

Développement des peuplements végétaux dans le Bassin de la Marne:

Dynamique des nutriments et eutrophisation. Contrôle par les organismes filtreurs

Josette Garnier, Gilles Billen, Maya Akopian, Julien Némery, Séverine Pinault, Maïté Desruelle
UMR Sisyphe, UPMC, Tour 26, Etage 5, 4 place Jussieu, 75005 Paris

Olivier Dufayt

APRONA, 8, place de la gare, 68000 Colmar

Nicolas Flipo, Stéphanie Even, Michel Poulin

ENMP, CIG, 35, Rue Saint Honoré, 77305 Fontainebleau

1. Introduction	2
2. Les compartiments biologiques : des mesures de terrain à la modélisation	2
2.1. Le phytoplancton	3
2.2. Les macrophytes	4
2.3. Le périphyton	6
2.4. les filtreurs	7
2.4.1. Le zooplancton	7
2.4.2. Les dreissènes	9
2.5. Le modèle Rive	14
3. Les nutriments	17
3.1. le phosphore	17
3.2. La silice	22
4 Modélisation	27
4.1. Développement des végétaux dans les têtes de bassin	27
4.1.1. Les macrophytes	28
4.1.2. Le périphyton	31
4.2. Développement du phytoplancton dans les grands axes de rivières	32
4.2.1. Validation du modèle SENEQUE selon le découpage Eustache	32
4.2.3. Exploration d'un scénario de réduction des blooms algaux à l'exutoire de la Marne	37
4.2.3. Cinquante ans de reconstitution des apports à la Baie de Seine	38
5. Conclusion	40
6. Références bibliographiques	41

1. Introduction

Dans le cadre d'un programme PIREN-Seine (CNRS), une approche de modélisation mathématique a été développée, permettant d'établir un lien entre la cinétique des processus microbiologiques, mesurés à l'échelle microscopique, et le fonctionnement macroscopique de l'écosystème. Ces modèles, qu'ils soient élaborés à l'échelle du réseau hydrographique sur la base d'une description schématique de confluences de tributaires d'ordre croissant (RIVERSTRAHLER : Billen *et al.*, 1994) ou sur de longs axes de rivières en décrivant finement l'hydraulique (PROSE : Even, 1995; Even *et al.*, 1998) prennent tous en compte le même modèle des processus RIVE (Billen *et al.*, 1994 ; Garnier *et al.*, 1995 ; Garnier *et al.*, 1998 ; Billen & Garnier, 1999 ; Garnier *et al.*, 1999). Tenant compte des facteurs de régulation des processus écologiques (nutritionnels, énergétiques, biologiques), ces deux grands types de modèles ont été notamment appliqués à la compréhension de la distribution spatiale du développement phytoplanctonique (RIVERSTRAHLER version SÉNÈQUE) ou à des phénomènes transitoires relatifs à l'oxygénation (PROSE).

Les problèmes posés aux traités d'eau en période d'étiage estival, nous ont conduit à d'abord orienter nos travaux dans sur le développement explosif des algues microscopiques dont les biomasses les plus élevées, atteignant $150 \mu\text{g Chla l}^{-1}$, entraînent le colmatage des filières de traitements et le recours à de procédés physico-chimiques additionnels. Dans l'ensemble l'eutrophisation par le phytoplancton ainsi que la consommation de la matière organique (autochtone, mais aussi allochtone) ont surtout été appréhendés sur les grands axes. C'est en effet dans les grands axes, les cours d'eau d'ordre 5 à 7, que le phytoplancton se développe, quand le taux de croissance est supérieur au taux de dilution (Billen *et al.*, 1994 ; Garnier *et al.*, 1995). C'est aussi dans les grands axes que les effluents domestiques, en partie à l'origine de la désoxygénation, sont les plus importants.

Toutefois, l'eutrophisation dans la bassin de la Seine revêt des formes variées dans les secteurs amont, où la colonisation massive par les macrophytes ou le périphyton peut perturber localement et temporairement l'équilibre écologique. Le programme PIREN-Seine a récemment appréhendé les conditions de développement des macrophytes dans le bassin amont de la Marne (Dufay *et al.*, 2001 ; Garnier *et al.*, 2001), et celles de la croissance du périphyton dans la bassin du Grand Morin (Flipo, 2001). L'étude des compartiments macrophytique et périphytique est extrêmement complexe. Contrairement au phytoplancton, ces organismes « fixés » sont distribués de manière hétérogènes (Sand-Jensen, Moller & Olesen, 1988), et donc plus difficiles à quantifier. Il n'existe en outre, pas de méthodes standards de mesure de leur stocks et activités en raison de la variété des substrats et des contraintes locales de l'environnement (Jensen & Revbeck, 1989). Les milieux peu profonds et relativement peu turbides sont les plus propices au développement des macrophytes et du périphyton (Teissier *et al.*, 1999 ; Dufay, 2000 ; Thomas, 2000).

Une première étape indispensable a consisté à obtenir une évaluation quantitative rigoureuse de l'importance de ces peuplements sur des linéaires de cours d'eau concernés dans le bassin de la Seine. Une seconde étape fondamentale est la formalisation mathématique des cinétiques de croissance et de mortalité de ces composantes biologiques et la détermination des paramètres : cette étape a été en partie réalisée sur la base d'une analyse de la littérature. Au total, c'est un ensemble d'informations, tant expérimentales que tirées de la littérature, qui a été utilisées tant pour la construction des modèles que pour leur validation.

2. Les compartiments biologiques : des mesures de terrain à la modélisation

Le concept de base qui sous-tend le modèle RIVE est *l'unicité des processus* qui gouvernent le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. On a montré en effet que les cinétiques des processus microscopiques sont les mêmes d'amont en aval d'un réseau hydrographique, l'expression de ces processus étant modulée par les contraintes.

2.1. Le phytoplancton

Les successions autogéniques des milieux aquatiques se caractérisent le plus souvent par la dominance de diatomées au printemps, puis de Chlorophycées en été avec un appauvrissement successif de phosphore et de silice (Sommer *et al.*, 1986). Les cyanobactéries se développent ensuite en fin d'été, et d'autant plus que le milieu est riche en phosphore, avec une diminution du rapport N/P (Nalewajko & Lean, 1980) et que la colonne d'eau est relativement stable (Reynolds *et al.*, 1983; Garnier, 1992). Les cyanobactéries forment des colonies difficilement accessibles au zooplancton, de telle sorte qu'elles s'accumulent dans le milieu. Elles sont également connues pour produire des toxines, parfois préjudiciables non seulement aux autres compartiments biologiques du milieu mais aussi à l'homme quand l'eau est destinée à la fabrication d'eau potable.

Les eaux de surface du bassin de la Seine sont suffisamment riches en éléments nutritifs pour permettre le développement d'espèces des Cyanophycées, même si ces organismes n'ont pas été dominants. Cependant, dans un contexte du couplage des modèles des milieux stagnants (sablières, étangs, réservoirs) avec celui du réseau hydrographique, il est donc tout à fait fondamental de savoir prendre en compte ce groupe d'organismes, à des échelles locales ou à celles où milieux stagnants et courants sont en communication. Si le statut trophique des réservoirs de Champagne n'est pas de nature à favoriser le développement des cyanobactéries dans les conditions actuelles, de nombreuses annexes hydrauliques en communication sont connues en région parisienne pour être source de cyanobactéries (cf. bases de loisirs : Bernard, 2001).

Afin de compléter la prise en compte des diatomées et des Chlorophycées sur des bases expérimentales (cf. Garnier *et al.*, 1995 ; Garnier *et al.*, 1998), les cyanobactéries ont fait l'objet d'une analyse bibliographique pour déterminer les paramètres caractéristiques de leurs cinétiques de développement (Tableaux 1 & 2), la formulation mathématique des cinétiques étant similaire à celle des deux autres groupes.

La réponse de la photosynthèse vis à vis de la lumière est linéaire pour les plus faibles intensités lumineuses suivie d'un plateau, puis d'une décroissance. Le plateau est l'expression de la saturation du processus de photosynthèse aux plus fortes luminosités, la diminution indiquant une inhibition. Ces courbes permettent de déterminer 2 paramètres : PB_m , taux spécifique maximal de la photosynthèse à lumière saturante et α , pente initiale de la réaction aux éclaircissements limitants.

La croissance dépend de la disponibilité en nutriments et de la taille du pool intracellulaire de précurseurs carbonés formé par la photosynthèse (Lancelot *et al.*, 1991). La synthèse de biomasse obéit à une cinétique de Michaelis-Menten par rapport à la concentration en éléments nutritifs. Les intensités de la photosynthèse et de croissance et photosynthèse dépendent toutes deux de la température selon une loi de Gauss (demi-gaussienne) caractérisée par la température optimale (T_{opt}) et l'écart-type (dti).

Tableau 1. Taux de croissance maximum (μ_{max}) des principaux groupes (diatomées, Chlorophycées et Cyanobactéries). Dépendance à la température.

	<i>Diatomées</i>	<i>Chlorophycées</i>	<i>Cyanobactéries</i>
μ_{max} (h ⁻¹)	0.05	0.1	0.01- 0.03
T_{opt} (°C)	19-23	33-37	27-37
dti (°C)	12-16	17-21	20

Les taux de croissance des Cyanobactéries sont d'une manière générale plus faibles que ceux des deux autres groupes (Tableau 1). L'optimum de température (T_{opt}) est relativement élevé pour les Chlorophycées et les Cyanobactéries, caractéristique des organismes estivaux, par rapport au

diatomées qui se développent généralement au printemps et à l'automne. L'écart (dti) relativement important pour les trois groupes révèle toutefois un certain opportunisme.

Les constantes de demi-saturation qui indiquent l'affinité des organismes pour les substrats correspondent donc à des régions de limitation. Les cyanobactéries ont une affinité faible pour les substrats (N et P), ce qui explique leur développement en milieu riche en éléments nutritifs (Tableau 2).

Tableau 2. Constantes de demi-saturation (k_s : mg l^{-1} P, N Si) des diatomées, Chlorophycées et Cyanobactéries. Valeurs expérimentales obtenues sur la Seine en italique, et entre parenthèse, gamme des variations trouvées dans la littérature.

Constantes de demi-saturation	Diatomées	Chlorophycées	Cyanobactéries
k_{Si} ($\text{mgSiO}_2\cdot\text{L}^{-1}$)	<i>0.13-0.15</i> (SD=0.26, n=37)*	-	-
k_{P} ($\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$)	<i>4.3-5.9</i> (SD =15.8, n =32)	<i>1.1</i> (SD= 55.2, n=20)	75 (6 - 100)
k_{N} ($\mu\text{gN}\cdot\text{L}^{-1}$)	14 (indépendamment des espèces)		70 (14 - 100)

Le modèle RIVE contient donc désormais 3 groupes algaux. Si les diatomées et les Chlorophycées sont considérées comme facilement accessibles aux organismes filtreurs, nous avons dans le modèle fait l'hypothèse que les Cyanobactéries ne sont pas consommées par les niveaux trophiques supérieurs. En outre, en raison de leur aptitude à flotter (elles possèdent en effet de vacuoles de flottaison), nous avons considéré un taux de sédimentation faible (0.0001 m h^{-1} contre 0.0005 m h^{-1} pour les Chlorophycées et 0.004 m h^{-1} pour les diatomées).

Outre les mesures de la biomasse phytoplanctonique appréhendées par la mesure de la chlorophylle *a* et réalisées dans le cadre du RNB, le phytoplancton a fait aussi l'objet d'investigations complémentaires dans le cadre du PIREN-Seine (variations saisonnières à l'exutoire des grands sous-bassins (Marne, Seine, Oise), profils longitudinaux dans la Marne et dans la Seine à l'aval de Paris, etc.)

2.2. Les macrophytes

Comme pour le phytoplancton, la réponse du taux de croissance des macrophytes vis-à-vis de la lumière est du même type, c'est-à-dire une réponse linéaire pour les plus faibles intensités lumineuses suivie d'un plateau. Ce plateau, expression de la saturation du processus de photosynthèse aux plus fortes luminosités, est atteint beaucoup plus rapidement pour les macrophytes qui montrent ainsi une moins grande exigence vis-à-vis de la lumière (Figure 1)

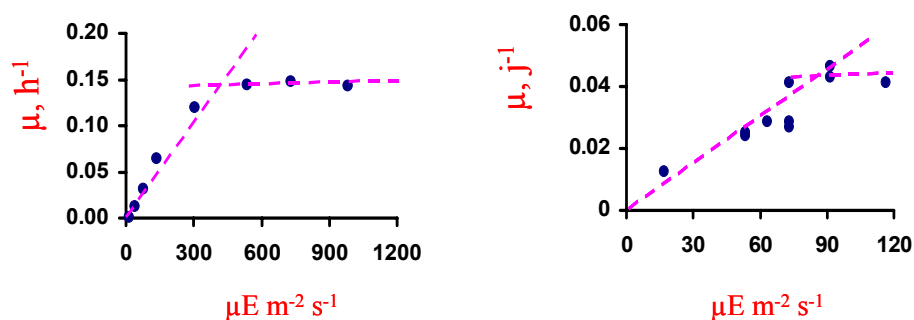


Figure 1. Réponse du taux de croissance (μ) a) du phytoplancton, b) des macrophytes à un gradient lumineux.

La relation entre la croissance et la concentration en phosphore obéit également à une cinétique de Michaelis-Menten. La lumière et la température étant optimales par ailleurs, il apparaît que le taux de croissance des macrophytes est beaucoup plus faible que celui du phytoplancton (0.05 j^{-1} contre 0.15 h^{-1} pour le phytoplancton). Les macrophytes peuvent atteindre cet optimum pour une très faible concentration en éléments nutritifs ($K_{sP} = 5 \mu\text{gP l}^{-1}$: Wright et Mc Donnell, 1986).

Contrairement au phytoplancton dont la biomasse en un point dépend des conditions rencontrées d'amont en aval avec la progression de la masse d'eau (Garnier *et al.*, 1995), l'accumulation de biomasse des macrophytes, d'avril à juillet, dépend beaucoup des conditions locales d'éclairement à travers l'auto-ombrage (par les plantes elles-même), l'ombrage par la végétation des rives (hauteur des arbres, largeur du cours d'eau, position du soleil, orientation du cours d'eau) et de l'hydro-morphologie conditionnant l'arrachage (Dufayt, 2000), (Figure 2).

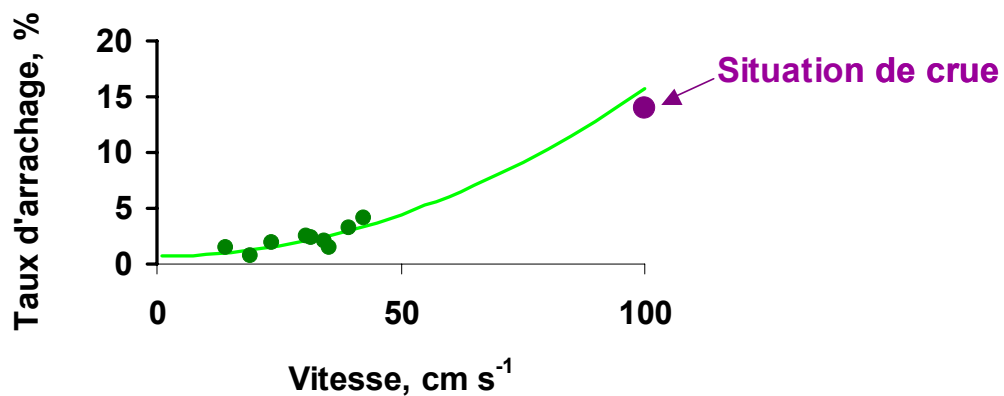


Figure 2. Relation entre le taux d'arrachage de la renoncule flottante et la vitesse du courant.

Afin d'appréhender l'ampleur du développement estival des macrophytes à une vaste échelle géographique, nous avons fait réaliser des prises de vue en ULM (Société Envergure, Dijon) sur le cours de la Marne et de la Blaise en 1999 et 2000, dont le dépouillement a permis de déterminer le pourcentage de recouvrement par km (Figure 3), puis d'en calibrer l'équivalence en biomasse. Ainsi 1 % de recouvrement correspond à 3.5 g MS m^{-2} , soit 1.05 gC m^{-2} . L'examen des diapositives a de plus permis d'évaluer l'ombrage par la végétation des rives (Figure 4). Il apparaît que la Marne amont, largement bordée d'arbres, est faiblement colonisée par les macrophytes. Les observations de terrain ou des diapositives montrent que la biomasse des macrophytes n'est importante que lorsque la rivière s'élargit (au niveau des ponts) ou dans les bras de dérivation.

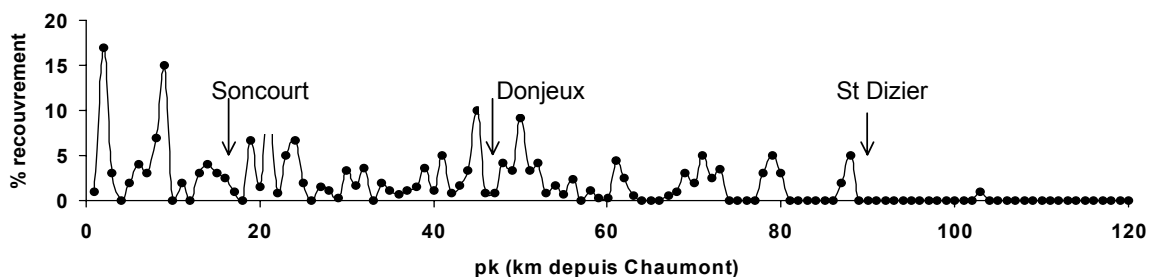


Figure 3. Pourcentage de recouvrement en macrophytes sur la Marne en aval de Chaumont en août 2000. (% de couverture, moyennes par kilomètre)

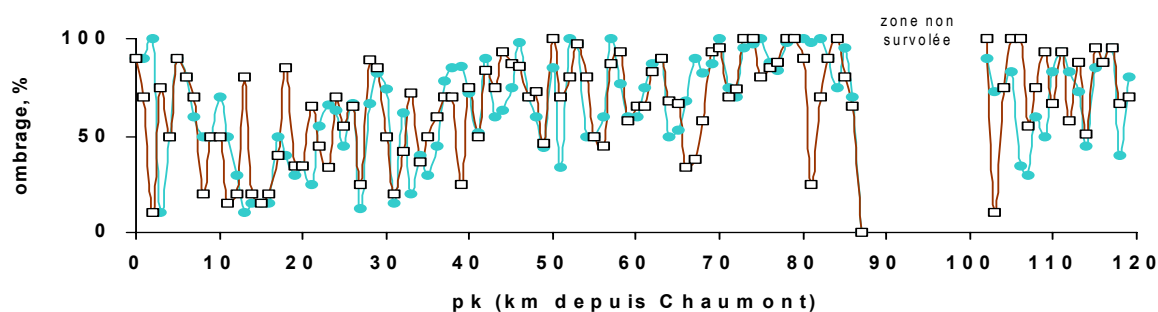


Figure 4. Végétalisation des berges de la Marne (en %, moyennes kilométriques). Les figurés circulaires pleins représentent la situation de la rive droite, les carrés vides celle de la rive gauche.

2.3. Le périphyton

Le périphyton est par définition une communauté complexe d'organismes (algues associées à des bactéries, champignons, animaux et débris organiques et inorganiques, cf. Wetzel, 1983), attachée à un substrat, de type organique, inorganique, vivant ou inerte.

Les relations photosynthèse-lumière sont de type saturante ou inhibée (Hill & Boston, 1991), ainsi que nous l'avons déjà mentionné pour le phytoplancton et les macrophytes. Selon ces auteurs, le seuil de saturation se situe à environ $120 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, à des valeurs intermédiaires entre celle du phytoplancton ($300 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et des macrophytes ($80 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ; il se situerait d'autant plus bas que la population est âgée. La réponse du périphyton à la lumière est complexe. Elle dépend, d'une part, de l'épaisseur du biofilm : les cellules supérieures subissent certainement une photoinhibition alors que les cellules inférieures, qui subissent l'auto-ombrage, ont une activité photosynthétique non inhibée. D'autre part, comme pour les macrophytes, la végétalisation des berges, la position du soleil et l'orientation du cours d'eau jouent un rôle fondamental dans l'intensité lumineuse disponible pour le périphyton.

Le prélèvement en phosphore suit, comme pour les autres compartiments végétaux, une cinétique de Michaelis-Menten, dont la constante de demi-saturation, K_s , est d'environ $8 \mu\text{gP l}^{-1}$ pour le phosphore, ce qui montre une assez faible exigence vis à vis de cet élément (Horner *et al.*, 1990). Rappelons que les concentrations en nitrates sont largement supérieures aux constantes de demi-saturation de la croissance de tout végétal aquatiques dès les têtes de bassin.

Comme pour les macrophytes, l'accumulation de biomasse du périphyton, d'avril à juillet, dépend beaucoup des conditions locales d'éclairement du cours d'eau, mais également de l'hydro-morphologie conditionnant le flux de phosphore (Horner & Welch, 1981 ; Horner *et al.*, 1983 ; Flipo, 2001). Il est même parfois difficile d'analyser la réponse du périphyton à un seul paramètre tel que vitesse ou le prélèvement en élément nutritif. En effet, une augmentation de la vitesse accroît la diffusion turbulente et diminue l'épaisseur de la couche limite, ce qui favorise les échanges entre la colonne d'eau et le périphyton (Figure 5). Par contre, au delà d'une certaine limite, de l'ordre de $0,8$ à 1 m s^{-1} , l'augmentation de la vitesse favorise l'arrachage du périphyton (Horner & Welch, 1981 ; Horner *et al.*, 1983) et son taux de croissance devient donc moins important.

Cependant, le facteur majeur de contrôle de la croissance du périphyton dans un milieu riche en éléments nutritifs est l'arrachage lors de perturbations hydrologiques. Biggs *et al.* (1999) ont caractérisé cet arrachage en fonction de l'intensité relative de la crue. Cette intensité relative correspond au rapport du débit maximum sur le débit de base à l'étiage. Pour une première représentation dans le modèle (Flipo, 2001), on considère que le taux d'arrachage croît linéairement, d'une part, de 0 à 50 % pour une intensité relative variant de 3 à 7, et, d'autre part, de 50 à 90 % pour une intensité relative variant de 7 à 25. L'arrachage est plafonné à 90 % pour toute autre intensité.

