



UNIVERSITÉ
DE NAMUR

University of Namur

Institutional Repository - Research Portal Dépôt Institutionnel - Portail de la Recherche

researchportal.unamur.be

THESIS / THÈSE

LICENCE EN ZOOLOGIE

Étude de l'activité photosynthétique et de la respiration du phytoplancton de la Meuse en amont et en aval de la confluence avec la Sambre

Evrard, Florence

Award date:
1991

Awarding institution:
Universite de Namur

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

**FACULTES UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX
FACULTE DES SCIENCES**

Année académique 1990-1991

**Etude de l'activité photosynthétique et de la
respiration du phytoplancton de la Meuse en amont
et en aval de la confluence avec la Sambre.**

Florence EVRARD

**Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de
licencié en Sciences Zoologiques**

Etude de l'activité photosynthétique et de la respiration
du phytoplancton de la Meuse en amont et en aval de la
confluence avec la Sambre.

Evrard Florence

Résumé

L'objectif de ce mémoire était l'étude de l'activité photosynthétique et de la respiration phytoplanctoniques à deux stations de la Meuse belge (situées en amont et en aval de la confluence avec la Sambre). Les campagnes de mesures ont été réalisées pendant la période s'étendant d'octobre 1990 à mi-juillet 1991. L'examen des résultats nous montre que:

- la capacité photosynthétique et l'activité respiratoire présentent une très mauvaise corrélation avec la température de l'eau; par contre, la corrélation entre ces deux activités est significative, ce qui résulte sans doute du couplage entre la photosynthèse et la respiration;
- la majeure partie de la production primaire est assurée par des algues de taille $> 10 \mu\text{m}$ (de 69,7 à 96,5%), la contribution des petites algues (2 - $10 \mu\text{m}$) augmente en été;
- l'utilisation d'antibiotiques permet d'estimer la contribution des bactéries à l'ETS mesuré à environ 25%;
- les activités photosynthétique et respiratoire sont variables d'une station à l'autre; les taux de production nette et de croissance diminuent généralement dans la station aval où la profondeur du fleuve est plus importante.

Abstract

The aim of this work was the study of photosynthetic activity and respiration of phytoplankton at two stations on the River Meuse (situated upstream and downstream of the junction with the River Sambre). The measurements were taken between October 1990 to mid-July 1991. The examination of the results shows that:

- the photosynthetic capacity and the respiratory activity present a very bad correlation between the water temperature, on the other hand, the correlation between these two activities is significant, which probably results from the coupling between photosynthesis and respiration;
- the major part of the primary production is due to algae which have a size $> 10 \mu\text{m}$, but the contribution of the smaller algae (2 - $10 \mu\text{m}$) increases in summer;
- the use of antibiotics permits the estimate of the contribution of bacteria to the total ETS activity measured at more or less 25%;
- the photosynthetic and respiratory activities vary from one station to another. In general, the net production and growth rates decrease where the river depth is superior.

Mémoire de licence en Sciences biologiques

Septembre 1991

Promoteur : J.-C. Micha

Co-promoteur : J.-P. DESCY

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	3
I. PRESENTATION THEORIQUE	
1. INTRODUCTION	6
1.1. Description du cadre d'étude	6
1.2. Composition des communautés phytoplanctoniques	6
2. DEVELOPPEMENT DU PHYTOPLANCTON	9
2.1. Biomasse	9
2.1.1. Généralités	9
2.1.2. Evolution de la biomasse	10
2.2. Photosynthèse et production primaire	12
2.2.1. Facteurs influençant la photosynthèse	14
1. Intensité lumineuse disponible	14
a) Energie lumineuse incidente	14
b) Relation photosynthèse-lumière	14
c) La photorespiration	15
2. La température	15
3. Influence des nutriments	17
4. Les termes de disparition	18
2.2.2. Modélisation de l'écosystème aquatique	19
1. Développement des équations décrivant la relation photosynthèse-lumière	19
2. Evolution des paramètres P_{max} et I_k calculés et estimés - limites du modèle	20
3. Conclusion	23
2.2.3. Production primaire de différentes classes de taille	23
1. Biomasse et production	24
2. Composition phytoplanctonique des différentes fractions	26
2.3. Respiration	28
2.3.1. Introduction	28
2.3.2. Mesures de l'activité ETS	28
1. Le système de transport des électrons (ETS)	28
2. Principe de la méthode de mesure	29
2.3.3. Résultats de la littérature	30
2.3.4. Facteurs influençant l'activité ETS	32

1. Influence de la température	32
2. Influence de la taille des cellules	34
3. Contribution des bactéries à la respiration de la communauté phytoplanctonique	34
2.3.5. Modélisation de la respiration	35
1. Estimation de la respiration comme une fraction constante de la PB	36
2. Estimation basée sur l'activité respiratoire de la biomasse	36
2.3.6. Conclusion	37

II. MATERIEL ET METHODES

1. ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES	38
1.1. Prélèvements et conservation	38
1.2. Méthodes de mesures	38
1. Température	38
2. pH	38
3. Conductivité	38
4. Transparence de l'eau	38
5. Intensité lumineuse	39
6. Alcalinité	39
7. Oxygène dissous	39
8. Azote	39
a) Ammoniaque	
b) Nitrites	
c) Nitrates	
9. Orthophosphates	40
10. Silice	40
2. MESURES DE LA BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE	41
2.1. Principe	41
2.2. Procédure	41
2.3. Calcul	41
3. MESURES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE PLANCTONIQUE AU ¹⁴C	43
3.1. Principe	43
3.2. Matériel	43
3.3. Procédure	43
3.4. Calculs	44
3.5. Fractionnement par classes de taille	45
4. MESURES DE LA RESPIRATION	47

4.1. Principe	47
4.2. Mise au point de la méthode	47
4.3. Réactifs	48
4.4. Procédure	49
4.5. Calculs	50
5. MESURES DES RAPPORTS C:N:P	51
5.1. Rapports C:N	51
1. Principe	51
2. Méthode	51
a). Conditionnement des échantillons	
b). Calibration	
5.2. Rapports C:N:P	52
5.3. Elimination du C détritique	52
6. ETUDE DE LA CONTRIBUTION BACTERIENNE A L'ACTIVITE ETS	53
6.1. Mesure de la production bactérienne: marquage à la thymidine tritiée	53
1. Principe	53
2. Protocole	53
3. Calcul de la production	54
6.2. Elimination de la respiration bactérienne	55
1. Principe	55
2. Choix de l'antibiotique	55
3. Procédure	55
III. RESULTATS ET DISCUSSION	
1. PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES	58
1.1. Paramètres physiques et météorologiques	58
1.1.1. Intensité lumineuse	58
1.1.2. Température	58
1.1.3. Débit	58
1.1.4. Conductivité	59
1.1.5. Coefficient d'extinction verticale de la lumière	59
1.2. Paramètres chimiques	59
1.2.1. Oxygène dissous	59
1.2.2. pH et alcalinité	60
1.2.3. Nutriments	60
a) Azote inorganique	
b) Orthophosphates	

c) Silice	
1.2.4. Conclusion	62
2. EVOLUTION DE LA COMPOSITION PHYTOPLANCTONIQUE	62
3. EVOLUTION DE LA BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE	64
4. RAPPORTS C:N:P ET RAPPORTS C:chl_a	65
4.1. Rapports C:N:P	65
4.1.1. Rapport C:N	66
4.1.2. Rapport C:P	67
4.2. Rapports C:chl _a	68
4.3. Conclusion	68
5. PRODUCTION PRIMAIRE ET ACTIVITE RESPIRATOIRE	69
5.1. Production primaire	69
5.1.1. Relation entre P _{max} et la température	69
5.1.2. Fractionnement	71
5.2. Activité respiratoire	72
5.2.1. Relation entre le taux respiratoire et la température	73
5.2.2. Relation entre le taux respiratoire et l'activité photosynthétique	73
6. CONTRIBUTION DES BACTERIES A LA RESPIRATION PHYTOPLANCTONIQUE	73
6.1. Production bactérienne	73
6.2. Estimation de la respiration bactérienne	74
6.3. Conclusion	75
7. COMPARAISON DE LA PRODUCTION ET DE LA RESPIRATION JOURNALIERES AUX DEUX STATIONS	76
IV. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION	78
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	
ANNEXE	

Je tiens à exprimer tous mes remerciements à Monsieur le Professeur J.-C. MICHÀ qui m'a accueillie au sein du laboratoire d'Ecologie.

Je remercie aussi Monsieur le Professeur J.-P. DESCY qui m'a proposé ce travail et pour l'aide précieuse et efficace qu'il m'a apportée tout au long de cette année.

Toute ma reconnaissance va également à Héléne pour l'aide et l'intérêt qu'elle a porté à la réalisation de cette étude.

J'adresse toute ma sympathie au personnel du Service Ecologie et tout spécialement à Yves MINÈ pour son aide très précieuse sur le terrain.

Un grand merci à Jean- Pierre TROUSSART pour son aide dans la réalisation de ce manuscrit et pour sa constante disponibilité.

Mes derniers remerciements vont à mes parents et à toutes les personnes qui m'ont aidés et encouragés tout au long de ces études, particulièrement à l'occasion de ce mémoire.

INTRODUCTION

La production primaire en milieu aquatique désigne l'ensemble de la matière organique synthétisée principalement par les organismes autotrophes photosynthétiques et, plus rarement, par les organismes chimiosynthétiques. L'aptitude de ces organismes à fixer le CO₂ est à la base de cette synthèse, l'énergie nécessaire à la réaction provenant des rayonnements solaires via les pigments photosynthétiques ou de l'oxydation d'un composé minéral.

La production primaire résulte de l'interaction complexe de divers facteurs. Certains sont de nature métabolique (capacité photosynthétique, respiration, excrétion), d'autres exercent plutôt un contrôle externe. Ces derniers sont soit biotiques (prédation par le zooplancton, mortalité naturelle ou due au parasitisme) soit abiotiques (lumière, température, nutriments, variables hydrodynamiques,...). En milieu fluvial, comme en milieu lacustre, une fraction majeure de la production primaire est assurée par les algues planctoniques, la composition de la communauté phytoplanctonique présente une succession saisonnière de plusieurs assemblages.

Cependant, une rivière est, de par sa nature même, un milieu physiquement instable : les conditions hydrologiques (débit, vitesse du courant, turbulence) et les variables qui en dépendent (charge en matières en suspension, transparence de l'eau) sont essentiellement caractéristiques de cet environnement instable. C'est le cas, en particulier, des petites diatomées centriques qui dominent souvent le phytoplancton des grands fleuves eutrophisés: mise à part cette différence, les facteurs biotiques et abiotiques qui contrôlent la dynamique du phytoplancton sont les mêmes en milieu lotique et en milieu lentique.

Depuis le début des années 80, plusieurs études ont déjà été réalisées sur le phytoplancton de la Meuse : elles ont notamment permis la mise au point d'un modèle mathématique simulant le fonctionnement de l'écosystème fluvial (BILLEN et al., 1985). Il comporte un sous-modèle phytoplancton décrivant de façon satisfaisante les processus influençant sa croissance et permet de calculer l'évolution de la biomasse algale en tout point du fleuve, les variables externes étant la température, la lumière et le débit. Cependant, plusieurs imperfections existent dans ce modèle, qui ont déjà justifié la poursuite d'études plus approfondies. En particulier, soulignons que la plupart des données utilisées pour calibrer et valider le modèle proviennent de la "Haute Meuse belge" (secteur compris entre la frontière française et Namur). D'autre part, le phytoplancton est représenté de façon globale, alors qu'il se compose de nombreuses espèces et que cette composition varie dans le temps. Enfin, certains processus métaboliques, comme la respiration algale, sont décrits de façon simplifiée, sur base de données de calibration imprécises.

L'objectif premier de ce travail est de comparer la production primaire et les paramètres abiotiques qui l'influencent en deux stations de la Meuse belge. La première est située en amont de Namur (référence "Haute Meuse"), l'autre en aval de la confluence avec la Sambre. Cette dernière est soumise à des pollutions principalement domestiques à priori assez importantes (ville de Namur et agglomérations riveraines).

L'étude de la production primaire pour différentes classes de taille sera également réalisée. Plusieurs auteurs renseignent en effet une influence de la taille des algues sur la dynamique de population des organismes phytoplanctoniques, ainsi que leur interaction avec les organismes brouteurs. Par ailleurs, il existe peu de données sur la répartition dans différentes classes de taille du phytoplancton mosan.

