sur le littoral breton en été 1998 (les cercles ont une surface proportionnelle à la biomasse estimée d'après photographies aériennes et vérité-terrain, et portent le rang du site dans la liste fournie à côté ; données IFREMER/CEVA)

1.2. Evolution pluriannuelle du phénomène

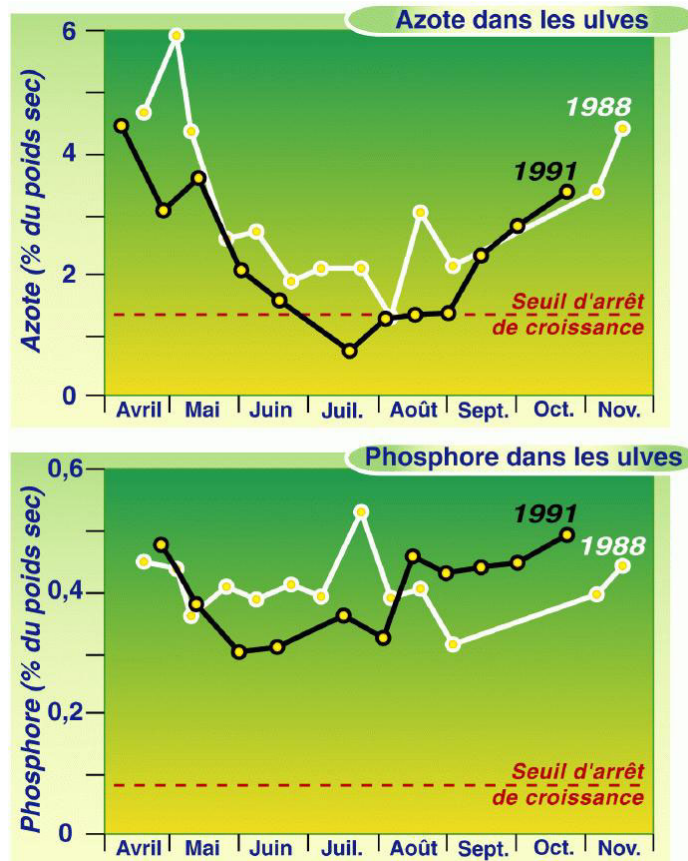
Il est probable que, de tout temps, des proliférations limitées de macroalgues, vertes pour la plupart, se sont produites en été sur certains sites favorables, mais la rareté des documents historiques indiscutables sur le sujet rend quasiment impossible l'établissement d'une cartographie des proliférations existant au début du 20^{ème} siècle. Depuis les années 50 en revanche, les survols photographiques répétés de l'I.G.N. permettent de retracer de façon discontinue l'histoire récente de l'envahissement de certains sites, en repérant sur les photographies aériennes des côtes à marée basse les formes dendritiques très caractéristiques de dépôt des algues sur l'estran. Piriou *et al.*(1991) ont ainsi pu mettre en évidence une colonisation croissante des plages du sud de la Baie de Saint-Brieuc depuis 1952, les échouages d'algues se déplaçant en suivant les divagations sur l'estran des principaux cours d'eau débouchant sur le site. De façon saisissante aussi, quatre clichés de la baie de Guissény (Finistère-nord) montrent qu'en 1952 et 1961, le site était vierge de toute prolifération, que les premières atteintes sont visibles en 1978, enfin qu'une très forte marée verte à ulves pollue le site en 1980, situation qui a perduré jusqu'à nos jours. Il est donc quasiment certain que l'ampleur des proliférations, tant en biomasse produite qu'en nombre de sites touchés, a connu une spectaculaire augmentation depuis la fin des années 70. De "naturel" et très limité, le phénomène de prolifération macroalgale est devenu une nuisance préoccupante en Bretagne, se traduisant par l'augmentation des dépenses engagées par les communes littorales pour le nettoyage des plages (Dion et Le Bozec, 1996): ce budget passe ainsi pour l'ensemble de la Bretagne de 0.3 M.F en 1978 à 3 M.F dans les années 90, correspondant à l'enlèvement d'environ 50 à 100 000 m³ d'algues échouées ; parallèlement, le nombre des communes littorales devant mettre en place la collecte estivale des algues échouées a augmenté de 50% durant la période 1983-1991.

