

L'eutrophisation des eaux continentales : questions à propos d'un processus complexe

JACQUES CAPBLANCO, HENRI DÉCAMPS

La nouvelle directive sur l'eau de l'Union européenne renouvelle la gestion des milieux naturels. Une de ses principales exigences est le retour des masses d'eau à un « bon état écologique » dans un délai d'une quinzaine d'années. Même si cette notion reste à clarifier, il est clair qu'il faudra combattre l'eutrophisation des cours d'eau. Les exigences calendaires de la directive excluent les tâtonnements. Il faut être capable dès maintenant d'évaluer aussi précisément que possible ce qui est faisable, ainsi que les effets des politiques de restauration. Faisant le point sur ce que l'on connaît de ce phénomène et de ses causes, et donnant des pistes pour y remédier, cet article est donc tout à fait d'actualité. La démarche des auteurs devrait aider les gestionnaires. On trouvera dans la rubrique « Regard » de ce même numéro, un témoignage qui traite de la même question sous l'angle de la conservation.

JACQUES CAPBLANCO
Écologue,
UMR/CNRS 5576,
centre d'écologie des systèmes
aquatiques continentaux,
université Paul-Sabatier,
118, route de Narbonne,
31062 Toulouse cedex 04,
France

Depuis ses débuts, la limnologie théorique et appliquée est confrontée à l'eutrophisation due aux activités humaines (encadré 1). Les premières investigations visaient simplement à comprendre les raisons du phénomène. Pourquoi des algues prolifèrent-elles soudainement dans les eaux continentales ? Pourquoi certaines catégories d'algues et non d'autres ? Pourquoi certains lacs plus que d'autres ? Peu à peu s'est imposée la nécessité de « guérir » les lacs de l'eutrophisation, en tout cas de limiter ce qui a été de plus en plus ressenti comme une nuisance, – notamment concernant la qualité des eaux de boisson.

Dès les années 1920, les spécialistes tenaient les apports en nutriments et la morphologie des plans d'eau pour les deux facteurs essentiels de l'eutrophisation. Ils savaient aussi que l'occupation des terres du bassin versant d'un lac exerçait une influence considérable sur sa production primaire et, par suite, sur son statut trophique. Ces relations se précisant, il devint possible de les modéliser pour prévoir, dans certaines conditions climatiques, l'état trophique d'un lac, connaissant ses apports en nutriments, sa morphologie et son hydrodynamique. Il devint également possible d'identifier quelles mesures adopter pour mettre en place des politiques ciblées de restauration des lacs. Au total, ces recherches sur l'eutrophisation des eaux de surface ont, dans un premier temps, essentiellement porté sur des lacs naturels et des réservoirs, dont l'évolution accélérée inquiétait l'opinion internationale dès le début des années 1960.

Parmi les modèles ainsi proposés, le plus utile fut incontestablement celui de Vollenweider (1968). Ce modèle a été étendu et affiné à partir de données collectées de manière coordonnée sur plus de 300 lacs, dans le cadre d'une collaboration internationale sous l'égide de l'Organisation de coopération pour le déve-

loppement économique (OCDE, 1982). La conclusion est simple : plus la charge externe en phosphore est élevée, plus un lac peut produire de chlorophylle. De fait, la réduction des apports en phosphore a pu provoquer des guérisons spectaculaires de lacs eutrophisés. Le lac de Washington aux États-Unis (Edmonson, 1977) fait figure de réussite historique en ce domaine.

Abstract – Towards a sustainable control of eutrophication of continental waters.

At the beginning of the 1970s a study was carried out on over 300 lakes under the direction of OECD. Evidence was found of a relationship between available phosphorus, the type of lake and the biomass of phytoplankton in the lake. The findings gave some credibility to the concept that it might be possible to limit the development of algae by reducing the amounts of available phosphorus. However, experience gained over the next 30 years has given rise to a wide range of uncertainty over the relationship between available phosphorus and the development of phytoplankton in lakes. Against the background of these uncertainties, the prediction of the effects of eutrophication requires a new survey of a very complex process. We initiate such a survey in addressing three issues: 1) the critical load of phosphorus in a lake beyond which algal growth is excessive, 2) the suitability of a lake model to a river situation, 3) the appearance of potentially toxic algal blooms such as those caused by some blue green algae. To address these issues we need to reassess biological models which integrate processes which control the growth and decline of algae with models that reflect the actual characteristics of the species under consideration. It is also necessary to consider the functional diversity of the algae as well as socioeconomical processes in a dynamic view of the management of continental waters. © 2002 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

eutrophication / continental waters / ecology / algae / phosphorus

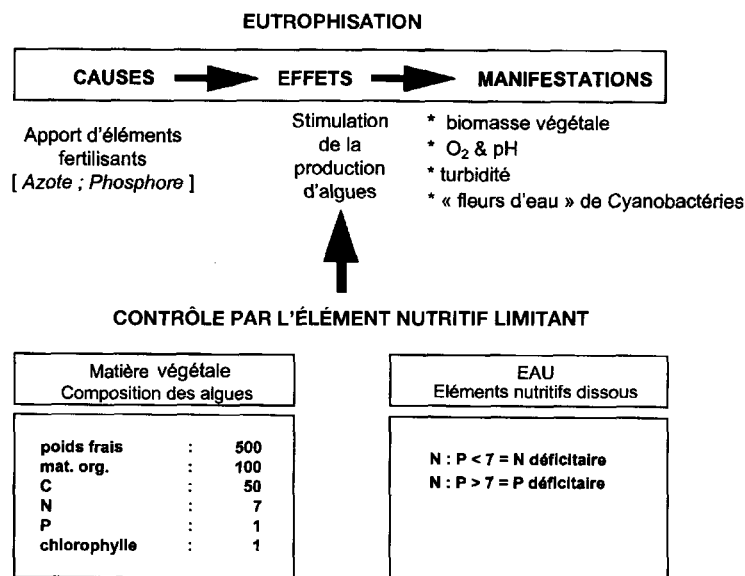


Figure 1. Représentation schématique du phénomène d'eutrophisation.

Tout n'a pas été résolu pour autant. En dépit de quelques réussites semblables à celle évoquée ci-dessus, les proliférations d'algues se développent un peu partout, malgré les efforts consentis pour réduire les

charges en phosphore. La question s'aggrave même avec les efflorescences d'algues toxiques. À l'expérience, diagnostiquer les causes et les conséquences du phénomène d'eutrophisation s'avère relativement facile, prévoir la portée des traitements administrés à un lac pour le guérir est beaucoup plus difficile (Reynolds, 1992).

Souvent, malgré les avertissements de son auteur, un mauvais usage a été fait du modèle essentiellement statistique de Vollenweider. De plus, les formes actuelles de l'eutrophisation des eaux continentales obligent à repenser le rôle du phosphore, à adapter nos connaissances au cas des rivières et à celui des efflorescences potentiellement toxiques, à renouveler nos stratégies d'aménagement et de restauration. Dans cette perspective, il s'avère nécessaire de coupler les processus physiques et biologiques impliqués, et de les intégrer à des processus socio-économiques. Il s'avère aussi nécessaire d'adopter une approche d'apprentissage, par essais et erreurs, de la dynamique du processus d'eutrophisation.

Encadré 1. L'eutrophisation : causes, effets, manifestations.

Le terme d'eutrophisation désigne à la fois l'enrichissement d'une eau en éléments nutritifs – phosphore et azote notamment – et l'augmentation corrélative de la production végétale aquatique, principalement des algues planctoniques ou fixées (figure 1).

Ce phénomène affecte la grande majorité des eaux douces et de nombreuses zones du littoral marin (Schindler, 1978). Il est marqué par des proliférations d'algues qui altèrent les propriétés physico-chimiques de l'eau, augmentant la turbidité, diminuant les teneurs en oxygène, accumulant des éléments réduits. Souvent, une production de métabolites secondaires accompagne ces proliférations, conférant à l'eau un goût et une odeur désagréables. Certaines espèces d'algues, les cyanobactéries en eau douce et les dinophycées en mer, peuvent produire des toxines. La directive 2000/60/CE du Parlement européen et du Conseil impose, dans le cadre d'une politique communautaire dans le domaine de l'eau, un « bon état écologique » incompatible avec les proliférations d'algues provoquées par l'eutrophisation.