Enfin, notre attention s'est portée particulièrement sur la mesure de l'activité respiratoire du phytoplancton, qui a fait l'objet d'un travail antérieur, dans l'Unité d'Ecologie des Eaux Douces. Diverses questions restaient en effet posées au terme de ce travail, dont notamment la contribution des bactéries à la respiration mesurée.

I. APPROCHE THEORIQUE

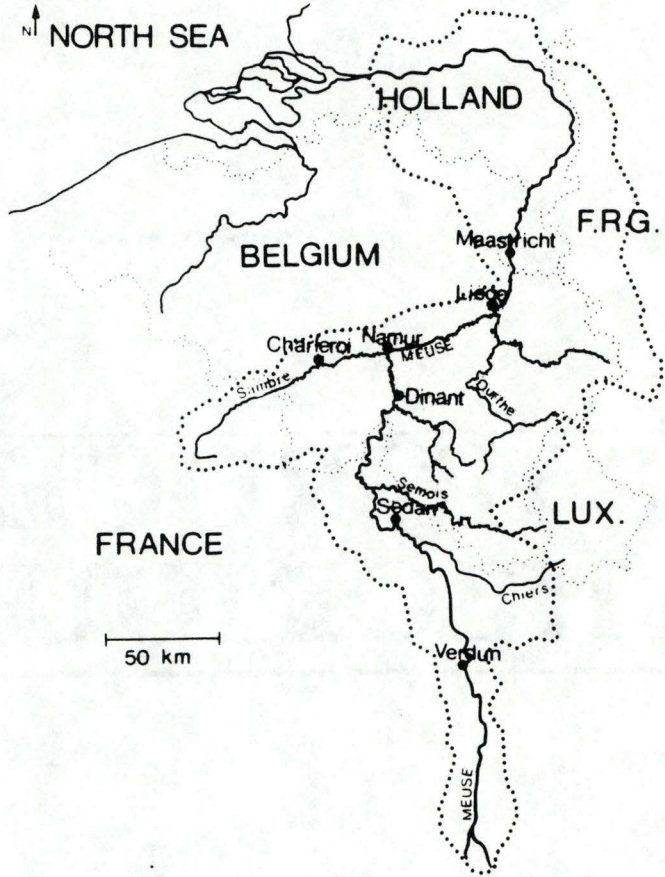


Fig.1. Carte du bassin de la Meuse

1. INTRODUCTION

1.1. DESCRIPTION DU CADRE D'ETUDE

La Meuse prend sa source en France dans le département des Vosges, près du plateau de Langres. Elle s'écoule sur environ 900 km et traverse cinq pays: la France, le Luxembourg, la Belgique, l'Allemagne et les Pays-Bas. L'ensemble de son bassin hydrologique couvre 36.011 km² dont 40% en territoire belge (*fig.1*).

Afin de faciliter la navigation, la Meuse belge a été aménagée dans tout son cours belge avec des barrages et des écluses distribuées tout le long.

Le cours supérieur de la Meuse traverse principalement des régions à vocation rurale où la population est assez dispersée, les pollutions y sont donc essentiellement organiques (lessivage des sols, rejets domestiques). Il n'en est pas de même pour le cours moyen et inférieur de la rivière. En effet, à partir de Namur, la population s'est concentrée le long de la Meuse dans des villes de plus grande importance et l'activité industrielle devient beaucoup plus intense (principalement à partir de Huy). Ceci entraîne une baisse de la qualité de l'eau.

Le but de nos études de terrain est la comparaison de la productivité primaire et de l'activité respiratoire du phytoplancton en amont et en aval de la confluence avec la Sambre, dès lors deux sites ont été choisis:

- l'un en Haute Meuse situé au barrage de La Plante (secteur déjà bien étudié antérieurement par HENRIETTE, 1987) et accessoirement à celui de Tailfer;
- le second site choisi est le barrage à Andenne, en Moyenne Meuse, en aval de la confluence avec la Sambre.

1.2 COMPOSITION DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES

Le phytoplancton est constitué d'algues unicellulaires isolées ou en colonies. La plupart des organismes phytoplanctoniques sont autotrophes, contenant des pigments photosynthétiques (chlorophylles, caroténoïdes, phycobilines chez les algues bleues), certains peuvent cependant être temporairement hétérotrophes (certains dinoflagellés). Leur taille varie entre 1 et 500 µm ; le nanoplancton (10-50 µm) et le microplancton (50-500 µm) représentent la fraction la plus active.

Les communautés phytoplanctoniques peuplent des milieux stagnants ou des rivières à cours lent qui représentent une grande diversité de conditions chimiques et

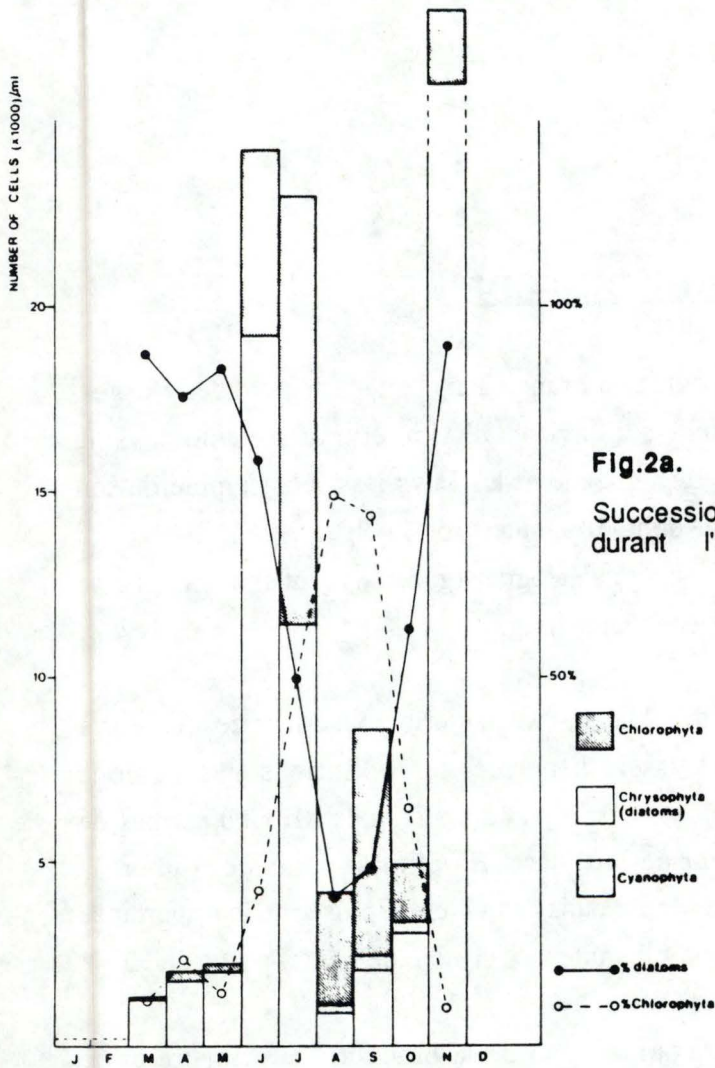
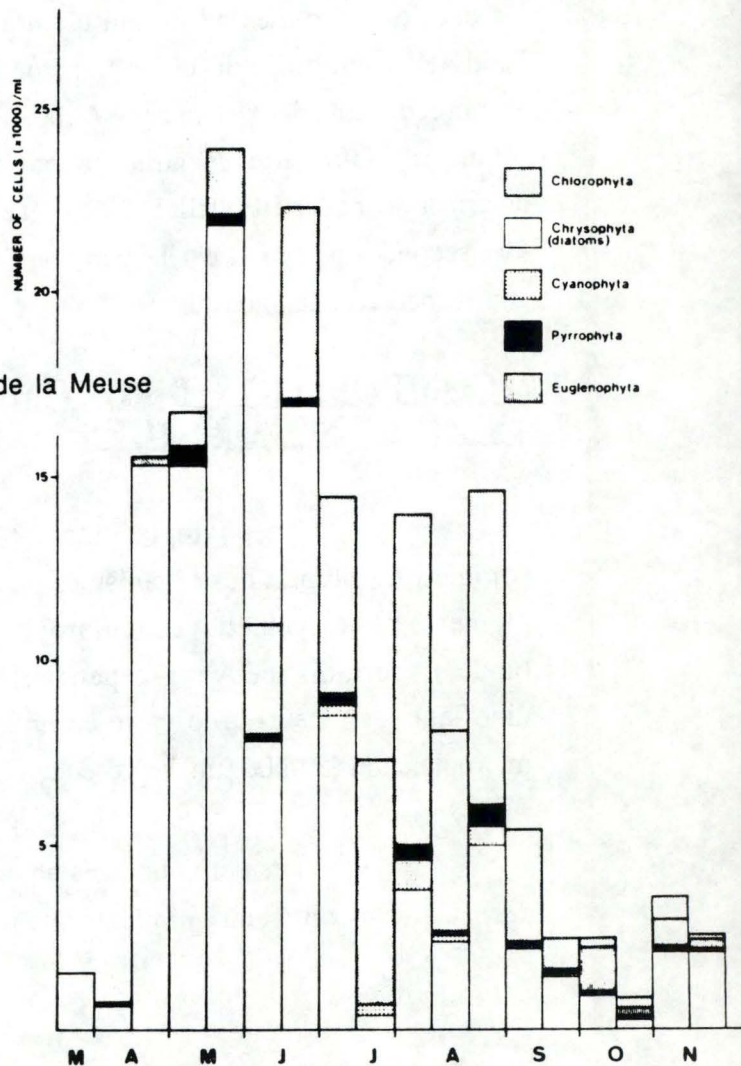


Fig. 2a.

Succession saisonnière des principaux groupes algaux de la Mer durant l'année 1983. (DESCY, 1987).

Fig. 2b.

Succession saisonnière des principaux groupes algaux de la Meuse durant l'année 1984. (DESCY, 1987).



climatiques. Parallèlement, la nature et la densité du phytoplancton changent d'un plan d'eau à l'autre et au cours des saisons.

La Meuse appartient au groupe des grandes rivières de plaine à cours lent, riches en nutriments. Dans ce type de rivière, le plancton est typiquement dominé par les diatomées centriques (*Stephanodiscus* et *Cyclotella*) toute l'année, ou avec une dominance des Chlorophyceae durant l'été. Plus précisément, le phytoplancton de la Meuse belge est dominé par les diatomées (62%) et les algues vertes (26%) sur 237 taxons enregistrés. Des algues bleues (Chroococcaceae et Oscillatoriaceae), des Pyrrophytes (Cryptomonades) et des Euglénophytes se rencontrent en moindre proportion.

Des variations saisonnières de la composition des communautés algales s'observent en Meuse, principalement marquées par l'alternance de diatomées et d'algues vertes (fig. 2.a et 2.b) :

- bloom (*) printanier de diatomées centriques, notamment *Stephanodiscus hantzschii*.
- développement plus ou moins important de Chlorophytes pendant l'été. Certaines diatomées y ont cependant un optimum marqué (*Melosira granulata*, *Melosira ambigua*, *Stephanodiscus minutulus*, *Cyclotella meneghiniana*).
- nouveau bloom automnal de diatomées (*Stephanodiscus hantzschii*).

Lors du développement du phytoplancton, la densité cellulaire varie de moins de 1.000 cellules par ml jusqu'à environ 25.000 cellules par ml durant les blooms.

(pour un aperçu plus détaillé de l'évolution des communautés phytoplanctoniques, voir DESCY, 1987)

Des communautés phytoplanctoniques similaires à celles de la Meuse sont fréquemment observées dans d'autres rivières tempérées, riches en nutriments où les conditions hydrologiques permettent le développement complet d'un peuplement planctonique vraie: la Tamise (LACK, 1971), le Rhin et le Neckar (BACKAUS & KEMBALL, 1978) ou dans certaines rivières anglaises revues par JONES (1984), la Seine (rapport PIREN Seine, 1989), la Loire (CHAMP, 1980),...

Les densités cellulaires dans la colonne d'eau sont élevées dans ce type de rivières, excédant souvent largement 10.000 cellules par ml et atteignant parfois 100.000 cellules par ml durant les blooms d'espèces telles que *Stephanodiscus hantzschii* et *Skeletonema potamos* (dans le Danube).

Il peut cependant y avoir des variations d'une rivière à l'autre. Par exemple, les *Melosira* peuvent dominer à d'autres saisons: on retrouve ainsi *M.islandicus* au printemps ou *M. italica* en été, dans le cours inférieur de la Volga (MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, 1979; DESCY, 1987).