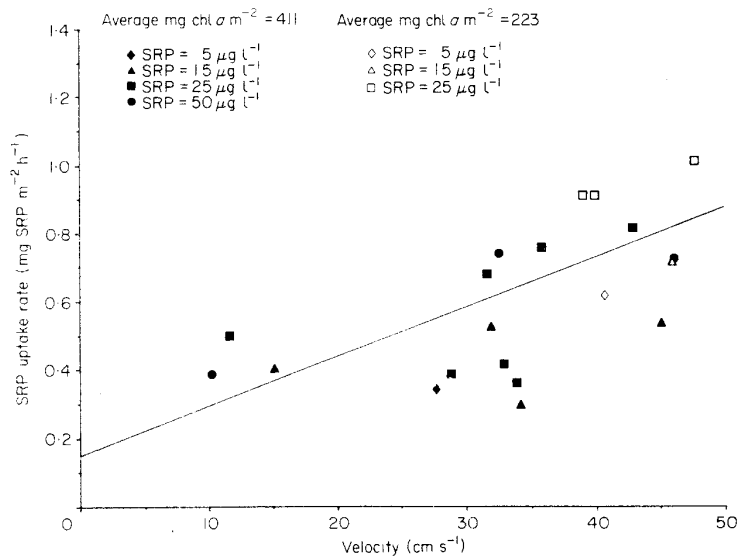


Figure 5. Prélèvement du phosphore en fonction de la vitesse à la surface pour une gamme de concentration en phosphore assimilable de 5 à 50 μg l^{-1} (Horner et al., 1990)

Les investigations menées sur le terrain en juillet et août conduisent à une valeur moyenne de 145 g MS m^{-2} (32 à 375 g MS m^{-2} en valeurs extrêmes ; MS : matière sèche) aux points de prélèvements. Cette valeur doit être pondérée par le taux de recouvrement du fond de la rivière par le périphyton. On observe en effet une forte hétérogénéité transversale de la biomasse périphytique (Figure 6). De même, une forte hétérogénéité longitudinale est observée du fait des variations physiques du milieu tout au long du cours du Grand Morin.

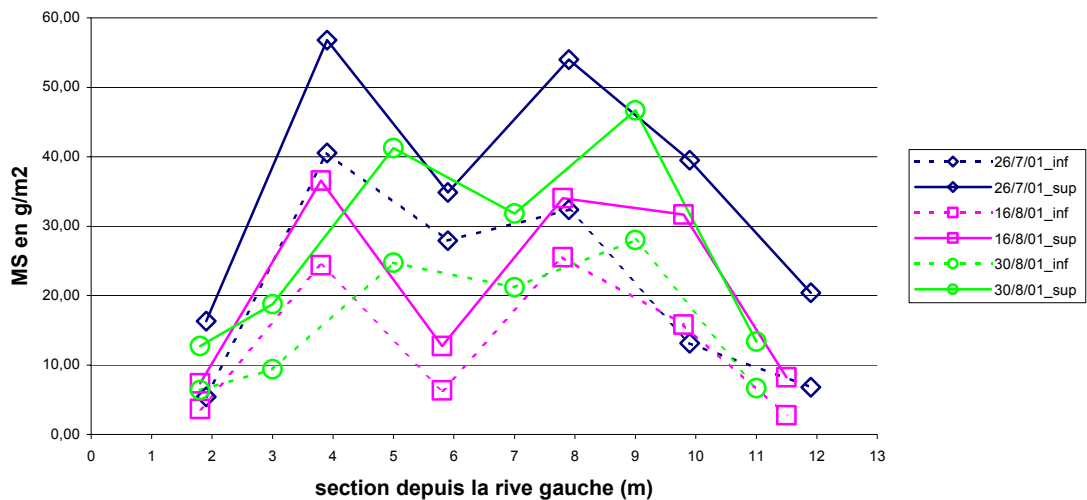


Figure 6. Evolution des biomasses réelles, (MS sans cendre), à une station du Grand Morin (La Bretonnière) en prenant en compte le taux de recouvrement (Flipo 2001).

2.4. les filtreurs

2.4.1. Le zooplancton

Si dans les eaux courantes à temps de séjour relativement faible, la communauté zooplanctonique est dominée par des organismes à croissance continue et à temps de génération rapide (quelques jours), les milieux stagnants sont en général dominés par des grands filtreurs dont le développement (durée de quelques semaines) passe par des stades de reproduction (microcrustacés).

Ces organismes sont connus pour contrôler sévèrement la biomasse phytoplanctonique et influencer la succession des espèces algales.

Les annexes hydrauliques sont particulièrement favorables au développement de ces organismes grands filtreurs; ces annexes, quand elle sont en communication avec la rivière, sont en effet connues pour être des zones de nourrissage des poissons.

Un examen de la littérature nous a permis d'appréhender les taux individuels de filtration des de l'essentiel des organismes ou communautés dominant dans la Seine et ses annexes. L'estimation du poids individuel ($\mu\text{g ind}^{-1}$) (cf. Ter-Ovanessian-Akopian, 1999) permet de calculer le taux de filtration maximum par unité de biomasse zooplanctonique considérant que l'optimum de filtration est obtenu à $2 \mu\text{gC l}^{-1}$ ($50 \mu\text{g chla l}^{-1}$), (Gosselain *et al.*, 1997): le taux de filtration du zooplancton est alors estimé dans les mêmes unités que le taux de croissance du phytoplancton (h^{-1}). En séparant le zooplancton en 2 classes, "grand" et "petit" zooplancton, on obtient des taux de filtrations optimums d'environ 3 fois supérieur pour le "grand" zooplancton (0.144 h^{-1} contre 0.045 h^{-1} respectivement). Le taux de croissance maximum (μ_{max}) du zooplancton, a été calculé par catégorie en tenant compte du temps de génération (Tg) et du nombre d'oeufs par femelles par temps de génération (Nwf) par la relation:

$$\mu_{\text{max}} = 1/\text{Tg} \ln (\text{Nwf}/2)$$

Compte tenu des paramètres du cycle vital des "petits" (rotifères) et "grands" (cladocères) du zooplancton exposés dans Pourriot *et al.* (1982), nous obtenons des valeurs de μ_{max} de 0.045 h^{-1} et 0.025 h^{-1} respectivement pour les 2 catégories (Tableau 3).

Tableau 3. Valeurs des taux de filtration individuel ($\mu\text{l ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$) par unité de biomasse poids par individu des principales espèces ou groupe du zooplancton.

Taxa	Conditions Expérience	filtr min-max $\mu\text{l ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$	filtr médiane $\mu\text{l ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$	References	$\mu\text{g ind}^{-1}$	filtr max h^{-1}
Keratella cochlearis	in situ, 20°C	1.83-7.3	4.5	Bogdan & Gilbert, 1982; Gosselain, 1996	0.035	0.257
Polyarthra vulgaris	15-20°C	0.002-3.4	2.1	Bogdan & Gilbert, 1982	0.035	0.120
Brachionus calyciflorus	in situ; ~20°C	2.84-4.6	4	Gosselain, 1996; Miquelis, 1998	0.035	0.229
Autres rotiferes		0,001-60	4		0.035	0.229
Nauplii	in situ	2,5-267	4	Zankai & Ponyi, 1986; Lair, 1991b	0.175	0.046
Bosmina longirostris	in situ	août-96	35	Haney, 1973;	0.710	0.099
Copepodites	in situ	17-83	17	Mourelatos <i>et al.</i> , 1989; Lair, 1991b	1.240	0.027
<i>protistes</i>					0.019	
Diaptomidae	in situ	37-204	121	Chow-Fraser, 1986; Persson, 1985	1.240	0.195
(Daphnia spp.)	in situ	12,5-529	267	Mourelatos & Lacroix, 1990	0.710	(0.752)
Ceriodaphnia quadrangula	in situ	17-192	100		0.710	0.282
Chydorus sphaericus	in situ	14-2140	180	Haney, 1973; Lair, 1991a	0.710	0.507

2.4.2. Les dreissènes

Les larves planctoniques de Dreissènes représentent dans le réseau hydrographique de la Seine une part importante du peuplement zooplanctonique lors des périodes de ponte (mai-octobre). Avec des débits estivaux de l'ordre de $60 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ dans l'axe aval de la Marne et de l'ordre de $200\text{-}350 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ dans l'estuaire de la Seine, les flux larvaires phénoménaux ($10^{12}\text{-}10^{14}$ larves par jours) témoignent de l'existence de colonies d'adultes benthiques considérables. L'impact de ces organismes est souvent très marqué sur la biomasse phytoplanctonique (ces organismes sont de puissants filtreurs), voire la totalité de l'écosystème (Caraco *et al.*, 1997) ; la dreissène cause en outre des problèmes aux établissements industriels en France (Khalanski, 1997 ; Testard, 1992) où elle s'est implanté depuis déjà plus de 100 ans (Blanche, 1867).

La dynamique larvaire des dreissènes a donc été analysée en période de ponte, avec une haute fréquence d'échantillonnage (1-3 fois par semaine) aux trois exutoires des principaux sous-bassins: la Seine (Choisy-le-Roi), l'Oise (Méry-sur-Oise), la Marne (Neuilly-sur-Marne et St. Maurice) pour les années 1999 et 2000 (*NB : 2001 encore en exploitation*). Une forte variation interannuelle apparaît quand nous comparons les résultats obtenus avec ceux des années précédentes (1995-1996 pour la Marne, 1996-1998 pour la Seine en aval de Paris).

En 1999 et 2000, la ponte a été précoce et brève dans la Seine et dans la Marne à St. Maurice, par rapport à l'Oise. Il est vraisemblable que la dilution importante (année pluvieuse) est une des causes principales pour expliquer ce phénomène (Tableau 4) : souvent le volume prélevé s'est avéré insuffisant pour détecter les faibles concentrations larvaires. La quantité de ressources nutritives (microphytoplancton) n'est pourtant pas significativement différente dans les rivières étudiées (Figure 7).

Tableau 4. Débit moyen ($\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$) durant la période de production : du 15 avril au 15 octobre à l'exutoires des trois sous-bassins : Seine, Marne et Oise.

Rivière :	Seine	Oise	Marne	
Station :	Choisy	Méry	Noisy	St. Maurice
1999	151	69	72	66
2000	195	100	96	90

L'analyse des larves de dreissènes est réalisée en considérant les différentes cohortes (classes de tailles), ce qui permet d'estimer la population fixée (Akopian *et al.*, 2001).

Le premier stade larvaire des dreissènes - les trochophores - a une durée de vie de l'ordre de 48 heures ; il est observé en grande quantité à la station Méry-sur-Oise ce qui témoigne de la proximité des colonies des géniteurs (Figure 8). Dans la Marne, les organismes de ce stade sont en quantité considérable à la station la plus aval du tronçon (St. Maurice), mais sont peu présents à Noisy (station amont). L'augmentation de la concentration larvaire entre Noisy et St. Maurice est donc due au recrutement des plus jeunes stades sur les 24,3 km qui séparent ces deux stations.

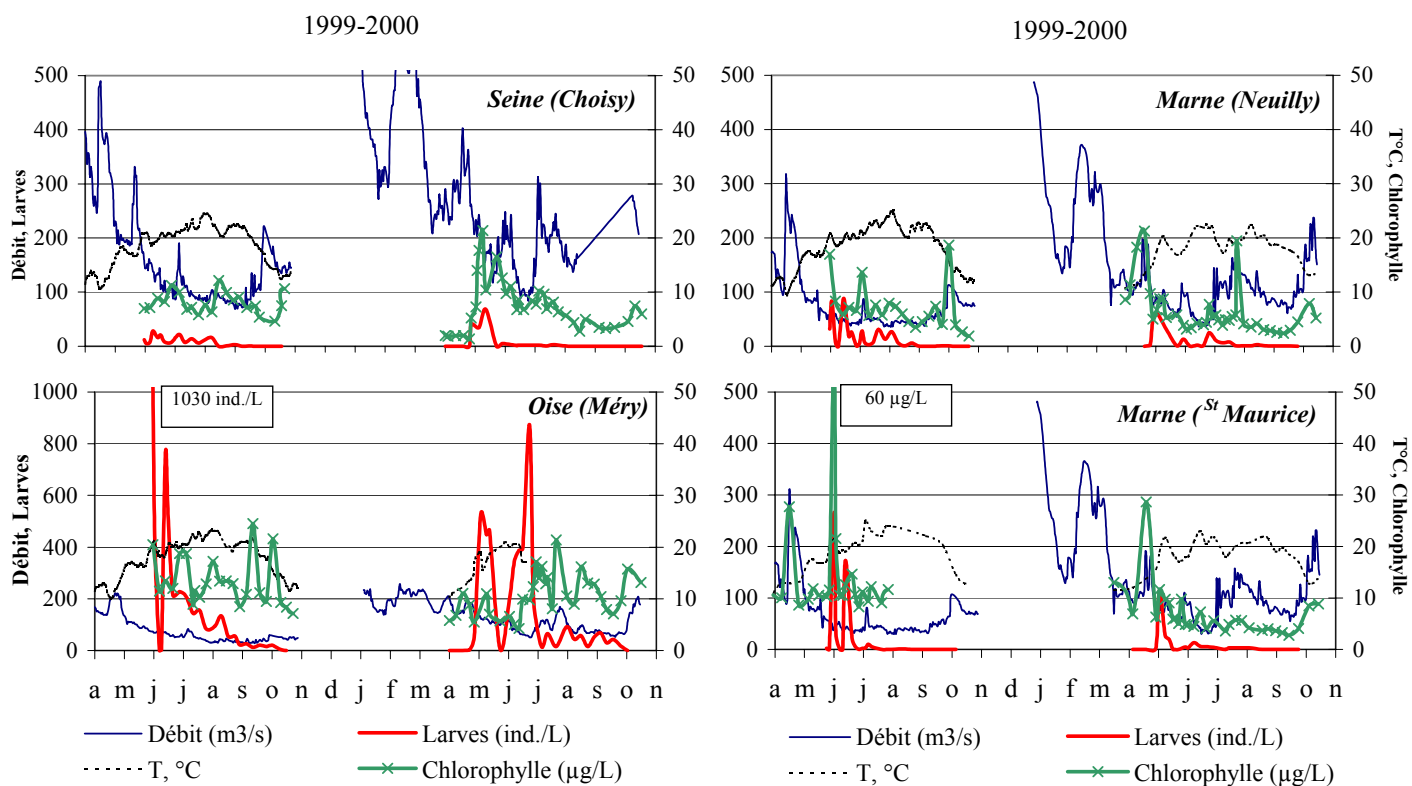
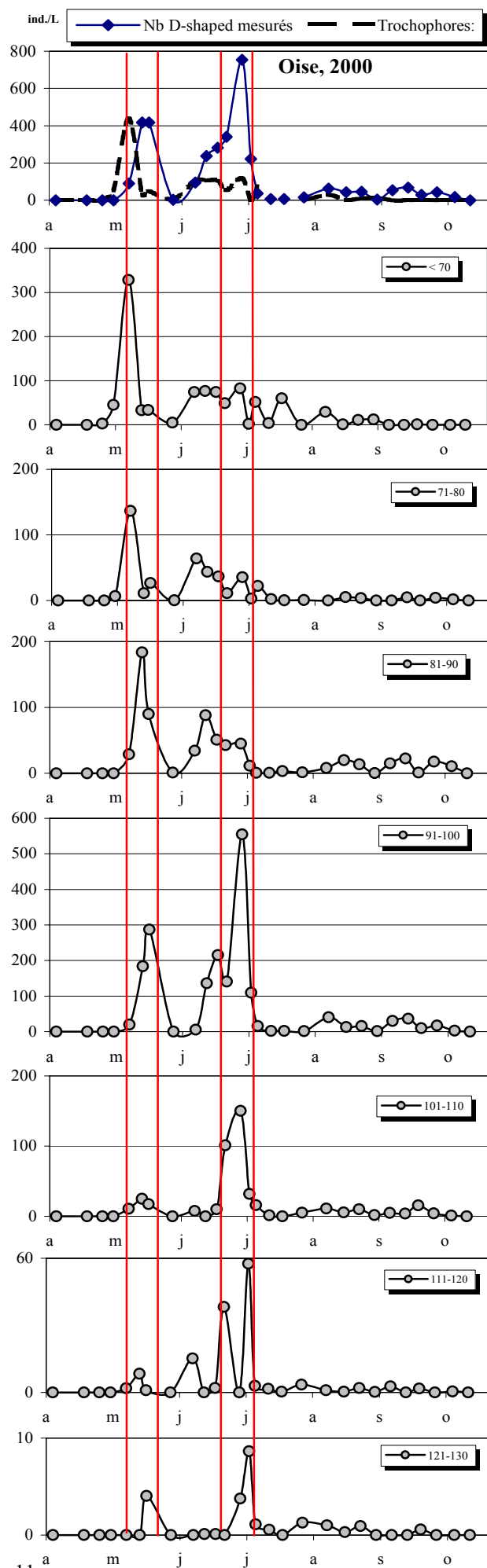


Figure 7. Variations saisonnières (1999-2000) de la concentration larvaire (ind. l^{-1}), de la chlorophylle totale ($\mu\text{g l}^{-1}$), de la température et du débit ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) à 4 stations : Choisy-le-Roi (Seine), Méry-sur-Oise, Noisy-sur-Marne et St. Maurice (Marne).

Figure 8. Cinétique saisonnière (2000) des larves par cohortes de taille à la station Méry-sur-Oise.

Les trochophores (plus jeune stade) mesurent généralement < 80 µm et se transforment en larve véligère en 48 heures. Les cohortes suivantes sont déterminées avec un pas de 10 µm ce qui correspond à une vitesse de croissance moyenne de 10 µm/jour (par exemple, la cohorte 91-100 µm a l'âge moyen de 4 jours). Les barres verticales cernent deux pics saisonniers et montrent quelles cohortes



Les histogrammes de la distribution des adultes dans l'Oise ont la même allure pour deux années consécutives et montrent une stabilité de la colonie entre 1999 et 2000 (Figure 9). Un léger décalage du maximum en 2000 est observé vers l'aval, probablement dû au courant plus fort cette année-là (déplacement par charriage, par exemple).

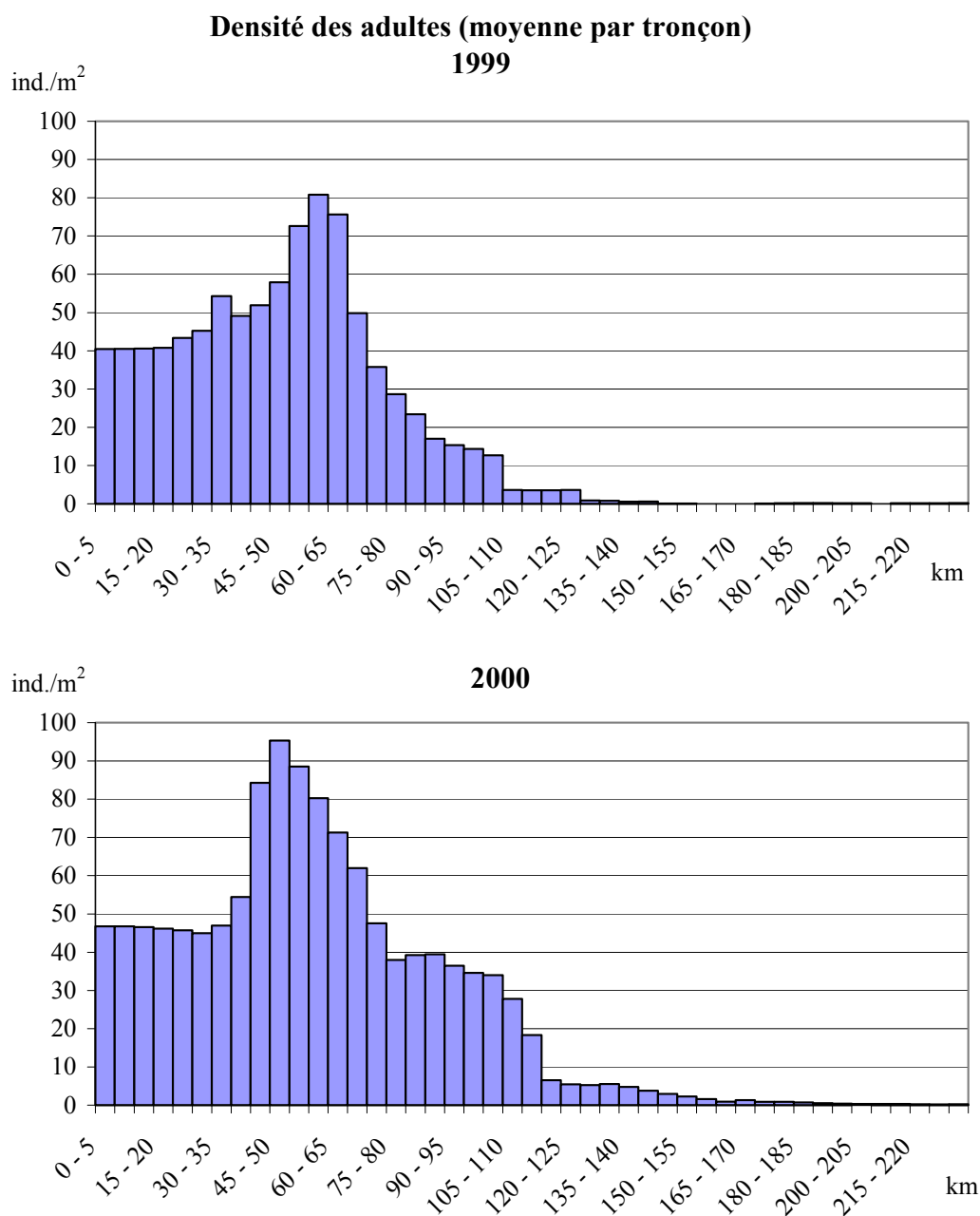


Figure 9. Densité des mollusques-géniteurs au fond (1999-2000) en amont de la station Méry-sur-Oise par tronçon de 5 km (résultats de modélisation). Le point 0 correspond à la station de prélèvement. Les flèches montrent le sens de l'écoulement.

Les densités calculées pour la Marne et pour la Seine sont beaucoup plus faibles: 2-8 individus par mètre carré contre 40-90 pour l'Oise dans les premiers 100 km en amont (Figure 10). Il est intéressant de noter que les larves de grande taille (plus de 200 μm), intermédiaires entre la phase planctonique et la phase benthique, sont souvent repérées en proportion non négligeable dans les

échantillons de la Marne à Noisy (Figure 10). Elles sont donc originaires d'une colonie implantée loin en amont : 300-400 km.

