



Production primaire
Méditerranée
Nutriants
Facteurs limitants
Primary productivity
Mediterranean Sea
Nutrients
Limiting factors

Azote ou phosphore ? Considérations sur le “paradoxe nutritionnel” de la mer méditerranée

B. R. Berland, D. J. Bonin, S. Y. Maestrini
Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France.

Reçu le 28/6/79, révisé le 1/10/79, accepté le 8/10/79.

RÉSUMÉ

A partir de données prises dans la littérature, les auteurs essaient de définir la nature du facteur nutritionnel qui limite le plus fréquemment la production primaire. Ce problème reste toujours très complexe du fait de l'existence de différents facteurs agissant simultanément sur le processus de croissance. De plus, l'utilisation d'une approche purement descriptive reste généralement insuffisante, car les phénomènes décrits ne peuvent être reliés aux causes de la limitation de la production d'une manière certaine. C'est ce qui explique pourquoi les seules informations précises traitant de cette question ont presque toujours été apportées par des auteurs qui utilisent conjointement à la méthode descriptive des approches expérimentales, notamment celles mettant en jeu des réponses d'algues isolées ou de populations naturelles cultivées sur les eaux à étudier. L'utilisation de ces tests a confirmé que l'azote est très souvent le principal facteur limitant de la production primaire, tout au moins dans les eaux du large des grands océans où le rapport N/P est le plus souvent de 15 à 1. Mais celui-ci diminue fréquemment après les fortes floraisons planctoniques, traduisant ainsi une consommation relativement plus importante de l'azote; ce concept a été généralisé semble-t-il d'une manière excessive car la nature du facteur limitant peut varier beaucoup avec les lieux de prélèvement et en fonction du temps pour des situations hydrologiques et biologiques locales données. Ainsi, en Méditerranée, plusieurs travaux attribuent au phosphore et à d'autres éléments ou facteurs nutritionnels un rôle plus important dans la limitation de la production primaire que celui joué par l'azote. Ce rôle prépondérant du phosphore n'est pas surprenant si l'on considère que les eaux méditerranéennes sont caractérisées par des taux de nitrates vingt fois supérieurs à ceux des phosphates, ce qui les fait différer fortement en cela des eaux des grandes masses océaniques. Cette particularité pourrait correspondre à une situation relicte provenant de l'évolution des échanges entre la Méditerranée et l'océan Atlantique ou de la modification de l'importance des ruissellements telluriques sur le pourtour de son bassin; mais son origine exacte reste, pour l'instant, fortement hypothétique.

Oceanol. Acta, 1980, 3, 1, 135-141.

ABSTRACT

Nitrogen or phosphorus?
Considerations on the “nutritional paradox” of the Mediterranean Sea

The nutritional limitation of the growth potential of sea water for phytoplankton is discussed with data from the literature. Few papers report the nature of the element limiting algal biomass. The main reasons of this lack are associated with the fact that several factors are involved simultaneously in the control of algal growth so that the classical descriptive approach involving chemical analysis of nutrients and biomass is often unable to point out the true cause of a natural phenomenon. The result is that an additional experimental approach, *i. e.* bioassay, is also needed in such studies.

Results obtained from differential enrichments are consistent with those obtained from routine analysis. In the oceans, nitrogen was usually reported to be the first factor limiting growth potential; nitrogen : phosphorus ratio is close to 15: 1 but its value decreases after phytoplankton blooms, as a result of a major uptake of nitrogen. Some authors have extended results belonging to restricted areas to the whole ocean and ultimately to the generalization that nitrogen was the only nutritional factor limiting growth potential. But other data have challenged this statement and made clear that, even in the oceans, other elements can play a role as important as that of nitrogen and that a succession of limiting factors is probable.

The Mediterranean Sea appears to be peculiar, at least among the studied areas, in having phosphorus as the most important limiting factor. This is not surprising since these waters usually contain much more nitrogen than phosphorus. Several hypothesis have been proposed to explain this situation, but none is obvious. The peculiarity of the Mediterranean Sea is still an open field for research.

Oceanol. Acta, 1980, 3, 1, 135-141.

INTRODUCTION. PROBLÈMES D'ORDRE MÉTHODOLOGIQUE

Parce que les algues unicellulaires sont l'élément majeur de la production primaire des océans et des mers, la connaissance du comportement des populations planctoniques dans leur milieu naturel est de première importance. Cependant, l'étude de l'évolution du phytoplancton et de son environnement se heurte à la difficulté de déterminer avec précision la nature du facteur, ou du groupe de facteurs, qui conditionne l'importance de la productivité primaire et les successions de populations; il en résulte que les articles faisant état d'une opinion précise sur la nature de l'élément limitant sont assez peu nombreux. En effet, la plupart d'entre-eux correspondent à des descriptions de situations biologiques et hydrologiques réalisées à partir de mesures simultanées des concentrations des principaux éléments minéraux (azote et phosphore) et des vitesses des synthèses organiques (taux d'assimilation du carbone, taux d'augmentation de la biomasse) entre lesquelles des corrélations sont ensuite établies. Malgré ce traitement mathématique, ces travaux n'apportent pas toujours de certitude absolue sur les relations de cause à effet pouvant exister entre les phénomènes observés, et cela pour d'assez nombreuses raisons.

Le plus souvent, la cause principale en est la variation de l'état physiologique du phytoplancton car celui-ci étant le résultat d'une évolution intégrée dans le temps de divers facteurs physiques, chimiques et biologiques, les uns mesurés, mais les autres ignorés ou même négligés, la connaissance ponctuelle d'une population permet difficilement de prévoir son évolution future. En effet, les relations nutritionnelles des algues sont largement dépendantes de leurs activités passées. C'est ainsi que, comme l'a montré Droop (1975), on peut avoir des cellules limitées par un élément nutritif présent en quantité apparemment suffisante ou, au contraire, indépendantes d'un élément absent du milieu, mais abondamment accumulé à l'intérieur des cellules. Ce sont, en premier lieu, les teneurs intracellulaires en éléments qui déterminent le facteur limitant la croissance d'une algue et non les concentrations des nutriments disponibles dans l'eau de mer.