Les Cyanophyceae croissent rarement à des densités significatives, c'est cependant le cas de la Bure (MOSS et al., 1984): cela semble lié à des périodes de débit très faible, permettant

* Développement explosif des populations algales pendant une période relativement courte en réponse aux conditions locales favorables du milieu aquatique (lumière, température, nutriments)

ainsi le développement d'algues à croissance lente (algues bleues ou certaines diatomées pennées).

Les séquences saisonnières du phytoplancton présentent une faible reproductibilité d'une année à l'autre: on observe des variations tant dans l'époque d'apparition des espèces que dans le nombre de pics et dans leur amplitude. Néanmoins, dans des conditions écologiques précises, des dominances typiques se manifestent. Ainsi, des études réalisées en Meuse en 1983-1984 ont montré que le bloom en 1984 a débuté plus tôt au printemps (février-mars) par rapport en 1983 (mars-avril), les circonstances étant plus favorables en 1984. Certaines différences sont également apparues, telles que la constance des Cryptomonades toute l'année et, plus particulièrement, le niveau d'*Euglena pisciformis* fin d'automne. Par contre, en 1987, le phytoplancton se développe seulement début avril, le débit étant élevé jusque fin mars. Quant aux campagnes effectuées en 1988, elles ont débuté vers fin avril et les résultats nous indiquent déjà un bloom.

Ainsi, dans la plupart des habitats aquatiques, les changements temporels représentent une caractéristique universelle des populations algales. Les facteurs responsables de ces changements sont nombreux et complexes: température, lumière, nutriments, grazing, parasitisme, mais aussi, dans les grandes rivières, les conditions hydrologiques. Leur action est concomitante et tous entrent en compétition.

Une certaine hétérogénéité spatiale du plancton au niveau de la Meuse, sur toute sa longueur (850 km), a été démontrée (VAN CRAENENBROEK & VAN DEN BOS, 1983). Les données sur le phytoplancton montre que, si les diatomées restent dominantes tout le long, des variations de la composition relative de différents groupes algaux peuvent néanmoins se passer d'un site à l'autre.

2. DEVELOPPEMENT DU PHYTOPLANCTON

La biomasse phytoplanctonique montre des fluctuations au cours du temps. La dynamique de développement du phytoplancton est contrôlée par l'équilibre entre un terme de production (P) et des termes de disparition. Ces termes de disparition peuvent être liés au métabolisme des algues (respiration, excrétion), aux caractéristiques biotiques (grazing*, mortalité naturelle ou due au parasitisme) et abiotiques (sédimentation, exportation) de leur environnement.

Ces différents processus régissant le développement du phytoplancton peuvent se résumer par la formule suivante:

$$\frac{dB}{dt} = (P - (R + E) - G - S - M) \cdot B$$

$\frac{dB}{dt}$ = variation de la biomasse en C (mg C . m⁻² . j⁻¹)

P = taux de photosynthèse brute du phytoplancton (j⁻¹)

R = taux de respiration du phytoplancton (j⁻¹)

E = taux d'excrétion du phytoplancton (j⁻¹)

S = taux de sédimentation du phytoplancton (j⁻¹)

G = taux de grazing du phytoplancton (j⁻¹)

M = taux de mortalité du phytoplancton (j⁻¹)

L = exportation (j⁻¹)

Le terme primordial de la production phytoplanctonique est donc le taux de photosynthèse P. Si celui-ci est élevé, il peut excéder largement la somme des taux de disparition, ce qui permet, en principe, un taux de croissance élevée.

2.1. BIOMASSE

2.1.1. Généralités

La biomasse phytoplanctonique s'exprime généralement par la concentration en chlorophylle *a* (chl_a), malgré des variations dans le rapport chl_a/biovolume estimées entre 2 et 8 µg chl_a . mm⁻³ selon POURRIOT et al. (1982). Ces variations seraient dues à différents facteurs (méthodes de dosage, état physiologique des algues, espèces présentes, régime lumineux, état nutritif des cellules algales, ...).

* Prédation par le zooplancton

Tableau 1. Variations de la chla et de la production primaire en Meuse du 28 avril au 29 juin 1988 (GOSSELAIN, 1988).

DATE	Chla ug/l	T° °c	PJ g c/m ² /J	P/R	TPB j ⁻¹	TPN j ⁻¹	TC j ⁻¹
28.04.88	120	12.5	3.775	1.61	0.26	0.10	0.09
30.04.88	121.8	13.0	2.907	1.26	0.19	0.04	0.04
02.05.88	92.7	14.0	3.180	1.64	0.28	0.11	0.10
04.05.88	81.2	15.0	2.229	1.25	0.22	0.04	0.04
06.05.88	82.2	15.5	5.692	2.72	0.57	0.36	0.31
09.05.88	76.4	16.0	1.852	0.99	0.20	0.00	0.00
18.05.88	107.5	19.0	1.679	0.71	0.13	-0.05	-0.05
07.06.88	41.1	15.0	1.362	2.16	0.27	0.15	0.14
15.06.88	153.5	19.5	5.903	1.89	0.31	0.15	0.14
23.06.88	104.3	20.0	3.918	1.81	0.31	0.14	0.13
29.06.88	56.8	19.5	2.460	1.63	0.35	0.14	0.13

PJ : production journalière
 TPB : taux de production brute
 TPN : taux de production nette
 TPC : taux de croissance exponentielle

CHLOROPHYLL A IN THE RIVER MEUSE YEAR 1983

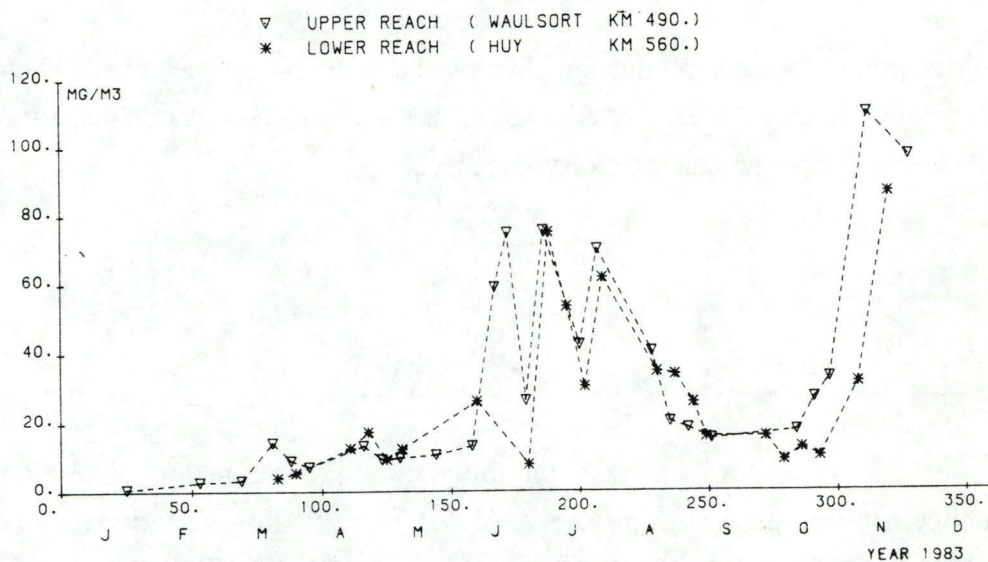


Fig.3a. Evolution de la chla dans la Meuse pendant l'année 1983 (DESCY et al., 1988).

CHLOROPHYLL A IN THE RIVER MEUSE YEAR 1984

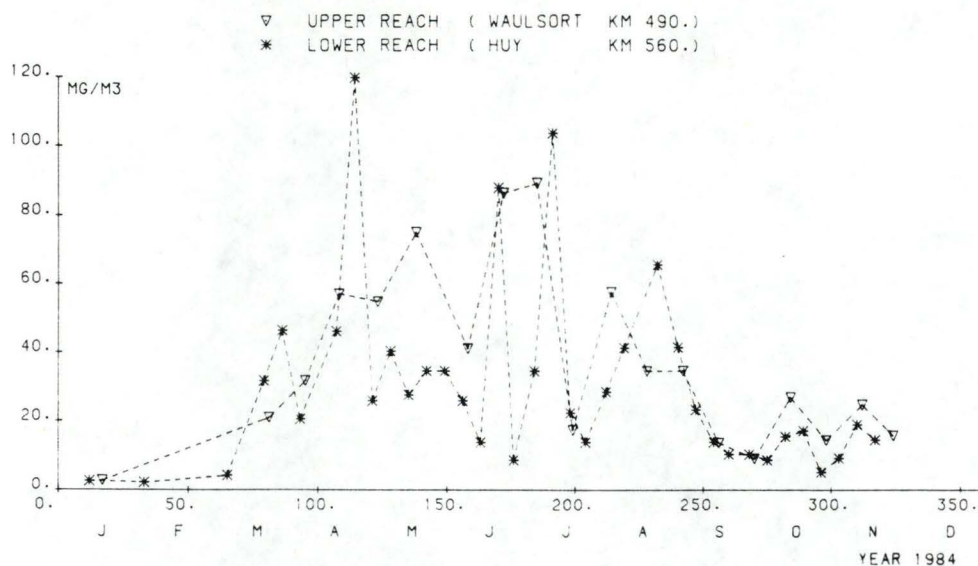


Fig.3b. Evolution de la chla dans la Meuse pendant l'année 1984 (DESCY et al., 1988).

Tableau 2. Résumé de mesures de productivité planctonique dans certaines grandes rivières Européennes (DESCY et al., 1988).

River	Reference	Mean annual GP gC · m ⁻² · d ⁻¹	Minimal GP gC · m ⁻² · d ⁻¹	Maximal GP gC · m ⁻² · d ⁻¹	Maximal biomass
Loire (France)	CHAMP (1980)	-	0.041*	22.7*	10 gC · m ⁻³
	BILLEN et al. (1984 b)	1.51	0.05	3.9	158 mg Chl. a · m ⁻³
Lot (France)	CAPBLANCQ & DAUTA (1978)	0.75	0.068	2.32	15 mg Chl. a · m ⁻³
Oise (France)	BILLEN et al. (1984 a)	0.82 (1981)	-	-	70 mg Chl. a · m ⁻³
		0.96 (1982)	0.07	2.7	101 mg Chl. a · m ⁻³
Seine (France)	BORDET (1980)	-	(0.3)	4.40	85 mg Chl. a · m ⁻³
Thames (England)	WETZEL (1975)	1.44	0.006	4.50	197 mg Chl. a · m ⁻³
	LACK & BERRIE (1976)	-	-	-	-
	WESTLAKE (1980)	1.26 (NP)	-	-	-
Kennet (England)	LACK & BERRIE (1976)	-0.008 (NP)	0.03	0.42	62 mg Chl. a · m ⁻³
	WESTLAKE (1980)	-	-	-	-
Bure (England)	MOSS et al. (1984)	-	-	-	400 mg Chl. a · m ⁻³
Wye (England)	JONES (1984)	-	-	-	137 (400) mg Chl. a · m ⁻³
Neckar (Germany)	PINTER & BACKHAUS (1984)	-	-	OPL:8.4 mg C · m ⁻³ · h ⁻¹	113 mg Chl. a · m ⁻³
Rhine (Germany)	FRIEDRICH & MULLER (1984)	-	-	OPL:7 mg C · m ⁻³ · h ⁻¹	185 mg Chl. a · m ⁻³
	WETZEL (1975)	0.6	-	-	-
Danube (Czechoslovakia)	ERTL & JURIS (1967)	0.66	0	4.05	-
Dnieper (USSR)	POLISHCHUK & TOMNITSKIY (1985)	-	0.63 (1959-1964)	1.47	-
		-	0.67 (1981)	1.41	3.296 g · m ⁻³
Verevchikha (USSR)	POLISHCHUK & TOMNITSKIY (1985)	-	0.14	1.20	0.444 g · m ⁻³
Escaut (Belgium)	BILLEN et al. (1984 b)	1.18	0.07	4.5	155 mg Chl. a · m ⁻³
Meuse (Belgium)	DESCY et al. (this paper)	1.62 (1983)	0.05	5.78	121.5 mg Chl. a · m ⁻³
		1.68 (1984)	0.18	4.35	89.6 mg Chl. a · m ⁻³

GP = gross production.

NP = net production; C production calculated with PQ = 1.25, when only oxygen measurements were available.

* calculated over a 1.20 m depth.

OPL: oxygen production under laboratory conditions.

Ainsi, la concentration en *chl a* diminue lors d'une déficience en azote et phosphore ; par contre, on observe une relation inverse entre les intensités d'éclairement et la *chl a*. Il s'agit d'un phénomène d'adaptation des algues aux conditions lumineuses : les cellules algales sont ainsi capables de réguler leur efficacité photosynthétique en changeant leur contenu en pigments, mais cela peut prendre plusieurs générations avant de s'établir (HARRIS, 1978).