L'eutrophisation des eaux : le rôle clé du phosphore

Depuis le début du 20^e siècle, les notions d'oligotrophie et d'eutrophie servent à caractériser les lacs selon leur nature peu ou très productive (Thienemann, 1918 ; Pearsall, 1921). Il fallut toutefois attendre le début des années 1970 pour reconnaître que l'évolution accélérée de l'oligo vers l'eutrophie – l'eutrophisation – avait une origine humaine et résultait pour l'essentiel du rejet de phosphates dans l'eau (Vollenweider, 1968).

a

	Oligotrophie	Mesotrophie	Eutrophie
Phosphore total mg.m ⁻³	4 ↗ 14	15 ↗ 50	45 ↗ 200
Chlorophylle (moyenne été) mg.m ⁻³	0,5 ↗ 2,5	2,5 ↗ 8	8 ↗ 35
Chlorophylle (maximum) mg.m ⁻³	2 ↗ 8	8 ↗ 25	17 ↗ 120
Transparence mètres	6 ↗ 17	2,5 ↗ 7,5	1,25 ↗ 4
Déficit hypolimnique en O₂ g O ₂ . m ⁻² . jour ⁻¹	0,2	0,7	1,5

b

Chlorophylle mg.m ⁻³	Charge annuelle en Phosphore [mg. m ⁻³]				
	4	10	35	100	
>25			1	11	32
8 ⇒ 25		2	11	33	29
2,5 ⇒ 8		27	60	24	5
1 ⇒ 2,5	7	52	24		
<1	8	7	2		

Figure 2. Relations entre la quantité de phosphore disponible, la typologie des plans d'eau et la quantité de chlorophylle du phytoplancton dans un ensemble de lacs : a) valeurs des variables caractéristiques des types de lacs (d'après OCDE, 1982) ; b) apport annuel en phosphore et biomasse moyenne de phytoplancton en été : nombre de cas observés sur 335 lacs étudiés (d'après Vollenweider, 1989).

Parmi les éléments minéraux nécessaires pour la croissance des algues, le phosphore est identifié depuis plus de 30 ans comme l'élément déterminant l'eutrophisation des eaux douces. En mer, ce rôle-clé serait plutôt joué par l'azote. L'argument d'un contrôle exercé par le phosphore ou par l'azote se fonde sur le principe du facteur nutritif limitant énoncé par Liebig en 1840. La composition élémentaire des algues permet d'estimer en effet que la synthèse de 100 grammes de matière organique végétale (soit ~ 500 g de poids frais, correspondant à ~ 1 g de chlorophylle) nécessite environ 50 g de carbone, 7 g d'azote et 1 g de phosphore (Redfield, 1958). Tant que les concentrations de phosphates ou d'azote minéral dissous excèdent des valeurs seuils (de l'ordre de 0,1 $\mu\text{mol PO}_4\text{-I}^{-1}$ (3 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ P) pour le phosphore et de l'ordre de 4-7 $\mu\text{mol N}\cdot\text{l}^{-1}$ pour l'azote (50-100 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ N)), le taux d'alimentation des algues n'est pratiquement pas affecté, autrement dit, leur vitesse de division n'est pas ralentie par une carence nutritive (Dauta, 1982 ; Cembella et al., 1984).

On conçoit que le phosphore soit épuisé en premier et devienne l'élément nutritif limitant dans les eaux dont les concentrations en azote et en phosphore minéral présentent un rapport de masse N/P supérieur à 7 (ce qui est le cas dans la grande majorité des eaux de surface en climat tempéré). Au-dessous d'une concentration de l'ordre de 3 μg de P/litre, le taux de croissance des algues est ralenti en raison de la difficulté à s'approvisionner en phosphore. Le concept de facteur nutritif limitant a ainsi été transposé des organismes aux écosystèmes et les rap-

ports et articles de recherche indiquent couramment que « tel lac est limité en phosphore », simplement parce que les éléments nutritifs disponibles sont présents dans un rapport N : P inférieur à la valeur guide de ~ 16 en atomes ou de ~ 7 en masse.

Le programme d'études initié par l'OCDE (1982) a permis d'établir une correspondance :

- entre les termes utilisés pour caractériser l'état trophique (oligo, meso, eutrophie) des lacs et les valeurs de variables indicatrices (figure 2a) ;
- entre la biomasse des algues planctoniques (précisément son équivalent en chlorophylle) et l'apport annuel en phosphore au lac (figure 2b).

Ces relations ont accrédité l'idée que, le contenu en phosphore total de l'eau déterminant la biomasse d'algues susceptible de se développer dans un écosystème aquatique, il suffisait de réduire les apports de phosphore pour limiter le développement des algues.

Les expériences de restauration montrent cependant que ce corollaire est affecté d'une large plage d'incertitude (Décamps, 2000). Cela renvoie à des questions très concrètes du point de vue de la protection des milieux aquatiques :

- Quelle charge en phosphore un lac peut-il tolérer sans dépasser telle ou telle limite de production d'algues ?
- Peut-on transposer le « modèle lac » de l'eutrophisation aux rivières ?
- Comment prévenir l'apparition d'efflorescences potentiellement toxiques, telles que celles des cyanobactéries ?

Charge en phosphore d'un lac et production d'algues

Le modèle OCDE exprime, à partir de nombreuses observations, une relation statistique entre la biomasse de phytoplancton développée dans un lac en été (exprimée en équivalent chlorophylle) et la quantité de phosphore biologiquement disponible (figure 3). La pente de l'équation de régression traduit le rendement de transformation du phosphore biologiquement disponible en biomasse d'algues ; cette pente est voisine de 1. Cependant, la relation phosphore-chlorophylle atteint une limite différente d'un lac à l'autre, le plus souvent déterminée par l'environnement lumineux auquel les algues sont soumises (figure 4).

L'eau et les particules en suspension qu'elle contient absorbent en effet la lumière dont l'intensité décroît de manière exponentielle entre la surface et la profondeur. La figure 4 suggère qu'une algue transportée sur la profondeur Z_{mix} de la zone de brassage de l'eau s'enrichira en carbone par photosynthèse d'autant plus qu'elle passera du temps dans la zone éclairée ou euphotique Z_{eu} , ce temps dépendant statistiquement du rapport Z_{eu}/Z_{mix} entre la zone euphotique et la zone de brassage.

Les algues planctoniques contribuent en outre, par auto-ombrage, à atténuer la lumière transmise et donc à réduire la profondeur de la couche d'eau euphotique (Z_{eu}). Par suite, le développement du phytoplancton atteint une limite lorsque le rapport Z_{eu}/Z_{mix} de la zone euphotique à la zone de brassage est tel que les gains de carbone par photosynthèse compensent juste les pertes par respiration (Capblancq, 1995 ; Thébault et al., 1999).

Le phosphore ne contrôle donc le développement du phytoplancton qu'en deçà d'une capacité limite de développement fixée par l'environnement lumineux (figure 5). Cette capacité de développement du phytoplancton dépend d'une part de la « turbidité minérale » de l'eau, c'est-à-dire de son contenu en substances col-

loïdales et en matières en suspension, et d'autre part de la profondeur affectée par le brassage ou mélange vertical, autrement dit du rapport Z_{mix}/Z_{eu} . Elle varie donc d'un lac à l'autre et, au sein d'un même lac, en fonction de la structure physique.