II. Explication scientifique du phénomène et déductions pratiques

La constitution d'une "marée verte" nécessite que, sur le site en question, soient remplies simultanément deux conditions:

* il faut que les conditions environnementales soient propices à la croissance des macroalgues, et tout d'abord que la lumière accessible aux thalles des algues soit suffisante. Ceci explique que les mesures de terrain de la croissance d'ulves (Ménesguen et Piriou, 1995; Dion *et al.* 1996) montrent des valeurs très faibles d'octobre à février, quand l'éclairement est insuffisant pour une photosynthèse soutenue, et que la reprise de croissance soit extrêmement forte au printemps, quand l'intensité et la durée d'éclairement redeviennent suffisantes. La grande photophilie des ulvales explique également que de très grandes biomasses ne peuvent pas être synthétisées par des individus accrochés au substrat ou déposés en couche épaisse sur le fond (il y aurait très vite auto-ombrage des thalles répartis selon deux dimensions seulement) mais requièrent des individus libérés de leur attache au domaine benthique, devenus par là capables d'occuper en suspension un volume important. Etant donnée la vitesse de chute importante des thalles dans l'eau, les seuls biotopes où l'on rencontrera des "marées vertes" seront donc soit les lagunes très peu profondes (profondeur < 2m) soit la zone de déferlement des vagues sur les estrans sableux, là où la turbulence est suffisamment forte pour maintenir en suspension les thalles dans une colonne d'eau bien éclairée. Dans ce dernier cas, caractéristique des marées vertes bretonnes, une extension géographique du site de croissance vers les fonds côtiers allant jusqu'à 15 m de fond a été récemment observée en certaines baies, particulièrement la baie de Douarnenez : l'orientation plein ouest des plages, face à la houle, et les fonds de sables purs, très réverbérants, ainsi que la grande transparence de l'eau rendent possible la dispersion des thalles sur de vastes fonds sous-marins bien éclairés, où ils peuvent maintenir une bonne croissance. Ce stock "offshore" a été estimé à environ 10 000 tonnes en 1998 par l'IFREMER.

En ce qui concerne les nutriments disponibles, il a été montré à maintes reprises au niveau des thalles individuels eux-mêmes, par le suivi régulier de leur teneur en azote et en phosphore, que les ulves subissent chaque année une chute rapide de leur teneur en azote au printemps tendant vers des valeurs estivales insuffisantes pour une croissance correcte des algues (fig.5), et ne recouvrent des teneurs élevées qu'en fin d'automne. Ce phénomène d'appauvrissement des algues est également visible pour le phosphore, mais est moins marqué et plus transitoire que pour l'azote, **ce qui établit au niveau physiologique que la prolifération estivale des ulves sur les côtes bretonnes est limitée par l'azote**. Des conclusions du reste identiques ont été tirées pour les marées vertes méditerranéennes (Sfriso *et al.*, 1989; Ben Charrada, 1992). Des considérations macroscopiques faites au niveau d'un site tout entier ont permis de confirmer, d'une façon indépendante, que le rôle limitant de l'azote ne se faisait sentir qu'en fin de printemps et en été, lorsque les apports par les cours d'eau et par l'eau du large ne pouvaient plus subvenir aux énormes besoins d'une biomasse déjà largement constituée. Le suivi scientifique pluriannuel d'un site très touché comme le sud de la Baie de Saint-Brieuc a en effet révélé d'importantes fluctuations de la biomasse maximale atteinte en début d'été (Ménesguen et Piriou, 1995) : entre des années à forte marée verte (1986, 1992) peuvent s'intercaler des années à faible prolifération (1989, 1990). L'examen des données météorologiques correspondantes a permis de constater que, sur ce site, la prolifération était d'autant plus intense que la pluviométrie printanière était forte, et que le lessivage important des terres agricoles conduisait à une arrivée sur l'estran de forts débits d'eaux riches en nutriments, au moment où la demande des ulves en croissance était maximale. Le fait qu'il apparaisse (fig.6) une bonne corrélation entre le maximum annuel de biomasse algale et les flux d'azote inorganique apportés sur l'estran pendant le mois de juin, alors qu'aucune relation ne se dégage avec les flux de phosphore, prouve que la biomasse maximale atteinte annuellement sur un site est contrôlée par les apports d'azote et non par ceux de phosphore: **l'azote est donc l'élément nutritif limitant de la croissance algale en fin de printemps et en été**.