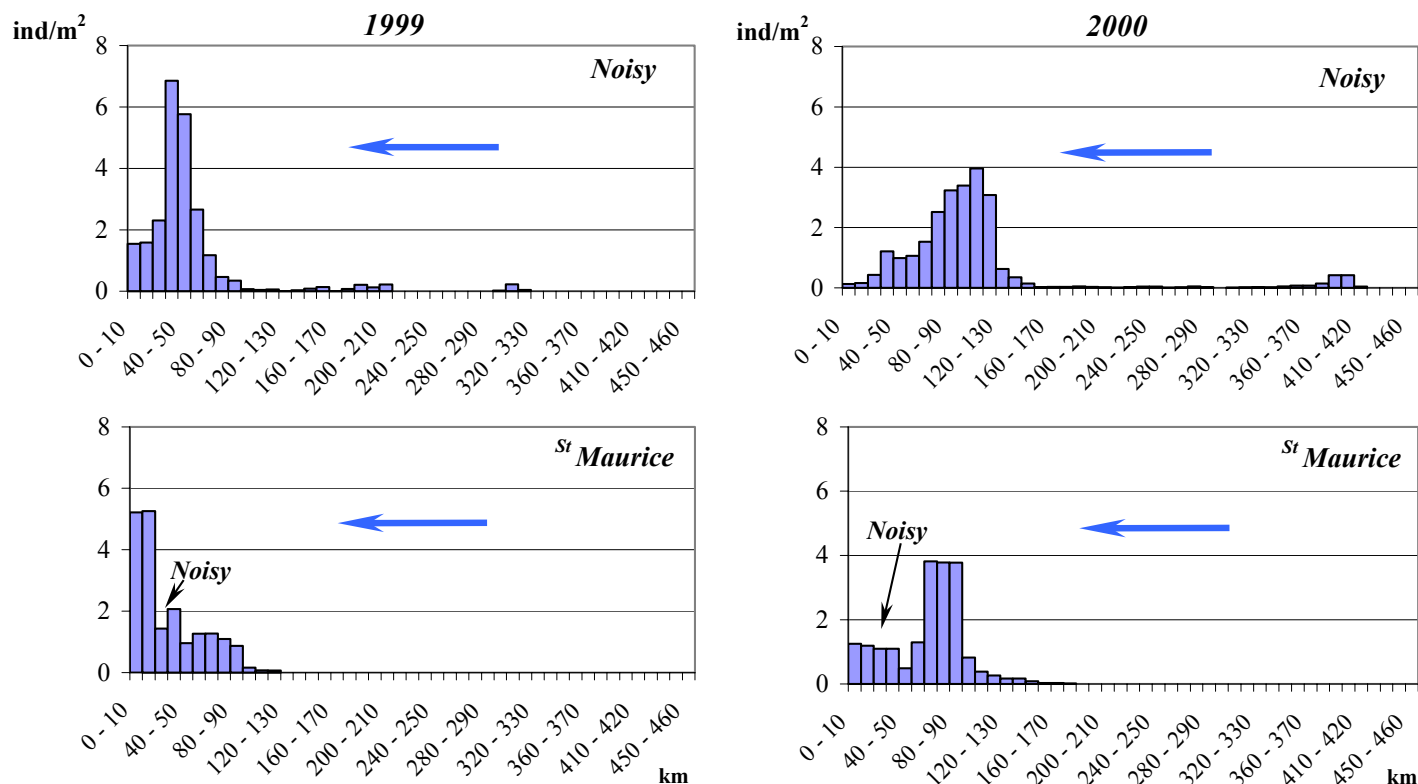


Figure 10. Densité des mollusques-généteurs au fond (1999-2000) en amont des stations Noisy et St. Maurice (Marne) distantes de 24,3 km (calcul par les flux larvaires). Le pas de la distribution est égal à 10 km. Les flèches montrent le sens de l'écoulement

Les dreissènes sont incluse au modèle RIVE, en tenant en compte de la distribution de la biomasse des adultes fixés, un taux de filtration individuel de $40 \text{ ml ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ dépendant de la température ($T_{opt}=25 \text{ °C}$ et $dt_i=10 \text{ °C}$).

Un des problèmes est la variabilité interannuelle des flux larvaires (Figure 11) qui conduit évidemment à des estimations différentes des adultes. Si cette variabilité reflète l'état physiologique des adultes, elle est aussi considérée comme un indicateur des changements structurels de la population benthique (effondrement, déplacement, implantation de la colonie). La forte diminution des flux larvaires à St. Maurice après l'année exceptionnelle de 1995 ne peut pas être expliquée uniquement par la dépression physiologique des généteurs potentiels. L'hypothèse la plus plausible pourrait être l'effondrement de la colonie benthique, probablement détruite par le dragage, effectué dans la Marne en octobre 1995. La population benthique n'aurait pas pu se reconstituer complètement depuis (Figure 11).

L'objectif est désormais d'établir un véritable modèle de la dynamique des populations larvaires et fixées des dreissènes. Un travail à long terme a donc débuté en 2001 dans cette perspective, avec le soutien partiel du MATE (programme INVABIO).

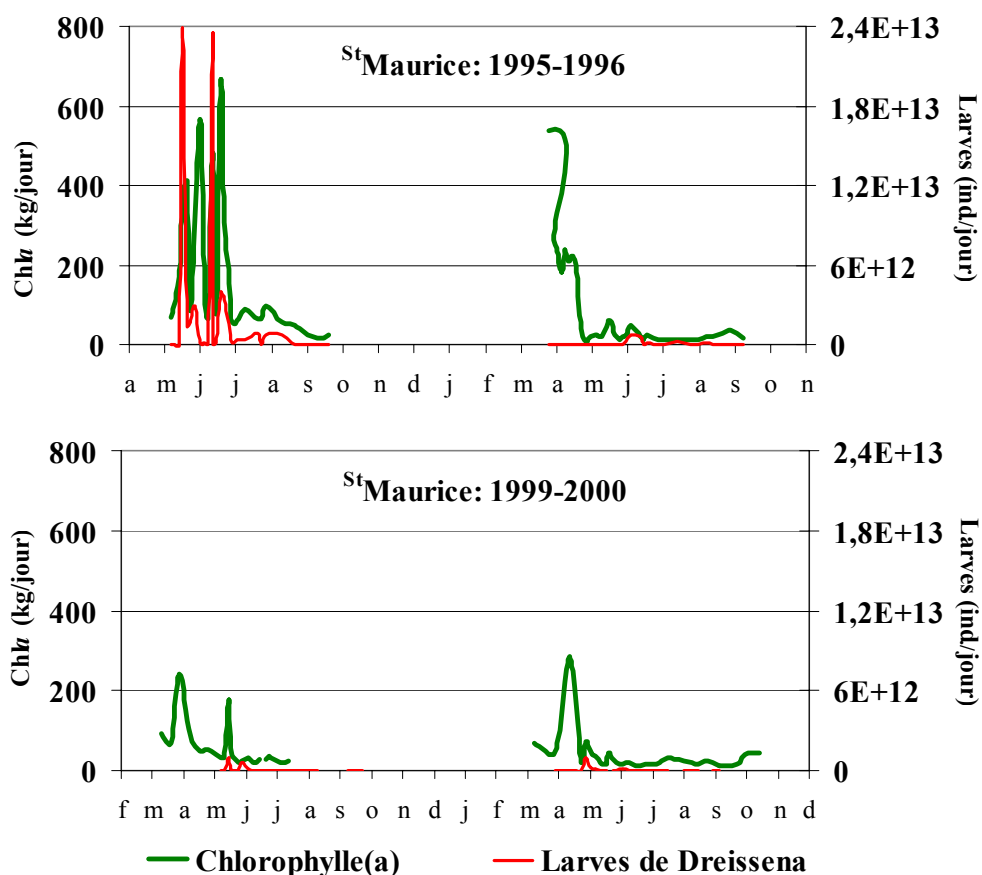


Figure 11. Flux larvaires (ind./jour) et de chlorophylle a (kg/jour) à St. Maurice (Marne) en 1995, 1996, et 1999, 2000.

L'approche de modélisation du compartiment des dreissènes est similaire à celle appliquée pour les compartiments déjà pris en compte : il s'agit encore d'allier le travail expérimental à l'observation de terrain, tout en profitant des acquis de la littérature.

Du point de vue de l'établissement des cinétiques et de la détermination des paramètres, considérant que les taux de filtration des dreissènes, ainsi que leur relation à la température, ont largement été étudiés, l'étude s'est orientée surtout sur le recrutement et la mortalité des organismes benthiques, par l'intermédiaire de pièges posés à différentes stations des grands axes colonisés (cf. Akopian & Garnier, 2001).

Dans une perspective de validation du modèle, nous souhaitons quantifier les stocks benthiques tant par la méthode indirecte des flux larvaires, que par une méthode directe ; ceci nous a conduit à entreprendre des dragages.

2.5. Le modèle Rive et les nouveaux compartiments végétaux

Deux nouveaux compartiments ont été introduits dans le schéma conceptuel biologique au cours de cette phase du programme : les macrophytes (Dufayt, 2000 ; Dufay *et al.*, 2001) et le périphyton (Flipo, 2001 ; Poulin *et al.*, 2002).

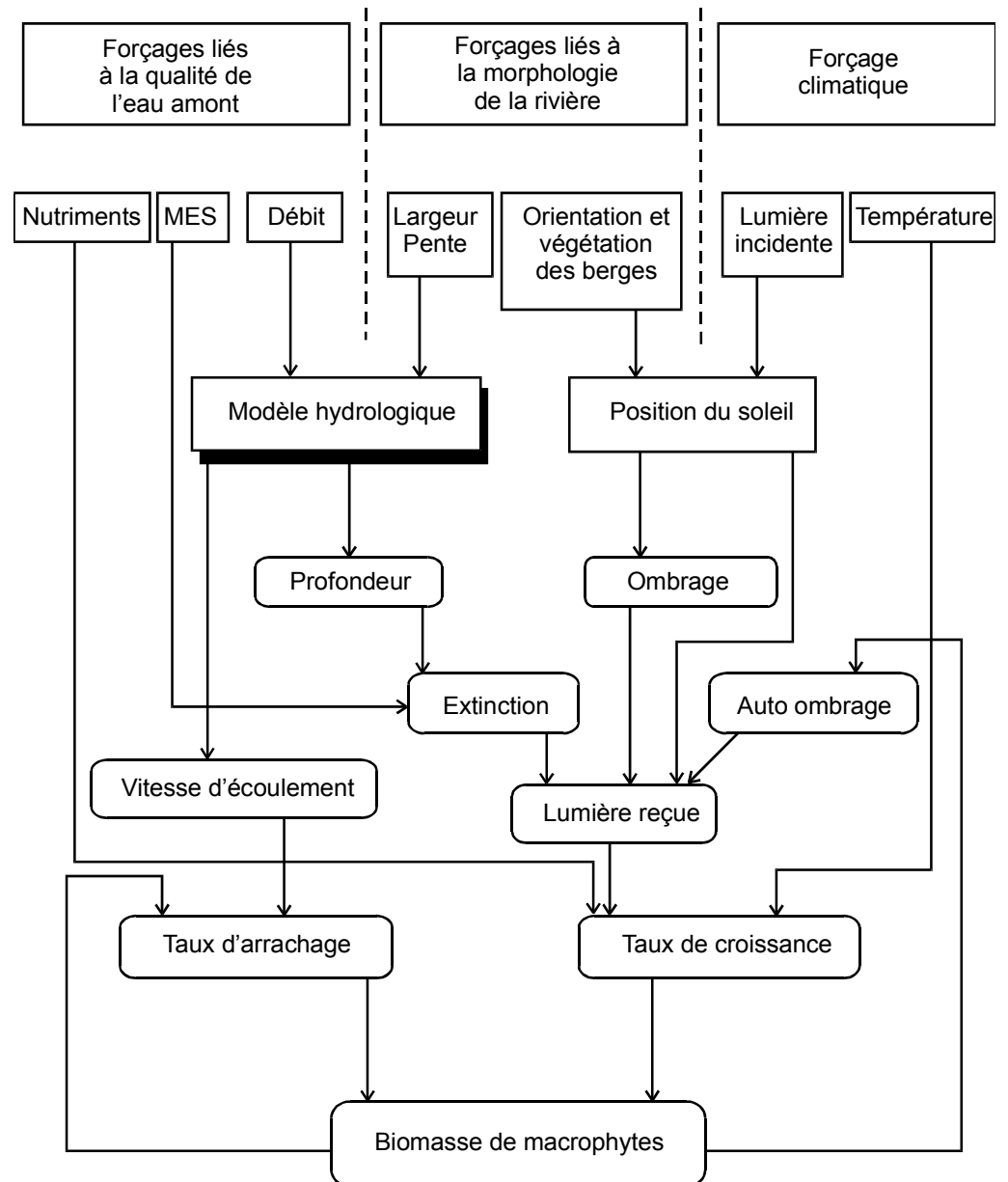
Pour ce qui concerne le périphyton, la rivière, au sens biologique, est divisée, en trois compartiments : la colonne d'eau, la vase et le périphyton. Des échanges particulières et dissous entre la colonne d'eau et les deux compartiments benthiques sont représentés (cf. Poulin *et al.*, 2002).

Chaque compartiment benthique est constitué par une communauté d'espèces. Toutes les variables de la colonne d'eau sont représentées dans chaque compartiment benthique. Le modèle RIVE est appliqué, tout comme dans la colonne d'eau, à chaque communauté benthique : vase et périphyton. Pour le compartiment périphytique, les paramètres sont les mêmes que ceux utilisés dans la colonne d'eau, sauf pour l'espèce représentative des producteurs primaires fixés. Pour cette espèce,

les paramètres sont les mêmes que ceux des diatomées, sauf pour le coefficient de photosynthèse PB_{max} qui vaut 0.043 h^{-1} (Hill et Boston, 1991). Les constantes de demi saturation en phosphore et azote sont aussi propres à l'espèce fixée et valent respectivement $8 \mu\text{gP.l}^{-1}$ (Horner *et al.*, 1990) et 114 mgN.l^{-1} (McIntire, 1973).

Pour ce qui est des macrophytes, les relations entre les différents facteurs de contrôle utilisés et la quantité de biomasse présente sont résumées ci-dessous.

Bien que simplifiée, cette représentation schématique fait remarquer que l'évolution de la biomasse va être déterminée par deux processus majeurs : le taux de croissance, dépendant de la plupart des variables de contrôle liées au milieu extérieur (T° , lumière, nutriments...), et le phénomène d'arrachage, décrit précédemment, qui se montre capital dans la régulation de la biomasse présente en une station donnée et qui est gouverné à la fois par la vitesse d'écoulement (variable "externe") et par la quantité de biomasse présente (variable "interne").



Les formulations des cinétiques des processus telles que prises en compte dans le modèle RIVE, ainsi que les valeurs de paramètres sont récapitulées dans le tableau 5.

Tableau 5. Représentation des cinétiques des processus relatives au développement des végétaux et valeur des paramètres

Processus	expression cinétique	paramètres				
			signification	Diatom.	Chlorophyc.	Unités
Dynamique du phytoplancton						
Photosynthese (phot)	$k_{max} (1 - \exp(-\alpha I/k_{max}))$ PHY	k_{max}^*	vitesse maximale de phot.	0.2	0.5	h^{-1}
		α	pente initiale de la courbe P/I	0.0012	0.0012	$h^{-1} (\mu E.m^{-2} s^{-1})^{-1}$
synthèse des réserves	$sr_{max} M(S/PHY, K_s)$ PHY	sr_{max}^*	vitesse max. de synthèse	0.15	0.37	h^{-1}
		K_s	cte de 1/2 saturation	0.06	0.06	
catabolisme des réserves	$k_{cr} R$	k_{cr}^*	vitesse de catabolisme de R	0.2	0.2	h^{-1}
croissance (phygrwth)	$\mu_{fmax} M(S/PHY, K_s) I^f$ PHY	μ_{fmax}	vitesse max. de croissance*	0.07	0.14	h^{-1}
facteur de limitation par les nutriments	avec $I^f = M(PO_4, K_{pp})$ or $M(NO_3 + NH_4, K_{pn})$ or $M(SiO_2, K_{pSi})$	K_{pp}	cte de 1/2 sat. pour le P	15	46	$\mu g P l^{-1}$
		K_{pn}	cte de 1/2 sat. pour le N	70	70	$\mu g N l^{-1}$
		K_{pSi}	cte de 1/2 sat. pour le Si	0.42	-	$mg SiO_2 l^{-1}$
respiration	$maint\ PHY + ecbs\ phygrwth$	$maint^*$	taux de maintenance	0.002	0.002	h^{-1}
		$ecbs$	cout énergétique de biosynthese	0.5	0.5	-
excrétion (phyex)	$exp\ phot. + exb\ PHY$	exp	"income tax" excrétion	0.0006	0.0006	h^{-1}
		exb	"property tax" excrétion	0.001	0.001	h^{-1}
lyse (phylys)	$k_{df} + k_{df} (1 + v_f)$	k_{df}^* v_f^+	taux de mortalité facteur de lyse parasitique	0.004 0 / 20	0.004 0 / 20	h^{-1} -
sedimentation	$(vs_{phy}/depth).PHY$	vs_{phy}	vitesse de chute	.004	.0005	$m h^{-1}$
prélèvement de NH_4	$phygrwth / cn\ NH_4/(NH_4+NO_3)$	cn	rapport C:N des algues	7	7	$g C(g N)^{-1}$
prélèvement de NO_3	$phygrwth / cn\ NO_3/(NH_4+NO_3)$					
prélèvement de PO_4	$phygrwth / cp$	cp	rapport C:P des algues	40	40	$g C(g P)^{-1}$
prélèvement de SiO_2	$phygrwth / c_{Si}$	c_{Si}	rapport C:Si des algues	2	-	$g C(g SiO_2)^{-1}$
dépendance à la température	$p(T) = p(T_{opt}).\exp(-(T-T_{opt})^2 / dti^2)$	T_{opt}	température optimale	18	35	$^{\circ}C$
		dti	gamme de température optimale	13	17	$^{\circ}C$
Dynamique des macrophytes						
croissance/photosynthèse	$k_{mac} (1 - \exp(-\alpha_{mac} I/k_{mmac}))^*$ $flimnut^* MAC$	k_{mmac}^*	vitesse maximale de phot.	.0062		h^{-1}
		α_{mac}	pente initiale de la courbe P/I	.000078		$h^{-1} (\mu E.m^{-2} s^{-1})^{-1}$
facteur de limitation par les nutriments	avec $flimnut = M(PO_4, K_{pp})$ or $M(NO_3 + NH_4, K_{pn})$	K_{pp}	cte de 1/2 sat. pour le P	5		$\mu g P l^{-1}$
		K_{pn}	cte de 1/2 sat. pour le N	10		$\mu g N l^{-1}$
respiration	$resp_{mac}^* MAC$	$resp_{mac}^*$	taux de respiration	.00125		h^{-1}
auto-ombrage	$I = I^f \exp(-(\epsilon_{tam} + \epsilon_a)z)$	ϵ_{tam}	extinction par auto-ombrage	56		m^{-1}
arrachage	$(parr^* MAC^2) * (a + bV^2) * MAC$ avec $V =$ vitesse (cm/s)	$parr$	potentiel d'arrachage	.000004		h^{-1}
		a	coef	.0285		h^{-1}
		b	coef	.0000625		$h^{-1}(cm/s)^2$
dépendance à la température	$p(T) = p(T_{opt}).\exp(-(T-T_{opt})^2 / dti^2)$	T_{opt}	température optimale	20		$^{\circ}C$
		dti	gamme de température optimale	16		$^{\circ}C$
Dynamique du périphyton						
même cinétique que pour les compartiments planctoniques sauf :		k_{max}^*	vitesse maximale de phot.	.043		h^{-1}
		K_{pp}	cte de 1/2 sat. pour le P	8		$\mu g P l^{-1}$
		K_{pn}	cte de 1/2 sat. pour le N	114		$\mu g N l^{-1}$
Dynamique du zooplancton						
				rotifères	microcrust.	
croissance (zoogwth)	$\mu_{zox}.M(PHY-PHY_o), KPHY).ZOO$	μ_{zox}	vitesse max. de croissance		0.02*	h^{-1}
		$KPHY$	cte de 1/2 sat		0.4	$mg C l^{-1}$
		PHY_o	seuil de conc en phyto.		0.1	$mg C l^{-1}$
broutage	$grmx.M((PHY-PHY_o) KPHY).ZOO$	$grmx$	vitesse max de broutage		0.035*	h^{-1}
mortalité	$kdz.ZOO$	kdz	taux de mortalité		0.001*	h^{-1}
dépendance à la température	$p(T) = p(T_{opt}).\exp(-(T-T_{opt})^2 / dti^2)$	T_{opt}	température optimale		22	$^{\circ}C$
		dti	gamme de température optimale		12	$^{\circ}C$
Filtration par les dreissènes						
				Dreissenes		
filtration		f_{max}	taux de filtration	0.01*		$m^3 gDW^{-1}h^{-1}$
dépendance à la température	$p(T) = p(T_{opt}).\exp(-(T-T_{opt})^2 / dti^2)$	T_{opt}	température optimale	25		$^{\circ}C$
		dti	gamme de température opt.	8		$^{\circ}C$

3. Les nutriments

Les variations amont-aval des concentrations en nutriment (N, P, Si) sont la résultante des lessivages des sols et des roches (apports diffus), des apports par les effluents domestiques et industriels (apports ponctuels), et des transformations, circulations et élimination dans le réseau hydrographique : ces différents éléments interviennent donc dans le milieu dans certains rapports, variables dans l'espace et le temps. Les rapports moyens de la biomasse végétale, connus sous le nom de rapports caractéristiques de Redfield (1958), présentent une certaine constance qui reflète les proportions dans lesquelles seront prélevés ces éléments : C :N :P égal à 106 :16 :1 en mole établit le besoin des végétaux en azote et en phosphore. Pour le besoin en silice, il faut considérer le rapport molaire Si :C égal à 0.4 (Conley & Kilham, 1989).

En valeur massique ces rapports sont les suivants (g g^{-1}):

$$\text{C :P} = 40.2, \quad \text{N/P} = 7.2, \quad \text{Si :C} = 0.98$$

Le phénomène de limitation est appréhendé par la comparaison de ces rapports avec ceux que l'on trouve dans le milieu.

Dans le bassin de la Seine, l'azote n'est pas un élément limitant de la croissance végétale, car dès les têtes de bassin, cet élément, en raison de l'activité agricole intense du bassin, est largement excédentaire par rapport au phosphore et à la silice (Billen *et al.* 1998 ; Garnier *et al.*, 1998). Ceci est confirmé par la valeur de la constante de demi-saturation de la cinétique de Michaelis-Menten d'incorporation de l'azote, égale à 0.014 mgN l^{-1} , valeur bien inférieure aux concentrations mesurées dans la quasi-totalité des eaux de rivières du bassin.

Seuls le phosphore et la silice seront analysés ici comme facteur de contrôle de la végétation, la problématique « azote » étant largement détaillée sous un autre angle dans Gomez *et al.* (2002)

3.1. le phosphore

Les études que nous avons menées sur l'eutrophisation de 1989 à 1996 ont permis, par la modélisation, de montrer que la réduction du développement algal et l'amélioration de l'oxygénation nécessitait un traitement drastique du phosphore en station d'épuration, y compris dans les produits lessiviels. Au cours de cette nouvelle phase du programme 1998-2001, il apparaissait nécessaire que les modèles soient à nouveau explorés pour les situations les plus récentes, en tenant compte des nouvelles informations disponibles sur les apports ponctuels et diffus de phosphore, dans des contextes hydro-climatiques différents (années 1999, 2000 et 2001 pluvieuses).

Les apports ponctuels, tels qu'ils nous ont été fournis par l'Agence de l'Eau Seine Normandie pour les années 1991, 1996 et 1999 montrent une diminution claire. C'est ainsi que nous les prenons en compte dans les modèles. Dans une perspective de diminution des apports ponctuels en phosphore, il apparaît évidemment important de mieux prendre en compte les apports diffus, qui -si l'on se réfère à l'accroissement de l'utilisation des fertilisants agricoles (Gomez *et al.*, 2002)- augmentent donc en proportion.

Les apports de phosphore par l'agriculture empruntent des voies complexes desquelles il faut quantifier la fraction réellement apportée aux rivières. Dans les bassins agricoles, l'érosion des sols est évidemment une source importante des apports diffus en phosphore. Les apports de phosphore dans les bassins dominés par l'élevage doivent être aussi pris en compte.

3.1.1. Flux de phosphore dans le bassin de la Marne

L'augmentation des flux de phosphore en fonction de la taille du bassin versant (Figure 12), s'accompagne également d'un accroissement des flux spécifiques (Tableau 6).