Par ailleurs, le nombre des paramètres hydrologiques étudiés au cours des campagnes océanographiques est resté très longtemps réduit. Dans la première moitié de ce siècle, on s'intéressait exclusivement aux nitrates et aux phosphates, sels considérés comme « génératifs » par opposition à l'ensemble des autres constituants de l'eau de mer appelés encore « conservatifs » qui présentent peu de fluctuations cycliques liées aux croissances planctoniques. Cette attitude commode relevait d'une simplification excessive, car Miquel (1890-1893), Allen et Nelson (1910), Pringsheim (1912) et Allen (1914) avaient déjà mentionné que, pour obtenir en culture des développements d'algues unicellulaires, il était souvent nécessaire d'apporter au milieu des oligo-éléments en particulier sous forme d'extrait de sol (Schreiber, 1927), montrant par là même que ces éléments étaient indispensables à la croissance des espèces considérées. De même, Hutner et Provasoli (1951) et Lewin (1954) ont mis en évidence le fait que les facteurs de croissance étaient souvent indispensables au développement algal; il a été d'ailleurs vérifié ensuite que les vitamines répondent aussi à des cycles annuels liés au développement phytoplanctonique (Menzel, Ryther, 1960; Propp, 1970).

Ainsi, depuis longtemps, l'état des connaissances aurait dû inciter à envisager la mesure systématique de constituants de l'eau de mer autres que l'azote des nitrates et le phosphore des phosphates, encore que, pour certains d'entre eux, la méthodologie ne l'eût pas toujours permis à l'époque. Depuis une dizaine d'année seulement, la tendance des études océanographiques est d'introduire enfin de nouvelles mesures telles que celles des teneurs en ammoniacale, urée et silicates et, plus récemment, celles des différentes formes du fer et des autres oligo-éléments. Malheureusement, ces mesures ne sont pas toujours associées à des études simultanées de production primaire.

D'autres aspects font que les conclusions ne découlant que des valeurs des sels nutritifs mesurées par les méthodes usuelles, ne reflètent que très imparfaitement les potentialités nutritionnelles qui leur sont liées. En effet, les teneurs en nutriments ne tiennent pas toujours compte de toutes les formes assimilables. C'est ainsi que

les dosages de l'azote effectués par les océanographes ne font pas intervenir les formes organiques simples, si l'on excepte l'urée cependant, alors que la plupart sont assimilables par les communautés naturelles (Harvey, 1940) et un grand nombre d'espèces isolées (Droop, 1955; Guillard, 1963; Antia *et al.*, 1975; entre autres). De même, pour le phosphore, la méthode de Murphy et Riley (1962), la plus employée en océanographie, dose de façon certaine les orthophosphates, mais l'acidification qu'elle implique entraîne une hydrolyse partielle des formes chimiques plus complexes, sans que l'on en connaisse la proportion exacte. Ainsi, dans les zones riches en matière organique, les mesures tiendront compte d'une partie au moins de ces substances, sans que l'on sache le plus souvent si elles sont réellement assimilables par le phytoplancton. En effet, l'assimilation des formes organiques du phosphore a été encore peu étudiée; on sait seulement que certains esters organiques de même que les polyphosphates naturels peuvent être absorbés *in vitro* par le phytoplancton (Chu, 1946; Harvey, 1953; Solorzano, Strickland, 1968; Healey, 1973) sans que leur importance quantitative *in situ* ait pu être encore véritablement précisée (Antia *et al.*, 1978). Il en est de même pour le fer et d'une manière générale pour les oligo-éléments métalliques dont certains sont des coenzymes. On sait, en effet, que leur assimilation dépend en grande partie des substances complexantes présentes dans le milieu, dont l'action est elle-même fonction d'un ensemble de paramètres physico-chimiques (Spencer, 1958; Pellerin, 1962) qui peuvent directement intervenir sur les constantes de stabilité des complexes. Il faut donc distinguer les formes assimilables de celles qui ne le sont pas, or les seules analyses chimiques ne permettent pas de faire cette séparation.

Les capacités de croissance des populations naturelles varient non seulement en fonction des teneurs en sels nutritifs assimilables, en admettant que l'on puisse les analyser dans leur intégralité, mais encore en fonction des caractéristiques physiologiques des espèces constitutives de ces populations, caractéristiques que l'on ne connaît pas toujours suffisamment. De plus, comme le rappelle Banse (1974), le rapport des concentrations de l'azote et du phosphore absorbés par le phytoplancton n'est pas identique à celui qui correspond à la matière vivante, car l'excrétion de ces éléments sous forme de substances organiques serait plus intense pour le phosphore que pour l'azote. Enfin, quelques auteurs pensent que la faiblesse du phosphore dans certaines aires peut être compensée par un recyclage plus rapide de cet élément, qui, par conséquent, ne limiterait pas la croissance des algues même si les quantités présentes sont relativement plus faibles que celles de l'azote en regard des proportions considérées comme optimales pour leur assimilation. En revanche, l'absorption rapide et l'accumulation de phosphore sous forme de polyphosphates intracellulaires (Kuhl, 1974) pourrait être à l'origine d'une sur-estimation du rôle de cet élément, en soustrayant aux analyses une part de la réserve assimilable.

En définitive, force est de constater que la croissance des cellules algales est l'effet résultant de divers processus naturels assez bien connus lorsqu'on les considère

séparément mais dont la part dans l'effet global reste très difficile à apprécier quantitativement.

Toutes ces considérations font que, le plus souvent, les mesures de nutriments minéraux et même organiques ne permettent pas de préciser avec certitude quels sont les facteurs nutritionnels qui limitent la production primaire. C'est pourquoi, certains auteurs qui voulaient aller plus avant dans cette recherche ont complété les informations indirectes obtenues par comparaison des mesures hydrologiques et biologiques en employant conjointement une approche fondée sur l'utilisation des algues elles-mêmes comme moyens estimatifs des caractéristiques nutritionnelles de l'eau de mer.

Il existe plusieurs types de tests biologiques. Certains permettent de déterminer la nature du facteur limitant la production primaire; ils consistent à évaluer les croissances d'algues cultivées dans des eaux diversement enrichies. Cependant, ces tests, en général, ne sont pas d'une utilisation très fréquente, car ils correspondent à une démarche expérimentale encore peu connue et mal acceptée par certains océanographes (Redfield, 1958; Holm-Hansen, 1969; Lane, Levins, 1977). Les principales critiques formulées par ces détracteurs portent essentiellement sur des aspects techniques pour lesquels des améliorations essentielles ont cependant pu être apportées (Berland *et al.*, 1973 a, 1976). Un autre inconvénient de cette méthode réside dans le fait que l'expérimentation a lieu dans un milieu obligatoirement fini et de faible volume et que les qualités de l'eau de mer étudiée peuvent donc être en partie modifiées par l'apport des enrichissements eux-mêmes et le passage en solution de certains composants provenant des récipients de culture. Mais les imprécisions qui en résultent diminuent si l'on augmente la diversité des enrichissements.