d'après C.E.V.A. -Pleubian- (DION et BOZEC 1991)

Figure 5. Evolution saisonnière en Baie de Saint-Brieuc des teneurs en azote et en phosphore du tissu des ulves de la marée verte (en tiretés: la teneur en-dessous de laquelle l'arrêt de la croissance a été expérimentalement observé ; d'après Dion *et al.*, 1996)

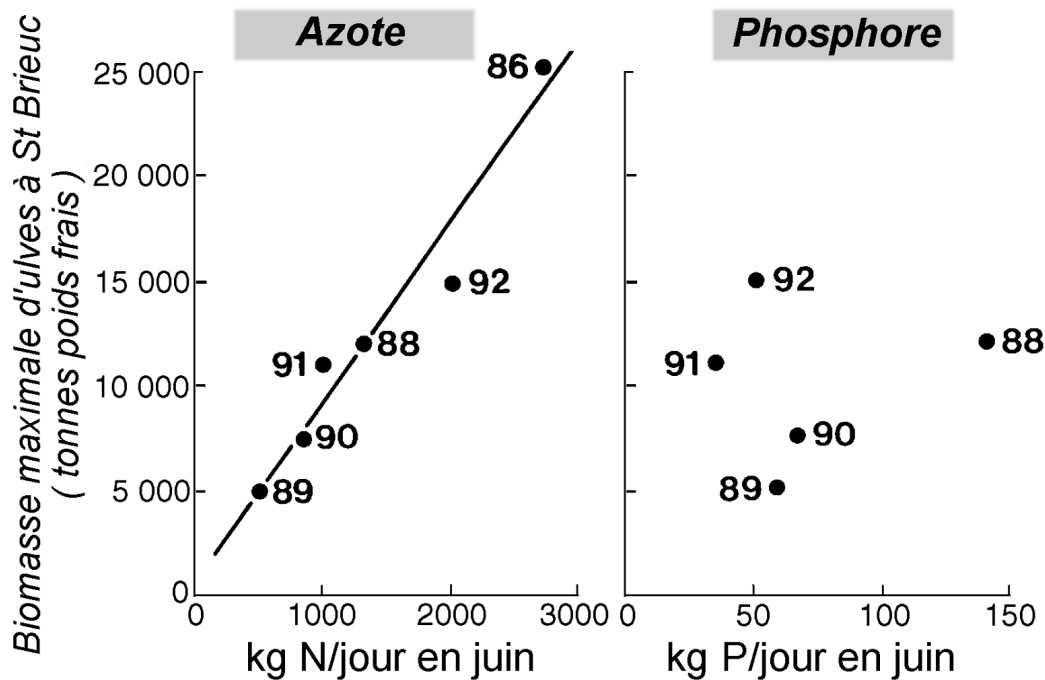


Figure 6. Relations empiriques entre les flux d'azote et de phosphore apportés par les rivières en juin dans le sud de la Baie de Saint-Brieuc et le maximum annuel de biomasse atteint en juillet sur ce site.