A l'exutoire de la Marne (St Maurice), le flux de phosphore pour 2001 est d'environ 580 tP an^{-1} avec une proportion de phosphore particulaire (PP) équivalente à celle du phosphore dissous (PD). A l'exutoire du Grand Morin, le flux de phosphore est estimé à 43 tP an^{-1} avec une proportion de phosphore dissous plus importante que de phosphore particulaire. Enfin sur la Blaise où nous ne disposons à ce jour que de données 1999-2000, le flux de phosphore est estimé à 19 tP an^{-1} avec,

comme pour le Grand Morin, une proportion de phosphore dissous plus importante que de phosphore particulaire.

En comparaison les flux de phosphore à Poses sont de 8200 tP an⁻¹ (40 % sous forme dissoute), avec un flux rejeté par les effluents de la station d'épuration d'Achères de l'ordre de 2500 tP an⁻¹ pour l'année 2001 (dont 90% sous forme dissoute).

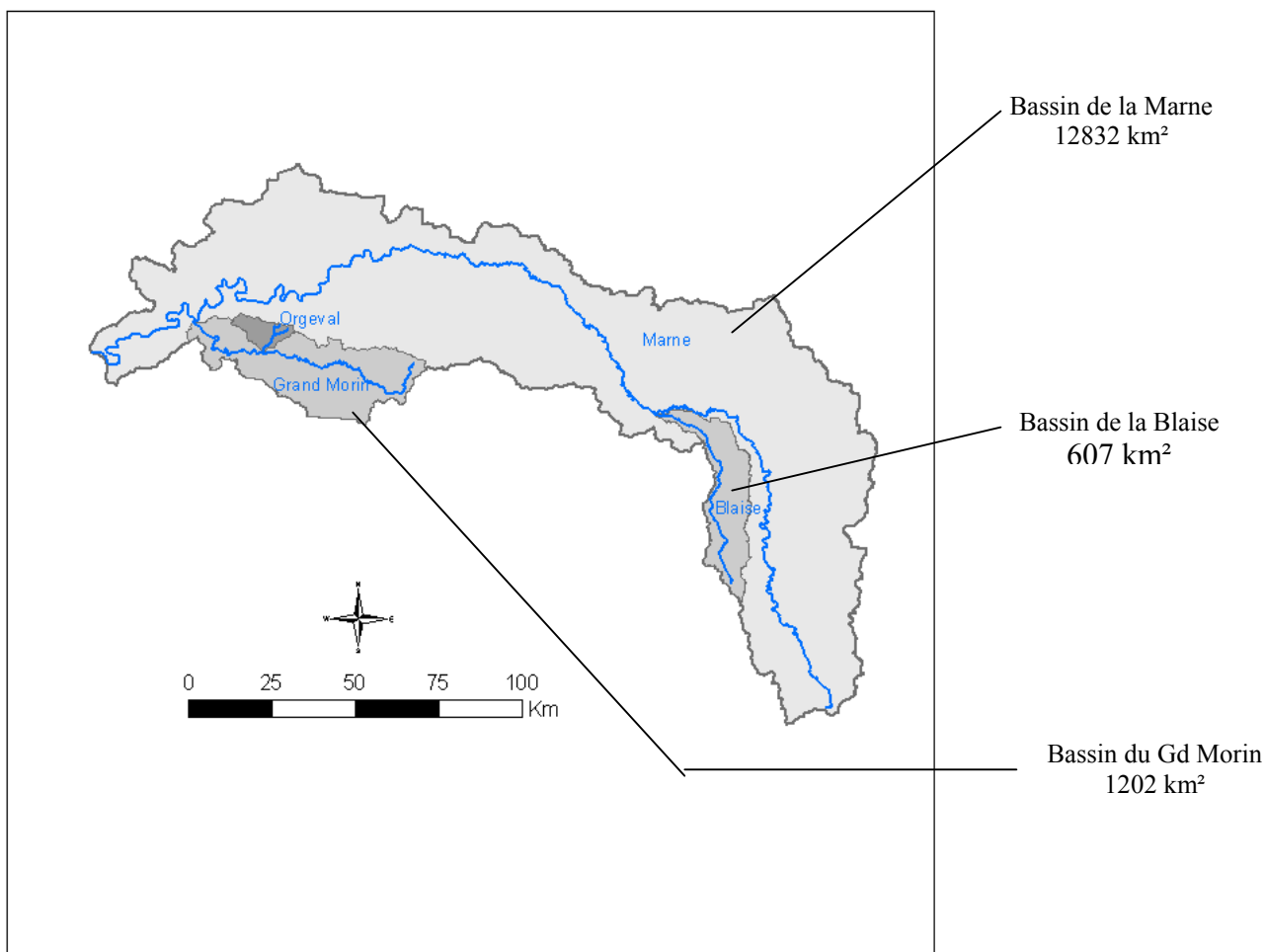


Figure 12 : Domaine d'étude des flux de phosphore: La Marne, le Grand Morin et La Blaise.

Tableau 6. Bilan observé des flux annuels absolus et spécifiques de phosphore, exportés de divers sous bassins de la Seine.

	Blaise	Grand Morin	Marne	Seine à Poses
surface BV, km²	607	1202	12832	65000
population				
Flux de P dissous (tP an⁻¹)	14	26	315	4630
Flux de P particulaire (tP an⁻¹)	5	17	264	3570
total (tP an⁻¹)	19	43	579	8200
densité population (hab km⁻²)	30	130	160	240
Flux de P dissous (kgP km² an⁻¹)	23	22	24	71
Flux de P part. (kgP km² an⁻¹)	8	14	21	55
total (kgP km² an⁻¹)	31	36	45	126

3.1.2. Bilan du phosphore agricole dans le bassin de la Marne et dans les sous-bassins du Grand Morin et de la Blaise

Le bilan du phosphore agricole a d'abord été réalisé à l'échelle du bassin de la Marne, précisément dominé par des activités agricoles. Au sein de ce bassin, ces bilans ont été établis sur le bassin du Grand Morin (1202 km²) dominé par les grandes cultures et sur le bassin de la Blaise (607 km²) tourné plutôt vers l'élevage.

Ces bilans du phosphore agricole ont été réalisés à partir des données départementales dans un premier temps, du dernier Recensement Général Agricole dont l'analyse statistique concerne l'année 2000. Les Chambres d'Agriculture ont été contactées pour connaître les conseils en fumure phosphatées et les comparer avec les chiffres de livraisons d'engrais fournis par l'UNIFA (Union des Industries de la Fertilisation). A partir du SIG du PIREN-Seine, la répartition des surfaces de départements dans chaque bassin étudié a été établie.

Les différents flux de P agricole ont été conceptualisés en considérant les apports (apports atmosphériques, apports par les engrais, apports par les restitutions *-effluents d'élevage + résidus de culture-*) et les exportations (industrie agro-alimentaire, nourriture du bétail, retour au champ sous forme de résidu de culture), (Figures 13).

Les apports atmosphériques ont été déterminés à partir d'analyses hebdomadaires des orthophosphates des eaux pluviales en 2001, sur deux sites d'échantillonnage dans le bassin de la Marne (Lac de Der et Coulommiers) et un troisième placé à Paris, considéré comme l'exutoire du bassin de la Marne.

Les apports d'engrais phosphatés ont été évalués sur la base des superficies des différentes cultures du bassin, et des valeurs moyennes de rendement et de fertilisation issues des enquêtes RGA. Cette fertilisation, rapportée à la superficie en ha de SAU est comprise entre des valeurs minimales dans le département de la Haute-Marne (12.5 kgP ha⁻¹ an⁻¹) et maximales dans le département de la Marne (28.5 kgP ha⁻¹ an⁻¹).

Les restitutions du phosphore par les effluents d'élevage sont estimées sur la base des données de cheptel du RGA multipliées par un flux annuel de P généré par tête.

L'exportation de phosphore pour un type de culture est obtenue en multipliant le rendement de culture, la surface cultivée et l'exportation moyenne de phosphore (Morel, 1996 ; Soltner, 1985 ; note technique 2000 de la Chambre d'Agriculture de l'Oise). Les restitutions au sols par les résidus de certaines cultures sont prises en compte dans le bilan d'exportation. Les valeurs minimales sont obtenues dans le département de la Haute-Marne (24.5 kgP ha⁻¹ an⁻¹) et maximales dans les départements de la Marne et de l'Aisne (35 kgP ha⁻¹ an⁻¹).

Sur le bassin de la Marne, la différence des apports (atmosphériques, 470 tP an⁻¹, engrais 17 000 tP an⁻¹ et restitution, 14 000 tP an⁻¹) et des exportations par les cultures (24 300 tP an⁻¹) apparaît positive. Le surplus est égal à 6870 tP an⁻¹ ce qui représente 9 kgP haSAU⁻¹ an⁻¹, ce qui traduirait un enrichissement significatif du sol en P. Les calculs ne montrent pas de surplus sur le bassin du Grand Morin, ce qui tendrait à montrer une bonne pratique de fertilisation pour l'année 2000. Sur le bassin de la Blaise, un surplus de P agricole est estimé à 338 tonnes pour l'année 2000, soit 11 kgP haSAU⁻¹ an⁻¹.

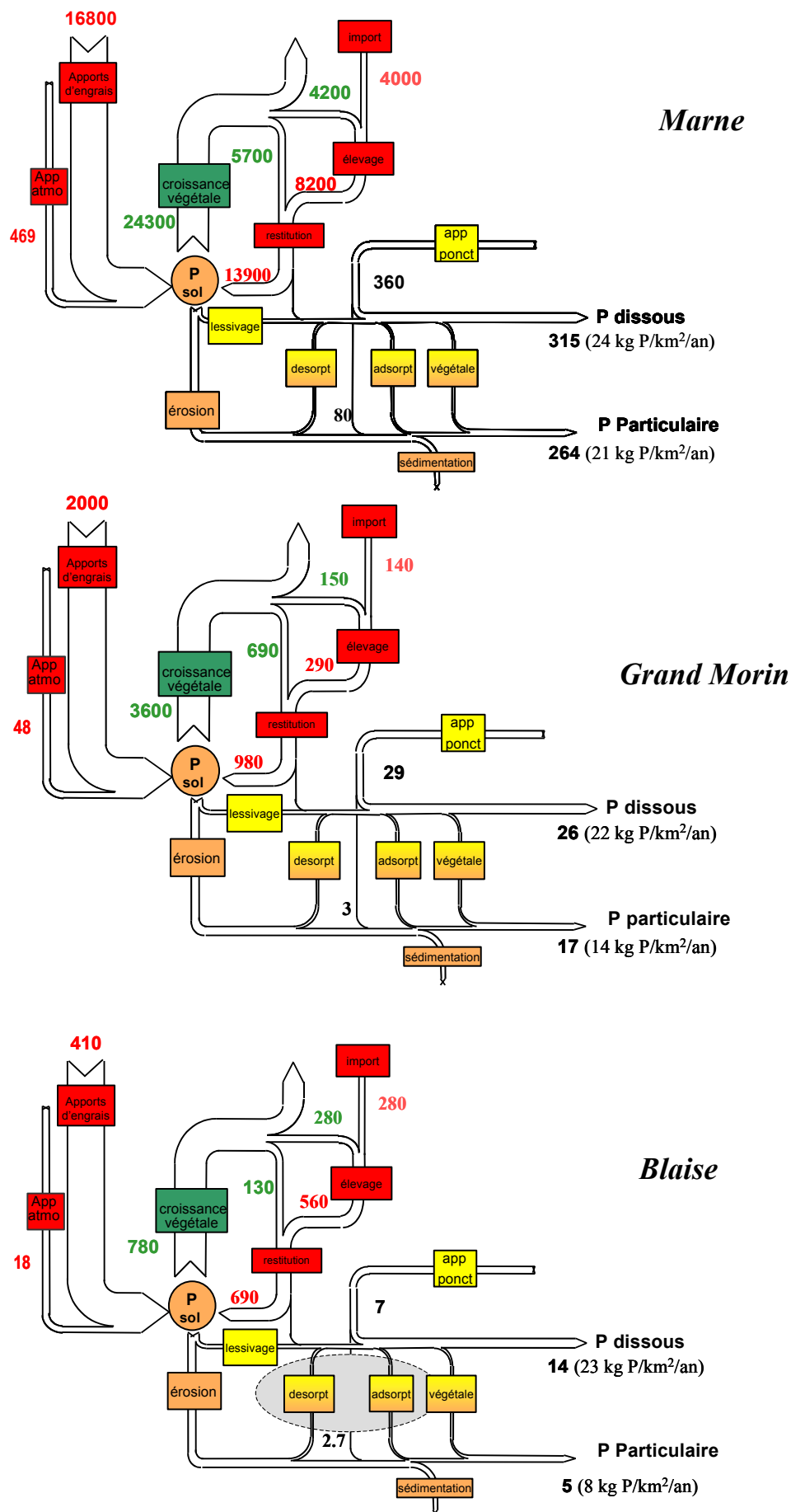
S'il est difficile d'évaluer l'intervalle de confiance des chiffres avancés, il n'en reste pas moins que les différents cas montrent des différences notables. Ainsi, la proportion des apports ponctuels est bien plus élevée dans les bassins de la Marne et du Grand Morin, à plus forte densité de population, que dans celui de la Blaise (62 et 67 % respectivement pour la Marne et le Grand Morin contre 37 % pour la Blaise). On montre ainsi un apport de phosphore par les sols variant de 33 à 63 % des flux annuels aux exutoires. Il apparaît toutefois que le bassin agricole de la Blaise apporte essentiellement le phosphore sous forme dissoute (environ 80 %), alors que dans le cas Grand Morin et la Marne cette proportion est beaucoup plus faible (de l'ordre de 10 %).

On peut donc penser que dans les bassins dominés par les cultures, le phosphore provient de l'érosion des sols, adsorbés sur les particules, alors que dans les bassins d'élevage le phosphore est surtout dominé par celui du lessivage des sols et des effluents d'élevage, avec une fraction dissoute importante comparable à celle des effluents domestiques. Sans exclure la précédente, une autre

hypothèse est la remobilisation du phosphore particulaire sous forme dissoute par désorption entre la phase solide et liquide des flux. Ces hypothèses constituent une base actuelle des recherches.

Figure 13. Bilan du phosphore agricole dans les bassins de la Marne, du Grand Morin et de la Blaise (de haut en bas).

App atmo : apports atmosphériques ; *app ponct* : apports ponctuels ; *désorpt* : désorption ; *adsorpt* : adsorption ; *végétale* : incorporation par la végétation aquatique (phytoplancton par ex.)



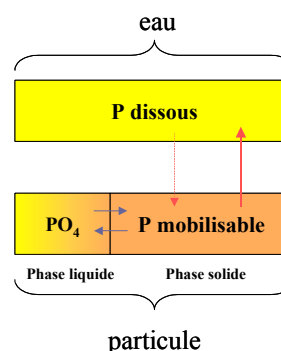
3.1.3. Mobilité du phosphore dans le bassin de la Marne

Peu d'attention a été, enfin, portée à la mobilité potentielle du phosphore, qui est un concept relativement nouveau, surtout pour le phosphore provenant de l'érosion des sols agricoles. Longtemps considéré comme non bio-disponible (Haygarth & Stephen, 1999), nous avons cherché à déterminer la fraction mobile des flux de phosphore transportés par les cours d'eau, contribuant à un réapprovisionnement de la fraction dissoute, donc disponible pour les végétaux.

Des échanges s'effectuent constamment entre les deux formes du phosphore, dissoute et particulaire : dans une particule s'installe en effet un équilibre dynamique entre le P de la phase liquide et de la phase solide (Figure 14). La particule peut se comporter comme un piège à phosphore dissous ou au contraire en devenir une source. Nous avons caractérisé et quantifié ce flux de phosphore inorganique par la méthode de la dilution isotopique à partir d'un traceur marqué au ^{32}P , empruntée à l'agronomie (Fardeau & Jappe, 1982; Fardeau *et al.*, 1991; Fardeau, 1993) pour étudier la mobilité du P dans les sols cultivés.

Figure 14. Base conceptuelle de la méthode de dilution isotopique.

Elle conduit à quantifier le P échangé en fonction du temps ($\text{g P kg}^{-1} \text{ t}^{-1}$). Arbitrairement, elle permet de calculer par exemple le P échangé en 1 mois ($\text{g P kg}^{-1} \text{ mois}^{-1}$), durée correspondant approximativement, à la fois au temps de séjour des particules dans la rivière et à la durée d'un bloom phytoplanktonique, à bas débit d'étiage.



La mobilité du P particulaire a été étudiée au cours de l'année 2001, aux exutoires des bassins de la Marne et du Grand Morin par la mise en place de trappes à matière en suspension. A l'exutoire du Grand Morin, les teneurs d'étiage sont de 0.9 gP kg^{-1} avec 30 % de P mobilisable en 1 mois (Figure 15). La teneur en phosphore s'accroît à l'exutoire de la Marne (St Maurice) où les teneurs en PP sont de l'ordre de 1.3 gP kg^{-1} avec une fraction mobilisable de 40 % en 1 mois. Par comparaison à Poses, les particules piégées présentent une teneur moyenne de 3.3 gP kg^{-1} (données d'étiage en 1999), et la fraction mobilisable en 1 mois est de 32 % (Figure 15).

Parallèlement à l'augmentation des flux spécifiques prenant en compte l'aval du bassin de la Seine, les teneurs en phosphore des particules augmentent également. La fraction de phosphore échangeable en 1 mois représente de 30 à 40 % du PP, et peut donc être une source non négligeable de phosphore, susceptible d'être directement assimilée par les végétaux aquatiques. Il est important de noter ici, que cette méthode qui ne tient compte que de la fraction inorganique du phosphore, sous-estime la quantité de phosphore bio-disponible. La méthode de dilution isotopique ne prend pas en compte la minéralisation du phosphore organique, que l'on sait cependant rapide.

Ces résultats montrent pour la première fois, l'importance des apports de phosphore par le bassin versant. Puisque la réduction de l'eutrophisation apparaît particulièrement contraignante par une seule réduction des apports ponctuels, nos résultats conduisent à orienter la réflexion vers la réduction des apports diffus, d'autant plus que la fraction mobilisable est plus importante que ce qui avait toujours été supposé.

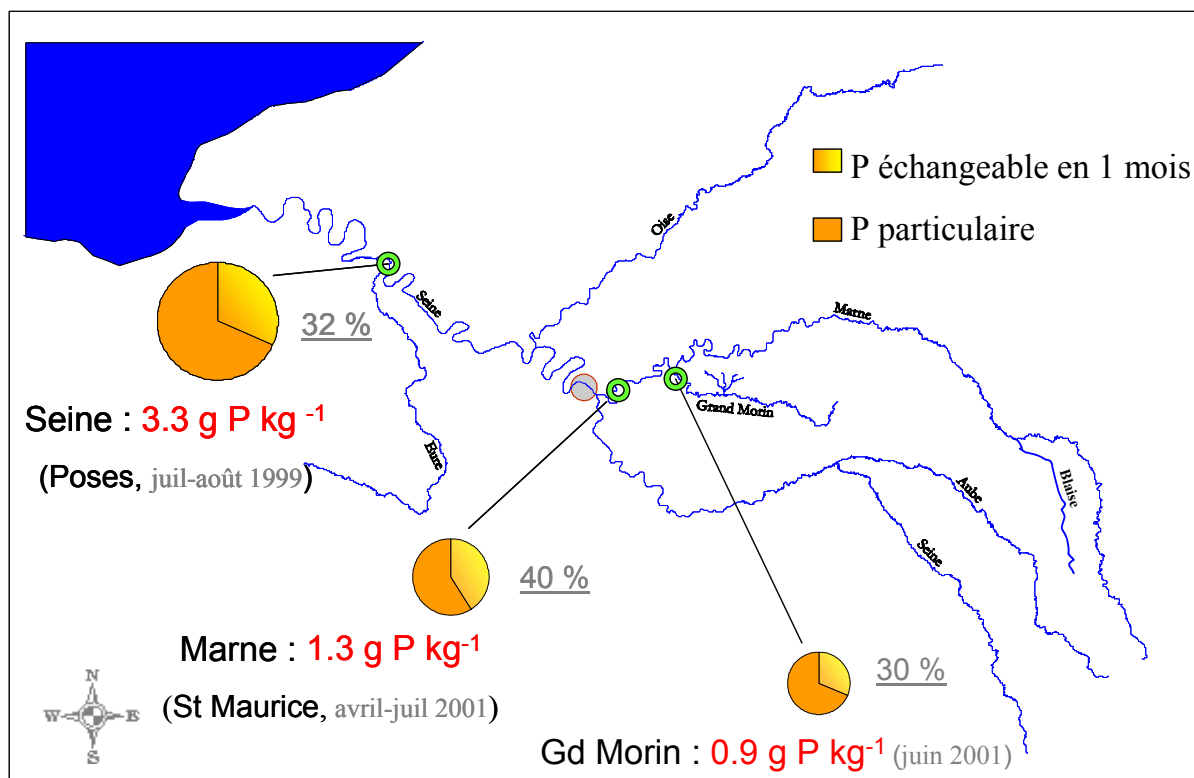


Figure 15. Contenu moyen en phosphore des particules, à l'exutoire de bassins emboîtés de taille croissante et valeur de la fraction mobilisable en un mois.

3.2. La silice

Il apparaît qu'aux concentrations en phosphore rencontrées dans la Seine, la silice pouvait devenir limitante dans le réseau hydrographique aux moments des blooms printaniers de diatomées. Comme les diatomées ont tendance à sédimenter et que par ailleurs la redissolution de la silice est relativement lente, il se produit donc une immobilisation de la silice dans les réseaux hydrographiques, encore plus grande quand les rivières sont aménagées de réservoirs (Conley *et al.*, 1993; Humborg *et al.*, 1997). Nous avons en outre montré que les variations des rapports Si/P dans les réseaux hydrographiques affectent l'eutrophisation côtière (Billen & Garnier, 1997). Enfin, les travaux récents montrent que la silice biogénique des milieux aquatiques pourraient avoir une origine semi-aquatique ou même terrestre par l'intermédiaire de plantes supérieures qui utilisent la silice pour rigidifier leur squelette ; cette forme biogénique de la silice est connue sous le terme de phytolithes. C'est dans ce contexte qu'il nous a semblé important de progresser encore dans la connaissance des facteurs de contrôle de l'eutrophisation en approfondissant notre connaissance des formes et de la dynamique de la silice.

La silice biogénique est déterminée par une extraction à la soude chaude (puis neutralisation à l'acide) sur des matières en suspension (environ 100 mg recueilli par centrifugation d'environ 10 litres d'eau). L'extrait est dosé par la méthode classique de la silice dissoute (Rodier, 1984), mais en fonction du temps (environ toutes les 30 mn pendant 5-6 heures). La réalisation d'un plateau indique que la silice restante est moins soluble. L'intersection de cette droite avec l'ordonnée à l'origine est la fraction de la silice rapidement dissoute que l'on considère être la silice biogénique (Ragueneau & Tréguer, 1994), (Figure 16).