Malgré certaines difficultés et une précision encore insuffisante, cette méthode a le mérite pourtant de s'appuyer sur des phénomènes ayant une existence réelle, prouvée par l'expérimentation. Elle a ainsi permis de mettre en évidence le fait que la croissance des algues dépend plus de la disponibilité des éléments nutritifs que de leurs quantités totales présentes. Ces enrichissements peuvent également apporter des éclaircissements sur les phénomènes de synergie entre éléments et sur certains problèmes comme celui du « conditionnement biologique des eaux » (Barber, Ryther, 1969) ou celui du démarrage des floraisons de phytoplancton. Ils permettent aussi, comme l'a montré Provasoli (1963), de juger si les facteurs réellement les plus importants n'ont pas été oubliés. En particulier, ils ont permis de mettre l'accent sur le rôle essentiel des éléments-traces et des substances organiques en tant que chélateurs (Johnston, 1963; Barber, Ryther, 1969).

Il serait cependant injustifié de prétendre que cette technique peut remplacer totalement d'autres démarches. Il est à remarquer, toutefois, que la plupart des travaux faisant état de conclusions précises sur la nature des facteurs nutritionnels limitant la production primaire des eaux marines ont fait appel à cette approche méthodologique et c'est donc à ceux-là essentiellement que nous ferons référence dans cette revue.

DIVERSITÉ DES FACTEURS NUTRITIONNELS LIMITANT LA PRODUCTION PRIMAIRE

Harvey (1926), le premier, à partir de travaux effectués dans la Manche, avait mentionné que l'azote des nitrates et le phosphore des phosphates tendent à devenir limitants en même temps. Redfield (1934), étendant cette idée à tous les océans, fit remarquer que nitrates et phosphates sont consommés dans un rapport de 15 atomes de N pour un atome de P, rapport que l'on retrouve dans la composition élémentaire du plancton (Fleming, 1940). A la suite de ces observations, il avait été admis que toute modification du milieu naturel, entraînant une valeur du rapport N/P autre que cette valeur de 15, considérée comme normale, équivalait à l'apparition d'une dystrophie, pouvant entraîner des déficiences nutritionnelles pour les populations naturelles. Comme, d'autre part, la plupart des observations hydrologiques effectuées dans les aires marines montraient que l'azote, essentiellement des nitrates, est épuisé du milieu avant le phosphore, que ce dernier reste toujours présent en quantité suffisante (Vaccaro, 1965) et qu'il est, de plus, susceptible d'être reminéralisé plus activement et que, enfin, les algues sont capables de l'accumuler sous forme de polyphosphates (Kuhl, 1974), les auteurs considéraient tout naturellement l'azote comme étant le facteur nutritionnel limitant principal dans les eaux marines.

Des travaux plus récents, mettant en oeuvre des méthodes descriptives et des tests biologiques, sont venus encore renforcer cette opinion. Il en est ainsi des études de Ryther et Dunstan (1971) qui ont travaillé avec des échantillons prélevés, d'une part, dans la province néritique de la côte nord-est des États-Unis qui est soumise à des apports intenses d'effluents domestiques et, d'autre part, à des stations situées sur plusieurs radiales partant du port de New York jusqu'à 200 milles au large. Ces auteurs, qui utilisaient une méthode expérimentale, fondée notamment sur des enrichissements différentiels des eaux de mer et l'utilisation d'espèces très nettement dominantes dans les populations naturelles, concluent leurs recherches en estimant que la production primaire est déjà limitée par une déficience en azote. Goldman *et al.* (1973) et Goldman (1976 a; 1976 b) mélangeant intentionnellement de l'eau d'égout avec des eaux côtières de la région de Woods Hole montrent que l'azote reste le premier facteur limitant de la croissance du phytoplancton. Forsberg (1974), utilisant la même méthodologie avec des eaux côtières suédoises arrive à une conclusion identique. Tarkiainen *et al.* (1974) mentionnent également l'azote comme premier facteur limitant, à propos d'échantillons prélevés en mer Baltique, et il en est de même pour Teixeira et Vieira (1976) avec des eaux côtières brésiliennes. Thomas (1969), Thomas *et al.* (1971, 1974) et Thomas et Dodson (1975), employant également un protocole mettant en oeuvre des méthodes descriptives et des tests biologiques, signalent l'azote comme étant le facteur limitant de la production primaire des eaux côtières de la Californie du Sud et des eaux inter-tropicales de l'est de l'Océan Pacifique.

L'ensemble de ces observations venant confirmer l'idée plus ancienne de la prépondérance de l'azote devait

conduire à un tel état de certitude à propos de la généralité de sa portée que, dans une revue récente, Morris (1974) ne craint pas d'affirmer qu'il est invraisemblable qu'un facteur nutritionnel autre que cet élément puisse limiter la production primaire des eaux marines.

Il semble, toutefois, qu'une telle affirmation relève d'une généralisation excessive, car bon nombre de travaux ont abouti à des conclusions différentes ou moins tranchées et conduisent raisonnablement à nuancer fortement cette opinion. Ainsi, Ryther et Guillard (1959), Menzel et Ryther (1961), Menzel *et al.* (1963) ont montré que, dans la mer des Sargasses, le fer, l'ensemble des autres métaux-traces et le silicium limiteraient la production primaire avant l'azote. Menzel et Spaeth (1962) pensent que la vitamine B12 y aurait aussi un rôle limitant, car certaines espèces de diatomées auxotrophes apparaissent seulement avec les maximums saisonniers de cette substance. Les rares recherches effectuées dans l'Océan Indien ont montré que le fer y était le premier facteur limitant (Tranter et Newell, 1967). Par ailleurs, Barber et Ryther (1969), Barber *et al.* (1971) ont démontré que, dans la zone d'upwelling du Pérou, les métaux contenus dans les eaux provenant des couches profondes ne sont pas toujours assimilables par le phytoplancton, mais qu'ils le deviennent dès que l'on y ajoute de l'EDTA ou du broyat de plancton, alors que les solutions de sels métalliques fraîchement préparées sont immédiatement utilisables. L'absence de substances complexantes dans les zones de remontées d'eaux profondes, pourtant riches en azote et phosphore, serait donc un facteur limitant de leur fertilité. Dans les eaux néritiques européennes, des observations semblables ont été rapportées. Ainsi, Melin et Lindahl (1972) trouvent que le phosphore et les métaux-traces limitent la croissance d'une cyanophycée-test capable de fixer l'azote gazeux et que l'azote limite celle d'une autre cyanophycée ne fixant pas l'azote moléculaire. En mer Baltique, Malewicz (1975) indique que ce sont les métaux-traces, dont le fer, qui sont les premiers facteurs limitants et Yurkovskis *et al.* (1977) observent une floraison de phytoplancton ayant pour origine un enrichissement des eaux en phosphates. Perry (1972, 1976) pense que, dans la zone centrale de l'Océan Pacifique, l'azote et le phosphore ont des rôles d'importance équivalente. Dans les eaux côtières de l'Oregon, donc situées au nord de celles étudiées par Thomas (1969), le fer est limitant avant l'azote et le phosphore, d'après Glooschenko et Curl (1971). Thomas, d'ailleurs, a nuancé ses premières conclusions, en précisant que le silicium peut jouer un rôle limitant principal sur les populations de diatomées pour certaines eaux tout au moins (Thomas, Dodson, 1975). Plus récemment, Steemann-Nielsen (1978), en comparant les constantes d'assimilation et les teneurs en sels minéraux des divers océans, a fait remarquer qu'il n'est pas fondé d'affirmer que l'azote est le premier facteur limitant de la croissance des algues dans les aires oligotrophes, car le phosphore y est présent à des concentrations qui sont à la limite de la déficience.