2.1.2 Evolutions de la biomasse

Les fluctuations de la biomasse phytoplanctonique, et donc de la concentration en *chl a* dans l'eau de la Meuse, présentent une tendance saisonnière marquée et suivent étroitement les variations de la composition et de la densité algale. Plusieurs études ont été réalisées en diverses régions de la Meuse (Haute et Moyenne Meuse belges, Meuse hollandaise). La *Chl a* montre de faibles valeurs en période hivernale (0-3 mg *chl a* .m⁻³), la période de croissance débute au printemps, pourvu que les conditions hydrologiques et climatiques soient favorables. Pendant la bonne saison qui suit (d'avril à octobre), des maxima de l'ordre de 80-150 mg *Chl a* .m⁻³ peuvent être atteints.

Les fluctuations parfois enregistrées (bien visibles chez GOSSELAIN, 1988) sont donc principalement imputables aux variations climatiques et à la prédation par le zooplancton, abondant en été (*tab.1*). Une décroissance nette se manifeste en août-septembre, parfois suivie d'une reprise de croissance automnale selon les conditions hydrologiques (voir *fig.3a et fig.3b*).

Les maximums de biomasse phytoplanctonique dans la Meuse sont similaires à ce qui est observé dans d'autres grandes rivières européennes (*tab.2*). Ces fluctuations, typiques d'eaux eutrophisées, varient habituellement entre 90 et 200 mg *chl a* .m⁻³. A ces résultats peuvent s'ajouter des résultats plus récents de la Seine (Rapport PIREN Seine, 1989). Une biomasse de plus de 90 mg *chl a* . m⁻³ a été obtenue vers la mi-juin et a même atteint près de 120 mg *chl a* . m⁻³ en juillet.

DE RUYTER VAN STEVENINCK et al. (1990) ont établi une comparaison entre la Meuse et le Rhin dans la région hollandaise, en 1985. Le développement des populations phytoplanctoniques suit une voie similaire dans ces deux rivières mais il existe des dissemblances importantes dans les phases de développement du plancton, probablement causées par les différences dans le débit et la profondeur entre ces rivières (*fig. 4*).

Le Rhin, alimenté par l'eau de pluie et la fonte des glaces dans les Alpes, a un écoulement relativement constant mais au moins trois fois plus rapide que celui de la Meuse, alimentée principalement par les eaux de pluie. Suite à un nombre plus élevé de

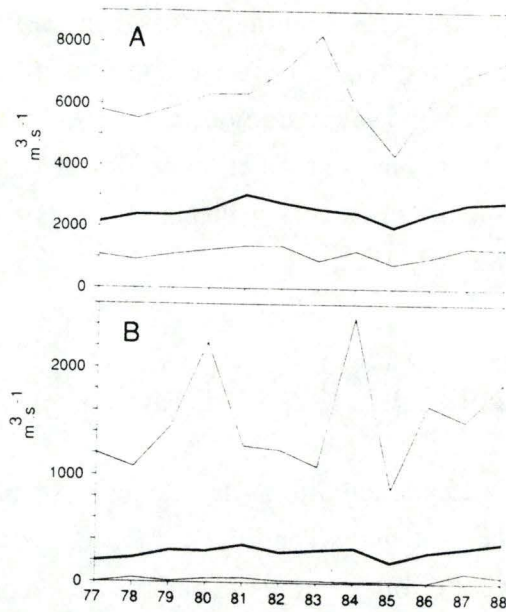


Fig.4. Ecoulements de l'eau A) du Rhin à Lobith et B) de la Meuse à Eijsden: valeurs annuelles maximales, minimales et moyennes. (DE RUYTER VAN STEVENINCK et al., 1990a).

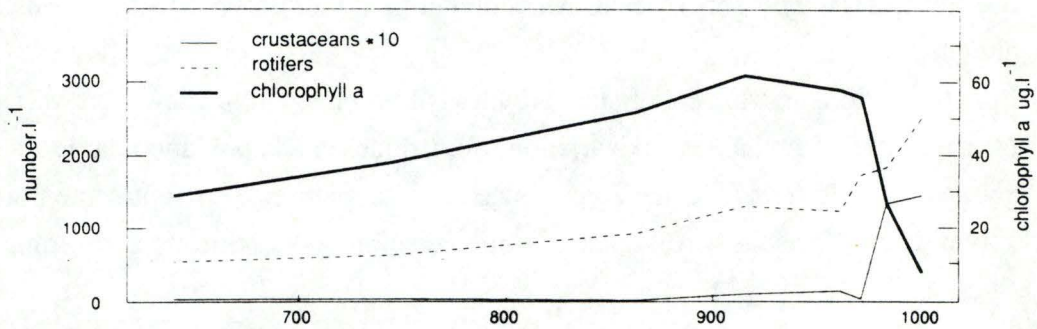


Fig.5a. Développement du phytoplancton (chl a) dans le Rhin pendant son transport de Bad Honnef (640 km) à Willemstad (1000 km) du 13-05-1988 au 19-05-1988. (DE RUYTER VAN STEVENINCK et al., 1990a).

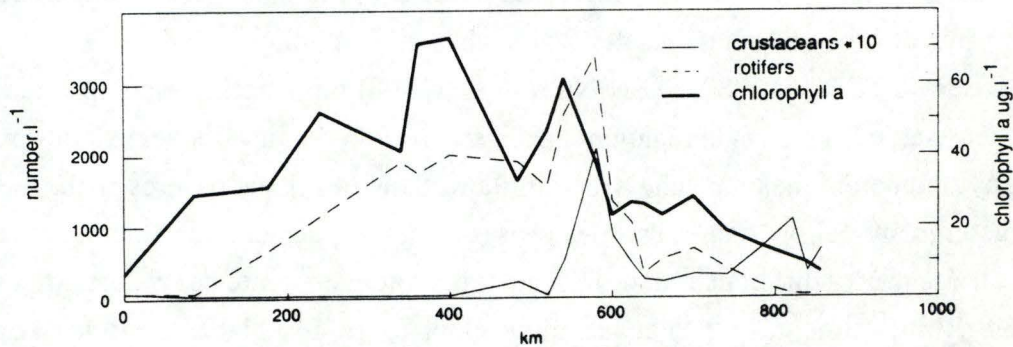


Fig.5b. Développement du phytoplancton (chl a) dans la Meuse pendant son transport de sa source à Keizersveer (855 km) entre le 19-09-1989 et le 30-09-1989. (DE RUYTER VAN STEVENINCK et al., 1990a).

barrages, le temps de résidence de l'eau en Meuse est donc plus long, ce qui permet un cycle complet de développement du plancton, bien avant son arrivée à la mer. Le Rhin montre une augmentation croissante de la chl a depuis sa source et atteint un maximum (30 - 50 mg chl a .m $^{-3}$) à 100 km avant que la rivière ne s'écoule dans la mer (*fig.5a*).

La Meuse, quant à elle, montre une variation de la chl a beaucoup plus irrégulière depuis sa source (entre 40 et 70 mg chl a .m $^{-3}$) et fluctue à des niveaux plus bas dans les derniers 100 km (*fig.5b*). Ces fluctuations de biomasse phytoplanctonique sont suivies parallèlement par le développement de zooplancton.

Il faut également remarquer que la biomasse algale du Rhin à cette station de Lobith est assez faible (50 mg chl a ..m $^{-3}$ en 1985 et 25 mg chl a ..m $^{-3}$ en 1987) alors qu'elle atteint normalement 50 à 100 mg chl a ..m $^{-3}$, mais cela pourrait s'expliquer par le fait que le phytoplancton du Rhin est limité par la lumière.

L'évolution de la biomasse algale du Rhin a cependant beaucoup augmenté depuis 1930, suite aux apports croissants de nutriments et les conditions hydrographiques (débit, temps de résidence de l'eau). Ceci signifie que les problèmes liés à l'eutrophisation sont loin de se résoudre.

Nous pouvons ainsi noter que la périodicité dans le développement du phytoplancton n'est pas fixe: le facteur dominant régissant la dynamique de population est le régime hydraulique du fleuve. En effet, sa biomasse est faible ou nulle quand les débits sont élevés (> 300 m 3 .s $^{-1}$ en Meuse), ensuite, dans des conditions de débit favorable, ce sont les facteurs climatiques (lumière, température) et plus rarement les facteurs trophiques qui conditionnent son évolution dans le temps.

L'effet d'écoulement de la biomasse phytoplanctonique pourrait être décrite comme une balance entre le taux de dilution par les apports latéraux d'eau en fonction du taux de croissance du phytoplancton.

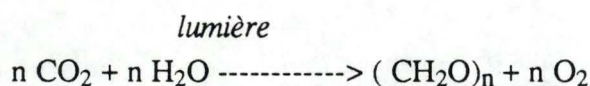
En conséquence, le phytoplancton se développe principalement de mai à septembre, cependant différents pics peuvent apparaître durant cette période.

2.2. PHOTOSYNTHESE ET PRODUCTION PRIMAIRE

La photosynthèse des végétaux chlorophylliens est un processus qui se déroule en deux étapes consécutives. Celles-ci peuvent être résumées d'une façon simplifiée comme suit:

- la première étape (la phase claire) consiste en une transformation de l'énergie lumineuse absorbée par les pigments photosynthétiques en énergie chimique (sous forme d'ATP et de réducteurs) et en une libération d'oxygène;
- la seconde étape (la phase sombre), quant à elle, utilise l'énergie fournie par l'étape précédente permettant la réduction du CO₂ fixé par voie enzymatique (cycle de Calvin) et sa transformation en C organique.

Le résultat net de la photosynthèse est résumé dans l'équation suivante:



Il faut noter cependant que, chez certains organismes, l'énergie nécessaire à la synthèse de matières organiques peut provenir de l'oxydation de composés minéraux. Il s'agit de la chimiosynthèse, mais ce phénomène est beaucoup moins répandu.

La production primaire d'un écosystème désigne donc l'ensemble de la matière organique synthétisée par les organismes autotrophes. C'est la production primaire brute (PB). La production nette (PN) désigne, quant à elle, la PB moins les pertes par respiration. Elle représente le carbone disponible pour la croissance (et pour la constitution des réserves intracellulaires).

La production primaire fournit donc l'énergie et les molécules organiques aux organismes hétérotrophes qui se nourrissent directement ou indirectement à ses dépens et assurent le recyclage des éléments nutritifs.

De même que la composition et la biomasse phytoplanctonique, la production du phytoplancton suit également une tendance saisonnière : en Meuse, on observe des valeurs faibles en hiver (0,01 g C.m⁻².j⁻¹), intermédiaires au printemps (0,5 à 1,5 g C.m⁻².j⁻¹), ce qui peut s'expliquer par les débits élevés de cette période. Une intense période de croissance se déclenche ensuite de mi-juin à mi-août (jusque 6 g C.m⁻².j⁻¹). La production retombe alors à des valeurs basses durant les mois de septembre et d'octobre. Notons cependant qu'une poussée de biomasse en novembre peut être responsable d'une production primaire significative (DESCY et al., 1988). De même, HENRIETTE (1987)

Tableau 3. Valeurs moyennes de la production primaire ($\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) dans différentes rivières (BOTHAR & KISS, 1990).

River	$\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$	References
Ottawa (Canada)	0.30	Rosemarin 1975
Danube (Czechoslovakia)	0.69	Ertl & Juris 1967
Danube (Hungary)	1.22	Dvihally 1975
Vistula (Poland)	1.65	Javornický 1966
Volga (U.S.S.R.)	2.25	Tarasova 1970
Raritan (U.S.A.)	2.55	Flemer 1970
Danube (Hungary)	5.29	present paper

observa une diminution progressive de septembre à novembre 1986 où elle obtint des valeurs de 0,04 - 0,06 g C. m⁻².j⁻¹ et une remontée à partir d'avril 1987.

La PB journalière atteint pour la Haute Meuse belge des valeurs comprises entre 0,05 et 5,78 g C.m⁻².j⁻¹ en 1983 et entre 0,18 et 4,35 g C.m⁻².j⁻¹ pour 1984. Pour la partie inférieure de la Meuse belge, les mesures de PB varient entre 0,08 et 5,52 g C.m⁻².j⁻¹ en 1983.

La valeur de la production journalière moyenne (variant entre 1,4 et 1,6 g C.m⁻².j⁻¹) mesurée dans la partie supérieure de la Meuse belge semble être un maximum atteint dans ces rivières de plaine, à cours lent, eutrophisées, ne présentant pas de limitation par les nutriments ou d'effets défavorables attribuables à la pollution.