Imaginons un échantillon de lacs, chacun caractérisé par sa propre courbe de capacité de développement du phytoplancton (figure 6). Imaginons en outre qu'en chacun de ces lacs, la biomasse de phytoplancton soit plus ou moins proche du plateau de « saturation » déterminé par les conditions d'éclairement (Reynolds, 1992). Conformément au modèle OCDE, cet échantillon de lacs peut être caractérisé par une droite de régression entre le phosphore disponible et la chlorophylle. Cependant, au sein de cet échantillon, chaque lac présente sa propre trajectoire en réponse à une variation des apports de phosphore : certains demanderont une réduction importante de la charge en phosphore avant de réagir par une diminution de leur teneur en chlorophylle, d'autres répondront immédiatement et quasi linéairement à toute variation de cette charge.

En conséquence, le modèle OCDE fournit une probabilité – au sens statistique – d'évolution des lacs à une variation de la charge en phosphore. Il ne prévoit la réponse individuelle de chacun de ces lacs qu'avec une forte marge d'incertitude dans la mesure où les réponses à une variation de la charge en phosphore ne suivent pas forcément la pente de la droite de régression.

Peut-on alors, en se référant à la figure 6, déterminer si la relation chlorophylle-phosphore se trouve en phase de « pente » ou de « plateau », c'est-à-dire respectivement en cas dans lequel le phosphore est ou n'est plus limitant ? La réponse à cette question est bien sûr du plus haut intérêt pour les gestionnaires. Une approche possible renvoie aux équations du modèle photosynthèse-lumière de Talling (1957). En combinant ces équations, on peut en effet estimer la concentration limite de chlorophylle correspondant à un bilan journalier production-respiration = 0 (Thébault et al., 1999), ce que détaille l'encadré 2.

Encadré 2. Estimation de la concentration de chlorophylle correspondant à un bilan journalier Production – Respiration = 0.

Pénétration de la lumière : $I_z = I_0 \cdot \exp(-\epsilon Z)$

I_0 et I_z = intensité de l'éclairement en surface et à la profondeur z ,

ϵ (m^{-1}) = [ϵ (eau) + ϵ (particules)] + ϵ (algues) = [$\epsilon_{non\ algal}$] + ($\epsilon^* \cdot CHLa$),

ϵ^* = coefficient d'extinction spécifique de la chlorophylle [$m^{-1} \cdot (mg \cdot Chl)^{-1} \cdot m^{-3}$].

Photosynthèse journalière brute de la colonne d'eau : ΣP ($mg \ C \cdot m^{-2} \cdot jour^{-1}$) = $[P^{Bopt} / \epsilon] \cdot CHLa \cdot \text{Log}(2I_0/I_k) \cdot 0,9 \cdot L$

I_0 = intensité moyenne journalière de l'éclairement à la surface du plan d'eau,

P^{Bopt} = taux de photosynthèse en lumière saturante [$mg \ C \ (mg \ CHLa)^{-1} \cdot heure^{-1}$],

I_k = intensité seuil de saturation,

L = durée du jour en heures.

Respiration journalière de la colonne d'eau

ΣR ($mg \ C \cdot m^{-2} \cdot jour^{-1}$) = $[R_0 \cdot CHLa \cdot 24] [r_M \cdot SP] \cdot Z_{mix}$

R_0 = respiration basale = $mg \ C \ (mg \ CHLa)^{-1} \cdot h^{-1}$

r_M = respiration mitochondriale = % de P^{Bopt} .

$\Sigma P - \Sigma R$ = Production journalière nette ($mg \ C \cdot m^{-2} \cdot jour^{-1}$)

En combinant ces relations, on peut estimer, en fonction de la turbidité minérale (ϵ), de l'éclairement incident (I_0) et de la profondeur de la couche de mélange (Z_{mix}), la concentration de chlorophylle ($CHLa$) qui correspond à un bilan $\Sigma P - \Sigma R = 0$.

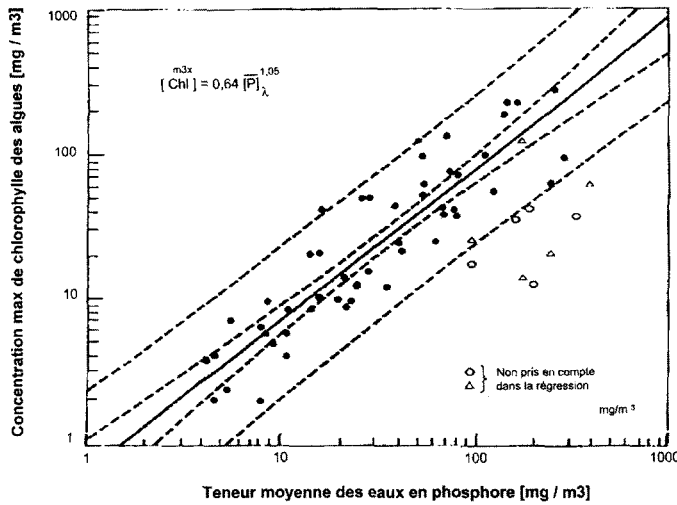
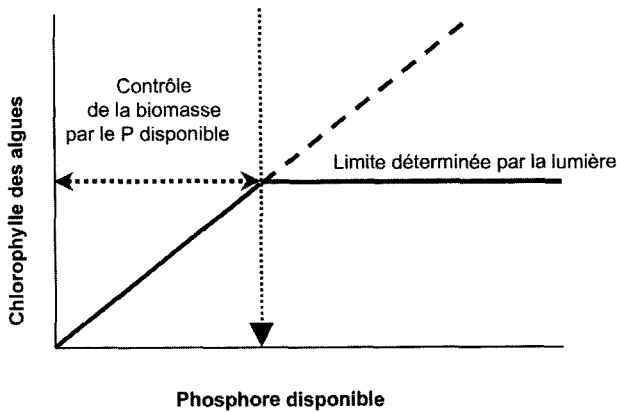
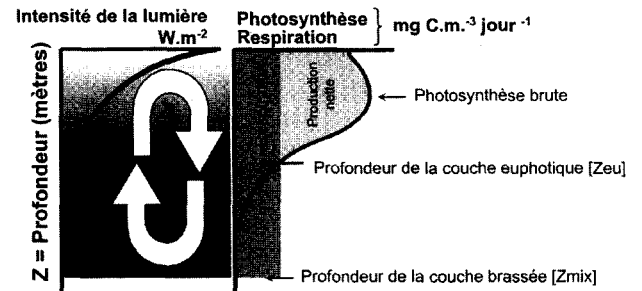


Figure 3. Modèle OCDE de l'eutrophisation des lacs proposé par Vollenweider en 1968.



Le phosphore ne contrôle la densité d'algues qu'en dessous d'une limite déterminée par la pénétration de la lumière dans l'eau

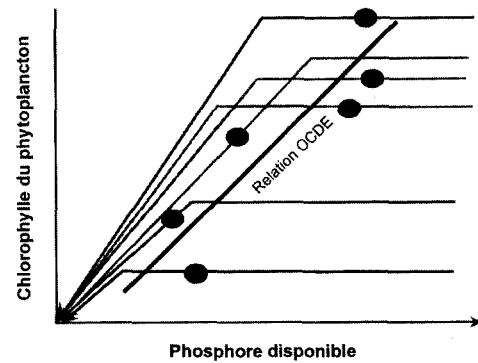
Figure 5. Représentation schématique du changement de facteur limitant la biomasse de phytoplancton susceptible de se développer dans un lac (modifié de Reynolds, 1992).



La production nette journalière dépend du temps passé par les algues dans la couche euphotique, donc du rapport Zeu/Zmix

La biomasse de phytoplancton atteint, par autoextinction de la lumière, une limite correspondant à un bilan photosynthèse - respiration = 0

Figure 4. Contrôle de la production de phytoplancton dans une colonne d'eau par la pénétration de la lumière et la profondeur de la couche de brassage.



La régression Phosphore-Chlorophylle (relation OCDE) décrit une tendance moyenne dans un échantillon de lacs, mais cette corrélation ne permet pas de prévoir les réponses individuelles pour les différents lacs en réponse à une variation de la charge en phosphore.