La nature du facteur limitant peut donc varier selon les lieux de prélèvement. Cette variation dans l'espace qui

dépend des situations hydrologiques et biologiques locales est également étroitement liée à leurs évolutions temporelles. C'est ainsi que Smayda (1974) réfute la notion d'un seul facteur limitant constant dans le temps, après avoir montré que, dans les eaux de la Narragansett Bay, proches de celles ayant servi aux travaux de Ryther et Dunstan (1971), la production primaire est limitée par l'azote et le silicium en août, l'azote, le silicium et les chélateurs en septembre, l'azote seul en octobre, l'azote, le phosphore, les chélateurs et le fer en février, l'azote, les chélateurs, les métaux-traces et les vitamines en avril, alors qu'aucun facteur nutritionnel n'apparaît comme limitant en décembre. Dans un travail plus récent, Hitchcock et Smayda (1977) soulignent que dans la même région, de décembre 1972 à mars 1973, le phosphore et l'azote limitaient la floraison plus sévèrement que le silicium qui, cependant, avait été mentionné comme étant habituellement limitant dans cette baie et pour cette période de l'année (Pratt, 1965; Smayda, 1973). De même, Rinne et Tarkiainen (1975) montrent que, dans les eaux néritiques de la mer Baltique, le phosphore est le facteur limitant au printemps, tandis que l'azote et le phosphore le deviennent conjointement en été. Dans les eaux légèrement eutrophisées, la croissance des algues est limitée par l'azote en mai, juillet et septembre, pour certaines espèces et par le phosphore en mai pour d'autres. Dans les eaux du large, l'azote est le facteur limitant au printemps, l'azote, le phosphore et les éléments traces le sont en été et en automne.

Le concept d'un facteur nutritionnel limitant unique dans le temps et valable pour l'ensemble des océans est donc également sans fondement car les faits établis n'autorisent pas une simplification aussi excessive. En particulier, l'azote ne peut être considéré comme étant le seul facteur limitant de la production primaire des eaux marines et l'opinion résumée par Morris (1974) doit être réfutée.

PARTICULARITÉS NUTRITIONNELLES DES EAUX MÉDITERRANÉENNES

Cette remarque vaut tout particulièrement pour la mer Méditerranée où, semble-t-il, le phosphore joue un rôle prépondérant. En effet, dès 1959, Devèze rapporte que, dans le golfe de Marseille, le phosphore est le facteur limitant de la production primaire. Au large de Barcelone, l'azote joue un rôle limitant de juin à septembre et le phosphore de décembre à mars, d'après Ballester *et al.* (1967). Les travaux de Becacos-Kontos (1969, 1977) montrent que les facteurs limitant la production des eaux du golfe de Saronique (mer Egée) sont, tantôt le phosphore seul, tantôt le phosphore et l'azote. Muñoz et San Feliu (1972) mentionnent le phosphore comme facteur limitant probable de la production des eaux de la côte de Castellón. Mais tous ces auteurs ayant utilisé une méthode de recherche descriptive ne considérant que l'azote et le phosphore, leurs travaux n'ont pu, d'évidence, qu'intéresser ces deux éléments seulement et, à ce titre, être limités dans leurs conclusions.

C'est l'introduction des tests biologiques qui a permis de préciser davantage les caractéristiques nutri-

tionnelles des eaux méditerranéennes. C'est ainsi que Berland *et al.* (1973 c), étudiant des échantillons provenant d'une zone eutrophe située devant le delta du Rhône et des échantillons prélevés dans la rade de Villefranche-sur-Mer, dont les eaux sont oligotrophes, ont fait ressortir que pour ces deux types d'eaux, les facteurs limitants peuvent être classés de la manière suivante, par ordre d'importance décroissante : phosphore, mélange fer-substances complexantes et enfin, azote. De même Jacques *et al.* (1973), au cours d'une première étude des eaux de la côte catalane, attribuent au phosphore la responsabilité de la limitation de la production primaire. Mais, après une étude ultérieure portant sur des échantillons d'eau prélevés mensuellement à une station fixe dans la même région, Fiala *et al.* (1976) ont nuancé cette opinion et considèrent que l'azote et le phosphore ont un rôle équivalent au cours d'un cycle annuel et qu'à certaines périodes de l'année le fer lui aussi joue un rôle important. Revelante et Gilmartin (1976) ainsi que Pojed et Kveder (1977) concluent leurs travaux effectués dans le nord de la mer Adriatique en attribuant au phosphore le rôle limitant de la croissance du phytoplancton. De même, Vukadin et Stojanoski (1976) font état d'une opinion identique au sujet des parties moyenne et méridionale de cette même mer Adriatique.

Dans les eaux du large de la Méditerranée nord-occidentale, Berland *et al.* (1973 a), étudiant des échantillons récoltés au cours de la campagne « Médiprod I », pensent que, dans cette zone, le premier facteur limitant est le phosphore, suivi de l'azote et de l'ensemble métaux-chélateurs. Et pour des eaux côtières de la région marseillaise, ils (Berland *et al.*, 1978 b) mentionnent le phosphore, puis l'azote et les substances complexantes, mais aussi les vitamines. De plus, ils montrent qu'il y a une évolution dans le temps de l'importance relative de ces différents éléments nutritifs. De l'ensemble des résultats publiés, concernant le silicium, il ressort que cet élément semble rarement être un facteur limitant au premier degré. Toutefois, les diatomées peuvent avoir une croissance réduite en cas d'absence de cet élément; il en est ainsi des échantillons du bassin nord-occidental de la Méditerranée étudiés par Berland *et al.* (1974), bien que certains correspondent à des eaux profondes, nouvellement remontées et qui, d'après Coste et Minas (1967), sont habituellement plus riches en silicates que les eaux de surface.

Une étude similaire des vitamines montre qu'il persisterait généralement un excédent de ces substances (Fiala *et al.*, 1976; Berland *et al.*, 1978 a) qui n'interviendraient donc pas sur la limitation de la production primaire, mais seraient plutôt susceptibles d'orienter directement la composition spécifique des populations phytoplanctoniques au sein des écosystèmes.