Des valeurs similaires ont été observées pour d'autres grandes rivières riches en nutriments telle que la Loire (1,5 g C.m⁻².j⁻¹ en 1984), la Tamise (1,44 g C.m⁻².j⁻¹ en 1975), l'Escaut (1,18 g C.m⁻².j⁻¹ en 1984), la Vistule (1,65 g C.m⁻².j⁻¹ en 1966), le Danube en Hongrie (1,22 g C.m⁻².j⁻¹ en 1975) (*tab.2 et tab.3*). Les valeurs plus récentes concernant la productivité du Danube semblent cependant trop élevées par rapport à l'évolution de la productivité dans les autres rivières.

Si la production brute phytoplanctonique est similaire dans toutes ces rivières, les différences dans les densités maximales et les valeurs de biomasse peuvent être attribuées aux caractéristiques physiques telles que la transparence de l'eau (dépendant de la concentration des matières en suspension), la profondeur du lit et le régime hydrologique.

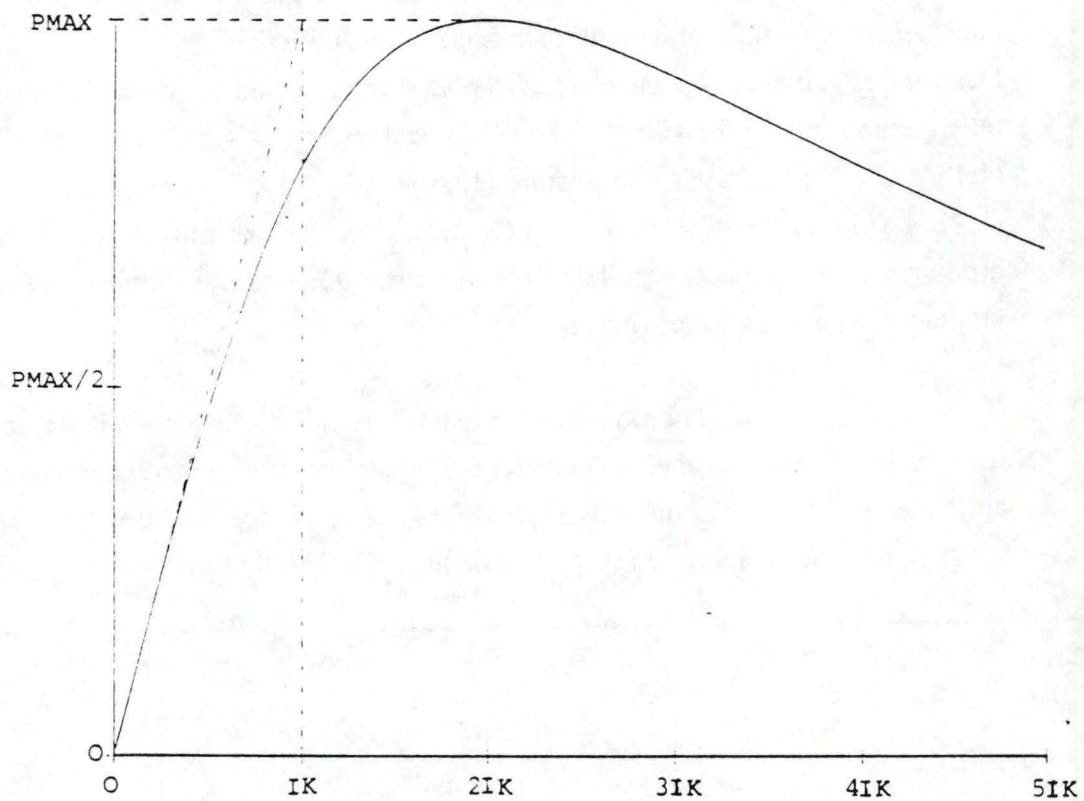


Fig.6. Forme théorique de la relation photosynthèse-lumière (BILLEN et al.,1985).

2.2.1. Facteurs influençant la photosynthèse

1. INTENSITE LUMINEUSE

a) Energie lumineuse disponible

La source de lumière conditionnant la production photosynthétique des végétaux chlorophylliens est constituée de radiations comprises entre 400 et 700 nm, c'est-à-dire le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR).

Cette énergie incidente va être atténuée par un phénomène de réflexion à la surface de l'eau (en moyenne 5 à 6% de la lumière incidente). La lumière subit ensuite une atténuation dans l'eau par les processus d'absorption (par l'eau pure, les substances dissoutes et les pigments algaux) et de dispersion par les matières en suspension. Celles-ci, constituées entre autre de phytoplancton, comprennent également des particules minérales provenant de l'érosion du bassin versant, de particules organiques détritiques et de phytoplancton.

Cette atténuation verticale peut se représenter par la loi de Beert-Lambert où I_0 = irradiance sous la surface, I_z = irradiance à la profondeur z et η = coefficient d'atténuation verticale :

$$I_z = I_0 e^{-\eta z}$$

Dans un milieu aquatique comme la Meuse, l'extinction de la lumière dans la colonne d'eau est reliée à la fois à la concentration en particules inertes en suspension et à la densité du plancton durant la période de croissance.

On désigne par "profondeur euphotique" la profondeur à laquelle le niveau lumineux est inférieur à 1% de l'irradiance de surface. La PN y est supposée insignifiante. Cette profondeur constitue la limite inférieure de la zone photique.

b) Relation photosynthèse-lumière.

Les réponses photosynthétiques d'une communauté naturelle phytoplanctonique dépendent des fluctuations de la quantité moyenne de lumière reçue dans la partie visible du spectre, selon la fonction $P = f(I)$. Cette fonction décrit une courbe dite de "saturation" (*fig.6*).

Cette relation s'obtient, par exemple, par l'incubation in situ d'échantillons additionnés de $H^{14}CO_3^-$ à différentes intensités lumineuses (voir 3.3.). A partir des valeurs mesurées de l'activité photosynthétique du phytoplancton à chaque intensité lumineuse, on peut construire la courbe photosynthèse-lumière. Cette courbe permet d'estimer deux paramètres :

- P_{\max} = activité photosynthétique par unité de biomasse phytoplanctonique en lumière saturante ($\text{mg C} \cdot (\text{mg chl}a)^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Ce paramètre mesure la vitesse des réactions sombres de la photosynthèse (processus enzymatiques du cycle de Calvin, c'est - à - dire la mesure du taux de réduction du CO_2);
- I_k = intensité au seuil de la saturation ($\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). I_k caractérise le processus photochimique de la photosynthèse, elle mesure l'efficacité d'utilisation de la lumière par les algues.

on distingue trois parties dans la courbe :

1) Photosynthèse en lumière limitante : ces conditions correspondent au bas de la zone photique où la lumière est limitante. On observe une relation linéaire entre la photosynthèse et l'énergie lumineuse absorbée par les pigments (activation d'un nombre croissant de centres réactionnels).

2) Photosynthèse en lumière saturante : sommet de la zone photique, la lumière n'est plus limitante. P tend vers un plateau P_{\max} : il y a saturation progressive (limite de rendement quantique de la photosynthèse qui est de huit quanta par molécule de CO_2).

3) Photoinhibition : Ceci correspond à une dépression du profil de photosynthèse des algues, près de la surface. Cette photoinhibition se réalise à des intensités lumineuses qui dépendent de la qualité, la quantité et la durée de l'éclairement (les U.V. seraient responsables de 50% de la photoinhibition sous conditions naturelles).

c) La photorespiration

Il s'agit d'une réaction de l'oxygène à la lumière avec la Ribulose diphosphate carboxylase: quand le rapport O_2/CO_2 est élevé, l'enzyme se comporte comme une oxygénase. Il y a production de glycolate, qui peut être excrété par les algues. Une consommation d'oxygène résulte aussi des "réactions de Mehler", qui seraient un mécanisme de dissipation de l'énergie quand les photosystèmes fonctionnent à plein rendement, à forte intensité lumineuse.

La photorespiration pourrait être impliquée dans la photoinhibition lors de forts éclaircissements.

2. LA TEMPERATURE

La photosynthèse étant, pour une part, un processus enzymatique, elle demande une certaine énergie d'activation pour se produire. Ce concept d'énergie d'activation se réfère à la quantité minimale d'énergie cinétique nécessaire pour franchir la barrière énergétique qui empêche la réaction de se produire.

Dans le cas d'une réaction chimique, l'influence de la température sur le processus peut être représenté expérimentalement par l'équation d'Arrhénius où A = énergie d'activation par mole, K = taux de réaction, B = facteur de fréquence indépendant de la température :

$$K = B.e^{-A/RT}$$

Selon HARRIS (1978), une relation d'Arrhénius non linéaire, lorsque le taux d'activité photosynthétique sous lumière saturante est portée graphiquement en fonction de la température, pourrait être associée à la transition des propriétés physiques dans les membranes lipidiques des thylacoïdes de chloroplastes (réorganisation des lipides membranaires pouvant se produire dans une certaine gamme de température).

Des variations de température peuvent également modifier l'énergie d'activation d'un enzyme ou affecter les propriétés catalytiques des enzymes localisés dans les membranes (suite aux modifications des propriétés physiques de celles-ci), ainsi que la perméabilité des solutés, la régulation générale du métabolisme, ce qui peut affecter la croissance.

Cette dépendance de la température peut être caractérisée par le coefficient de température d'une réaction (Q_{10}) :

$$Q_{10} = \frac{\text{taux de réaction à } T + 10^{\circ}\text{C}}{\text{taux de réaction à } T}$$

Comme dans l'équation d'Arrhénius, B est proportionnel à \sqrt{T} :

$$Q_{10} = \sqrt{\frac{T+10}{10}} C^{10A/[RT+(T+10)]}$$

Q_{10} représente en fait le facteur d'augmentation des vitesses d'une réaction pour une augmentation de la température de 10°C .

La température peut non seulement affecter directement la croissance des algues en contrôlant les taux de photosynthèse et de respiration, mais aussi indirectement en diminuant la quantité d'oxygène dissous disponible dans l'eau. Ainsi, en conditions nutritionnelles non limitantes et en l'absence de prédation, le taux de croissance d'une population d'algues peut être en grande partie définie comme une fonction de la température et de la lumière (DAUTA, 1983).

KIRK (1986) observa que, dans une gamme de température supportable par le phytoplancton (entre 5 et 40°C), le taux photosynthétique par unité de biomasse

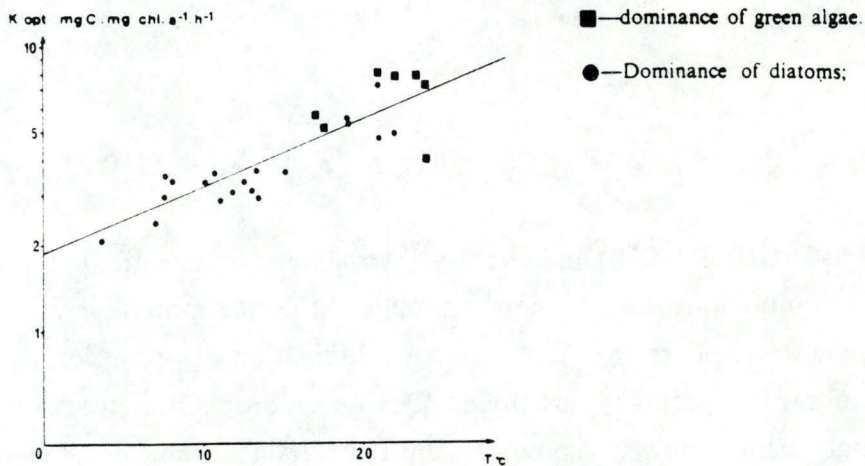


Fig.7. Relation entre l'activité photosynthétique du plancton sous lumière saturante (K_{opt}) et la température de l'eau dans la Meuse (DESCY et al., 1987).

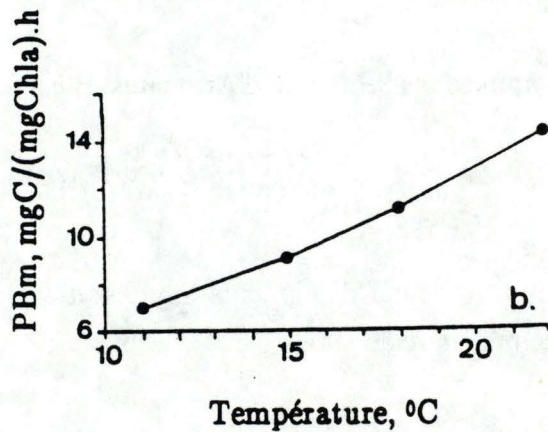


Fig.8. Relation entre le taux spécifique optimal de photosynthèse (PBm) et la température (Rapport PIREN-Seine, 1989).

augmentait dans un premier temps avec la température, arrivait ensuite à un plateau et finalement, diminuait. Cela signifie donc qu'il y a une température optimale pour l'activité photosynthétique du phytoplancton.