* il faut que la géographie du site soit propice au confinement de la biomasse formée, sans quoi il ne peut y avoir d'accumulation visible d'algues. Si l'on conçoit facilement que les lagunes, communiquant peu avec la mer, fournissent de façon statique un tel confinement, il faut faire appel à la notion moins évidente de confinement dynamique par la marée pour expliquer la présence de marées vertes sur les estrans macrotidaux très ouverts vers le large : Ménesguen et Salomon (1988) ont montré par modélisation mathématique que le confinement des algues en suspension dans l'eau pouvait se produire dans les zones où la dérive résiduelle de marée, c'est à dire la dérive nette au bout d'une période de marée (12h25mn), était quasi-nulle en raison de la topographie du fond. Alors que la présence d'une forte dérive résiduelle vers le large peut disperser au fur et à mesure nutriments et algues produites dans un site fortement enrichi (ex : baie de Goulven en Finistère-nord), l'absence de chasse vers le large pourra au contraire transformer en gigantesque bac de culture un site pourtant moins enrichi (ex : baie de Lannion en Côtes d'Armor).

L'apport récent des scientifiques dans la compréhension de ces phénomènes écologiques complexes s'est en effet opéré pour beaucoup grâce aux modèles mathématiques, capables de représenter simultanément la dynamique des principaux processus intervenant dans l'eutrophisation d'un site (brassage horizontal et vertical par les courants, dépôt-remise en suspension, absorption des nutriments par les algues en croissance, reminéralisation de la matière organique détritique, etc...). Ces outils sont très utiles pour :

1/ prévoir quels seront les effets de l'augmentation en cours des apports azotés issus de l'agriculture

2/ estimer à quel niveau il conviendrait de ramener ces apports si l'on voulait restaurer la qualité de sites particulièrement touchés par l'eutrophisation.

A l'initiative du Conseil Général des Côtes d'Armor, une étude poussée de deux sites de Bretagne-nord, les baies de Lannion et de Saint-Brieuc, a permis l'élaboration par IFREMER (Ménesguen, 1998) d'un modèle numérique du phénomène de "marée verte" ; dans le cas de la baie de Lannion, par exemple (fig.7), les conclusions pratiques suivantes ont pu être tirées :

a/ Ce sont bien les apports de nitrate par les rivières qui sont responsables de la prolifération massive d'ulves sur ces sites, puisque la suppression de tous ces apports réduit la marée verte de 95%.

b/ Les apports des 2 principales rivières de la zone, le Léguer situé au nord et le Douron situé à l'ouest, n'ont aucune influence sur la biomasse d'ulves produite dans la partie sud de la baie, où se trouve la plage de Saint-Efflam envahie par les ulves (cf. fig.3)

c/ Cette très importante marée verte de la plage de Saint-Efflam est en fait causée pour les 3/4 par les seuls apports de nitrate du Yar, petite rivière débouchant directement sur cette plage. La réduction de moitié des apports de nitrate du Yar diminuerait déjà cette marée verte de 31%. Pour atteindre un abattement de 50% de la marée verte, il faudrait revenir à des concentrations de 10 mg/l NO_3 dans le Yar, à comparer aux 35-40 mg/l NO_3 d'aujourd'hui.

Ainsi, le modèle mathématique permet de mettre en évidence la dépendance non-linéaire des effets observés en fonction des actions menées. La figure 8 montre que, pour la petite marée verte qui occupe l'estuaire du Douron, juste à l'ouest de la plage de Saint-Efflam, il ne sert à rien de faire des efforts de réduction des apports de nitrate sur le bassin versant de la petite rivière Dourneur, si l'on n'a pas simultanément opéré une très forte réduction des apports de nitrate par la rivière principale, le Douron. On notera par ailleurs que depuis longtemps, en fait depuis que la concentration en nitrate du Douron a atteint 20 mg/l, le site est saturé et produit déjà son maximum d'algues vertes, ce qui permet d'avertir les pouvoirs publics et l'opinion qu'il ne faut hélas espérer aucun effet visible des 50 premiers pourcents de réduction de la teneur actuelle du Douron en nitrate, ce qui serait pourtant déjà un effort énorme !