C'est donc bien, en définitive, essentiellement par un rôle plus important du phosphore que les eaux méditerranéennes se différencient des eaux océaniques, pour autant que l'on puisse étendre à l'ensemble des océans et des mers des résultats n'intéressant, somme toute, que des aires d'importance réduite. Cette prépondérance

du phosphore, si elle ne laisse pas d'étonner, appelle néanmoins quelques commentaires et quelques tentatives d'explications.

Les eaux méditerranéennes sont connues pour leur extrême oligotrophie et une production primaire paradoxalement élevée (Sournia, 1973). Il semble aussi que les éléments biogènes s'y trouvent présents à des quantités relatives qui pourraient expliquer en partie la moindre disponibilité du phosphore. Certes, les rapports N/P, comme l'avait déjà pressenti Cooper (1938) sont en général très variables. Ainsi, McGill (1965) mentionne des variations très importantes de ce rapport en Méditerranée, avec des valeurs extrêmes comprises entre 1,39 et 23,44, donc notablement différentes de la valeur moyenne située entre 15 et 16, habituellement admise pour l'ensemble des océans. Les rapports les plus faibles sont trouvés en mer Égée et en mer Adriatique, les plus élevés en mer Ionienne et en mer Ligure et pour la plus grande partie des eaux profondes.

Cette caractéristique des eaux profondes méditerranéennes d'être relativement plus pauvres en phosphore qu'elles ne le sont en azote a fait l'objet de plusieurs appréciations contradictoires, les unes reconnaissant cette particularité (Bernard, 1960), les autres la minimisant (Herrera, Margalef, 1963; Sournia, 1973). Sans vouloir préjuger de l'importance réelle de cette richesse en phosphore des eaux profondes dans les phénomènes d'apport des sels nutritifs dans la couche euphotique, il reste certain que, pour l'ensemble de la Méditerranée, les concentrations relatives des phosphates par rapport à celles des nitrates sont bien inférieures à ce qui est généralement admis pour l'ensemble des océans. Par exemple, McGill (1969), dans une étude synthétique portant sur la totalité des eaux méditerranéennes (bassins oriental et occidental), mentionne des teneurs moyennes de nitrates vingt fois supérieur à celles des phosphates exprimées en atome-grammes d'azote et de phosphore respectivement.

Dans la couche euphotique, de grandes variations de ce rapport N/P ont également été observées (Ballester *et al.*, 1967; Becacos-Kontos, 1969, 1977; Muñoz, San Feliu, 1972; Berland *et al.*, 1973 *a, c*, 1978 *b*; Jacques *et al.*, 1973; Fiala *et al.*, 1976; Revelante, Gilmartin, 1976). Il semble d'ailleurs que ce soit là une situation assez fréquente au vu des principaux travaux effectués sur la composition en nutrilites des eaux de Méditerranée (Margalef, Herrera, 1963; Coste, 1971; Minas, 1971 *a, b*; Coste *et al.*, 1972).

Dans les eaux côtières, ces variations prennent une ampleur particulière à la suite des apports littoraux par les cours d'eau naturels ou les effluents industriels et domestiques (Herrera, Margalef, 1963; Olmo, Poli-Molinas, 1970; Scaccini-Cicatelli *et al.*, 1972; Blanc *et al.*, 1976). Elles ne sont d'ailleurs pas limitées aux eaux méditerranéennes puisque Ketchum *et al.* (1958), Vaccaro (1963), Ryther et Dunstan (1971) font état de valeurs s'écartant très nettement de la valeur « moyenne ». De même, les données numériques de Thomas (1966), Eppley *et al.* (1973), Smayda (1974), entre autres, doivent être interprétées dans le même sens. D'après Riley (1951), le rapport N/P élevé en Méditerranée, pourrait avoir une origine très lointaine dans le

temps si l'on admet que les eaux méditerranéennes ont eu, à un moment donné, une composition équivalente à celle des eaux atlantiques pour ce qui est de leurs teneurs en éléments nutritifs. Leur évolution ultérieure aurait pu être due : (1) soit à des variations considérables des apports fluviaux toujours relativement pauvres en phosphore, ce qui aurait eu pour effet résultant un appauvrissement relatif de la Méditerranée en cet élément; (2) soit à une modification de la composition des eaux atlantiques de surface qui pénètrent en Méditerranée par le seuil de Gibraltar. Puisque le bilan des échanges se traduit au niveau du détroit par un excédent d'eaux atlantiques en Méditerranée, on aurait ainsi avec l'état actuel du bassin méditerranéen, une situation relictive de celle qui a dû intéresser les eaux de surface de l'océan Atlantique à un moment donné.

Cependant, avec Sournia (1973), nous devons faire remarquer que nos informations restent fort parcellaires et qu'il n'y a même pas à l'heure actuelle unanimité de points de vue sur les importances relatives des deux courants d'échange de sels nutritifs à travers le détroit de Gibraltar. En effet, Coste (1969), à partir de mesures de phosphates seules, admet que les quantités entrantes et sortantes sont égales *a priori* alors que McGill (1969) pense au contraire que ces échanges se traduisent par un déficit global de phosphore et d'azote dans les eaux méditerranéennes. De même, d'une manière assez surprenante, le rôle actuel des apports fluviaux et des précipitations, dans le budget des éléments biogènes est encore mal connu à l'échelle du bassin et pour cela, sujet à controverse. Il semble donc qu'il soit impossible de tirer des conclusions définitives des extrapolations présentées par ces mêmes auteurs (Coste, 1969; McGill, 1969). Tout au plus doit-on admettre, comme le mentionne Sournia (1973) qu'« il n'est pas exclu que les apports continentaux puissent participer à l'équilibre du bilan total, si l'échange à Gibraltar est déficitaire ». Il est impossible de vérifier avec une certaine continuité si cette situation associant mer Méditerranée et océan Atlantique est actuellement à l'équilibre, tout au moins du point de vue nutritionnel, puisque Bethoux (1979) pense que la situation thermodynamique est dans un état stationnaire. En effet, l'influence humaine se traduit depuis plusieurs décennies par des modifications non négligeables des teneurs en éléments nutritifs à l'échelle de l'ensemble du bassin par suite des activités de déboisement, des rejets de polluants divers, des transformations des réseaux hydrographiques, entre autres.

Riley (1951) pensait également que l'on omettait dans de telles études de prendre en compte les formes réduites, organiques et particulières des principaux éléments biogènes. Il est évident qu'une telle mesure globale de chacun des éléments concernés est absolument nécessaire si l'on veut faire des bilans généraux et cela n'a malheureusement pas encore été réalisé en Méditerranée, non plus que dans la partie de l'océan Atlantique située à l'ouest du détroit de Gibraltar.