Figure 6. Relation hypothétique entre le phosphore et la chlorophylle dans un échantillon de lacs plus ou moins limités par le « climat lumineux ».

Le « modèle lac » transposé à l'eutrophisation des rivières

L'attention portée aux problèmes d'eutrophisation des rivières est récente. Lorsqu'ils sont abordés, ces problèmes conduisent généralement à constater qu'en rivière : 1) il n'existe pas de critère approprié pour

caractériser l'état trophique de l'eau, 2) la production végétale est rarement limitée par les éléments nutritifs (Reynolds et Descy, 1996). Ce constat ne va pas dans le sens d'une relation chlorophylle a-phosphore total telle que celle proposée par Basu et Pick (1996). On est alors conduit à distinguer les causes, les effets et les conséquences du processus d'eutrophisation (encadré 1) et à s'attacher plus précisément aux effets

biologiques, de manière à considérer des questions telles que : peut-on, dans les rivières à phytoplancton, utiliser les classes typologiques de la figure 2a établies pour les lacs ? Doit-on déduire du faible développement du phytoplancton dans une rivière comme la Garonne en aval de Toulouse que le milieu n'est pas eutrophe ? Dans cette même rivière, à partir de quelles densités les algues fixées du phytoplancton indiqueraient-elles la présence d'une eutrophisation ? Les herbiers de renoncules sur la Dordogne en aval d'Argentat ou sur le Lot en aval d'Entraygues reflètent-ils l'existence de conditions d'eutrophisation ou d'une stabilisation de l'hydraulique ? De telles questions appellent des réponses qui, actuellement, ne peuvent être apportées qu'au cas par cas.

Car les eaux courantes n'offrent pas de relation généralisable analogue à celle des milieux lacustres entre la biomasse (ou la production végétale) et le phosphore (pris comme élément nutritif limitant potentiel). Ou plutôt, les effets de l'eutrophisation – le développement algal – ne se manifestent que dans certaines conditions d'hydraulique et de lumière. Il s'ensuit que l'augmentation de la charge en phosphore ne se traduit pas toujours par une eutrophisation. C'est ce que tend à montrer le schéma de la figure 7, réalisé à partir de données concernant les algues planctoniques et les algues fixées sur le fond de différents cours d'eau de la zone tempérée. Deux raisons majeures expliquent ce comportement des rivières (figure 8) :

1) Les relations entre le phosphore et la biomasse végétale se présentent d'une manière différente pour l'épéilimnion des lacs et pour un secteur de rivière.

À l'échelle du temps de génération des algues, un lac apparaît comme un milieu lentement renouvelé qui s'apparente à une culture en milieu fini (culture en « batch »). Dans ce cas, la biomasse végétale produite est fonction du stock de l'élément nutritif limitant présent au début de la période de végétation : ce stock fixe la capacité du milieu à produire.

Le fonctionnement d'un tronçon de rivière s'apparente plutôt à celui d'un réacteur tubulaire à flux continu (Margalef, 1960). Les besoins nutritifs de la biomasse végétale y sont assurés par le flux de nutriment associé au renouvellement permanent de l'eau dans le réacteur. Autrement dit, les nutriments transportés ne limitent le taux de croissance des végétaux, c'est-à-dire l'intensité de la production, que momentanément, lorsque leur concentration tombe au-dessous d'un seuil de l'ordre de $0,1 \mu\text{mole}$ de P ou de $7 \mu\text{mole}$ de N (figure 8).

Dans le cas du phytoplancton, les variations de biomasse résulteront d'un bilan dans lequel interviennent l'accroissement de la densité d'algues par division cellulaire et la dilution par l'eau provenant de l'amont (Talling et Rzoska, 1967 ; Descy et al., 1987 ; Reynolds, 1988 ; Billen et al., 1994). Tant qu'il reste des éléments nutritifs en excès par rapport aux teneurs seuils de $0,1 \mu\text{mole}$ de P ou de $7 \mu\text{mole}$ de N (c'est-à-dire en conditions nutritives non limitantes), une algue se divise à son taux maximal, environ une division tous les 2 jours. Le temps de rétention de l'eau, et non la teneur en phosphore, fixe donc la limite de la biomasse de phytoplancton dans un secteur de rivière. Théoriquement, on calcule par exemple qu'un parcours de

52 km est nécessaire pour le doublement d'une population d'algues planctoniques qui se diviserait une fois toutes les 48 heures dans une eau se déplaçant à la vitesse moyenne de $0,3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$.

Dans le cas des végétaux fixés, le renouvellement de l'eau assure en revanche un flux de nutriments suffisant pour maintenir une production maximale dans les herbiers les plus denses : une lame d'eau de 25 cm de profondeur circulant à 25 cm par seconde et dont la teneur en $\text{PO}_4\text{-P}$ serait de $5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ transporte 270 kg de phosphore par hectare et par jour !

2) L'absence de relation apparente entre la biomasse végétale et le phosphore tient également au poids des contraintes hydrauliques dans l'écologie des eaux courantes (Reynolds, 1988 ; Horner et al., 1990 ; Biggs et Stokseth, 1996 ; Ghosh et Gaur, 1998). Les facteurs liés à la morphologie du chenal et au débit (vitesse débitante, force d'arrachement, hauteur d'eau, charge en matières en suspension) déterminent en particulier l'éclairement disponible et le temps de rétention de l'eau dans un secteur de rivière.

En ce qui concerne l'éclairement disponible, les eaux de rivière sont souvent beaucoup plus turbides que celles des lacs et la production végétale y est très généralement limitée par la lumière. Il reste par exemple moins de 5 % de l'éclairement de surface à 50 cm de profondeur dans une eau contenant une suspension d'argile de $250 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ (Reynolds et Descy, 1996).

Quant au temps de rétention de l'eau, les travaux de la dernière décennie ont démontré le rôle déterminant des « zones d'eau morte », zones à circulation d'eau très lente par rapport à l'écoulement principal, pour le développement du plancton des grandes rivières (Reynolds et Glaister, 1993). En effet, les organismes ne dérivent pas à la même vitesse dans un cours d'eau : certains stagnent dans les vasques et dans les zones calmes ou se déplacent même à contre-courant dans les remous, ce qui leur laisse le temps de croître et de se multiplier avant d'être entraînés vers l'aval (Margalef, 1960). Les densités particulièrement élevées du plancton dans la Loire s'expliquent notamment par l'importance de ces zones d'eau morte dans le lit mineur du fleuve en étiage (Lair et Reyes-Marchant, 1997).

Certains auteurs (par exemple Billen et al., 1994) se sont appuyés sur l'ordination des cours d'eau proposée par Strahler en 1957 pour représenter l'évolution amont/aval des conditions de largeur, de profondeur, de pente et de débit : l'ordre 1 est affecté aux petits cours d'eau pérennes figurant sur une carte au 1/50 000, l'ordre 2, aux cours d'eau formés par la confluence de deux cours d'eau d'ordre 1, et ainsi de suite. On observe alors que la végétation fixée (algues épilithiques et macrophytes) domine dans les cours d'eau d'ordre inférieur à 5, le phytoplancton n'atteignant des densités appréciables que dans les segments d'ordre supérieur à 5 ou 6. Cependant, les concentrations maximales de phytoplancton qui se développent dans ces segments d'ordre supérieur varient énormément d'une rivière à l'autre (10 à 250 mg de chlorophylle a par m^3), sans relation apparente avec la charge de nutriments (figure 9). Ces variations dans un rapport de 1 sur 10 des quantités de phytoplancton dans des rivières d'ordre équivalent, toutes soumises à des