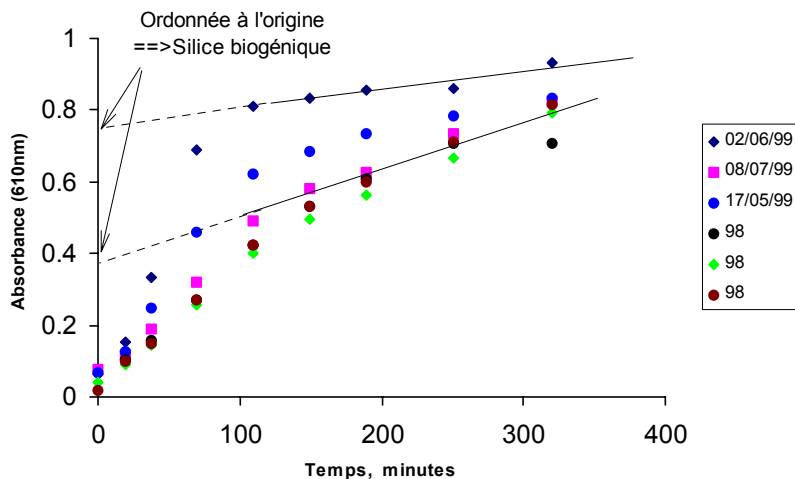


Figure 16. Cinétique en fonction du temps de la dissolution de la silice.

Les variations de silice biogénique analysées au cours des 3 années consécutives à St Maurice (d'avril-mai à octobre 1999, 2000 et 2001), montrent des différences interannuelles importantes (Tableau 6). Les valeurs sont relativement basses par rapport aux résultats de la littérature (Admiral *et al.*, 1990).

Tableau 6. Caractéristiques moyennes pour les périodes printanières et estivales des 3 années de la dynamique de la silice : DSi, silice dissoute ; PHY : biomasse phytoplanctonique estimées par la somme de la chlorophylle *a* et des phéopigments ; BSi, silice biogénique ; MES, matière en suspension.

	1999	2000	2001
Débats moyens, $m^3 s^{-1}$	70	90	120
DSi, $mg Si l^{-1}$	1.7	2.8	1.2
PHY, $\mu g Chla_{tot} l^{-1}$	12.9	6.8	25
BSi, $\mu g Si l^{-1}$	24.5	62.4	260
MES, $mg l^{-1}$	21.5	26.3	20.2

Parallèlement à l'augmentation des débits, il apparaît une augmentation spectaculaire de la silice biogénique, qui correspond à une augmentation du contenu des MES en silice, puisque les concentrations moyennes en MES sont relativement stables (Tableau 6) ; en effet, par rapport à 1999, le contenu des MES en silice biogénique est supérieur d'un facteur 10 en 2001. Le contenu minimal en silice biogénique des particules peut être évalué à $1.5 mgBSi gMES^{-1}$, quelque soit la concentration en MES (Figure 17).

La concentration en silice dissoute dépend du prélèvement par les diatomées : elle est en moyenne plus élevée en 2000, car la biomasse phytoplanctonique moyenne est faible et ne dépasse pas $28 \mu g chla_{tot} l^{-1}$ pendant toute la période étudiée (Tableau 6). La concentration en silice dissoute est en revanche la plus faible en 2001, un bloom phytoplanctonique d'amplitude relativement importante ayant eu lieu début juin ($193 \mu g chla_{tot} l^{-1}$).

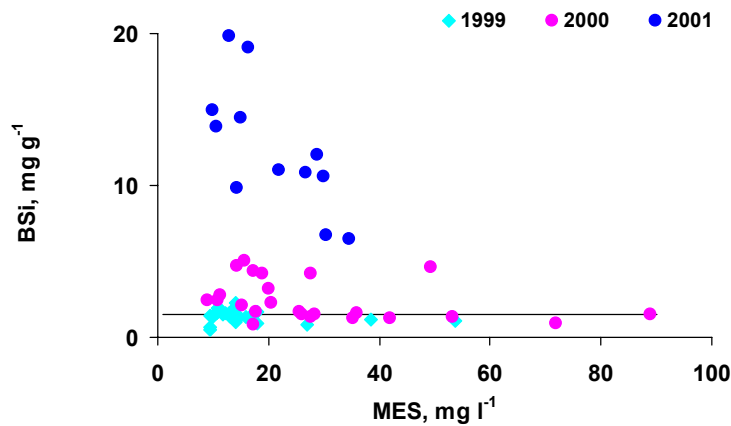


Figure 17. Relation entre le contenu en silice biogénique des MES (mg g^{-1}) et les concentrations en MES (mg l^{-1}) pour les 3 années (1999, 2000, 2001).

En considérant que les diatomées incorporent la silice dans un rapport Si:C (g g^{-1}) égal à 1, la dispersion des valeurs autour de la droite Si :C=1, tend à montrer que la biomasse algale de la colonne d'eau n'est peut-être pas liée aux diatomées planctoniques quand les points expérimentaux se situent au dessous de la droite, et qu'il intervient une source supplémentaire de silice biogénique quand les points expérimentaux se situent au dessus de la droite (Figure 18).

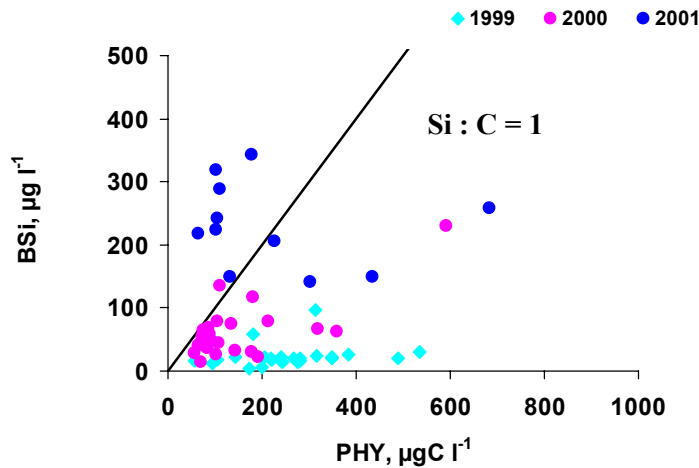


Figure 18. Relation entre les concentrations en silice biogénique et les valeurs de biomasses phytoplanctoniques (estimées à partir d'un rapport C :Chla = 35) pour les 3 années (1999, 2000, 2001).

Les deux périodes de blooms observées en 1999 et 2000 ont été analysées séparément en parallèle avec les formes dissoute et biogénique de la silice (Figure 19). La diminution de la silice dissoute quand la concentration en chlorophylle s'accroît dans la colonne d'eau montre bien qu'il y a un prélèvement de silice par des diatomées planctoniques. Cette représentation montre également que cette silice dissoute se retrouve bien sous forme de silice biogénique (c'est-à-dire de biomasse phytoplanctonique), mais il n'y a pas conservativité (Figure 19) : une faible partie de la silice dissoute est en effet retrouvée sous forme de silice biogénique (de 2 à 5 % environ, cf. Figure 19), ce qui conduit à penser que la rétention de silice dans le réseau hydrographique (sédimentation des diatomées

planctoniques ou prélèvement par le phytopbenthos ou périphyton, fixés) est relativement importante pendant la période d'activité biologique.

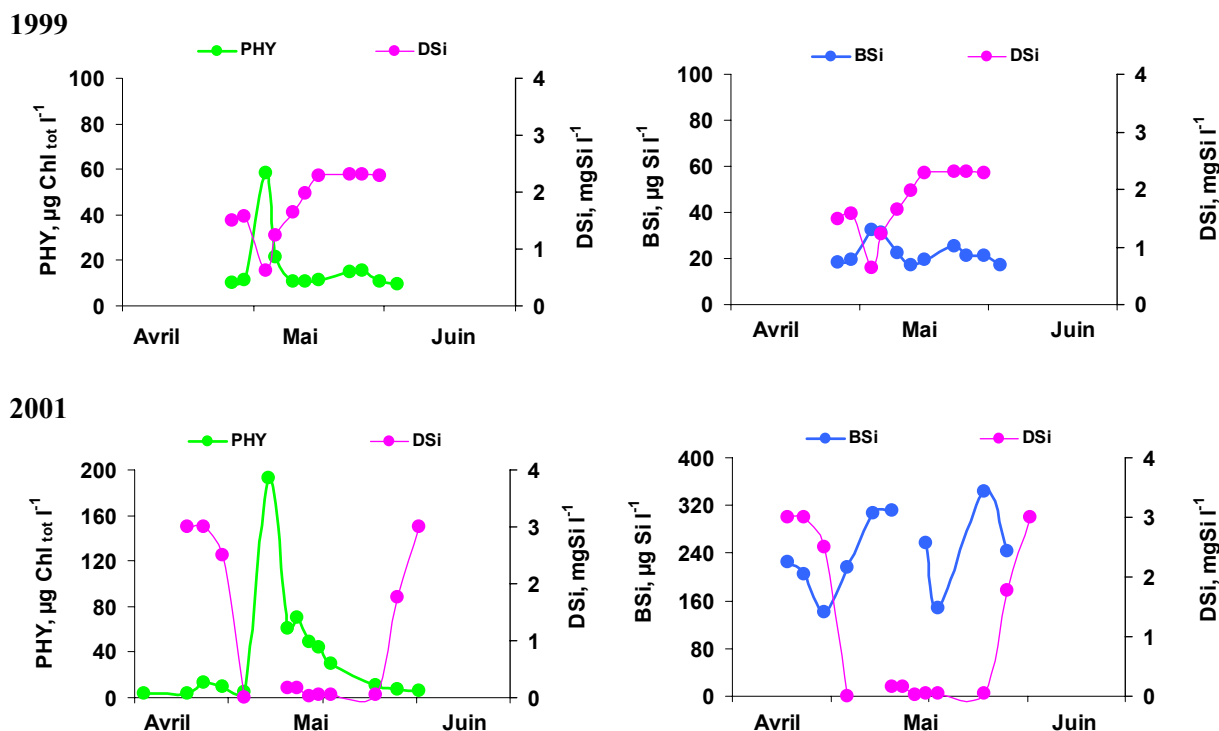


Figure 19. Variations de la silice dissoute (DSi) et biogénique (BSi) au cours des blooms phytoplanctonique de 1999 et 2001.

L'analyse de périodes de pointe de débit au cours de la période d'étude permet de montrer qu'un accroissement du débit contribue à la remise en circulation de la silice biogénique (Figure 20), même si les concentrations en silice biogénique n'interviennent pas dans un rapport constant avec les débits. Les tendances observées au cours des pointes de débit de printemps se reproduisent également lors des pointes de débit d'été (Figure 20).

Bien que l'on doive considérer ces résultats comme encore exploratoires, tant que l'on n'aura pas confirmé la faible teneur en silice biogénique dans la colonne d'eau en explorant toutes les facettes de la méthode, il n'en reste pas moins que l'intérêt de mettre en œuvre cette mesure est fondamental, si l'on veut comprendre la dynamique phytoplanctonique, non seulement en rivière mais jusqu'à la zone côtière.

Il apparaît en effet que le cycle de la silice, *a priori* beaucoup plus simple, que celui de l'azote et du phosphore – la silice ne présente en effet qu'un seul état d'oxydation et ne compte que deux formes, la silice dissoute et biogénique, et n'intervient en outre dans les milieux aquatiques que par son origine diffuse – est en fait beaucoup plus complexe (Figure 21). Jusqu'à présent, on considérait que la silice n'entrait dans le réseau hydrographique que par le lessivage des roches. Les mesures de silice biogénique font apparaître un apport diffus particulière, que les débats actuels attribuent à la végétation supérieures (phytolithes). La silice dissoute alimente par ailleurs le compartiment particulière biogénique de la colonne d'eau par le prélèvement des diatomées planctoniques. Alourdis par leur frustule, les diatomées planctoniques sédimentent et immobilisent ainsi la silice dans le réseau hydrographique. Les diatomées benthiques sont par ailleurs susceptibles d'immobiliser la silice dans les têtes de bassins. La silice est remise en circulation par dissolution (silice dissoute), mais aussi par re-suspension lors des accroissements de débits (Figure 21).

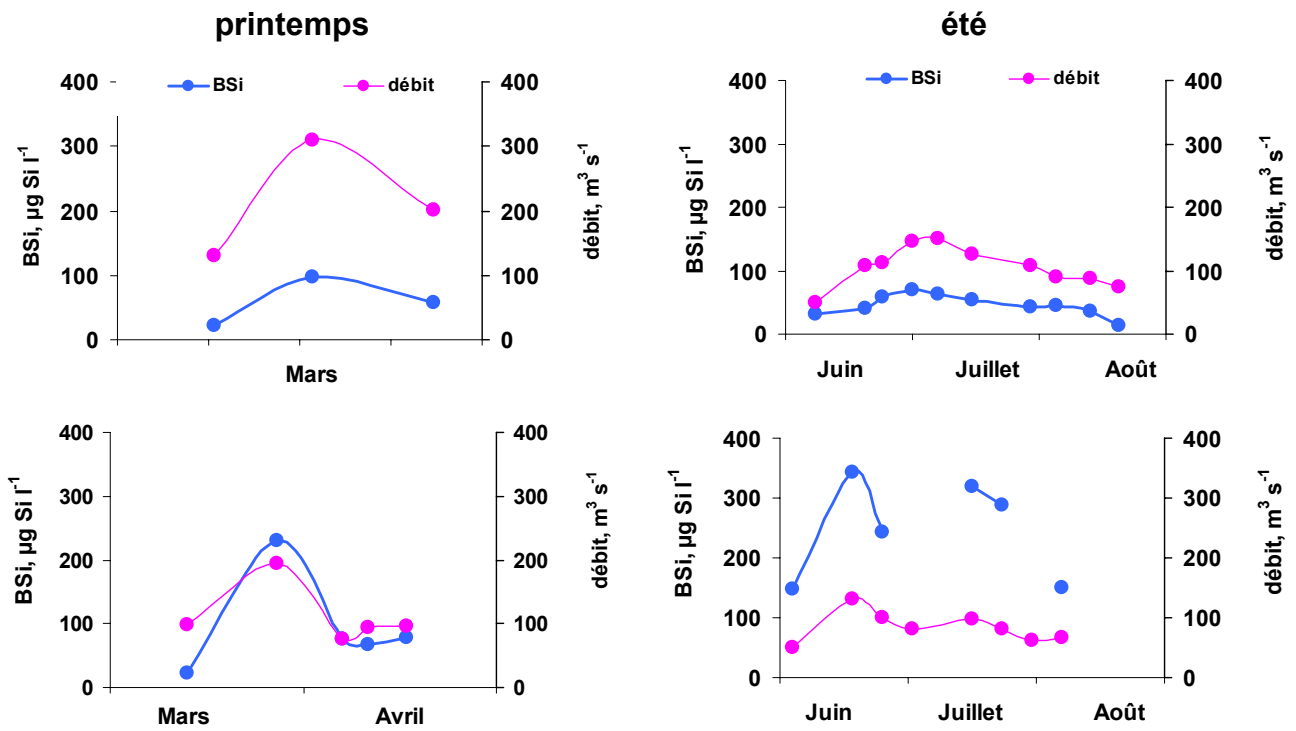


Figure 20. Variations de la silice biogénique (BSi) au cours de pointes de débits durant le printemps et l'été en 1999, 2000 et 2001.

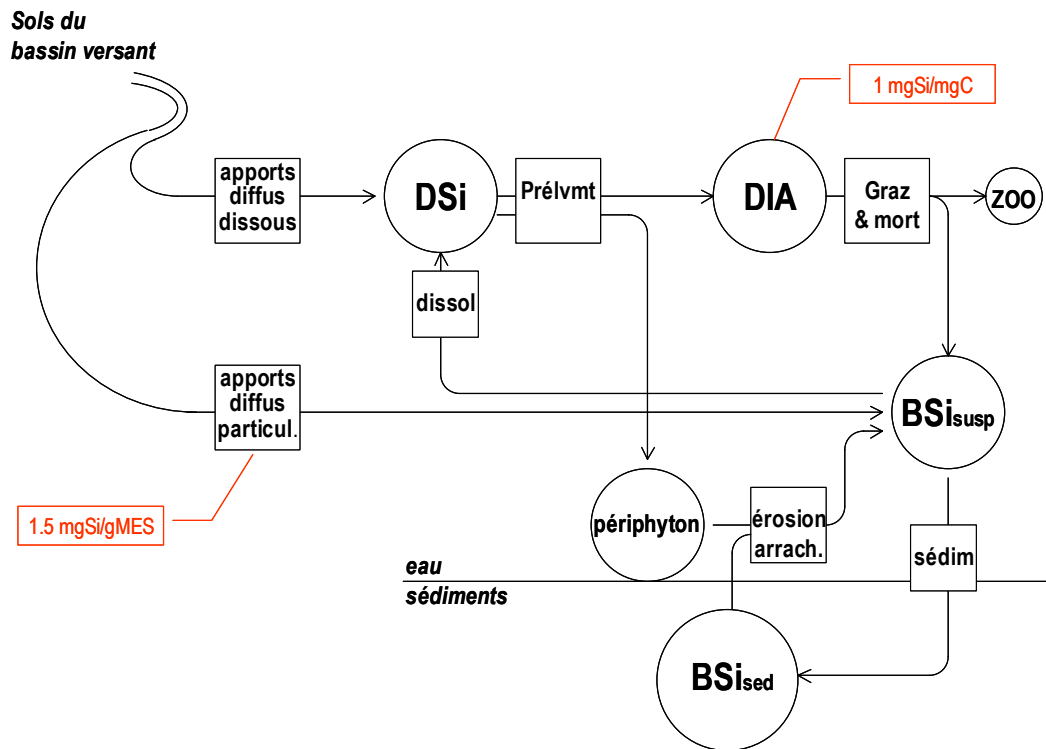


Figure 21. Schéma conceptuel du cycle de la silice dans le réseau hydrographique.

4. Modélisation

4.1. Développement des végétaux dans les têtes de bassin

4.1.1. Les macrophytes

Les peuplements de macrophytes sont une composante à part entière de la biologie des petits cours d'eau amont. Ils représentent un habitat indispensable et une source de nourriture significative pour de nombreuses espèces animales et concourent ainsi au maintien de la biodiversité aquatique. Exceptionnellement toutefois, leur prolifération excessive peut aboutir à des gênes esthétiques ou hydrauliques. Le point de vue adopté ici est de nature biogéochimique. La question posée est relative au rôle exercé par les peuplements de macrophytes en tête de bassin dans les flux de matière qui caractérisent le fonctionnement des rivières à l'échelle du bassin versant. Nous envisagerons ici un aspects de ce rôle biogéochimique des macrophytes: leur effet sur les flux de .phosphore.

4.1.1.1. Effet sur les flux de phosphore

La croissance des macrophytes, d'avril à juillet, aboutit à séquestrer sous forme de biomasse, une certaine quantité de nutriments, réduisant ainsi la charge transférée plus en aval. De ce point de vue, les macrophytes joueraient un rôle potentiellement bénéfique vis à vis de l'eutrophisation des cours d'eau principaux, à développement phytoplanctonique, même si la séquestration n'est évidemment que temporaire, la biomasse macrophytique étant relarguée lors de son déclin automnal. Pour évaluer l'importance quantitative de cet effet, il faut comparer le stock d'éléments nutritifs accumulé sous forme de biomasse macrophytique avec les flux transférés par l'écoulement des eaux. C'est évidemment sur le phosphore, élément limitant principal contrôlant l'eutrophisation en eau douce, que portera notre analyse.

L'exportation de phosphore des bassins versants est liée d'une part à l'érosion et au lessivage des sols, et d'autre part aux apports domestiques. L'exportation de phosphore est généralement dans la gamme 5-20 kgP km⁻² an⁻¹ pour les bassins forestiers ou de prairies (Dillon & Kirchner, 1975), et peut s'élever à 20-500 kgP km⁻² an⁻¹ dans le cas des bassins occupés de terres arables (Beaulac & Reckhow, 1982). La plus grande part de cette exportation est liée à l'érosion et se fait sous forme de phosphore particulaire ; elle est donc essentiellement concentrée sur les périodes hivernales. Nous estimons donc les flux printaniers à 10 % de la valeur moyenne annuelle (Tableau 8). Les apports domestiques sont par contre beaucoup plus constants, et peuvent être estimés à partir de la densité de population (raccordée à un système de collecte des eaux usées) en tenant compte de la charge spécifique, qui est actuellement de l'ordre de 2.5 gP hab⁻¹jour⁻¹.

Le stock de phosphore accumulé dans la biomasse macrophytique peut être calculé à partir des biomasses estimées plus haut pour les cours d'eau du bassin de la Haute Marne, en tenant compte de la composition en phosphore de cette biomasse. Avec le taux de recouvrement relativement faible rencontré dans les cours d'eau d'ordre 1 à 5 du bassin de la Haute Marne (1.7 % en moyenne sur les 12.2 km² de surface de fond de rivière qui drainent ce bassin de 3240 km²), ce stock représente 0.53 TP, soit 163 gP km⁻² de bassin versant.

Ce stock s'établit durant les 3 ou 4 mois de la croissance macrophytique (avril à juillet) : il ne constitue donc qu'une fraction minime du flux de phosphore transporté, correspondant seulement à quelques jours de flux.

Ce ne serait qu'avec un pourcentage de recouvrement beaucoup plus important (cf. Tableau 8) que le stockage de phosphore dans la biomasse macrophytique pourrait affecter significativement le flux de phosphore transporté vers l'aval au printemps par les bassins d'ordre 5.

Tableau 8. Comparaison des flux de phosphore exportés en période printanière avec la séquestration de phosphore dans la biomasse macrophytique.

apports par érosion et lessivage		
forêts & prairies	2-5	gP/km ² BV/j
terres arables	5-135	
apports domestiques (2.5 gP/hab/j)		
10 hab/km ²	25	gP/km ² BV/j
50 hab/km ²	125	
stock immobilisé par les macrophytes		
observé en Haute Marne (ordre 5) 1.7 % recouvrement	163	gP/km ² BV
théorique à 10 % recouvrement	992	
max. théorique à 100 % recouvrement	9920	

4.1.1.2. Modélisation des macrophytes

Le modèle MACROFIT (cf Dufayt *et al.*, 2001) permet le calcul du développement saisonnier de la biomasse macrophytique, résultant des processus de croissance et d'arrachage, en chaque station de caractéristiques climatiques et morphologiques données, compte tenu des caractéristiques de débit et de qualité physico-chimique du cours d'eau à cette station.

En une station donnée, la version monostationnelle du modèle requiert donc la connaissance des contraintes externes. Il s'agit a) des caractéristiques morphologiques de la station : pente, largeur du lit mineur, orientation du cours d'eau et végétalisation arborescente des berges (% de linéaire occupé par les arbres et hauteur de ceux-ci) ; b) des variations saisonnières des conditions climatiques : éclaircissement, température de l'eau ; c) des variations saisonnières du débit du cours d'eau et de la qualité de l'eau (nutriments, MES, biomasse algale). Ces données peuvent être fournies par un fichier-résultats du modèle RIVERSTRAHLER (SENEQUE) appliqué au bassin versant en amont de la station considérée.

Le modèle peut aussi être intégré dans un modèle général de fonctionnement écologique (tel que RIVERSTRAHLER) pour simuler le développement macrophytique tout au long d'un axe de rivière ainsi que les conséquences de ce développement sur la qualité de l'eau. Ceci nécessite alors de renseigner les caractéristiques stationnelles tout au long du cours d'eau.