Tant que des études d'une certaine ampleur ne seront pas conduites dans ce but précis, les particularités nutritionnelles de la mer Méditerranée ne pourront être définies avec une plus grande exactitude et leurs causes permettront encore bien des conjectures.

RÉFÉRENCES

- Allen E. J., 1914. On the culture of the plankton diatom *Thalassiosira gravida* Cleve in artificial sea-water, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **10**, 417-439.
- Allen E. J., Nelson E. W., 1910. On the artificial culture of marine plankton organisms, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **8**, 421-474.
- Antia N. J., Berland B. R., Bonin D. J., Maestrini S. Y., 1975. Comparative evaluation of certain organic and inorganic sources of nitrogen for phototrophic growth of marine microalgae, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **55**, 519-539.
- Antia N. J., Berland B. R., Bonin D. J., Maestrini S. Y., 1978. Utilisation de la matière organique dissoute en tant que substrat par les algues unicellulaires marines, in *Les substances organiques naturelles dissoutes dans l'eau de mer. Actualités de Biochimie marine. Colloque GABIM-CNRS 1976*, CNRS, Paris, 147-178.
- Ballester A., Arias E., Cruzado A., Blasco D., Camps J. M., 1967. Estudio hidrográfico de la costa catalana, de junio de 1965 a mayo de 1967, *Inv. Pesq.*, **31**, 621-662.
- Banse K., 1974. On the interpretation of data for the carbon-to-nitrogen ratio of phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, **19**, 695-699.
- Barber R. T., Dugdale R. C., MacIsaac J. J., Smith R. L., 1971. Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water, *Inv. Pesq.*, **35**, 171-193.
- Barber R. T., Ryther J. H., 1969. Organic chelators: factors affecting primary production in the Cromwell current upwelling, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **3**, 191-199.
- Becacos-Kontos T., 1969. Saranicos Gulf, in *Mediterranean Productivity Project, Technical Report 47*, NATO Subcommittee on oceanographic research edited by E. Steemann-Nielsen, B. Battaglia, H. J. Minas, Copenhagen, 64-78.
- Becacos-Kontos T., 1977. Primary production and environmental factors in an oligotrophic biome in the Aegean Sea, *Mar. Biol.*, **42**, 93-98.
- Berland B., Bonin D., Coste B., Maestrini S., Minas H. J., 1973 a. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. III. Caractérisation des eaux de surface au moyen de cultures d'algues, *Mar. Biol.*, **23**, 267-274.
- Berland B. R., Bonin D. J., Maestrini S. Y., Pointier J.-P., 1973 b. Étude de la fertilité des eaux marines au moyen de tests biologiques effectués avec des cultures d'algues. II. Limitation nutritionnelle et viabilité de l'inoculum, *Int. Revue Gesamten Hydrobiol.*, **58**, 203-220.
- Berland B. R., Bonin D. J., Maestrini S. Y., Pointier J.-P., 1973 c. Étude de la fertilité des eaux marines au moyen de tests biologiques effectués avec des cultures d'algues. IV. Étude d'eaux côtières méditerranéennes, *Int. Revue Gesamten Hydrobiol.*, **58**, 473-500.
- Berland B. R., Bonin D. J., Maestrini S. Y., 1974. Mise en évidence de facteurs réglant la productivité du phytoplancton des eaux de surface de Méditerranée nord-occidentale (Campagne « Médiprod I » du N.O. « Jean-Charcot », 1969) au moyen de tests biologiques, *Ann. Inst. Océanogr.*, **50**, 5-25.
- Berland B. R., Bonin D. J., Maestrini S. Y., 1976. De l'emploi concomitant d'enceintes dialysantes et de tests biologiques pour la détermination des facteurs nutritionnels limitant la production primaire des eaux marines, *Ann. Inst. Océanogr.*, **52**, 45-65.
- Berland B. R., Bonin D. J., Fiala M., Maestrini S. Y., 1978 a. Importance des vitamines en mer. Consommation et production par les algues et les bactéries, in : *Les substances organiques naturelles dissoutes dans l'eau de mer. Actualités de Biochimie marine, Colloque GABIM-CNRS 1976*, CNRS, Paris, 121-146.
- Berland B. R., Bonin D. J., Maestrini S. Y., 1978 b. Facteurs limitant la production primaire des eaux oligotrophes d'une aire côtière méditerranéenne (Calanque d'En-Vau, Marseille), *Int. Revue Gesamten Hydrobiol.*, **63**, 501-531.
- Bernard F., 1960. Distribution verticale des sels nutritifs et du phytoplancton en Méditerranée : essai sur l'épaisseur de la couche à photosynthèse, *Comm. Int. Expl. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V. Réunions*, **15**, 283-292.
- Bethoux J. P., 1979. Budgets of the Mediterranean Sea. Their dépendance on the local climate and on the characteristics of the Atlantic waters, *Oceanol. Acta*, **2**, 157-163.
- Blanc F., Leveau M., Bonin M.-C., 1976. Situation hydrologique du golfe de Fos en 1969, *Rev. Intern. Océanogr. Méd.*, **41-42**, 41-75.
- Chu S. P., 1946. The utilization of organic phosphorus by phytoplankton, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **26**, 285-295.