On voit donc que les études scientifiques menées depuis une douzaine d'années ont largement contribué à expliquer le mécanisme qui aboutit aux marées vertes, et les modèles mathématiques ont même permis d'établir très précisément des recommandations quantitatives pour les objectifs de qualité à respecter sur les cours d'eau concernés, quasiment cours d'eau par cours d'eau.

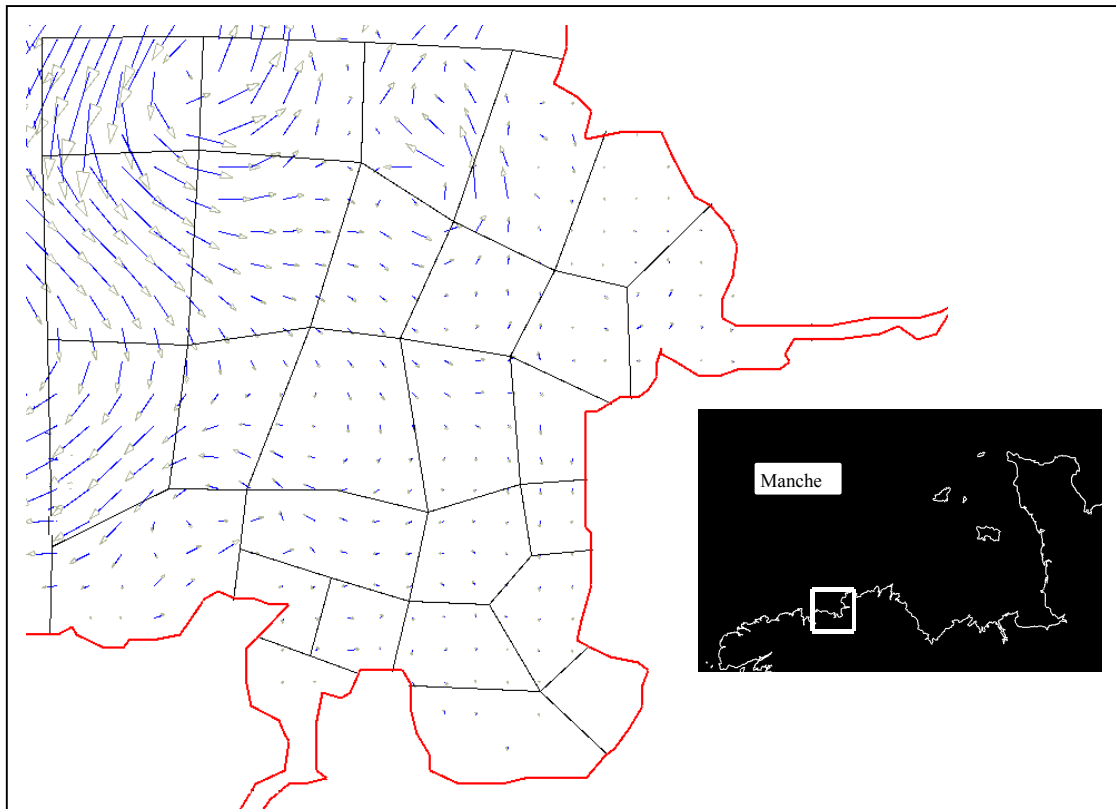


Figure 7. Courants résiduels de marée et implantation du modèle mathématique de marée verte en Baie de Lannion