Le modèle MACROFIT, couplé au modèle RIVERSTRAHLER a été testé par son application au tronçon de Marne d'environ 120 km, situé en aval de Chaumont, entre Riaucourt et Larzicourt, pour lequel le relevé photographique aérien était complet. Les clichés ont été utilisés pour renseigner les paramètres descriptifs de la morphologie de la rivière et la végétalisation arborescente des rives. Les résultats de la simulation ont été comparés aux estimations de recouvrement obtenues à partir des clichés.

Le calcul du développement macrophytique a été exécuté pour les conditions hydrologiques et les conditions d'apports ponctuels de l'année 1995, et pour plusieurs hypothèses relatives à l'ombrage :

- (1) celles déduites de la distribution des arbres de berges, relevées km par km sur les clichés de l'été 2000, en estimant leur hauteur à 10 m.
- (2) en estimant la hauteur des arbres à 15 m.
- (3) en supposant une couverture complète des rives par des arbres de 15 m.
- (4) en supposant l'absence totale d'arbres le long des berges.

Les résultats sont représentés à la figure 23. Ils montrent la sensibilité de la réponse du modèle à l'ombrage dû aux arbres des berges.

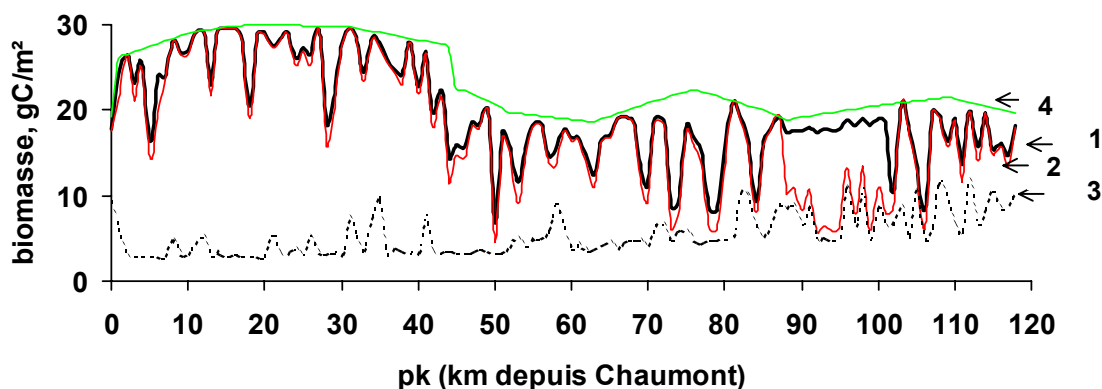


Figure 23 Simulation du développement estival (mi-août) des macrophytes sur l'axe Marne pour les conditions hydrologiques de l'année 1995, pour diverses hypothèses concernant l'ombrage dû aux arbres de berge : (1) ombrage réel observé (arbres 10m), (2) ombrage réel observé (arbres de 15m), (3) couverture complète d'arbres de berges (15m), (4) absence d'arbres de berge.

Pour mettre en évidence l'effet possible de la teneur en phosphore, d'autres simulations ont été effectuées, en réduisant d'un facteur 2.5 et 10 respectivement les concentrations en phosphore à l'exutoire du sous-bassin de la Haute-Marne. Notons que ces hypothèses n'ont rien d'irréalistes, puisqu'elles correspondent à la mise en oeuvre d'un traitement du phosphore dans les stations d'épuration de Langres et Chaumont. Les résultats, en terme de biomasse macrophytique et de concentration en phosphore, sont représentés à la figure 24. Ils montrent la très faible sensibilité du développement macrophytique à la charge en phosphore.

Il faut noter que le profil calculé de phosphore dans l'axe de la Marne n'est pas significativement modifié par la prise en compte des macrophytes, la diminution observée d'amont en aval du tronçon s'expliquant entièrement par la dilution progressive dans des eaux moins chargées.

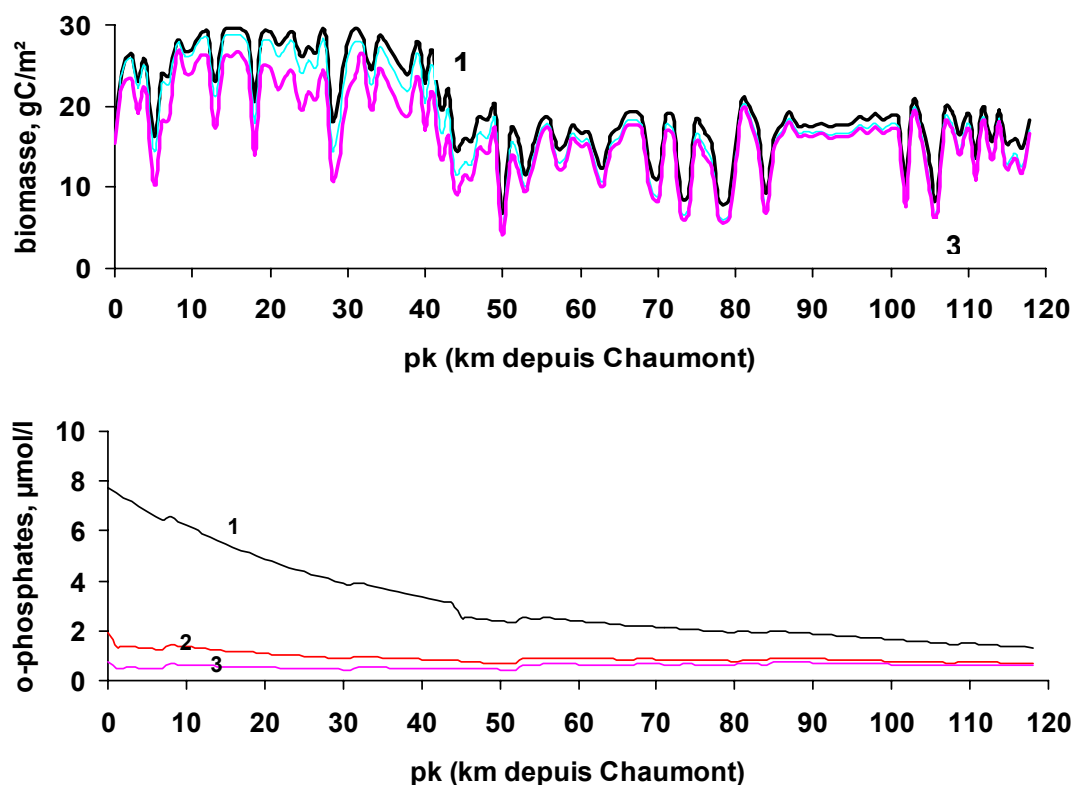


Figure 24. Simulation du développement estival (mi-août) des macrophytes sur l'axe Marne pour les conditions hydrologiques de l'année 1995, pour diverses hypothèses concernant la charge en phosphore. (1) charge correspondante à la situation effective de 1996. (2) charge ponctuelle diminuée d'un facteur 4 ; (3) charge ponctuelle diminuée d'un facteur 10.

Pour tester l'effet des conditions hydrologiques, nous avons effectué enfin une simulation en multipliant par un facteur 2.5 le débit à l'exutoire du sous-bassin de la Haute-Marne, sans autre modification des contraintes. Les résultats sont montrés à la figure 25. La réponse en terme de développement estival des macrophytes est très nette. Elle est surtout liée à la plus grande profondeur de la colonne d'eau qui résulte de cette modification des conditions d'écoulement.

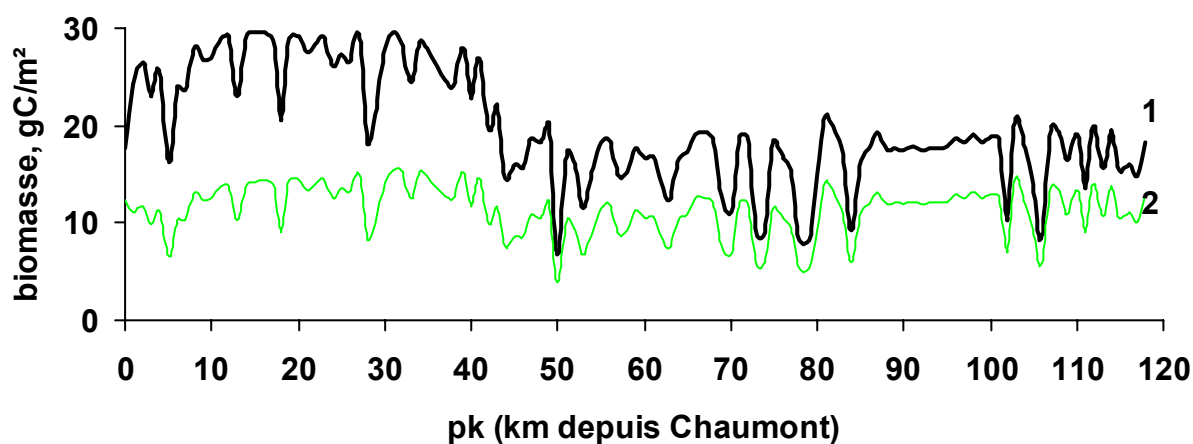


Figure 25. Simulation du développement estival (mi-août) des macrophytes sur l'axe Marne (1) pour les conditions hydrologiques de l'année 1995, et (2) pour un débit d'amont multiplié par un facteur 2.5

Dans toutes les conditions testées, le modèle fournit des estimations de biomasse estivale sensiblement plus importantes que celles déduites des observations photographiques. Le modèle considère en effet une borne inférieure à la biomasse, correspondant à 3% de recouvrement, hypothèse sans laquelle, l'ensemencement des peuplements de macrophytes n'est pas assuré à la sortie de l'hiver. Par ailleurs, le pas d'espace du modèle (1 km) conduit à un certain lissage des conditions morphologiques de la rivière, qui ne rend pas compte de la nature essentiellement 'en mosaïque' du lit des cours d'eau, comportant sur chaque tronçon kilométrique, des secteurs favorables ou défavorables au développement macrophytique, notamment en terme de profondeur de la colonne d'eau ou de nature du fond. Le modèle doit donc être vu comme fournissant une sorte de potentiel moyen de développement des macrophytes, plutôt qu'une estimation réaliste de leur biomasse.

Seule une prise en compte beaucoup plus détaillée de la morphologie locale des cours d'eau permettrait une modélisation correcte du développement macrophytique. Une telle prise en compte sort des objectifs du modèle RIVERSTRAHLER qui s'attache à définir des tendances à l'échelle de grands bassins versants. Le modèle PROSE, est sans doute plus adapté à reproduire des caractéristiques locales des cours d'eau.

4.1.1.2. Modélisation de l'effet des apports de phosphore sur les macrophytes

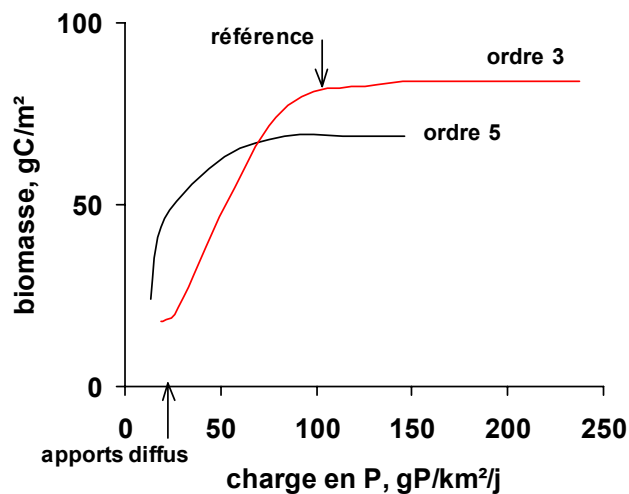
La teneur en nutriments disponibles pour la croissance des plantes peut représenter facteur de contrôle important. Dans le bassin amont de la Marne, et dans celui de la Blaise, les concentrations relativement faibles en phosphates (de l'ordre de 20 $\mu\text{gP l}^{-1}$) a priori non limitantes (cf un K_s égal à 5 $\mu\text{gP l}^{-1}$), pourraient toutefois rapidement le devenir dans le cas d'une intensification de l'épuration tertiaire par exemple. La concentration en azote, largement saturante dès les têtes de bassin, ne peut en aucun cas être à la base d'une régulation de la croissance.

Dans notre bassin de référence, les apports ponctuels domestiques de phosphore (à raison de 2.5 gP hab. $^{-1}$ j $^{-1}$) représentent un flux de 83 gP km $^{-2}$ j $^{-1}$ à l'ordre 5 et de 132 gP km $^{-2}$ j $^{-1}$ à l'ordre 3. Les apports diffus sont évalués à 15 gP km $^{-2}$ j $^{-1}$.

Afin de quantifier les conséquences d'une augmentation ou d'une diminution des phosphates disponibles, nous avons réalisé une série de simulations correspondant à différents scénarios de traitement des eaux usées urbaines, allant jusqu'à la suppression complète des apports de PO_4

domestique, ainsi qu'à un scénario de diminution d'un facteur 2 des apports diffus. Les résultats pour l'ordre 3 et l'ordre 5 du bassin de référence sont illustrés dans la figure 26.

Figure 26. Effet de l'influence de la charge en phosphore sur la biomasse estivale des macrophytes à l'ordre 3 et 5 du bassin de référence..



Ces résultats montrent, que pour un bassin relativement peu chargé en phosphore (25 hab km²), les politiques de réduction des apports ont un effet significatif, particulièrement sur les petits ordres. Il est cependant nécessaire de descendre en dessous d'une charge de 50 gP km⁻² pour limiter significativement le développement macrophytique.

4.1.2. Le périphyton

Des simulations exploratoires sur le stock de périphyton du Grand Morin (Poulin et al, 2002) ont été menées à l'aide du logiciel ProSe implémenté du module périphyton. Ce modèle simule une augmentation de la biomasse périphytique sur l'ensemble du cours d'eau modélisé (40 km) en 36 jours de simulations sans crues (Figure 27). Il apparaît aussi que la croissance des producteurs primaires benthiques est limitée par l'échange turbulent en éléments dissous à l'interface eau-périphyton. Quoiqu'il en soit, le périphyton représente un stock très important de matière organique. Ce stock croît en permanence passant de 2 tC à 3,6 tC en 36 jours de simulation sans crues.

En cas de crue «éclair» capable d'arracher tout le périphyton fixé au fond de la rivière, ce qui signifie un temps de transit de l'eau de moins d'une journée, le flux de matière organique lié au compartiment benthique pourrait atteindre 3,6 tC.j⁻¹ (Figure 27). Ce flux, caractéristique de seulement 40 km de rivière, est considérable comparé au flux des apports anthropiques en matière organique (rejets de STEP et rejets domestiques non raccordés) qui est de 130 kgC.j⁻¹. Un tel flux de matière organique pourrait engendrer de graves désoxygénations dans le système aval résultant de la dégradation de la matière organique.

En ce qui concerne les éléments nutritifs, le périphyton, en tant que support d'un biofilm bactérien, pourrait expliquer les fortes décroissances amont-aval en ammonium, observées sur le Grand Morin (cf. Poulin *et al.*, 2002). Les premiers résultats de modélisation du périphyton permettent d'évaluer un stock de matière organique non considéré auparavant. Ce stock de matière organique présent dans les têtes de bassin pourrait éventuellement expliquer de fortes désoxygénations à l'aval et sur les grands cours d'eau navigués.

Ce compartiment benthique, souvent considéré en outre comme prédominant (Teissier *et al.*, 1999) peut modifier significativement les flux de matière organique à l'aval du système.

Une étude plus approfondie de ces biofilms pourrait permettre une meilleure compréhension des décroissances en nutriments observées d'amont en aval sur le Grand Morin, qui ne sont pas correctement simulées par les modèles, quand on ne tient compte que des processus de la colonne d'eau.

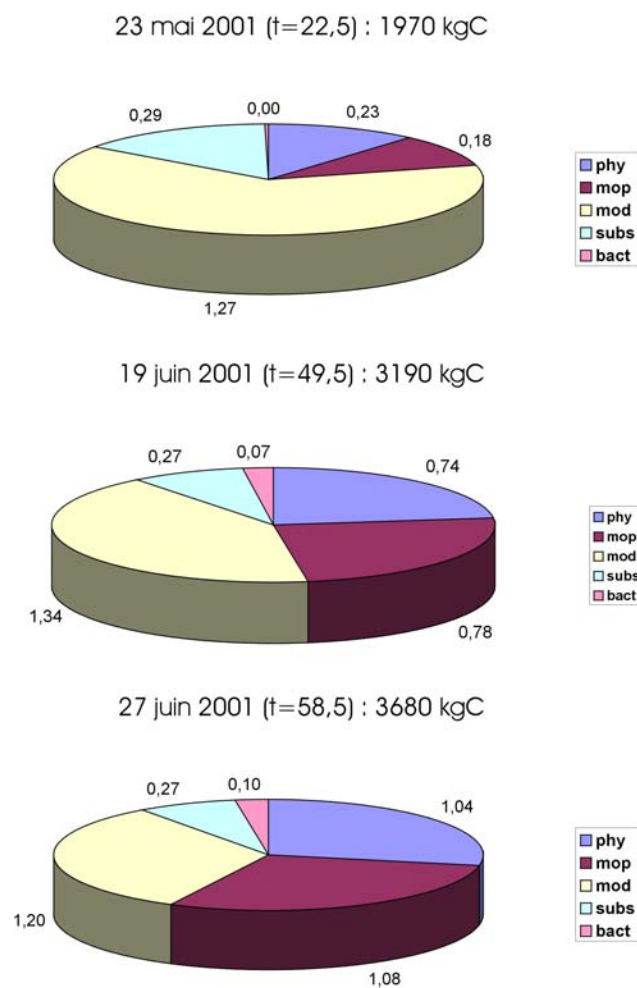


Figure 27. Biomasse fixée dans le compartiment périphytique sur l'ensemble du linéaire du Grand Morin. Les répartitions sont observées à 27 jours d'écart en conditions hydrologiques stables. phy représente tous les producteurs primaires présents dans le périphyton, bact toutes les bactéries aussi bien hétérotrophes que nitrifiantes, mop et mod respectivement la matière organique morte particulaire et dissoute, et subs le substrat consommable par les bactéries.

4.2. Développement du phytoplancton dans le bassin de la Marne

4.2.1. Validation du modèle SENEQUE selon le découpage Eustache

Le découpage Eustache de la Marne comprend 8 sous-bassins et un axe, ainsi que le réservoir Marne (Figure 28). La construction de la modélisation de ces différents objets a déjà été largement décrite (Billen *et al.*, 1994a; 1994b ; Garnier *et al.*, 1998 ; Garnier *et al.*, 1999).

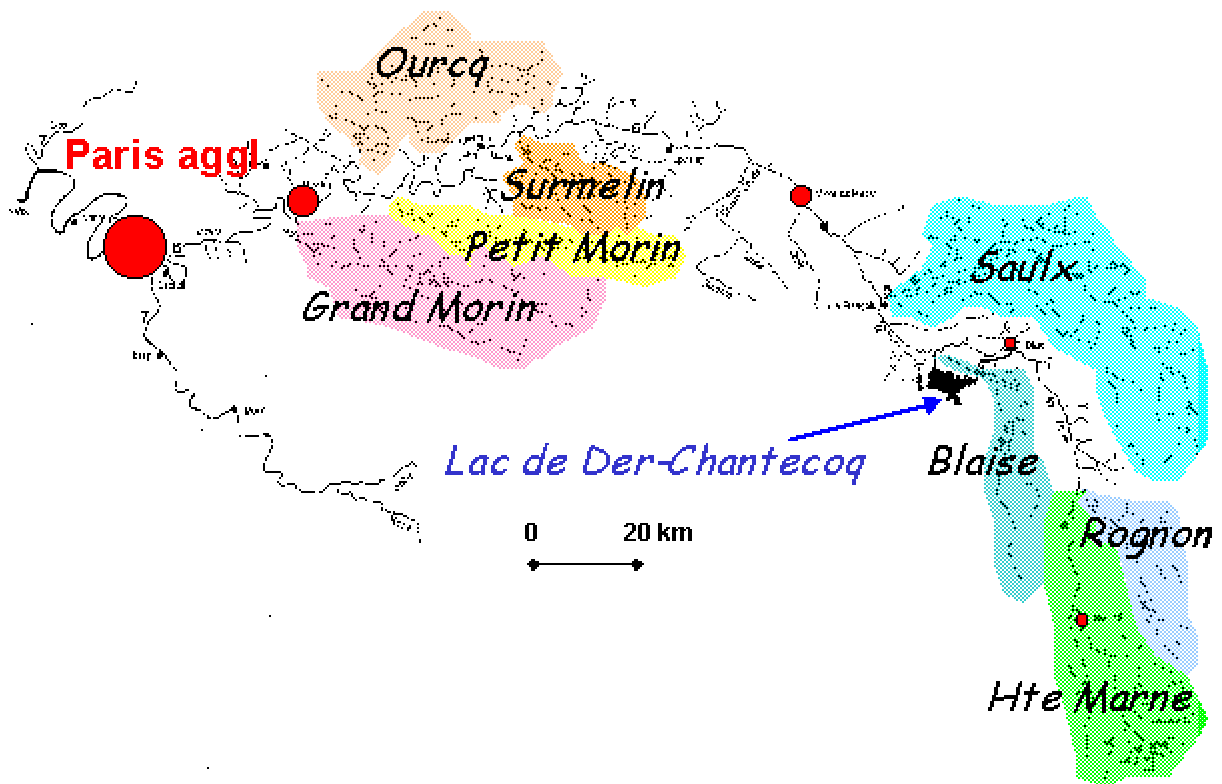


Figure 28. Carte de la Marne, selon le découpage Eustache.

La validation du modèle a été réalisée sur les données acquises pendant la majeure partie de la durée du PIREN-Seine, de 1991 à 1999. Cette période se caractérise par des modifications de contraintes, prises en compte par le modèle.

L'hydrologie est évidemment une contrainte majeure qui conditionnent le temps de séjour des eaux et par conséquent les processus biologiques. Une chronique de 1989 à 2001, disponible à Poses (données SNS, A. Ficht) montre une tendance vers des débits plus élevés, tant en moyenne annuelle qu'en valeurs maximales et minimales (Figure 29).