- Cooper L. H. N., 1938. Redefinition of the anomaly of the nitrate-phosphate ratio, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **23**, 179.
- Coste B., 1969. Echanges des sels nutritifs dissous entre la mer Méditerranée et l'océan Atlantique, *Cah. Océanogr.*, **21**, 943-963.
- Coste B., 1971. Circulation et évolution des composés de l'azote et du phosphore (en particulier des sels nutritifs) dans le bassin occidental de la Méditerranée. Influence sur la production organique, *Thèse Doc.*, Univ. Aix-Marseille, n° AO 4495, 1-256.
- Coste B., Gostan J., Minas H. J., 1972. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. I. Structures hydrologiques et distribution des sels nutritifs, *Mar. Biol.*, **16**, 320-348.
- Coste B., Minas H. J., 1967. Premières observations sur la distribution des taux de productivité et des concentrations en sels nutritifs des eaux de surface du golfe du Lion, *Cah. Océanogr.*, **19**, 417-427.
- Devèze L., 1959. Cycle biologique des eaux et écologie des populations planctoniques, *Rec. Trav. St. Mar. Endoume, Marseille Fasc. Hors Ser. Suppl.*, **25**, 1-220.
- Droop M. R., 1955. Some new supra-littoral Protista, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **34**, 233-245.
- Droop M. R., 1975. The nutrient status of algal cells in batch cultures, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **55**, 541-555.
- Eppley R. W., Renger E. H., Venrick E. L., Mullin M. M., 1973. A study of plankton dynamic and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean, *Limnol. Oceanogr.*, **18**, 534-551.
- Fiala M., Cahet G., Jacques G., Neveux J., Panouse M., 1976. Fertilisation de communautés phytoplanctoniques. I. Cas d'un milieu oligotrophe : Méditerranée nord-occidentale, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **24**, 151-163.
- Fleming R. H., 1940. The composition of plankton and units for reporting populations and production, *Proc. 6th Pac. Sci. Congr.*, 1939, **3**, 535-540.
- Forsberg C., 1974. Nitrogen and phosphorus as algal growth limiting nutrients in waste receiving waters. Report at the NATO Symposium Waste heat and nutrient loaded effluents in the aquaculture, Bergen, 1-12.
- Glooschenko W. A., Curl H. Jr., 1971. Influence of nutrient enrichment on photosynthesis and assimilation ratios in natural North Pacific plankton communities, *J. Fish. Res. Bd Can.*, **28**, 790-793.
- Goldman J. C., 1976 a. Phytoplankton response to waste-water nutrient enrichment in continuous culture, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **23**, 31-43.
- Goldman J. C., 1976 b. Identification of nitrogen as a growth-limiting nutrient in wastewaters and coastal marine waters through continuous culture algal assays, *Water Res.*, **10**, 97-104.
- Goldman J. C., Tenore K. R., Stanley H. I., 1973. Inorganic nitrogen removal from wastewater : Effect on phytoplankton growth in coastal marine waters, *Science*, **180**, 955-956.
- Guillard R. R. L., 1963. Organic sources of nitrogen for marine centric diatoms, in : *Symposium on marine microbiology* edited by C. H. Oppenheimer, C. C. Thomas, Springfield (Ill.), 93-104.
- Harvey H. W., 1926. Nitrate in the sea, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **14**, 71-88.
- Harvey H. W., 1940. Nitrogen and phosphorus required for the growth of phytoplankton, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **24**, 115-123.
- Harvey H. W., 1953. Note on the absorption of organic phosphorus compounds by *Nitzschia closterium* in the dark, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **31**, 475-476.
- Healey F. P., 1973. Inorganic nutrient uptake and deficiency in algae, *CRC Crit. Rev. Microbiol.*, **3**, 69-113.
- Herrera J., Margalef R., 1963. Hidrografia y fitoplancton de la costa comprendida entre Castellon y la desembocadura del Ebro, de julio de 1960 a junio de 1961, *Inv. Pesq.*, **24**, 33-111.
- Hitchcock G. L., Smayda T. J., 1977. Bioassay of lower Narragansett Bay waters during the 1972-1973 winter-spring bloom using the diatom *Skeletonema costatum*, *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 132-139.
- Holm-Hansen O., 1969. Environmental and nutritional requirements for algae, *Proc. Eutrophication-Biostimulation Assessment Workshop*, Berkeley June 1969, p. 98-108.
- Hutner S. H., Provasoli L., 1951. The phytoflagellates, in *Biochemistry and physiology of Protozoa*, edited by A. Lwoff, Acad. Press, New York, 27-128.
- Jacques G., Cahet G., Fiala M., Panouse M., 1973. Enrichissement de communautés phytoplanctoniques néritiques de Méditerranée nord occidentale, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **11**, 287-295.
- Johnston R., 1963. Sea water, the natural medium of phytoplankton. I. General features, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **43**, 427-456.