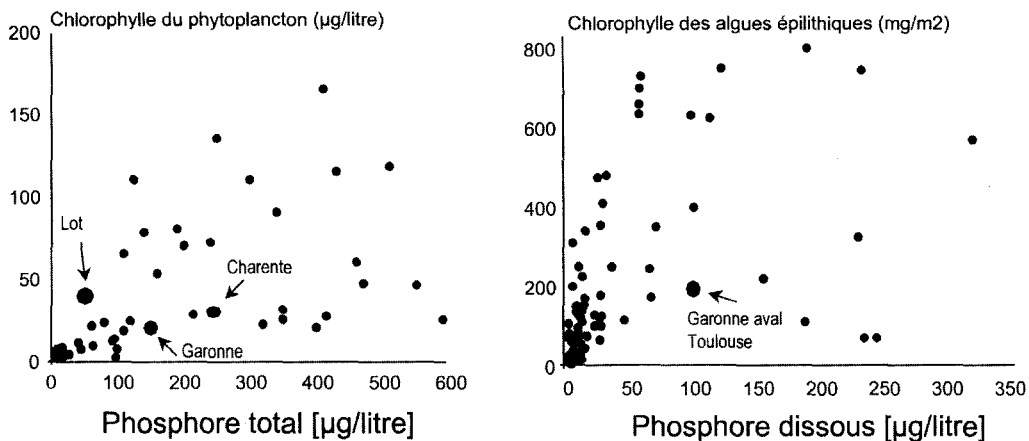
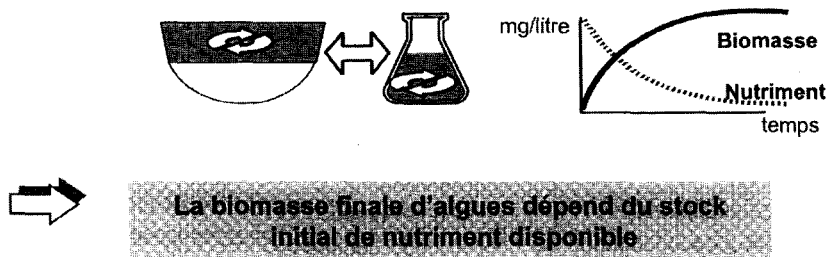


Figure 7. Relation entre le développement des algues et les concentrations de phosphore dans les eaux courantes.

Epilimnion lac ~ culture "batch" = milieux "fermés"



Bief de rivière ~ réacteur tubulaire = milieux "ouverts"

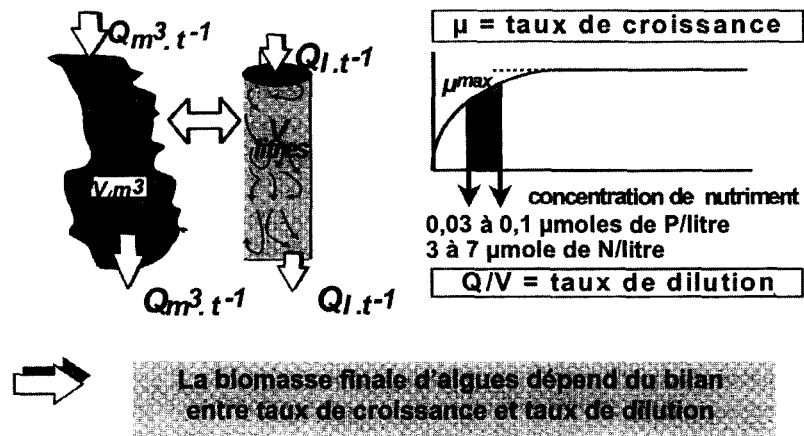


Figure 8. La biomasse finale de phytoplancton (capacité) ne dépend du stock d'éléments nutritifs que dans les milieux où le taux de renouvellement de l'eau est très inférieur au taux de multiplication des algues.

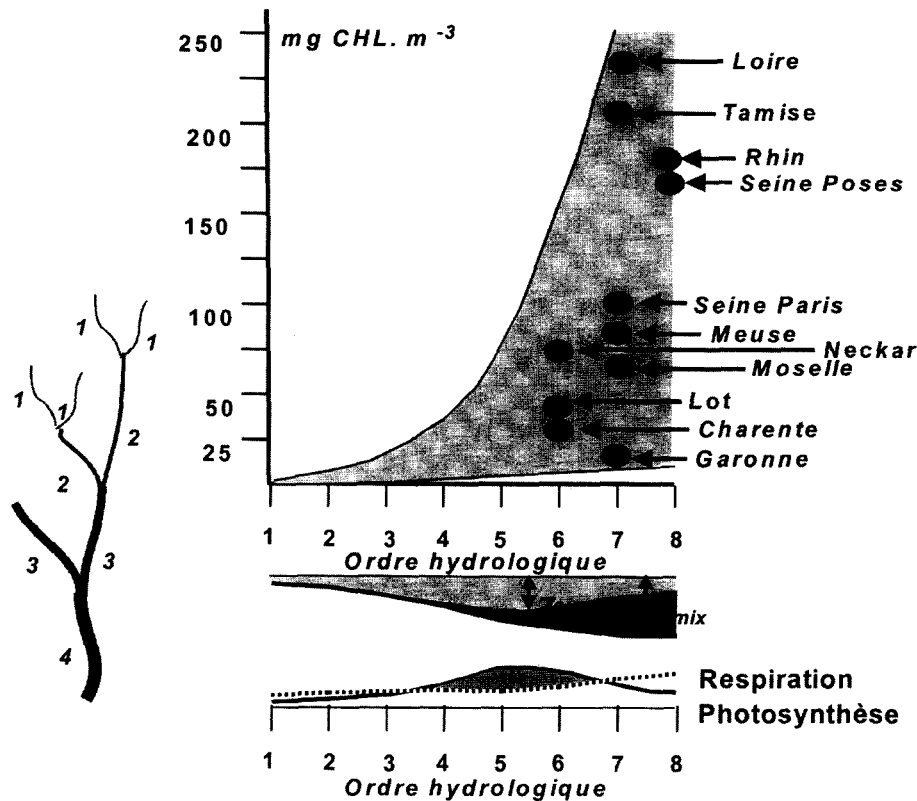


Figure 9. Relation entre l'ordre hydrologique (de 1 à 8), la quantité de chlorophylle du phytoplancton ($\text{mg chl}\cdot\text{m}^{-3}$), les composantes zeu et zmix du climat hydrologique et le rapport photosynthèse-respiration.

apports de fertilisants, tiennent sans doute plus à des différences de conditions physiques (pente, profondeur, vitesse de courant, turbidité...) qu'à des concentrations en fertilisants toujours saturantes.

La production végétale dépendant en premier lieu de la lumière, on peut logiquement prévoir que, d'une manière très générale, les tronçons intermédiaires des rivières, relativement assez larges, peu profonds et peu turbides, offrent les conditions d'éclairage optimales pour un bilan photosynthétique positif. Plus vers l'aval, l'augmentation de la profondeur et de la turbidité réduit le rapport Zeu/Zmix, donc la durée d'exposition des algues planctoniques à la lumière. L'augmentation de la profondeur et de la turbidité réduit également la surface de fond colonisable par les végétaux fixés. Le « climat lumineux » auquel les algues sont soumises est donc fortement tributaire de la morphométrie du lit qui conditionne les possibilités de développement des algues planctoniques et benthiques dans les secteurs aval des cours d'eau.

Ainsi, la charge en phosphore tolérable par un cours d'eau ne peut être déterminée sans une modulation tenant compte des conditions physiques du milieu récepteur. Ces conditions incluent à l'évidence tout le cours aval puisque le phosphore est conservatif. Et amènent à des réflexions que seuls les gestionnaires peuvent conduire : faut-il déphosphater les rejets des stations d'épuration en période de hautes eaux ? Qui doit financer le fonctionnement d'une station de déphosphatation dont les effets

ne se manifesteront que 200 km plus en aval à condition que d'autres rejets intermédiaires ne viennent pas annuler les efforts consentis ? Comprendre le processus d'eutrophisation en rivière est sans doute nécessaire, pour mieux gérer, mais certainement insuffisant.