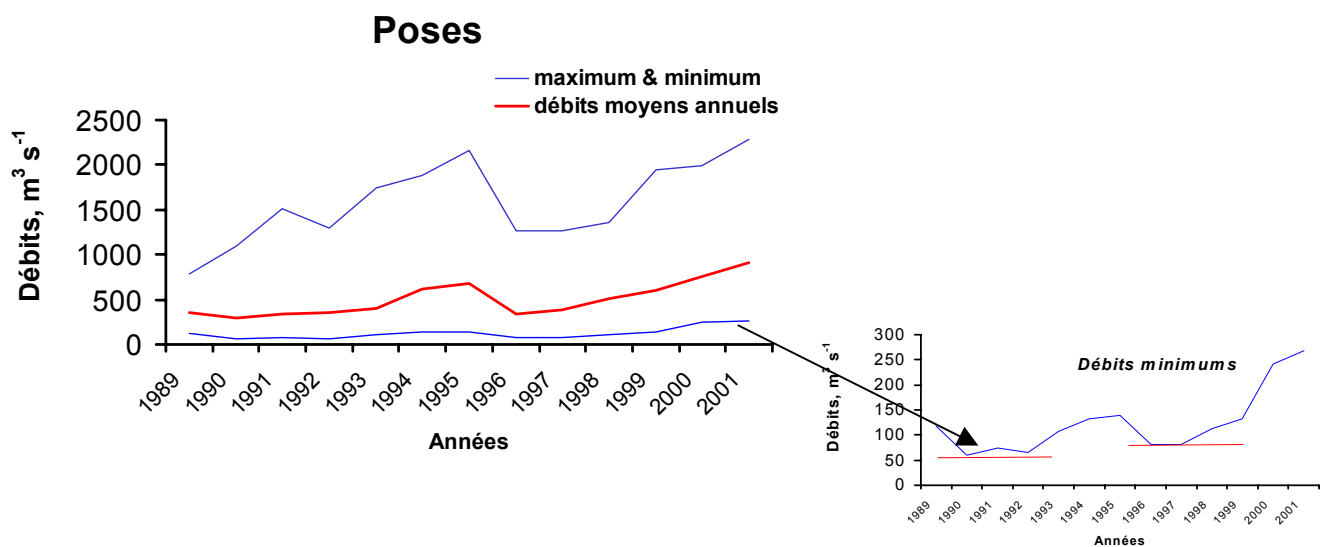


Figure 29. Variations interannuelles des débits à Poses (en moyenne annuelle avec une enveloppe par les valeurs maximales et minimales). (À droite : variations des débits minimums).

Les apports ponctuels tels qu'ils nous ont été fournis par l'Agence de L'Eau Seine Normandie montrent une diminution (3000, 2000 et 1200 kgP j⁻¹ en 1991, 1996 et 1999 respectivement), que nous avons prise en compte dans le modèle (Figure 30). La majeure partie des apports concernent l'axe, les apports sur les sous-bassins étant environ 10 fois plus faibles ; les sous-bassins du Petit Morin, du Surmelin, de la Blaise et du Rognon se caractérisent par les apports les plus faibles (Figure 30).

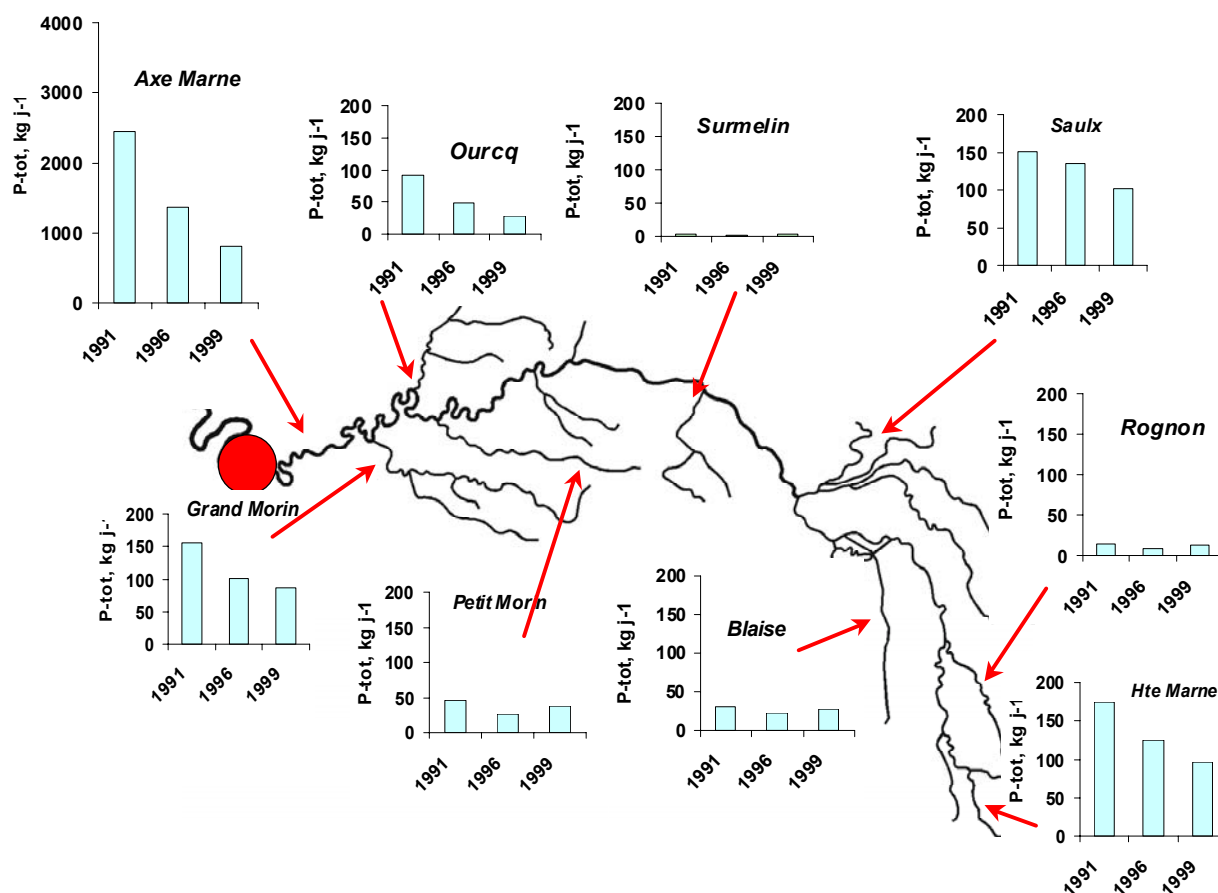


Figure 30. Répartition des apports ponctuels en phosphore dans le bassin de la Marne, en 1991, 1996 et 1999. (données AESN).

Compte tenu de la base de données existantes, il est possible, outre les valeurs de débits, de valider le modèle avec les observations des nutriments à l'exutoire du bassin de la Marne, ainsi qu'avec les valeurs de chlorophylle a ; les données aux exutoires des sous-bassins se limitent malheureusement à des valeurs de phosphore et d'azote, récoltées à faible fréquence.

Les simulations par le modèle montre en général un accord satisfaisant avec les données de débits et de biomasse phytoplanctoniques (Figure 31) sur une longue période. Le modèle rend bien compte de l'importance de l'hydrologie sur l'amplitude et la durée du développement phytoplanctonique, les années sèches étant typiquement des «années à blooms».

Les simulations reproduisent correctement les valeurs des nutriments (nitrates, phosphates, silice), comme le montrent les 3 années 1991, 1995 et 1999 représentatives des conditions hydrologiques (Figure 32). Les écarts entre les simulations et les observations ont des explications différentes selon les éléments. Si ceux relatifs au phosphore sont fortement dépendant de la qualité des données des apports ponctuels, les différences que l'on peut observer sur l'azote dépendent surtout de la prise en compte des processus de rétention et d'élimination dans les zones riveraines (cf. rapport N).

En ce qui concerne les variations de silice, un meilleur accord entre simulations et points expérimentaux est observé en période sèche, ce qui conduit à penser que les processus de dissolution

ne sont pas bien connus. Les recherches actuelles s'orientent en effet sur le rôle de la végétation semi-aquatique et terrestre dans le stockage et la restitution de la silice sous forme de phytolithes.

Les résultats du modèle ont enfin été confrontés aux données de phosphates dans chacun des sous-bassins pour l'année 1999, la concordance observées montrant la bonne qualité des apports ponctuels pris en compte, au moins pour cette année là (Figure 33).

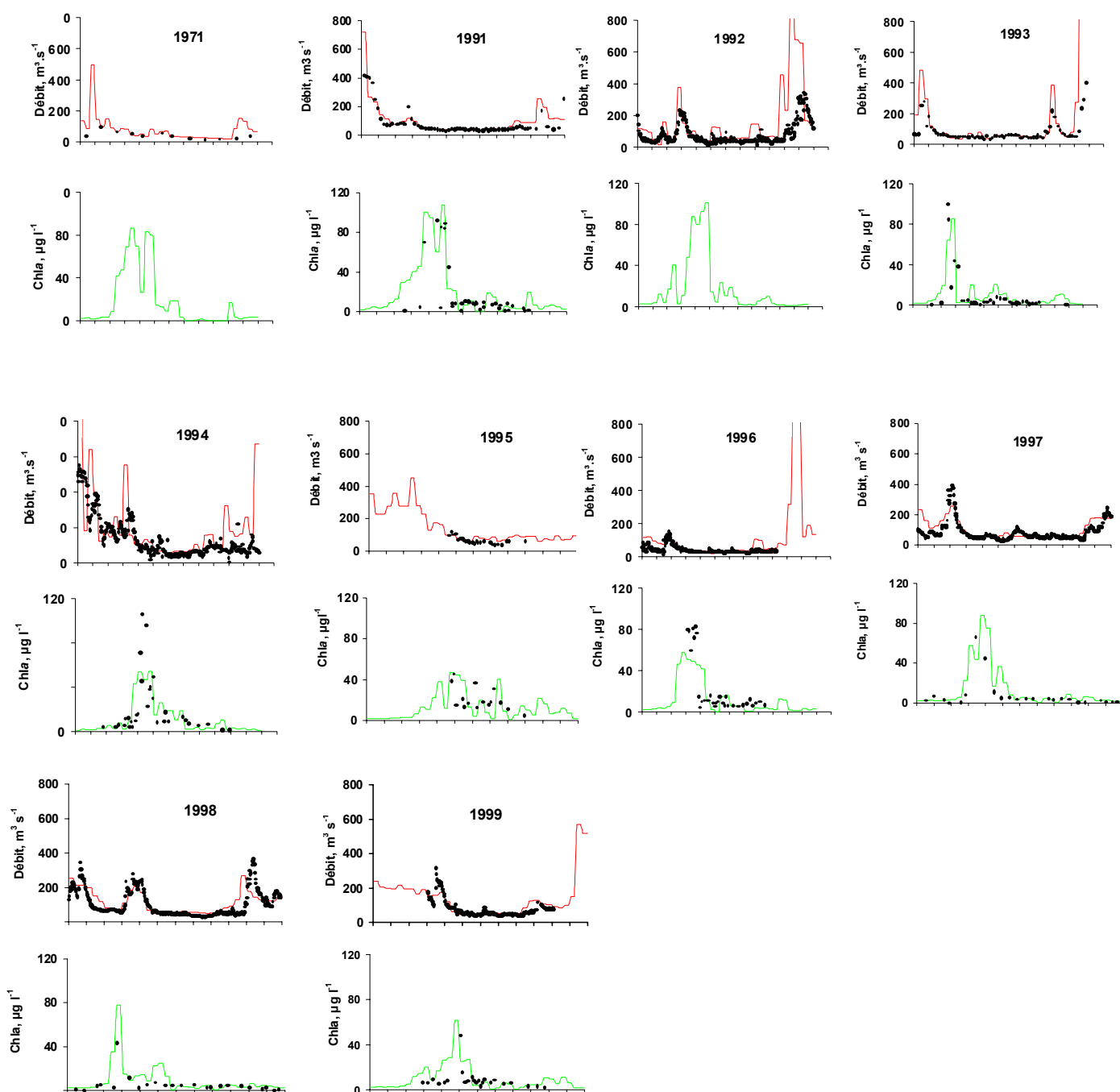


Figure 31. Variations saisonnières des débits et de la biomasse phytoplanctonique à l'exutoire du bassin de la Marne pour 10 années. Les simulations sont confrontées aux observations.

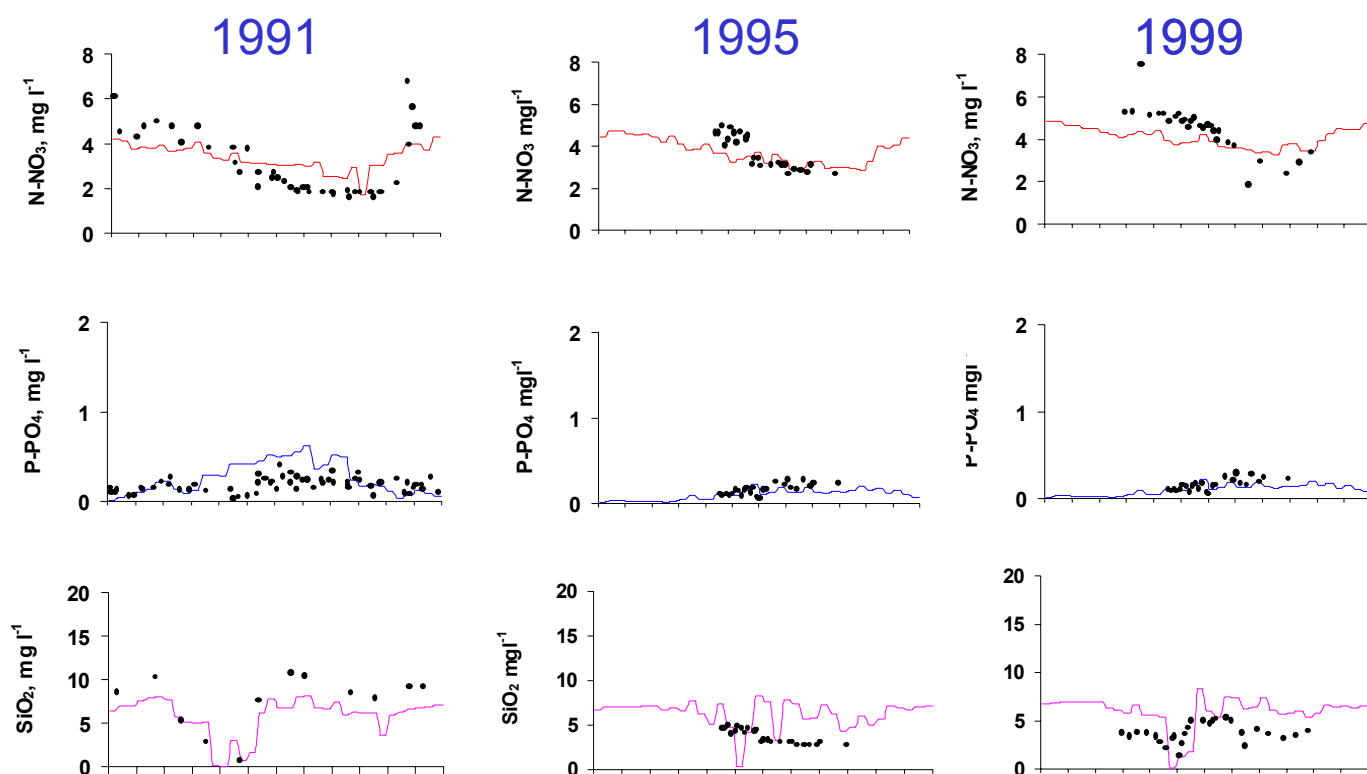


Figure 32. Variations saisonnières des nitrates, phosphates et silice à l'exutoire du bassin de la Marne pour 3 années. Les simulations sont confrontées aux observations.

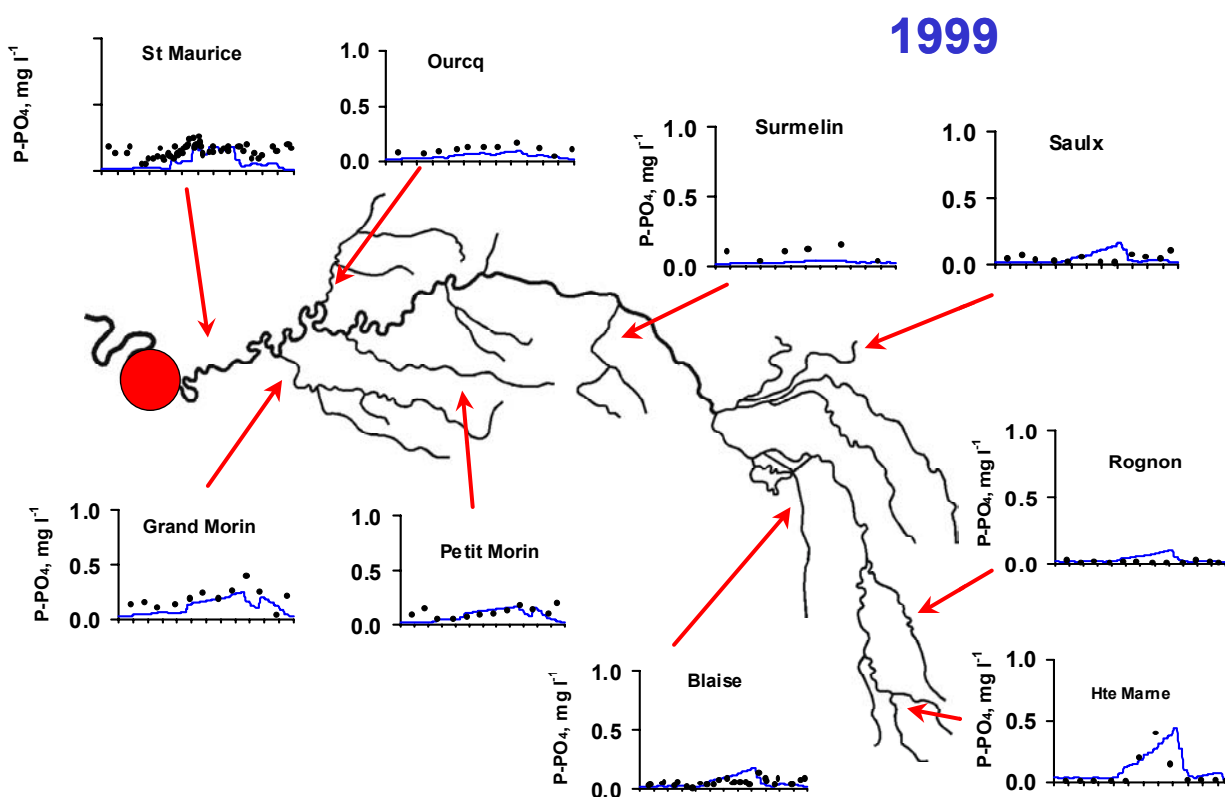


Figure 33. Variations saisonnières des phosphates à l'exutoire des différents sous-bassin de la Marne pour l'année 1999. Les simulations sont confrontées aux observations.

4.2.2. Exploration d'un scénario de réduction des blooms algaux à l'exutoire de la Marne

Le modèle ainsi validé permet d'explorer la réponse du modèle aux modifications des contraintes. Sur le plan de l'eutrophisation, c'est une modification des apports ponctuels en phosphore que nous avons testée. Un premier test a été effectué pour évaluer l'effet d'un retour à des conditions d'été 1991 (non montré). Il apparaît qu'en appliquant les apports les plus faibles de la base de données (ceux de 1999) aux conditions hydrologiques de 1991, un développement phytoplanctonique important se manifeste, aux caractéristiques similaires à celles réellement observées en 1991.

Comme les stations modernes de traitements des eaux usées ont un équivalent-habitant traité de $0.2\text{gP hab}^{-1}\text{ j}^{-1}$ (exemple de Colombes), cette charge a été appliquée à toutes les stations du bassin. Dans ces conditions, les apports de 330 kgP j^{-1} sont suffisamment faibles pour considérablement réduire le bloom phytoplanctonique de printemps dans les conditions hydrologiques de 1991 (Figure 34).

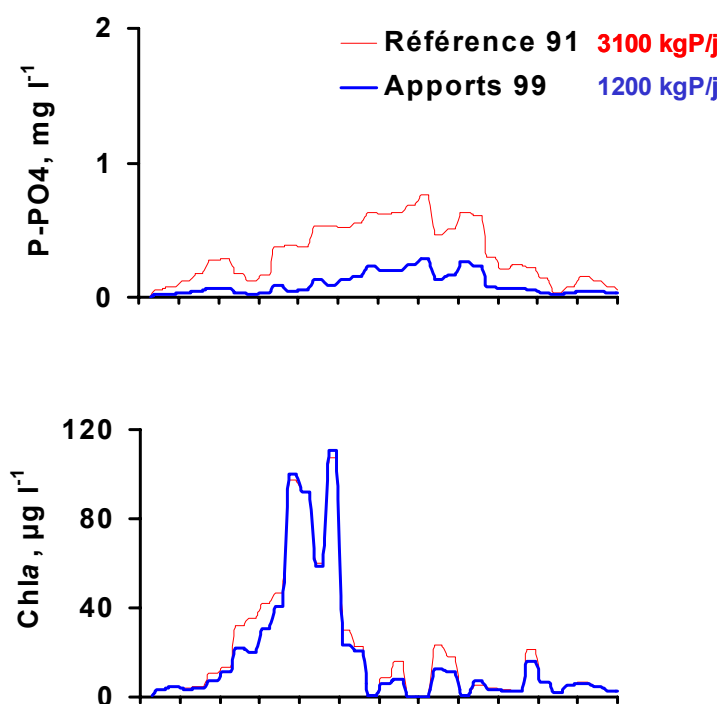


Figure 34. Réponse du modèle à une réduction du phosphore dans les conditions hydrologiques de 1991.
a) évolution saisonnière de la charge en phosphore, b) évolution saisonnière de la chlorophylle a.

Le scénario précédent étant très contraignant, la réponse du phytoplancton a été testée, en n'appliquant cette réduction qu'à la période printanière de bloom phytoplanctonique, de mars à juin. Les premiers résultats montrent qu'un traitement temporaire permet de réduire le bloom phytoplanctonique à l'exutoire du bassin de la Marne avec autant d'efficacité qu'un traitement sur toute l'année (Figure 35).

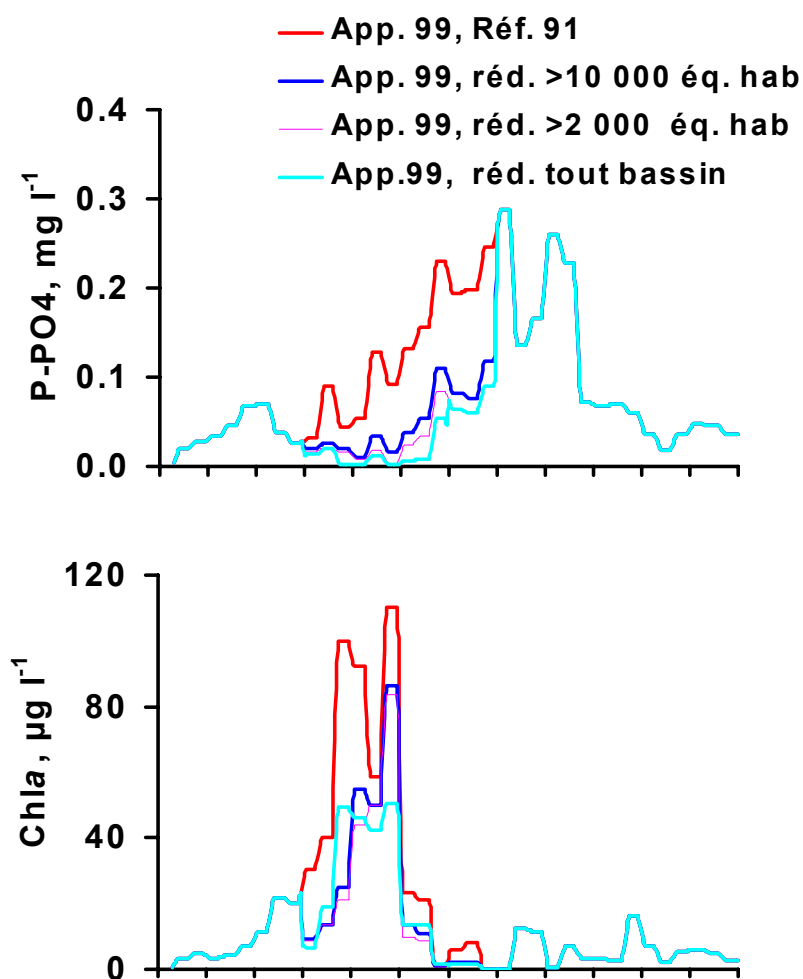


Figure 35. Réponse du modèle à une réduction du phosphore, limitée à la période printanière, dans les conditions hydrologiques de 1991. a) évolution saisonnière de la charge en phosphore, b) évolution saisonnière de la chlorophylle a.