- Ketchum B. H., Vaccaro R. F., Corwin N., 1958. The annual cycle of phosphorus and nitrogen in New England coastal waters, *J. Mar. Res.*, **17**, 282-301.
- Kuhl A., 1974. Phosphorus, in *Algal Physiology and Biochemistry. Botanical Monographs*, vol. 10, edited by W. D. P. Stewart, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 636-654.
- Lane P., Levins R., 1977. The dynamics of aquatic systems. 2. The effects of nutrient enrichment on model plankton communities, *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 454-471.
- Lewin R. A., 1954. A marine *Stichococcus* sp. which requires vitamin B12, *J. Gen. Microbiol.*, **10**, 93-96.
- Malewicz B., 1975. Some factors limiting primary production in the coastal waters of the southern Baltic, *Merentutkimuslaitoksen Julk. Havsforskningsinst. Skr.*, **239**, 67-71.
- Margalef R., Herrera J., 1963. Hidrografía y fitoplancton de las costas de Castellón, de julio de 1959 a junio de 1960, *Inv. Pesq.*, **22**, 49-109.
- McGill D. A., 1965. The relative supplies of phosphate, nitrate and silicate in the Mediterranean sea, *Comm. Int. Expl. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V. Réunions*, **18**, 737-744.
- McGill D. A., 1969. A budget for dissolved nutrient salts in the Mediterranean Sea, *Cah. Océanogr.*, **21**, 543-554.
- Melin K. E. R., Lindahl P. E. B., 1972. Algal enrichment experiments with waters from the surroundings Stockholm, *Ambio Spec. Rep.*, **1**, 61-62.
- Menzel D. W., Hulbert E. M., Ryther H. J., 1963. The effects of enriching Sargasso Sea water on the production and species composition of the phytoplankton, *Deep-Sea Res.*, **10**, 209-219.
- Menzel D. W., Ryther J. H., 1960. The annual cycle of primary production in the Sargasso Sea off Bermuda, *Deep-Sea Res.*, **6**, 351-367.
- Menzel D. W., Ryther J. H., 1961. Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea, with special reference to iron, *Deep-Sea Res.*, **7**, 276-281.
- Menzel D. W., Spaeth J. P., 1962. Occurrence of vitamin B12 in the Sargasso Sea, *Limnol. Oceanogr.*, **7**, 151-154.
- Minas H. J., 1971 a. Résultats de la campagne « Médiprod I » du Jean-Charcot (1-14 mars 1969 et 3-17 avril 1969), *Cah. Océanogr.*, **23** (suppl.), 93-144.
- Minas H. J., 1971 b. Résultats préliminaires de la campagne « Médiprod I » du Jean-Charcot (1-15 mars et 3-17 avril 1969), *Inv. Pesq.*, **35**, 137-146.
- Miquel P., 1890-1893. De la culture artificielle des diatomées, *Le Diatomiste*, **9**, 93-99.
- Morris I., 1974. The limits to the productivity of the sea, *Sci. Prog. Nat.*, **61**, 99-122.
- Muñoz F., San Felu J. M., 1972. Hidrografía y fitoplancton de las costas de Castellón, de julio de 1968 a junio de 1969, *Inv. Pesq.*, **36**, 365-392.
- Murphy J., Riley J. P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters, *Anal. Chim. Acta*, **27**, 31-36.
- Olmo M. V., Poli-Molinari M. P., 1970. Un terzo anno di osservazioni sull'apporto in sali nutritivi di alcuni corsi d'acqua scofianti nell'Adriatico, *Note Lab. Biol. mar. Pesca Famo*, **3**, 177-221.
- Pellerin F., 1962. Les chélateurs : emplois en analyse, en toxicologie et en thérapeutique, *Ann. Biol. Clin.*, **20**, 707-728.
- Perry M. J., 1972. Alkaline phosphatase activity in subtropical Central North Pacific waters using a sensitive fluorometric method, *Mar. Biol.*, **15**, 113-119.
- Perry M. J., 1976. Phosphate utilization by an oceanic diatom in phosphorus-limited chemostat culture and in the oligotrophic waters of the Central North Pacific, *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 88-107.
- Pojed I., Kveder S., 1977. Investigation of nutrient limitation of phytoplankton production in North Adriatic, *Comm. int. Expl. sci. Mer Médit., Rap. P.V. Réunion*, **24**, 47-48.
- Pratt D. M., 1965. The winter spring diatom flowering in Narragansett Bay, *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 173-184.
- Pringsheim E. G., 1912. Die Kultur von Algen in Agar, *Beitr. Biol. Pflanz.*, **11**, 305-333.
- Propp L. N., 1970. Seasonal dynamics of vitamin B12 and variability of phytoplankton in Dal'niye Zelentsky inlet of the Barents Sea, *Oceanology*, **10**, 676-681.
- Provasoli L., 1963. Organic regulation in phytoplankton fertility, in *The sea*, vol. 2, edited by M. N. Hill, Interscience, New York, 165-219.
- Redfield A. C., 1934. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton, in *James Johnstone Memorial Volume*, Liverpool, 176-192.
- Redfield A. C., 1958. The inadequacy of experiment in marine biology, in *Perspectives in marine biology* edited by A. A. Buzzati-Traverso, Univ. California Press, Berkeley, CA., 17-26.
- Revelante N., Gilmartin M., 1976. The effect of Po river discharge on phytoplankton dynamic in the northern Adriatic Sea, *Mar. Biol.*, **34**, 259-271.
- Riley G. A., 1951. Oxygen, phosphate, and nitrate in the Atlantic Ocean, *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, **13**, 1-126.
- Rinne I., Tarkiainen E., 1975. Chemical factors affecting algal growth off Helsinki, *Merentutkimuslaitoksen Julk. Havsforskningsinst. Skr.*, **239**, 91-99.
- Ryther J. H., Dunstan W. M., 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment, *Science*, **171**, 1008-1013.
- Ryther J. P., Guillard R. R. L., 1959. Enrichment experiments as a means of studying nutrients limiting to phytoplankton production, *Deep-Sea Res.*, **6**, 65-69.
- Scaccini-Cicatelli M., 1972. Les variations des sels d'azote et de phosphore dans les eaux côtières de l'Adriatique occidentale au cours d'une année, *Comm. Int. Expl. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V. Réunions*, **20**, 677-678.
- Schreiber E., 1927. Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit der Meerwassers, *Wiss. Meeresunters (Abt. Helgoland)*, **16**, 1-34.
- Smayda T. J., 1973. The growth of *Skeletonema costatum* during a winter-spring bloom in Narragansett Bay, Rhode Island, *Norw. J. Bot.*, **20**, 219-247.
- Smayda T. J., 1974. Bioassay of the growth potential of the surface water of lower Narragansett Bay over an annual cycle using the diatom *Thalassiosira pseudonana* (oceanic clone 13-1), *Limnol. Oceanogr.*, **19**, 889-901.
- Solorzano L., Strickland J. D. H., 1968. Polyphosphate in sea water, *Limnol. Oceanogr.*, **13**, 515-518.
- Sournia A., 1973. La production primaire planctonique en Méditerranée, Essai de mise à jour, *Bulletin de l'Étude en commun de la Méditerranée*, numéro spécial, **5**, 1-128.
- Spencer C. P., 1958. The chemistry of ethylenediamine tetracetic acid in sea water, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **37**, 127-144.
- Steemann-Nielsen E., 1978. Growth of plankton algae as a function of N-concentration, measured by means of a batch technique, *Mar. Biol.*, **46**, 185-189.
- Tarkiainen E., Rinne I., Niemistö L., 1974. On the chemical factors regulating the primary production of phytoplankton in the Baltic proper, *Merentutkimuslaitoksen Julk. Havsforskningsinst. Skr.*, **238**, 39-52.
- Teixeira C., Vieira A. A. H., 1976. Nutrient experiment using *Phaeodactylum tricornutum* as an assay organism, *Bol. Inst. Oceanogr. Sao Paulo*, **25**, 29-42.
- Thomas W. H., 1966. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean, *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 393-400.
- Thomas W. H., 1969. Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and in the eastern equatorial Pacific Ocean, *J. Fish. Res. Bd Can.*, **26**, 1133-1145.
- Thomas W. H., Dodson A. N., 1975. On silicic acid limitation of diatoms in near surface waters of the eastern tropical Pacific ocean, *Deep-Sea Res.*, **22**, 671-677.
- Thomas W. H., Renger E. H., Dodson A. N., 1971. Near-surface organic nitrogen in the eastern tropical Pacific ocean, *Deep-Sea Res.*, **18**, 65-71.
- Thomas W. H., Seibert D. L. R., Dodson A. N., 1974. Phytoplankton enrichment experiments and bioassays in natural coastal sea water and in sewage outfall receiving waters off Southern California, *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **2**, 191-206.
- Tranter D. J., Newell B. S., 1967. Enrichment experiments in the Indian Ocean, *Deep-Sea Res.*, **10**, 1-10.
- Vaccaro R. F., 1963. Available nitrogen and phosphorus and the biochemical cycle in the Atlantic off New England, *J. Mar. Res.*, **21**, 284-301.
- Vaccaro R. F., 1965. Inorganic nitrogen in sea water, in *Chemical Oceanography*, vol. 1, edited by J. P. Riley, G. Skirrow, Academic Press, London, 365-408.
- Vukadin I., Stojanowski L., 1976. C:N:Si:P ratio in the waters of the middle and south Adriatic, *Comm. Int. Expl. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V. Réunions*, **23**, 7, 41-43.
- Yurkovskis A. K., Grotane B. J., Krumberga I. O., 1977 (en russe). Annual cycle of changes in biohydrochemical parameters of the gulf of Riga (1974-1975): 1. Phosphorus, salt nitrogen, organic carbon, *Rybokhoz. Issledovaniya (Baltniirkh)*, *Riga*, **13**, 39-53.