Efflorescences potentiellement toxiques

Il faut souligner le rôle prédominant des variables physiques (lumière, température, mouvements turbulents et stratification de la colonne d'eau) et celui des facteurs biotiques (broutage) dans les séquences de développement des espèces dominantes du phytoplancton et la formation des efflorescences (Reynolds, 1984, 1989). Les exigences nutritives des différentes classes d'algues et leur capacité à satisfaire leurs besoins nutritifs à partir des ressources disponibles sont également susceptibles de conduire à des modifications de la dominance. Ainsi, parmi les algues du phytoplancton, les diatomées se distinguent par leur besoin de silice et certaines cyanobactéries (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Anabaenopsis*...) par leur aptitude à fixer l'azote atmosphérique. On peut donc prévoir qu'un apport de phosphore stimulant la production de diatomées provoquera l'épuisement des

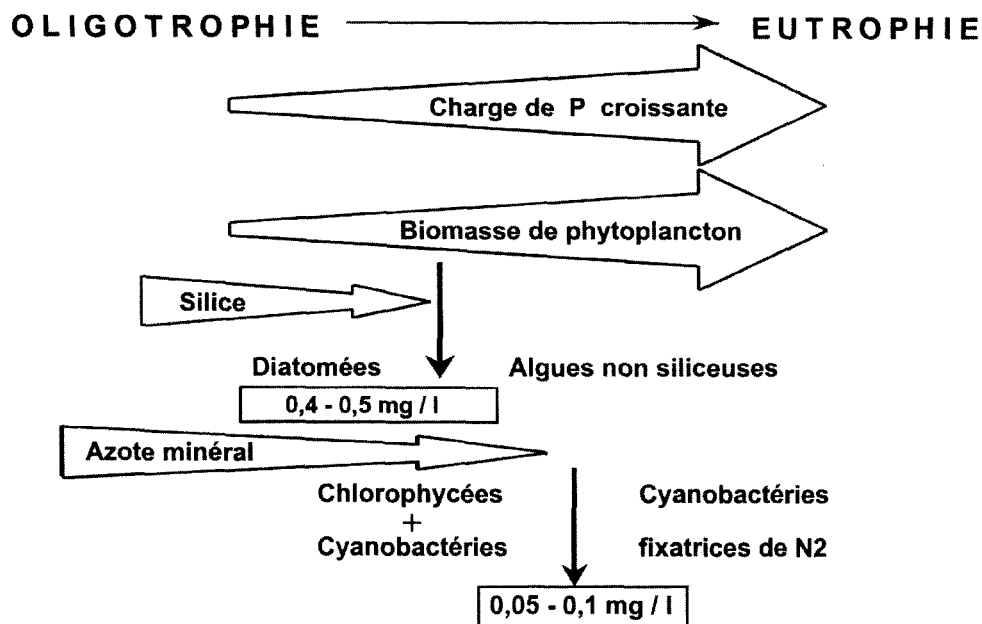


Figure 10. Effets potentiels de l'enrichissement des eaux en phosphore sur l'évolution des teneurs en silice et en azote. Conséquences sur les changements de populations d'algues.

stocks de silice et entraînera le remplacement des diatomées par des algues non siliceuses. De même, une production végétale entraînant l'épuisement du stock d'azote disponible favorisera le développement de cyanobactéries fixatrices d'azote atmosphérique (figure 10). Les concentrations de silice qui limitent le développement des diatomées sont de l'ordre de 6 à 8 $\mu\text{moles}\cdot\text{l}^{-1}$ (0,4 à 0,5 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de SiO_2) ; les cyanobactéries fixatrices d'azote atmosphérique apparaissent lorsque les concentrations d'azote minéral tombent en dessous de 3 à 7 $\mu\text{moles}\cdot\text{l}^{-1}$ (50 à 100 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) d'azote.

En comparant le rapport N : P des stocks initiaux d'azote et de phosphore aux proportions d'azote et de phosphore dans la biomasse (N : P ~ 7 : 1 en masse), et dans l'hypothèse d'aucune limitation autre que celle des nutriments, on peut prévoir lequel de ces éléments a des chances d'être épuisé en premier et, par conséquent, si les cyanobactéries fixatrices d'azote atmosphérique sont susceptibles de se développer (Rhee et Gotham, 1980 ; Smith, 1983 ; Levich, 1996). En revanche, on ne peut faire aucune autre prédiction scientifiquement fondée sur l'évolution probable de la composition du peuplement d'algues à partir de la seule considération du rapport des concentrations d'azote et de phosphore disponibles (Reynolds, 1998).

Le problème revient alors à comprendre comment, à partir de 25 à 50 espèces d'algues présentes dans un litre d'eau, la fertilisation de cette eau détermine la prolifération d'une ou deux espèces – le plus souvent des cyanobactéries en eau douce, des dinoflagellés en mer – et dans quelles conditions ces proliférations s'accompagnent d'une production de toxines. La prévision de ces proliférations et l'identification des moyens pour les limiter ne sauraient s'appuyer sur une simple rela-

tion à la quantité de nutriments disponibles. Elles nécessitent une prise en compte de toutes les dynamiques impliquées, – celles des populations d'algues, mais aussi celles des « milieux naturels » et celles de leur utilisation. Elles appellent en fait un véritable renouvellement des stratégies d'aménagement et de restauration.

Renouveler les stratégies d'aménagement et de restauration

La directive 2000/60/CE du Parlement européen et du Conseil du 23 octobre 2000 établit un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau. Cette directive fixe clairement les conditions d'un « très bon », « bon », ou « moyen » état écologique, par rapport aux éléments de qualité biologique, hydro-morphologique et physicochimique. On relève en particulier, parmi les éléments de qualité biologique, le phytoplancton, les macrophytes et le phytobenthos. On note aussi une référence à un état écologique défini comme « l'expression de la qualité de la structure et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques associés aux eaux de surface ». Cette référence marque une préoccupation – celle de concilier l'exploitation des écosystèmes aquatiques avec la préservation d'un certain « équilibre écologique ». Une telle préoccupation suppose que nous soyons capables de prévoir les déséquilibres engendrés par une fertilisation excessive des eaux continentales. Or, c'est la première difficulté, cette fertilisation déclenche un enchaînement de processus qui, le plus souvent, interagissent de manière non linéaire et se traduisent par une cascade d'effets

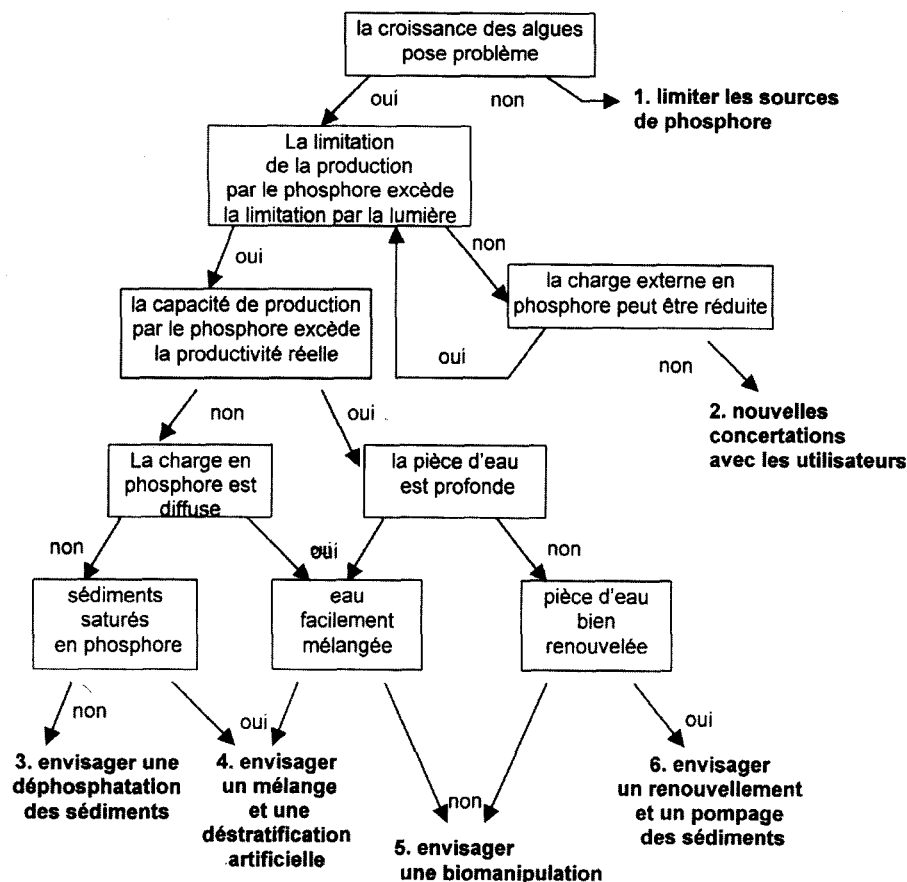


Figure 11. Diagramme des décisions conduisant à des mesures de restauration de la qualité des eaux d'un lac eutrophisé (d'après Reynolds (1992), avec la permission de la Freshwater Biological Association).