En Meuse, par exemple, les diatomées *Stephanodiscus hantzschii* sont des représentantes typiques des fractions de phytoplancton au printemps et en automne, décroissant régulièrement en été. Ce taxon semble avoir un taux optimal de photosynthèse aux environs de 15°C, à une irradiance relativement basse (environ 100 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) (DESCY, 1987).

Le paramètre P_{max} est influencé, comme toute réaction enzymatique, par la température. Les valeurs de P_{max} (dérivées de l'assimilation de ^{14}C sous lumière saturante et de mesures de chl a), évoluent selon une relation exponentielle (DESCY et al., 1987) :

$$P_{\text{max}} = a Q_{10}^{\frac{(T-20)}{10}} \quad (1)$$

où $a = 5,52 \text{ gC. gchl}a^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$

$$Q_{10} = 1,73$$

T = température de l'eau

Cette évolution exponentielle des valeurs de P_{max} en fonction de la température peut s'observer pour les communautés phytoplanctoniques de la Meuse lors des mesures réalisées en 1983 et 1984 (*fig.7*). De même, il a été démontré pour la Seine (Rapport PIREN Seine, 1989) que, en présence d'un peuplement phytoplanctonique donné (lors de mesures réalisées en incubateur, simulant les conditions in situ), les valeurs de P_{max} augmentent avec la température (*fig.8*), d'une façon approximativement linéaire.

3. INFLUENCE DES NUTRIMENTS

Les concentrations des principaux nutriments (N inorganique, P, Si) constituent souvent des facteurs limitants de la production primaire dans les environnements aquatiques. Cependant, les rivières de plaine à cours lent, ayant un grand bassin hydrographique, sont intensivement utilisés par les hommes pour l'agriculture, la densité d'habitants y est donc plus élevée (donc rejets importants). Dès lors, les apports de nutriments sont importants et excèdent les besoins des producteurs primaires.

Les effets des nutriments sur la production primaire sont plutôt indirects, dans la mesure où ils limitent le phytoplancton au niveau de sa croissance. Ils ont donc, s'ils sont limitants, un effet via la diminution de la biomasse.

D'autres effets sont cependant possibles (selon DESCY & MICHA, notes de cours, 1988):

- en cas de limitation par l'N, une influence sur la concentration en chlorophylle (augmentation du rapport C/chla);
- une carence en P est susceptible d'avoir un effet global sur le métabolisme (via la disponibilité en ATP, ...);
- l'utilisation de nitrates comme source d'N consomme du NADPH₂ et entre en compétition avec la réduction du CO₂ (pour la réduction des nitrates), à faible intensité lumineuse. Ainsi, SENFT (1978) a mis en évidence une relation entre P_{max} et les stocks intracellulaires de P et N, qui peut s'expliquer par les processus mentionnés ci-dessus.

La Meuse a une eau alcaline, riche en bicarbonates (pH 7,5-8,5), recevant d'importants apports de nutriments. Une certaine variation dans les concentrations en nutriments se passe sur un cycle annuel dû aux afflux venant des régions de drainage (N, Si) et des égouts (surtout le P) ainsi que par l'assimilation par les producteurs primaires. Cependant, les concentrations des nutriments ne semblent pas être des facteurs limitants pour la croissance du phytoplancton. D'un autre côté, des décroissances brutales de silice peuvent se passer durant un bloom de diatomées. Il n'est cependant pas clair que la silice puisse être limitante pour les diatomées dans les rivières, du fait que les apports de silice par les affluents sont importants (DESCY, 1987).

4. LES TERMES DE DISPARITION

Les termes de disparition sont importants à connaître si on veut comprendre les variations de la biomasse phytoplanctonique au cours du temps, ces processus limitant en effet la croissance de celle-ci.

Ces termes de disparition se divisent en deux parties. D'une part, le phénomène de disparition intervient dans le maintien des processus vitaux (respiration et excrétion) des autotrophes. D'autre part, des facteurs externes peuvent intervenir dans le contrôle du développement du phytoplancton; les plus importants sont la mortalité, la prédation par les organismes filtreurs (principalement le zooplancton) et l'exportation vers l'aval.

Dans les études de production primaire d'un milieu aquatique, les pertes sont parfois négligées, ce qui peut entraîner une erreur significative.

Ces pertes peuvent montrer certaines variations au cours du temps. Les taux de disparition seraient faibles au début de la phase de croissance des algues et augmenteraient en été, pour la Meuse belge. Le paramètre majeur des pertes serait la prédation par le zooplancton, estimé, par un modèle complet simulant la biomasse planctonique, à environ 46% des pertes en été (DESCY et al., 1987).

Cette prédation semble également varier selon les milieux : elle contribue en effet à 10% de la biomasse phytoplanctonique dans le bassin de stockage de Méry-sur-Oise (DESSERTY et al., 1987) et à 23% dans un lac eutrophisé (NIXDORFF, 1990).

L'excrétion de matières organiques par le phytoplancton est généralement peu importante, elle est estimée entre 0 et 5% pour le phytoplancton marin (SHARP 1977). D'autres auteurs obtiennent des résultats similaires en eau douce : 2 à 5% pour le lac Léman (FEUILLADE et al., 1986) ; 2,9% en moyenne pour un lac eutrophisé (NIXDORFF, 1990) ; 1,3 à 6,8% dans des lacs suédois eutrophes (COVENEY, 1982). Par contre, SONDERGAARD et al. (1985) observent une libération brute de carbone organique extracellulaire variant entre 5 et 46% de la production primaire journalière, dont la majeure partie est assimilée par les bactéries.

Dans la suite de ce travail, nous nous intéresserons principalement aux phénomènes de disparition dus à la respiration.

2.2.2. Modélisation de l'écosystème aquatique

1. DEVELOPPEMENT DES EQUATIONS DECRIVANT LA RELATION PHOTOSYNTHESE - LUMIERE

La photosynthèse du phytoplancton en relation avec l'intensité lumineuse est un sujet majeur dans l'étude de la productivité primaire de l'eau. Les modèles de productivité du phytoplancton visent à simuler les profils verticaux de photosynthèse. Ceci permet de calculer la production primaire de la zone euphotique à partir de la mesure d'un nombre restreint de valeurs caractéristiques.

Ces modèles reposent sur une formulation mathématique de la courbe de saturation qui décrit la variation du taux d'activité photosynthétique par unité de biomasse (P) en fonction de l'intensité de la lumière (I). (fig.6)

Dans le but de minimiser le nombre de paramètres pris en compte, une forme simplifiée de la relation de VOLLENWEIDER (1965), qui tient compte d'une faible photoinhibition, a été utilisée dans le cadre de l'élaboration du modèle écologique de la Meuse (DESCY et al., 1987) :

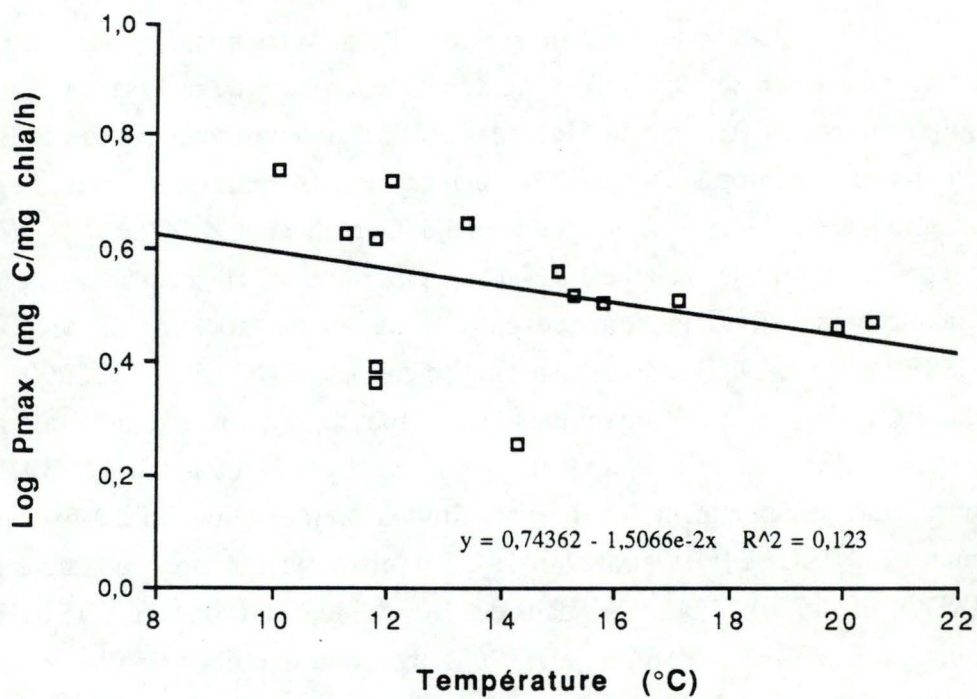


Fig.9a. Relation entre P_{max} et la température en Meuse pour l'année 1987 (HENRIETTE, 1987).

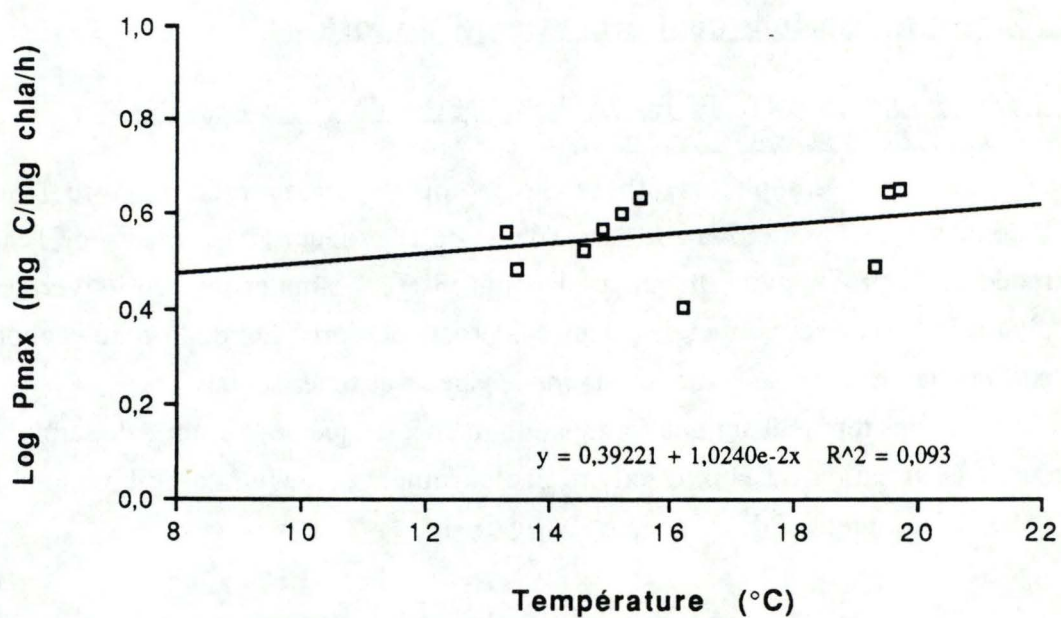


Fig.9b. Relation entre P_{max} et la température en Meuse pour l'année 1988 (Gosselain, 1988).

$$P(z,t) = 2 P_{\max} \frac{I(z,t)/2I_k}{1 + (I(z,t)/2I_k)^2} \quad (2)$$

où $P(z,t)$ = taux de photosynthèse à la profondeur z et au temps t .

$I(z,t)$ = PAR à la profondeur z et au temps t .

Les paramètres P_{\max} et I_k sont déterminés par la meilleure optimisation à partir des données expérimentales.

La production journalière (PJ) par mètre carré est calculée, connaissant la variation journalière de l'intensité lumineuse $I(t)$ et le coefficient d'atténuation de la lumière (η), par la double intégration de l'équation (2) sur le temps et la profondeur :

$$PJ = \int_0^d \int_r^s 2 P_{\max} \frac{I(z,t)/2I_k}{1 + (I(z,t)/2I_k)^2} dt dz \quad (3)$$

avec $I(z,t) = I_0(t)e^{-\eta z}$ et où d = la profondeur de la colonne d'eau, r = le lever du soleil et s = le coucher du soleil.