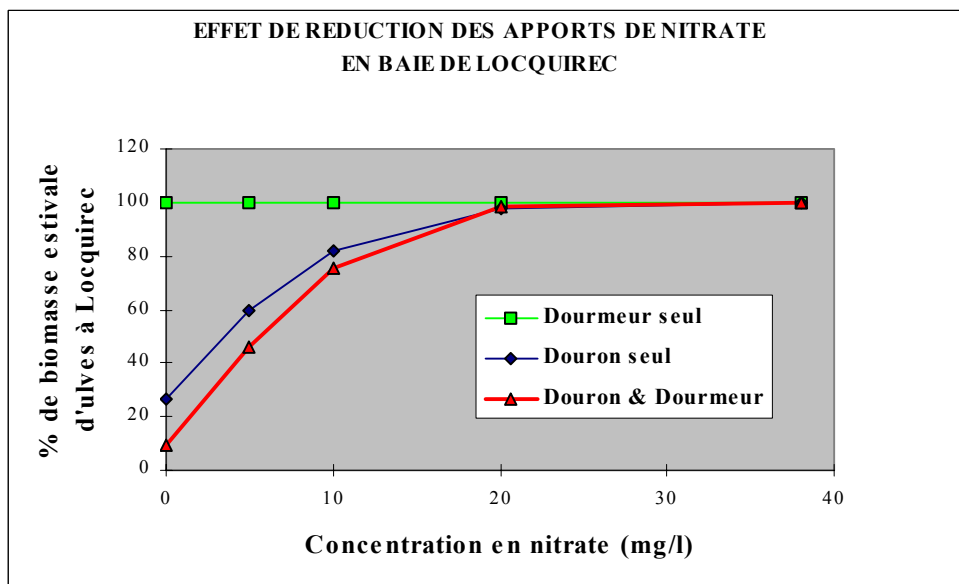


Figure 8. Effet calculé de divers niveaux de concentration en nitrate des deux rivières responsables de la marée verte en Baie de Locquirec (Côtes d'Armor).

III. La gestion du problème par la société

Les pouvoirs publics ont régulièrement privilégié le traitement curatif de la marée verte en place par rapport aux actions préventives volontaristes sur les causes de cette atteinte aux écosystèmes côtiers. La gêne créée par les proliférations macroalgales étant, sur le littoral breton, essentiellement d'ordre touristique (odeurs de putréfaction des algues échouées, désagréments causés aux baigneurs...), même si, localement, les algues constituent une entrave croissante aux activités de conchyliculture (recouvrement de bouchots) ou de pêche (colmatage des filets et des chaluts de petits navires côtiers), l'essentiel de ces efforts curatifs a porté pour l'instant sur le ramassage estival des algues en échouage, au moyen d'engins usuels de travaux publics (bulldozers, tractopelles, camions), et les techniques plus spécifiques de ramassage dans l'eau par barges spécialement instrumentées, utilisées dans certaines lagunes méditerranéennes (Venise, étang palavasien du Prévost) n'ont pour l'instant pas été adaptées aux situations de Manche-Atlantique. Les algues collectées, mêlées de sédiment et d'eau salée, sont soit déposées à terre dans des carrières désaffectées (mais à partir de 2002, la réglementation européenne interdira cette solution), soit épandues en tant qu'engrais sur des terres agricoles, soit mélangées à des débris végétaux terrestres pour former un compost. Par ailleurs, les possibilités de méthanisation des ulves, compromises par la forte teneur en eau des tissus, supérieure à 97 % de la biomasse fraîche, semblent non-rentables économiquement.

Il est bien évident que les techniques précédentes ne peuvent venir réellement à bout de l'énorme biomasse engendrée, et qu'elles ne s'attaquent nullement aux causes, dont la principale est l'augmentation récente des apports azotés terrigènes sur les sites sensibles. Il serait donc urgent de recenser pour chaque site à restaurer les sources majeures d'azote inorganique (lessivage des terres agricoles, parfois rejets de stations d'épuration) et de conduire une politique de réduction à la source de ces excédents azotés. Même si le but à atteindre est la diminution des apports au milieu marin pendant la seule période de croissance des algues (fin du printemps, été), il faut souligner le fait que, dans le cas où les rejets diffus d'origine agricole sur un bassin versant perméable sont majoritairement en cause, il faudra éventuellement plusieurs années de fertilisation raisonnée pour diminuer sensiblement la part des apports azotés transitant lentement par la nappe phréatique.