touchant pratiquement toutes les composantes de l'écosystème. Une deuxième difficulté tient à ce que les décisions d'aménagement et de restauration doivent être strictement adaptées à des cas très différents les uns des autres, tant en ce qui concerne les causes d'eutrophisation que les comportements et les sensibilités des milieux naturels.

Si, à l'exemple de Reynolds (1992), on part du diagramme représenté dans la figure 11, on s'aperçoit que les mesures susceptibles de restaurer la qualité des eaux d'un lac sont de deux ordres. Les unes (mesures 1 et 2) font appel à des interrogations relevant des sciences de l'homme et de la société, les autres (mesures 3 à 6), à des interrogations relevant des sciences de l'ingénieur.

Ce diagramme a été proposé en 1992, à la fois pour prendre en compte les diverses modalités d'eutrophisation des lacs et réservoirs, et pour préciser les mesures permettant de maintenir ou de restaurer la qualité de leurs eaux. Il offre encore aujourd'hui un cadre aux recherches permettant de renouveler nos stratégies d'aménagement. Il reste encore à quantifier les choix proposés par ce diagramme pour parvenir à une (ou des) mesure(s) adaptée(s) de restauration. Il reste aussi à améliorer notre compréhension des limites de

certaines de ces mesures, celle de biomanipulation par exemple qui a ouvert un champ d'investigations considérable tant au plan théorique qu'appliqué (Moss, 1992).

Un champ d'investigation encore plus considérable est ouvert par le nécessaire couplage des mesures possibles numérotées de 1 à 6 dans le diagramme de la figure 11. Les modèles liant des processus physiques et biologiques ont permis d'améliorer notre compréhension des processus en cause (Meybeck et al., 1998). De nouveaux progrès supposent une prise en compte de plus en plus précise de la diversité fonctionnelle des différentes espèces d'algues impliquées (Hulot et al., 2000). L'organigramme de la figure 12 décrit les relations existant entre les principaux processus à prendre en compte pour prédire la croissance ou le déclin de la biomasse (B) formée par différentes populations d'algues. Sa mise en œuvre en tant que modèle relève encore de la recherche puisqu'elle suppose de mieux connaître l'écophysiologie des différentes espèces d'algues impliquées. Deux aspects complémentaires doivent être ici soulignés : 1) les leviers d'action possible sur le processus d'eutrophisation sont externes au système : réduction des apports en éléments nutritifs, aménagements des caractéristiques morphométriques et hydrodynamiques, biomanipulation du réseau

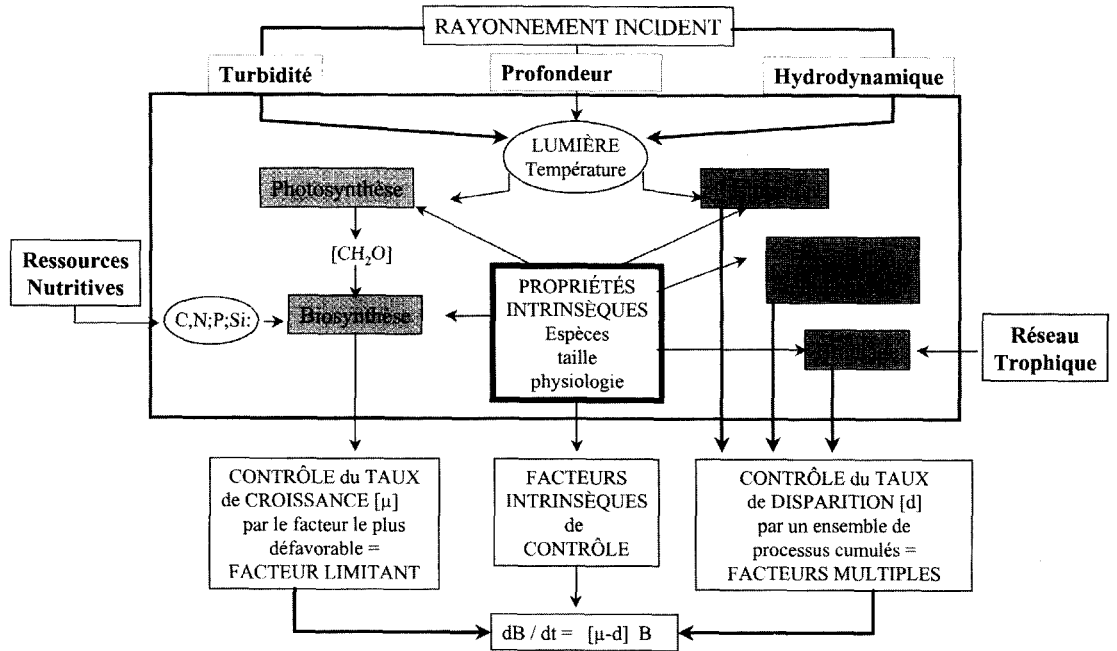


Figure 12. Relations entre les principaux processus à prendre en compte pour prédire la croissance ou le déclin de la biomasse (B) formée par différentes populations d'algues. La mise en œuvre d'un tel modèle suppose une connaissance précise de l'écophysiologie des différentes espèces d'algues impliquées.

trophique ; 2) ces leviers d'action et leurs effets doivent s'inscrire dans une conception dynamique de l'aménagement des eaux continentales, intégrant les processus socioéconomiques. Cette conception donne naissance à ses premiers modèles en matière d'eutrophisation. Celui proposé par Carpenter, Brock et Hanson (1999) a été largement commenté dans la revue *Conservation Ecology* (voir aussi Décamps, 2000).

Un lac soumis à des apports excessifs en phosphore forme un système dont la dynamique dépend de processus à la fois sociaux et écologiques. Sous l'effet de ces apports ponctuels et diffus, le phosphore en excès passe alternativement dans l'eau et dans les sédiments. Il en résulte pour l'écosystème divers états de stabilité entre lesquels il oscille en fonction de l'histoire des apports en phosphore. Chacun de ces états produit des bénéfices économiques distincts, les uns liés par exemple à l'existence d'une eau de qualité, les autres, à celle de récoltes abondantes. La perspective d'eaux de mauvaise qualité conduit à diminuer l'usage des engrais, celle d'eaux de bonne qualité à augmenter cet usage. D'où des oscillations entre divers états d'équilibre du lac et diverses pratiques d'utilisation des terres dans un système en continuelle recherche d'équilibre.

De tels modèles sont encore des simplifications caricaturales de la réalité. Cependant, ils ouvrent la voie à l'intégration des dynamiques non linéaires de variables écologiques, sociales et économiques. Ils ouvrent aussi la voie à de nouvelles stratégies d'aménagement prenant en compte le degré de stabilité des états souhaitables et la sensibilité de ces états aux mesures d'aménagement. La maîtrise des oscillations entre ces états suppose d'accorder la dynamique des systèmes

écologiques et celle des systèmes socioéconomiques impliqués. Il s'agit moins d'atteindre un état stable fixé a priori que de s'adapter en permanence à des conditions éminemment changeantes.