Ainsi, à partir des formulations mathématiques du modèle, il est possible de recalculer la production à chaque profondeur pendant la période d'incubation, ce qui permet une comparaison entre valeurs calculées et mesurées. Dès lors, la validité du modèle peut être testée.

2. EVOLUTION DES PARAMETRES P_{\max} et I_k CALCULES ET ESTIMES - LIMITES DU MODELE

Dans le modèle, P_{\max} est supposé dépendant seulement de la température selon l'équation (1) (citée au point 2.4.1. concernant les effets de la température sur la photosynthèse). Le logarithme de P_{\max} devrait en principe évoluer linéairement en fonction de la température.

Mais cette relation linéaire n'est pas parfaite et quelques déviations par rapport à la relation sont déjà observées pour les années 1983-1984. De plus, pour les années 1986-1987 (HENRIETTE, 1987) (*fig.9a*) et pour l'année 1988 (GOSSELAIN, 1988) (*fig.9b*), cette relation ne présente pratiquement aucune linéarité.

En fait, P_{\max} semble évoluer linéairement avec la température lorsqu'une communauté phytoplanctonique domine, mais cette relation se modifie quand la composition algale change radicalement. Or, cette relation empirique (1) représente le comportement général des principaux groupes algaux dominant la succession phytoplanctonique sur toute l'année.

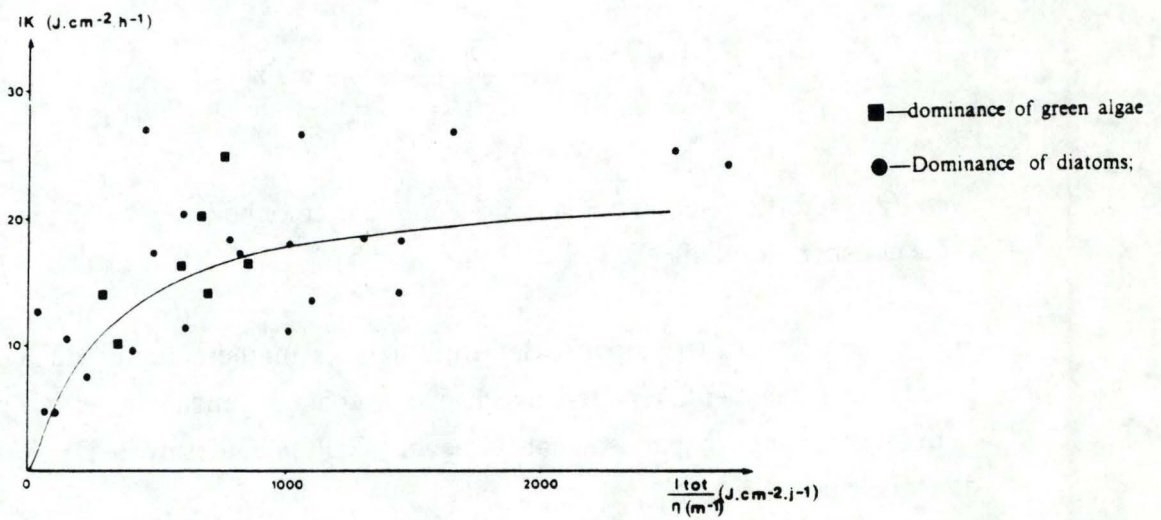


Fig.10. Relation entre I_K (intensité de la lumière au seuil de la saturation) et la PAR journalière dans la colonne d'eau (I_{tot} / η) dans la Meuse (DESCY et al., 1987).

Ce modèle a en effet été établi pour une seule espèce phytoplanctonique et il ne tient donc pas compte du changement de la composition algale qui se passe lors d'une étude à long terme.

Le paramètre I_k traduit l'adaptation de la communauté phytoplanctonique au climat lumineux très variable en Meuse en fonction des variations de la lumière incidente et de la transparence de l'eau. Pour tenter de mettre en évidence cette dépendance, il peut être relié à la quantité totale d'énergie lumineuse pendant la durée du jour dans la colonne d'eau, c'est-à-dire le rapport I_{tot}/η où I_{tot} est la PAR pendant la durée du jour ($J \cdot cm^{-2} \cdot j^{-1}$) et η le coefficient d'atténuation lumineuse (m^{-1}). Les valeurs de I_k mises en graphique en fonction du rapport I_{tot}/η donnent une relation du type :

$$I_k = \frac{a \cdot I_{tot}/\eta}{I_{tot}/\eta + b} \quad (4)$$

où

$$a = 23,1 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$$

$$b = 324 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$$

La modélisation proposée par BILLEN et al. (1985) sur base de plusieurs rivières (Escaut, Loire, Oise) fournit des résultats similaires:

- $I_k = 0,0309 \cdot I_{tot}/\eta$ quand $I_{tot}/\eta < 1000$.
- $I_k = 30,9$ quand $I_{tot}/\eta > 1000$.

Dans la modélisation mathématique (BILLEN et al., 1985), deux options ont été testées:

- I_k dépendant de I_{tot}/η selon la loi décrite ci-dessus;
- I_k constant.

Les deux types de simulation donnent des résultats très voisins. La simulation de la production primaire, effectuée en supposant I_k constant, reproduit mieux les valeurs de la production primaire mesurée in situ (lors des campagnes de mesures en 1983 et 1984), ce fut cette option qui fut retenue, la valeur adoptée étant $I_k = 23 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

La figure 10 représente l'évolution de I_k en fonction de l'intensité lumineuse disponible dans l'eau selon I_{tot}/η . Les valeurs au bas de la courbe représentent des populations algales adaptées à de faibles intensités lumineuses (efficacités photosynthétiques optimales pour des intensités lumineuses réduites). Par contre, les valeurs situées dans le haut de la courbe correspondent aux populations algales adaptées à

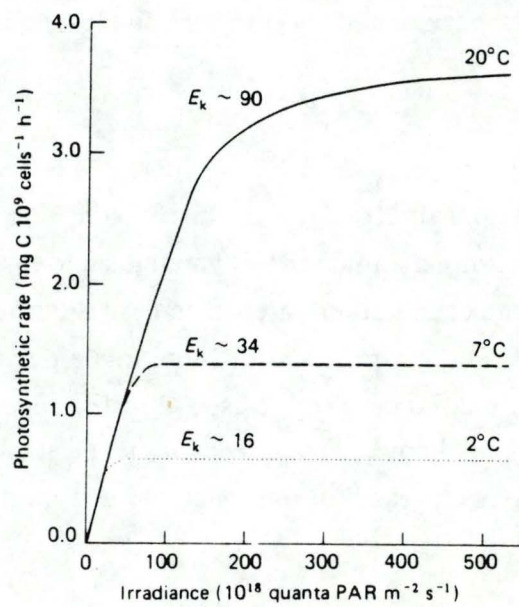


Fig.11. Taux de photosynthèse à différentes températures (à partir d'une diatomée marine en culture *Skeletonema costatum*) (KIRK, 1986).

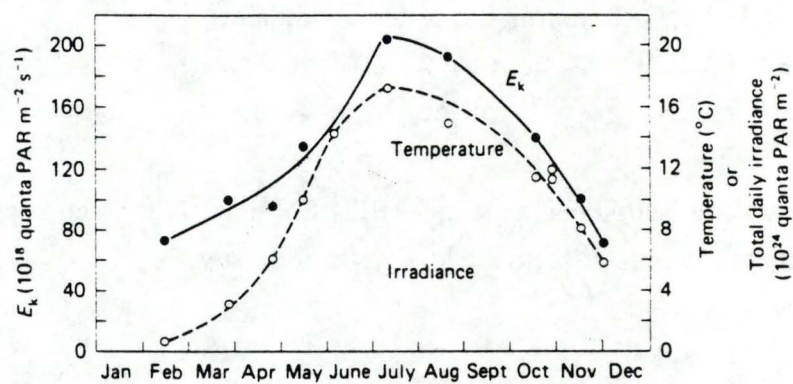


Fig.12. Variation saisonnière de I_k , de la température et l'irradiance journalière totale en milieu marin (station côtière du Danemark) (KIRK, 1986).

des intensités élevées. on observe de plus une grande dispersion des points qui doit résulter d'une adaptation variable à la lumière des composants algaux dominants du plancton. Ceci indique l'importance des adaptations spécifiques à la lumière (DESCY et al., 1987). HENRIETTE (1987) a obtenu le même genre de relation présentant également une grande dispersion des points.

Dans le modèle, les fluctuations de I_k sont considérées ne dépendre que du régime lumineux. Or, la courbe photosynthèse-lumière passe d'une portion linéaire, limitée par la lumière et insensible à la température à un plateau saturé par la lumière et dépendant de la température. Le point de transition correspond à la valeur caractéristique $0,5 I_k$.

Des mesures réalisées sur des diatomées en culture (notamment une diatomée marine *Skeletonema costatum*) démontrent que les variations de P_{max} et de I_k sont liées (KIRK, 1986). En effet, selon la *figure 11*, une augmentation de P_{max} avec la température pourrait être associée à une augmentation correspondante de I_k . Cependant, dans la portion linéaire de la courbe photosynthèse - lumière, sous de faibles intensités lumineuses, la variation de température sembl avoir peu d'effet sur le taux de photosynthèse.

KIRK (1986) a observé une variation saisonnière de I_k . Des mesures réalisées pendant un an en milieu marin (côte du Danemark) montrent que ce paramètre atteint des valeurs quasiment trois fois plus élevées en été qu'en hiver.

Néanmoins, il apparaît que I_k n'est pas simplement une fonction de l'irradiance moyenne à laquelle les cellules algales croissent. La comparaison de l'évolution de I_k , de la température et de l'insolation journalière indique que la majorité des changements saisonniers peuvent être attribués aux changements de température (*fig.12*). Mais, les valeurs de I_k mesurées au printemps semblent être plus élevées par rapport aux valeurs auxquelles on pourrait s'attendre en se référant seulement à la température. En fait, l'adaptation du système photosynthétique serait, pour une part, responsable des valeurs de I_k plus élevée.

On peut alors conclure que I_k varie:

- 1) avec la température, de la même façon que P_{max} ;
- 2) mais également avec le contenu des algues en pigments, c'est-à-dire avec les espèces présentes, leur conditionnement à la lumière.

Tableau 4. Tailles du nanoplancton utilisées pour la différenciation entre netplancton et nanoplancton, reprises de la littérature (RAI, 1982).

Authors	Nanoplankton size μm
HOLMES (1958)	110
YENTSCH & RYTHER (1959)	65
RODHE et al. (1969)	100
RODHE (1958)	100
WILLEN (1959)	60
HUTCHINSON (1967)	60
STRICKLAND (1965)	10-50
SAIJO (1964)	0.45-110
WETZEL (1975)	10-50
PAVONI (1963)	30
MALONE (1971)	22
DUSSART (1966)	2-20
KRISTIANSEN (1971)	40-50
MUNAWAR et al. (1978)	10-20
MUNAWAR & MUNAWAR (1975, 1976)	64
KALFF (1972)	64
OSTROFSKY & PEAIRS (1981)	64
ANDERSON (1965)	35
LOHMANN (1911)	25
UTERMÖHL (1931)	50
MARGALEF (1955)	50
MÜLLER (1977)	20
GRANBERG (1970)	60
SPODNIEWSKA (1978, 1979)	30
SPODNIEWSKA et al. (1973)	20
WATSON (1979)	35

3. CONCLUSION

Les valeurs caractéristiques (P_{max}, I_k) de la relation $P = f(I)$ varient au cours de l'année, d'un milieu à l'autre. La variabilité de ces paramètres apparaît comme une propriété inhérente au phytoplancton. Ces organismes présentent une grande plasticité, pouvant répondre aux changements de leur environnement climatique et chimique sur des échelles de temps variant de l'heure à quelques semaines par une variété d'adaptations (altération de la structure des chloroplastes et du métabolisme, modifications de la composition chimique, variations du volume cellulaire, remplacements d'espèces).

Cette séquence d'adaptation est fréquemment perturbée par les fluctuations de l'éclairement qui interfèrent avec le cycle saisonnier d'évolution du milieu. Ces variations saisonnières de l'éclairement entraînent des changements de composition des communautés algales. Les taxons, dont l'équipement enzymatique est le plus adéquat, sont plus compétitifs.

Les variations hebdomadaires des taux de photosynthèse spécifique apparaissent comme résultant à la fois des ajustements du métabolisme aux conditions d'éclairement de quelques heures précédant la mesure et des changements, plus lents, de la structure du phytoplancton qui interviennent à l'échelle de la semaine (CAPBLANCQ et al., 1988).