Conclusion

Le phénomène de "marée verte" en mer à marée, installé depuis une trentaine d'années sur les côtes de Bretagne principalement, est désormais bien connu sur le plan des mécanismes mis en jeu, grâce aux études de cartographie, d'écophysiologie et de modélisation mathématique menées par plusieurs scientifiques. Dans les sites côtiers peu dispersifs, les apports anthropiques excessifs d'azote, particulièrement sous forme de nitrate d'origine agricole, sont responsables de cette forme d'eutrophisation, plus néfaste aux diverses activités humaines littorales que véritablement à l'écosystème lui-même, dès lors qu'en mer à marée la turbulence est suffisante pour éviter les anoxies mortelles. Les modèles numériques ont permis d'évaluer quantitativement les effets attendus de divers scénarios d'évolution des apports terrigènes de nitrate, et montrent que, sans une réduction forte des concentrations en nitrate des rivières aboutissant aux sites les plus touchés, il est vain d'espérer voir diminuer sensiblement cette nuisance estivale, sauf momentanément, lorsque la nature opère elle-même, par une sécheresse marquée du printemps et de l'été, une diminution importante des débits fluviaux et donc des apports de nitrate. La compréhension du phénomène est donc actuellement largement suffisante pour aboutir à des recommandations très concrètes et précises sur les actions de reconquête de la qualité de l'eau à mener : encore faut-il que les pouvoirs publics prennent réellement les moyens de faire respecter les normes permettant une utilisation respectueuse de l'environnement et aient enfin la volonté de faire passer l'intérêt général avant celui d'un groupe professionnel particulier.

Bibliographie

- BEN CHARRADA R., 1992. Le Lac de Tunis après les aménagements. Paramètres physico-chimiques en relation avec la croissance des macroalgues, *Marine Life*, 1:29-44.
- DION P. et LE BOZEC S., 1996. The French Atlantic coasts. In: SCHRAMM W. et NIENHUIS P.H.,eds.,*Marine benthic vegetation. Recent changes and the effects of eutrophication*. Ecological studies 123, Springer Verlag, 251-264.
- DION P., LE BOZEC S. et GOLVEN P., 1996- Factors controlling the green tides in the Bay of Lannion (France). In: RIJSTENBIL J.W., KAMERMANS P. et NIENHUIS P.H.,eds., *EUMAC Synthesis Report*.
- MENESGUEN A., 1998. Détermination d'objectifs de qualité en nutriments dissous pour les rivières alimentant la marée verte des baies de Saint-Brieuc et Lannion. Rapport final de contrat pour le Conseil Général des Côtes d'Armor, 24 p.
- MENESGUEN A. et PIRIOU J.Y., 1995. Nitrogen loadings and macroalgal (*Ulva* sp.) mass accumulation in Brittany (France). *Ophelia*, 42:227-237
- MENESGUEN A. et SALOMON J.C., 1988. Eutrophication modelling as a tool for fighting against *Ulva* coastal mass blooms. In: SCHREFFLER B.A. et ZIENKIEWICZ O.C., eds., *Computer Modelling in Ocean Engineering*, Balkema, Rotterdam: 443-450.
- MERCERON, M. (1998). Inventaire des ulves en Bretagne - Année 1997 - Rapport de synthèse. Rapport interne IFREMER n° DEL/EC/RST/1998/02, 18 p.
- PIRIOU J.Y., MENESGUEN A. et SALOMON J.C., 1991. Les marées vertes à ulves: conditions nécessaires, évolution et comparaison de sites. In: ELLIOTT M. et DUCROTOY J.P., eds., *Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons*, Olsen et Olsen:117-122.
- SFRISO A., PAVONI B. et MARCOMINI A., 1989. Macroalgae and phytoplankton standing crops in the central Venice Lagoon: primary production and nutrient balance, *Sci. Tot. Envir.*, 80: 139-159.