4.2.2. Cinquante ans de reconstitution des apports en nutriments à la Baie de Seine

De longues séries de données disponibles à St Maur nous ont conduit à utiliser le modèle pour simuler rétrospectivement la qualité de l'eau et ainsi mieux cerner l'évolution des différents impacts dans le bassin versant.

L'évolution constante des concentrations en nitrates ont nécessité une reconstitution des apports par l'agriculture. Par exemple pour le bassin de la Marne, la dose d'engrais, de 30 kg ha⁻¹ an⁻¹ utilisée dans les années 1950, est désormais de 200 kg ha⁻¹ an⁻¹. Concernant les apports ponctuels, il apparaît au contraire une augmentation de la charge jusque dans les années 1980, puis une diminution.

Le modèle simule, indépendamment des variations saisonnières et inter-annuelle du débit une augmentation constante des concentrations en nitrates à St Maur, en accord avec les observations (CRECEP, Ch. CUN ; comm. pers. ; Cun *et al.*, 1997), (Figure 36).

Il n'existe pas de longues séries d'observations pour les phosphates et la biomasse phytoplanktonique (Chlorophylle a), (Figure 37) ; les données sont encore plus rares pour la silice, qui n'est pas montrée. Les simulations montrent non seulement une bonne coïncidence avec les données, mais révèlent en outre que ce sont sans doute les premiers problèmes d'eutrophisation qui ont conduits à établir un suivi de la qualité du milieu.

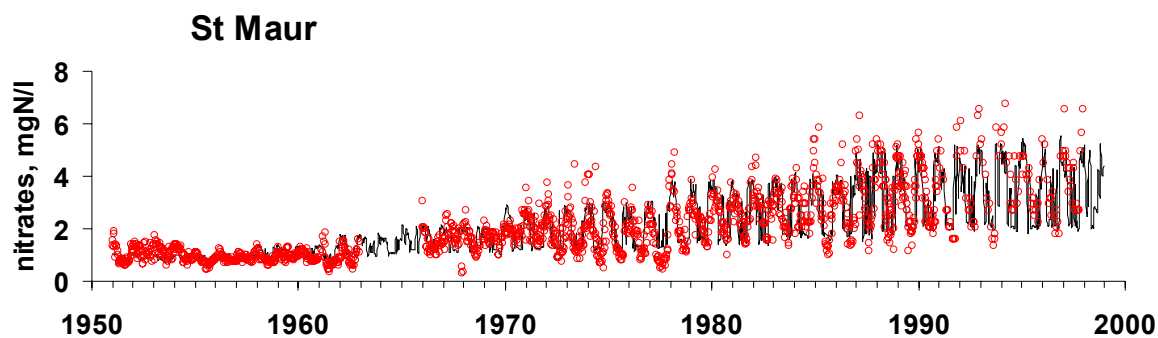
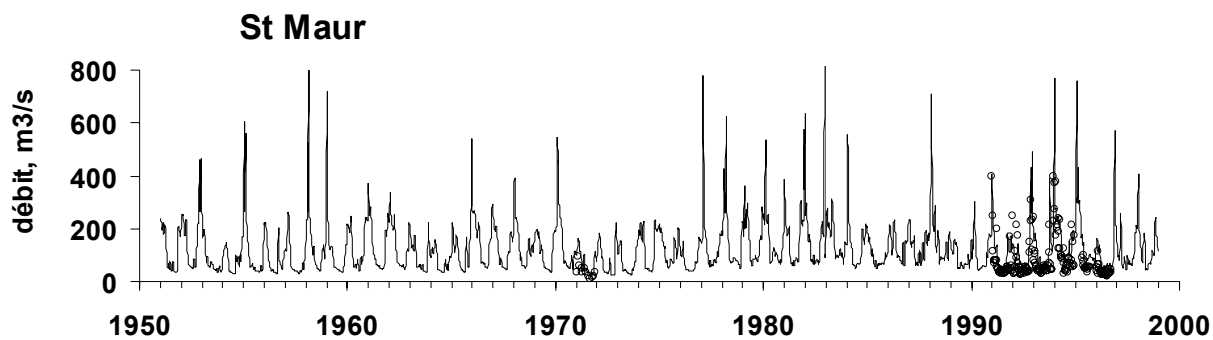


Figure 36. Simulation des variations interannuelles des débits et des concentrations en nitrates à St Maur. Comparaison avec les observations.

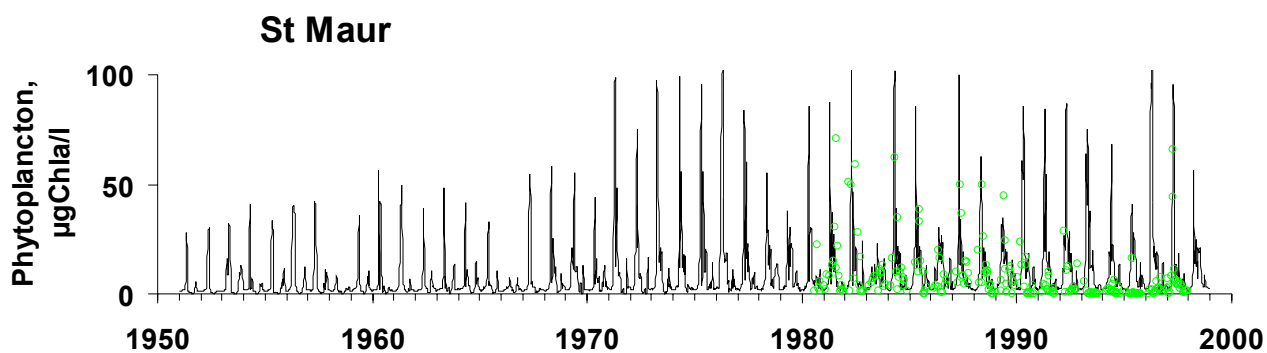
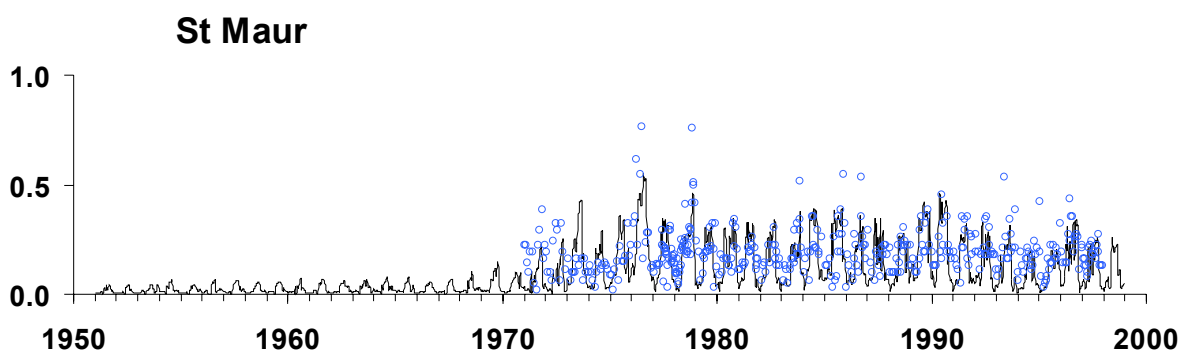


Figure 37. Simulation des variations interannuelles des concentrations en phosphates et en chlorophylle a à St Maur. Comparaison avec les observations.

5. Conclusion

Le problème de l'eutrophisation des rivières est très général en Europe occidentale où les rejets en éléments nutritifs, tant ponctuels que diffus, ont augmenté avec la densité de population et l'intensification des activités agricoles. L'augmentation a été telle que les efforts récents n'ont souvent pas encore permis de mesurer une réelle amélioration de la qualité des cours d'eau.

Dans le bassin de la Seine, les développements algaux en période d'étiage sont une source de nuisances importantes pour les traiteurs d'eau aux exutoires des grands sous-bassins de la Marne, de la Seine et de l'Oise, où le développement du phytoplancton forme généralement au printemps des biomasses élevées, susceptibles d'entraver les traitements pour la fabrication d'eau potable. Dans les cours d'eau amont du réseau hydrographique de la Seine, les macrophytes et le périphyton se développent parfois massivement représentant une autre forme de nuisance.

Si les premiers travaux du PIREN-Seine avaient permis d'évaluer la réduction des apports ponctuels pour réduire les développements phytoplanctoniques, la prise en compte des compartiments macro- et périphytique constitue un travail original de cette dernière phase du programme. On a montré que l'impact des ces compartiments situés en amont des bassins étaient relativement faible sur les flux de phosphore ; ces végétaux peuvent en revanche, en s'accumulant localement au cours de la période estivale, constituer un stock important de matière organique, mobilisable par l'arrachage au cours de pointes de débits (crues d'orage estival ou crues automnales). La matière organique alors transportée, consommatrice d'oxygène, peut atteindre des valeurs largement supérieures à celles des effluents ponctuels. Ces compartiments ont été pris en compte dans les modèles, à l'échelle de petits sous-bassins à ce stade (les macrophytes dans le bassin de la Blaise, le périphyton dans le bassin du Grand Morin), mais leur prise en compte dans les modèles sera rapidement généralisée, moyennant une mise en œuvre d'investigations permettant une validation à grande échelle.

L'eutrophisation par le phytoplancton reste toutefois un enjeu majeur que les conditions hydrologiques des dernières années ont permis d'atténuer. En raison de la dynamique de croissance du phytoplancton dans un contexte où la réduction des apports polluants reste insuffisante, l'eutrophisation est toujours une menace pour les traiteurs d'eau dans des situations de retour à des étiages sévères. C'est ce que nous ont montré les scénarios nouvellement testés ; ces scénarios montrent toutefois que si la réduction du phosphore doit être drastique, nécessitant un traitement du phosphore à $0.2 \text{ mgP equ.hab}^{-1} \text{ j}^{-1}$ en station d'épuration, ce traitement peut n'être appliqué qu'aux périodes-clé du développement algal. On ne doit cependant pas négliger la source diffuse du phosphore en provenance de l'agriculture. Les bilans établis au cours de cette dernière phase, montrent en effet que cette contribution n'est pas négligeable, quelque soit le type d'agriculture (cultures céréalières ou élevage). Il apparaît en outre que le phosphore d'origine agricole, souvent considéré comme peu réactif, est finalement mobilisable dans des proportions importantes (30 %). La réduction du phosphore en station d'épuration n'est en conséquence probablement pas le seul levier d'une politique de maîtrise de l'eutrophisation ; une réduction à la source des apports diffus devrait être envisagée. Enfin, la silice constitue également un facteur de contrôle majeur de l'eutrophisation. La consommation de silice augmente avec celle du phosphore, car c'est dans un rapport constant que les algues assimilent ces deux nutriments. L'accroissement de la charge en phosphore dans les grands réseaux hydrographiques contribue donc à un déficit en silice, d'autant plus que les diatomées siliceuses, ont fortement tendance à sédimenter et que la dissolution de la silice est relativement lente. Les investigations menées sur cet élément, dont le cycle avait été pris en compte de manière simple au début du programme, ont conduit à reconsidérer la dynamique de la silice. Cette remise en question a été à la fois fondée sur les comparaisons avec les observations et les simulations, parfois divergentes en période de haut débit notamment, et sur le nouveau concept de « phytolithe », qui sous-tend que la végétation terrestre ou semi-aquatique peut représenter un apport diffus, mais particulière à la différence du lessivage des roches.

Au total, moyennant la définition du « bon état écologique des masses d'eau », les outils de modélisation que nous avons élaborés sont capables de constituer une aide fondamentale aux politiques de gestion à mettre en œuvre dans le cadre de la nouvelle directive européenne. Une condition nécessaire est que les bases de données des contraintes (celles des apports notamment) soient conformes aux conditions réelles rencontrées dans le réseau hydrographique. .

6. Références bibliographiques

- Admiraal W., Breugem P., Jacobs D.M.L.H.A. & de Ruyter Van Steveninck E.D. (1990). Fixation of dissolved silicate in the lower river Rhine during diatom blooms. *Biogeochemistry*, 9: 175-195.
- Akopian, M., Garnier, J. Testard, P & Ficht, A. (2001). Estimating the benthic population of *Dreissena polymorpha* and its impact in the lower Seine River, France. *Estuaries*, 24: 1003-1014.
- Bachmann, V. (2000). Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement *Corbicula* spp. et *Dreissena polymorpha* (Mollusca : Bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques. Thèse de doctorat. Université de Metz. 228pp.
- Bernard C. (2001). Risques liés aux microalgues toxiques dans les cours d'eau d'Ile de France. Rapport Final SEDIF, MNHN, 57 pp
- Biggs, B.J.F., Tuchman, N.C., Lowe, R.L., Stevenson, R.J. (1999). Resources stress alters hydrological effects in stream periphyton community. *OIKOS*, 85, 95-108.
- Billen G., Garnier J. & Meybeck M. (1998a). Les sels nutritifs: l'ouverture des cycles. Chapitre 12. In: La Seine en son bassin Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé (Meybeck M., De Marsily G & Fustec F. eds). Elsevier, Paris. p. 531-565.
- Billen G., Garnier J. et Hanset Ph. (1994). Modelling phytoplankton development in whole drainage networks: the RIVERSTRAHLER model applied to the Seine river system. *Hydrobiologia*, 289:119-137.
- Billen G. & Garnier J. (1999). Nitrogen transfers through the Seine drainage network: a budget based on the application of the Riverstrahler model. *Hydrobiologia*, 410: 139-150.
- Caraco, N. F., J. J. Cole, et al. (1997). "Zebra mussel invasion in a large, turbid river: phytoplankton response to increased grazing." *Ecology* 78: 588-602.
- Conley D., Schleske C. Stoemer E. (1993). Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 101:179-192.
- Cun C., Bousquet G. & Vilaginès R. (1997). A 90 year record of water quality data of paris Seine and Marne Rivers. *Aqua J. Water SRT-Aqua*, 46:150-164.
- Dillon P.J. & Kirchner W.B. (1975) The effect of geology and land use on the export of phosphorus from watersheds. *Wat. Res.* 9 : 135-168.
- Dufayt O. (2000). Etude expérimentale et modélisation du développement de la Renoncule flottante dans la Semois. Thèse. Fondation Universitaire Luxembourgeoise. Arlon (Belgique).
- Dufayt O., Garnier J., Billen G., Pinault S. (2001). Les peuplements de macrophytes dans le bassin de la Marne. Rapport AESN, Direction « Vallée de la Marne ».
- Eberlein K & Katter G (1984). Automatic method for the determination of orthophosphate and dissolved phosphorus in the marine environment. *Fresenius Z. Anal. Chem.* 326: 354-357.
- Even, S. (1995). Modélisation d'un écosystème fluvial : la Seine. Thèse de doctorat, CIG-ENSMP.
- Even, S., Poulin, M., Garnier, J., Billen, G., Servais, P., Chesterikoff, A., et Coste, M. (1998). River ecosystem modelling. Applications of the PROSE model to the Seine river (France). *Hydrobiologia*, 373/374, 27-45.
- Fardeau J.C. & Jappe J., 1982. Intérêt des cinétiques d'échanges isotopiques pour la caractérisation du phosphore assimilable des sols. *Sci. Sol.* 2: 113-123.
- Fardeau J.C, Morel C. & Boniface R., 1991. Cinétique de transfert des ions phosphate du sol vers la solution du sol: paramètres caractéristiques. *Agronomie* 11:787-797.
- Fardeau J.C., 1993. Le phosphore assimilable des sols: sa représentation par le un modèle fonctionnel à plusieurs compartiments. *Agronomie* 13: 317-331.

- Flipo, N. (2001). Site Atelier du Grand Morin : modélisation biogéochimique et étude d'un compartiment benthique. Mémoire du DEA Hydrologie, Hydrogéologie, Géostatistique et Géochimie, Ecole des Mines de Paris.
- Garnier J., Billen G. & Coste M. (1995). Seasonal succession of diatoms and Chlorophyceae in the drainage network of the river Seine: Observations and modelling. *Limnol. Oceanogr.* 40: 750-765.
- Garnier J., Billen G. & Palfner L. (1999). Understanding the oxygen budget of the Mosel drainage network with the concept of heterotrophic/autotrophic sequences: the Riverstrahler approach. *Hydrobiologia*, 410: 151-166.
- Garnier J., Billen G., Hanset Ph., Testard P. & Coste M. (1998b). Développement algal et eutrophisation. Chapitre 14. In: La Seine en son bassin Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé (Meybeck M., De Marsily G & Fustec F. eds). Elsevier, Paris. p. 593-626.
- Gomez E., Mignolet C., Schott C., Brunstein D., Bornerand C., Ledoux E., Benoît M., Tournebize J., de Louvigny N., Posardin G. & Mary B. (2002). Dynamiques agricoles et pollution nitrique diffuse : Modélisation intégrée des nitrates sur le bassin de la Seine. Rapport de Synthèse-Phase III, Piren-Seine (CNRS).
- Gosselain V., Descy J.-P. & Viroux L. (1997). Final report of the 3 years of study on phytoplankton dynamics, primary production, in situ zooplankton grazing, daily cycle of oxygen content and zooplankton spatial distribution. CIPMS/IKSMS report "Oxygen budget and biological processes in the regulated rivers Moselle and Saar", 76p.
- Hill, W.R., Boston, H.L. (1991). Community development alters photosynthesis-irradiance relations in stream periphyton. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 1375-1389.
- Horner, R.R., Welch, E.B. (1981). Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38, 449-457.
- Horner, R.R., Welch, E.B., Veenstra, R.B. (1983). Development of nuisance periphytic algae in laboratory streams in relation to enrichment and velocity. In R.G. Wetzel (eds). *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr W.Junk Publishers, 121-133.
- Horner, R.R., Welch, E.B., Seeley, M.R., Jacoby, J.M. (1990). Responses of periphyton to changes in current velocity, suspended sediment and phosphorous concentration. *Freshwater Biology*, 24, 215-232.
- Humborg C, Ittekkot V, Cosiascu A & Bodungen BV (1997). Effect of Danube River dam on Black sea biogeochemistry and ecosystem structure. *Nature*, 386: 385-388.
- Jensen L.M. & Revbeck N.P. (1989). Photosynthesis and respiration of a diatom biofilm cultured in a new gradient growth chamber. *FEMS Microbial Ecology*, 62:29-38.
- Khalanski, M. (1997). "Conséquences industrielles et écologiques de l'introduction de nouvelles espèces dans les hydrosystèmes continentaux: la moule zébrée et autres espèces invasives." *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 19(11): 1743-1762.
- McIntire, C.D. (1973). Periphyton dynamics in laboratory streams : A simulation model and its applications. *Ecol. Monogr.*, 43, 399-420.
- Morel C., Tiessen H., Moir J. & Steward J.W. (1994). Phosphorus transformations and availability due to crop rotations and mineral fertilization assessed by an isotopic exchange method. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 58: 1439-1445.
- Morel C., Tiessen H. & Steward J.W. (1996). Sensitivity to equilibration periods of phosphate sorption and isotopic exchange method assessing Q/I relationship in soil. *Soil Sci.* 161: 459-467.
- Nalewajko C. & Lean D.R.S. (1980). Phosphorus: 235-258. In: *the Physiological Ecology of Phytoplankton*. I. Morris (ed). Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Poulin, M., Flipo, N., Even, S., Tusseau M.-H., Alfandari, V., Sainte-Laudy, M., Goulette, S., Billen, G., Garnier, J., Bleuse, N., Némery, J., Servais, P. (2002). Le site atelier du Grand Morin, rapport de synthèse du PIREN Seine 1998-2001.
- Pourriot R., Capblancq J. & Meyer A. (1982). *Ecologie du plancton d'eau douce*. Masson, Paris.
- Ragueneau O. & Tréguer P. (1994). Determination of biogenic silica in coastal water: applicability and limits of the alkaline digestion methods. *Marine Chemistry*, 45:43-51.

- Rodier J (1984). L'analyse de l'eau. 7ème édition. Dunot (ed). 1365 p.
- Reeders, H. H., A. bij de Vaate, and F. J. Slim. 1989. The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management. *Freshwater Biology* 22:133-141.
- Reynolds C.S, Wiseman S.W., Godfrey B.M. & Butterwick C. (1983). Some effects of artificial mixing on the dynamics of phytoplankton populations in large limnetic enclosures. *J. Plankton Res.* 5:203-234.
- Sand-Jensen K, Moller J. & Olesen B.H. (1998). Biomass regulation and microphytobenthic algae in a Danish lowland stream. *Oikos*, 53: 332-340.
- Sommer U., Gliwicz M., Lampert W. & Duncan A. (1986). The PEG-model of succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433- 471.
- Teissier, S., Delmas, F., Améziane, T., Beuffe, H., Dalger, D., Dauta, A., Garabétian, F., Sauvage, S., Torre, M., Vervier, P. (1999). Evaluation de la capacité d'assimilation de l'hydrosystème Garonne à l'étiage – Contribution à sa modélisation hydroécologique. Rapport technique, GIS ECOBAG. 88p.
- Ter Ovanessian Akopian M. (1999). Cinétique et rôle du zooplankton dans les flux de matière particulaire: du Lac du Der –Chantecoq (réservoir de la Marne) à l'estuaire de la Seine. Thèse Doct. Univ. Paris 6. 208 pp.
- Testard, P. (1990). Eléments d'écologie du Lamellibranche invasif *Dreissena polymorpha* Pallas. Etude de la dispersion des larves en région parisienne et de leur fixation. Paris, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6: 357pp.
- Thomas S. (2000). Les différents producteurs primaires d'un barrage tropical africain : dynamiques et interactions (Brobo, Côte d'Ivoire). Thèses Doct. Univ. Paris 6. 237 pp
- Vander Borght P., Ska B., Schmitz A. & Wollast R. (1982). Eutrophisation de la rivière Semois. Le développement de *Ranunculus* et ses conséquences sur l'écosystème aquatique. *Studies on Aquatic Vascular Plants*, Roy. Bot. Soc. of Belgium. J.J. Symoens, SS Hooper & P. Compère, Ed. 340-345.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E., (1980). The river continuum concept. *Can. J. Aquat. Sci.* 37:130-137.
- Walz, N. (1978). The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in lake Constance. I. Pattern of activity, feeding and assimilation efficiency. *Archiv für Hydrobiologie*, II. Reproduction. *Archiv für Hydrobiologie*, Supplement 55:83-119.
- Wetzel R.G. (1983). Opening Remarks. In R.G. Wetzel (eds). *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr W. Junk Publishers, 3-4.
- Wright R.M. & Mc Donnell A.J. (1986). Macrophyte growth in shallow streams: biomass model. *J. Env. Eng.* 112 : 967-982.