Résumé – L'eutrophisation des eaux continentales : questions à propos d'un processus complexe.

Au début des années 1970, une étude menée par l'OCDE sur plus de 300 lacs a mis en relation la quantité de phosphore disponible, la typologie des plans d'eau et la biomasse des algues du plancton. Ce résultat a accrédité l'idée qu'on pouvait limiter les développements d'algues en réduisant les apports de phosphore. L'expérience acquise depuis montre qu'une large plage d'incertitude affecte la relation entre les apports de phosphore à un lac et le développement de son phytoplancton. Face à cette incertitude, la prévision des effets de l'eutrophisation invite à un nouvel examen des questions posées à propos d'un processus très complexe. Nous procédons à un tel examen pour 1) identifier la charge en phosphore tolérable dans un lac, 2) transposer le « modèle lac » de l'eutrophisation au cas des rivières, 3) prévenir l'apparition d'efflorescences potentiellement toxiques. Ces questions, couramment posées en écologie de la restauration, obligent à recourir à des modèles biologiques qui intègrent les processus contrôlant la croissance et l'élimination des algues. Elles conduisent à souligner l'importance d'une prise en compte de l'écophysiologie et de la diversité fonctionnelle des espèces d'algues impliquées, ainsi que de l'intégration des processus socioéconomiques dans une conception dynamique de l'aménagement des eaux continentales.
© 2002 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

eutrophisation / eaux continentales / écologie / algues / phosphore

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier deux lecteurs anonymes qui, par leurs suggestions, ont largement amélioré une première version de ce texte.

BIBLIOGRAPHIE

- Basu, B.K., Pick, F.R., 1996. Factors regulating phytoplankton and zooplankton biomass in temperate rivers. *Limnol. Oceanogr.* 41, 1572-1577.
- Biggs, B.J.F., Stokseth, S., 1996. Hydraulic habitat suitability for periphyton in rivers. *Regulated Rivers* 12, 251-261.
- Billen, G., Garnier, J., Hanset, P., 1994. Modelling phytoplankton development in whole drainage networks: the River Strahler model applied to the Seine river system. *Hydrobiologia* 289, 119-137.
- Capblancq, J., 1995. Production primaire autotrophe. In : Pourriot R., Meybeck M. (Éds.), *Limnologie générale*. Masson, Paris, pp. 228-252.
- Carpenter, S., Brock, W., Hanson, P., 1999. Ecological and social dynamics in simple models of ecosystem management. *Conservation Ecology* 3 (4) [online] URL : <http://www.consecol.org/vol3/iss2/art4>.
- Cembella, A.D., Antia, N.J., Harrison, P.J., 1984. The utilization of inorganic and organic phosphorous compounds as nutrients by eukariotic microalgae : a multidisciplinary perspective. *Critical Reviews in Microbiology* 10, 317-391.
- Dauta, A., 1982. Conditions de développement du phytoplancton : étude comparative du comportement de huit espèces en cultures. II Rôle des nutriments ; assimilation et stockage intracellulaire. *Anns. Limnol.* 31, 133-141.
- Décamps, H., 2000. Expertise en situation d'incertitude : l'exemple des eaux continentales. *Natures Sciences Sociétés* 8, 46-50.
- Descy, J.P., Servais, P., Smits, J.S., Billen, G., Everbecq, E., 1987. Phytoplankton biomass and production in the River Meuse (Belgium). *Water Research* 21, 1557-1566.
- Edmonson, W.T., 1977. Recovery of lake Washington from eutrophication. In : Cairns, J., Dickson, K.L., Henricks, E.E. (Éds.), *Recovery and restoration of damaged ecosystems*. University Press of Virginia, Charlottesville, pp. 102-109.
- Ghosh, M., Gaur, J.P., 1998. Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities. *Aquatic Botany* 60, 1-10.
- Horner, R.R., Welch, E.B., Seeley, M.R., Jacoby, J.M., 1990. Responses of periphyton to changes in current velocity, suspended sediment and phosphorus concentration. *Freshwater Biology* 24, 215-232.
- Hulot, F.D., Lacroix, G., Lescher-Moutoué, F., Loreau, M., 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405, 340-344.
- Lair, N., Reyes-Marchant, P., 1997. The potamoplankton of the Middle Loire and the role of the "moving littoral" in downstream transfer of algae and rotifers. *Hydrobiologia* 356, 33-52.
- Levich, A.P., 1996. The role of nitrogen-phosphorus ratio in selecting for dominance of phytoplankton by cyanobacteria or green algae and its application to reservoir management. *J. Aquat. Ecosyst. Hlth* 5, 55-61.
- Margalef, R., 1960. Ideas for a synthetic approach to the ecology of running waters. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 45, 133-153.
- Meybeck, M., Marsily, G. (de), Fustec, E., (Éds.). 1998. *La Seine en son bassin. Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé*. Elsevier, Paris.
- Moss, B., 1992. The scope for biomanipulation. In : Sutcliffe, D.W., Jones, J.G. (Éds.), *Eutrophication : research and application to water supply*. Freshwater Biological Association, Ambleside, 73-81.
- OCDE, 1982. *L'eutrophisation des eaux. Méthodes de surveillance, d'évaluation et de lutte*. OCDE, Paris, 165 p.
- Pearsall, W.H., 1921. The development of vegetation in English lakes, considered in relation to the general evolution of glacial lakes and rock basins. *Proc. R. Soc. Lond. B* 92, 259-284.
- Redfield, A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.* 46, 206-226.
- Reynolds, C.S., 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds, C.S., 1988. Potamoplankton : paradigms, paradoxes, prognoses. In : Round, F.E. (Ed.), *Algae and the aquatic environment*. Biopress, Bristol, pp. 285-311.
- Reynolds, C.S., 1989. Physical determinants of phytoplankton succession. In : Sommer, U. (Ed.), *Plankton ecology*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 9-56.
- Reynolds, C.S., 1992. Eutrophication and the management of planktonic algae : what Vollenweider couldn't tell us ? In : Sutcliffe, D.W., Jones, J.G. (Éds.), *Eutrophication : research and application to water supply*. Freshwater Biological Association, Ambleside, pp. 4-29.
- Reynolds, C.S., 1998. What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status ? *Hydrobiologia* 369/370, 11-26.
- Reynolds, C.S., Descy, J.P., 1996. The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 113, 161-187.
- Reynolds, C.S., Glaister, M.S., 1993. Spatial and temporal changes in phytoplankton abundance in the upper and middle reaches of the river Severn. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)* 101, 1-22.
- Rhee, G.H., Gotham, I.J., 1980. Optimum N : P ratios and coexistence of planktonic algae. *J. Phycol.* 16, 486-489.
- Schindler, D.W., 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnol. Oceanogr.* 23, 478-486.
- Smith, V.H., 1983. Low nitrogen to phosphorus favour dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science* 225, 669-671.
- Strahler, A.N., 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Amer. Geophysical Union* 38, 913-920.
- Talling, J.F., 1957. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytologist* 56, 29-50.
- Talling, J.F., Rzoska, J., 1967. The development of plankton in relation to hydrological regime in the Blue Nile. *J. Ecol.* 55, 637-662.
- Thébault, J.M., Capblancq, J., Petit, M., 1999. Influence de la morphométrie et du brassage vertical sur la production nette du phytoplancton. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie* 322, 63-70.
- Thienemann, A., 1918. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wasser und der Zusammensetzung der Fauna in norddeutschen Seen. *Arch. Hydrobiol.* 12, 1-65.
- Vollenweider, R.A., 1968. The scientific basis of lake eutrophication, with particular reference to phosphorus and nitrogen as eutrophication factors. *Tech. Rep. D.A.S./C.S.J./68.27*, OCDE, Paris, 159 p.
- Vollenweider, R.A., 1989. Global problems of eutrophication and its control. *Symp. Biol. Hung.* 38, 19-41.