2.2.3. Production primaire de différentes classes de taille

La différenciation des communautés phytoplanctoniques par classes de taille a une signification physiologique et écologique. Flottabilité, sédimentation, production primaire, assimilation de nutriments et grazing sont des processus influencés par la taille des cellules algales. La complexité des milieux aquatiques est accentuée par le fait que le rapport du "petit" phytoplancton (nanoplancton - ultraplancton) sur le "grand" phytoplancton ("net plankton") est hautement variable au cours du temps et selon l'état trophique du milieu. Nous nous limiterons cependant à l'étude de la contribution des différentes classes de taille phytoplanctoniques présentes en Meuse à la productivité primaire de l'ensemble de la communauté.

Il faut cependant être prudent dans la comparaison des résultats de la littérature, les auteurs (RAI, 1982; UEHLINGER & BLOESH, 1989 ; LAFOND et al., 1990) ne prenant pas nécessairement les mêmes limites de taille pour les différentes fractions du phytoplancton (tab.4).

Tableau 5. Importance relative du phytoplancton de petite taille à la production primaire dans des lacs de différents états trophiques. (UEHLINGER et al., 1989).

lake	trophic state	time interval	size fraction	primary production		reference
				relative contribution in % to the total production range	annual production gC · m ⁻² mean	
North American lakes						
L. Superior	oligotrophic	May - Oct. 1979	< 3 μm	38-54	45	MUNAWAR et al. 1987
		summer 1983	< 2 μm	8-32		
L. Huron	oligotrophic	summer 1983	< 2 μm	7-24		MUNAWAR et al. 1987
L. Erie	meso-oligotrophic	April - October	< 5 μm	6-83	31	LEAN 1984
	oligotrophic	summer 1983	< 2 μm	18-22		MUNAWAR et al. 1987
L. Ontario	oligotrophic	August 1982	< 5 μm	88		CARON et al. 1985
		August 1982	< 1 μm	23		CARON et al. 1985
		summer 1983	< 2 μm	11-25		MUNAWAR et al. 1987
Little Round Lake	-	July 1981 - Oct. 1982	< 3 μm	24-95		CRAIG 1984
L. Hertel	eutrophic	Apr. 1967 - Dec. 1967	< 20 μm	7-84	48	80 KALFF 1972
L. Texoma	eutrophic	Aug. 1978 - May 1980	0.8-3 μm	5-80		KIMMEL 1983
			0.8-8 μm	39-86		
Broken Bow Lake	mesotrophic	14 Aug. 1978	0.8-3 μm	18-44		KIMMEL 1983
L. Mead	oligo-mesotrophic	27 Mar. 1980	0.8-3 μm	19-62		KIMMEL 1983
			0.8-8 μm	59-87		
Normandy Lake	eutrophic	15 Sep. 1980	0.8-3 μm	39-58		KIMMEL 1983
			0.8-8 μm	78-80		
West Point Lake	eutrophic	21 Jul. 1981	0.8-3 μm	5-35		KIMMEL 1983
			0.8-8 μm	49-61		
European lakes						
L. Lucerne (Cross Funnel)	oligo-mesotrophic	Mar. 1984 - Feb. 1985	< 30 μm	17-99	70	189 this study
			< 12 μm	11-94	57	
			< 3 μm	3-63	28	
L. Lucerne (Horw Bay)	oligo-mesotrophic	June - August 1985	< 30 μm	59-85	72	149 ¹ UEHLINGER unpubl.
			< 12 μm	38-67	55	
			< 3 μm	13-46	35	
L. Sempach	eutrophic	Mar. 1984 - Feb. 1985	< 30 μm	8-86	42	362 UEHLINGER unpubl.
			< 12 μm	2-71	21	
			< 3 μm	1-46	11	
L. Hallwil	eutrophic	June - August 1985	< 30 μm	44-99	56	312 ¹ UEHLINGER unpubl.
			< 12 μm	20-84	33	
			< 3 μm	7-49	17	
L. Brienz	oligotrophic	June - August 1985	< 30 μm	34-95	62	93 ¹ UEHLINGER unpubl.
			< 12 μm	28-86	52	
			< 3 μm	20-59	36	
L. Vechten	-	1977 - 1978	< 33 μm		84	80 DE KLOET 1982
L. Vombsjön	eutrophic	1971 - 1973	< 20 μm		49	530 ² GELIN 1975
L. Trummen	eutrophic	1970 - 1973	< 10 μm		60	242 ² GELIN & RIPL 1978
Schöhsee	meso-eutrophic	1981	< 35 μm		69 ³	106 RAI 1982, 1984
			< 10 μm		53 ³	
Subtropical lakes						
L. Kinneret	eutrophic	1975 - 1976	< 3 μm	10-34		689 ² BERMAN & STILLER 1977

¹ accumulated production during the given time interval.

² mean of different years.

³ mean during the time interval March 1981 - December 1982 at 2 m depth.

L'utilisation du fractionnement par classes de taille repose sur deux suppositions (FURNAS, 1987) :

- 1) les classes de taille reflètent les groupements floristiques, trophodynamiques ou physiologiques de façon significative.
- 2) les mécanismes de fractionnement ne doivent pas induire de changements défavorables dans les propriétés ou processus intéressants.

1. BIOMASSE ET PRODUCTION

Les études concernant la productivité primaire des différentes classes de taille ont surtout été réalisées en milieu d'eau douce (lacs) et un peu en milieu marin. Il a ainsi été observé que la majorité de la biomasse et de l'assimilation de C se trouve dans le nanoplancton, composé de cellules allant de 10 à 35 μm de diamètre (tab.5).

L'examen de ces résultats nous indique qu'il y a une importante contribution des plus petites fractions (pico- et nanoplancton) à la production totale de carbone, plus abondante en eaux oligotrophes qu'en eaux méso-eutrophes.

Durant la période de stratification dans le lac de Lucerne (UEHLINGER & BLOESH, 1989), milieu oligomésotrophe, le nanoplancton ($\leq 30 \mu\text{m}$) constituait 80% de la biomasse phytoplanctonique. Cette biomasse nanoplanctonique significative contribuait à 62 % de la production primaire annuelle et jusqu'à 90 % de la production primaire mesurée pendant la période entre avril et octobre 1984. Cette fraction $\leq 30 \mu\text{m}$ peut se répartir en plus petites classes de taille: une fraction 0,8-12 μm contribuant à 43 % de production primaire annuelle (maximum en mai), une autre de 0,8-3 μm contribuant jusqu'à 24 % d'avril à octobre. La fraction $\leq 0,8 \mu\text{m}$ intervenait à moins de 6 % de la production primaire annuelle.

Des résultats semblables furent obtenus pour le lac Schöhsee (RAI, 1982), milieu méso-eutrophe. La biomasse du nanoplancton (35-10 μm) était estimée à environ 75 % de la biomasse totale de la communauté (mesurée par le carbone particulaire) et à 40-90 % de l'assimilation de carbone.

Les études réalisées sur les lacs du bouclier Canadien (LAFOND et al., 1990), oligomésotrophes, révèlent que, sur base de valeurs estivales moyennes, la fraction de taille $< 10 \mu\text{m}$ intervient pour 41 à 65 % de la biomasse (exprimée en chl_a) et pour 23 à 69 % de la productivité .

Le picoplancton (fraction $\leq 1 \mu\text{m}$) peut également être abondant. Celui-ci correspond à environ 50% de la production primaire totale au large des eaux océaniques plus froides (MAGAZZU & ANGOT, 1989) et même à 70% (LI et al. 1983, GLOVER et al. 1985, in UEHLINGER & BLOESH, 1989). Dans les eaux oligotrophes, le picoplancton est

Tableau 6. Intensité photosynthétique relative, taux d'assimilation d'azote (N), et de phosphore (P) par unité de biomasse en pourcent, dans différentes classes de taille (NALEWJKO and GARSIDE, 1983).

<i>Size class</i> (μm)	<i>Photosynthetic intensity</i> (%)	<i>N</i> (%)	<i>P</i> (%)
0.2-3	100	100	100
3-8	43.8	37.1	3.1
>8	9.6	40.0	0.3

responsable d'une production abondante de matières organiques: sa participation va jusque 70 % de chl a et 80 % de production primaire (KRUPATKINA, 1990).

Ces résultats signifient que les lacs eutrophes sont dominés par une biomasse planctonique de grande taille, tandis que les lacs oligo-mésotrophes le sont plutôt par le nanoplancton et l'ultraplancton. Ce phénomène peut s'expliquer par deux hypothèses :

- 1) L'absorption de nutriments étant un phénomène de surface, une augmentation du rapport surface/volume des cellules algales donne un avantage compétitif à la fraction de petite taille, expliquant sa prédominance en milieu oligotrophe. En fait, plus petite est la cellule, plus grand est le rapport S/V et donc, plus la distance entre les sites d'absorption des nutriments et leur lieu d'assemblage en composants cellulaires est plus réduite.

HARRIS (1986) note une relation entre l'état trophique, la composition et la distribution de taille des cellules, ainsi qu'avec bon nombre de propriétés physiologiques.

Ainsi, les grandes cellules demandent des apports importants de nutriments, mais qui peuvent être espacés, celles-ci possédant de grandes capacités de stockage. Les petites cellules, par contre, ont besoin d'un environnement constant, avec des apports de nutriments faibles mais continuellement disponibles.

Les observations de UEHLINGER & BLOESH (1989) concordent avec ces explications. Selon lui, la dominance de nanoplancton, dans la zone euphotique du lac de Lucerne (Suisse) coïncide avec une diminution en phosphate (facteur limitant en milieu oligotrophe).

De même, KRUPATKINA (1990) met en évidence que la taille de la cellule influence l'absorption de P et d'N ambiant. Le *tableau 6* compare les taux d'assimilation de P et d'N pour trois classes de taille (0,2-3 μm , 3-8 μm , > 8 μm). Il montre que plus la taille des algues est petite, plus le taux d'assimilation par unité de biomasse est élevé.

- 2) Les algues de petite dimension (< 35-40 μm) sont plus efficacement utilisées par le zooplancton (RAI, 1982). Cette prédation par le zooplancton constituerait donc le facteur limitant de plus grande importance pour les communautés phytoplanctoniques, spécialement lors de la présence d'une plus grande proportion de nanoplancton dans le milieu.

Ces hypothèses expliquent dès lors les pertes de l'avantage compétitif des petites algues en milieu eutrophe où les nutriments ne sont pas limitants mais où le zooplancton est plus abondant.

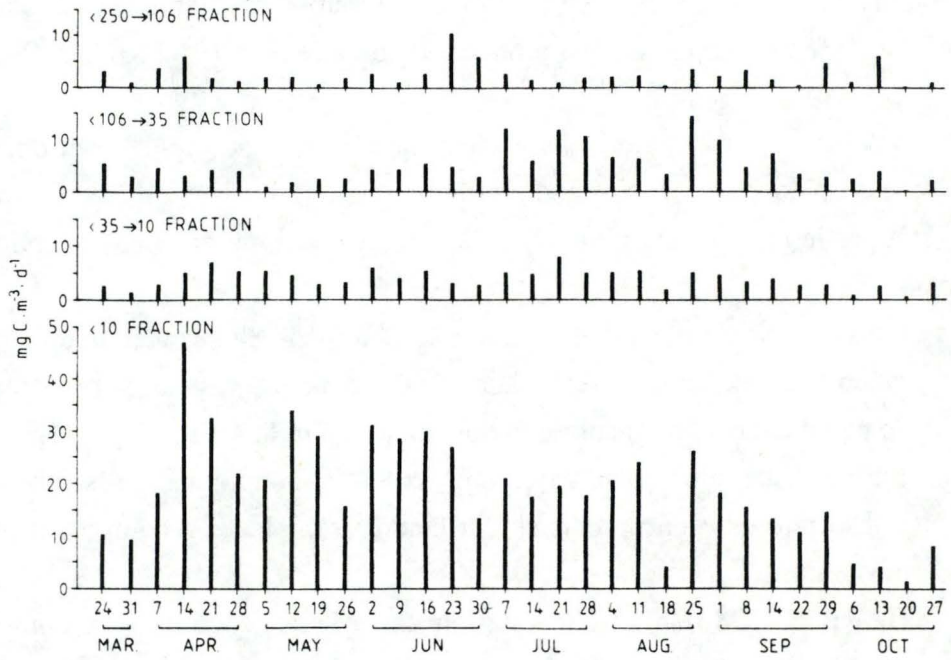


Fig.13. Cycle saisonnier de la production primaire moyenne ($\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{j}^{-1}$) dans quatre différentes fractions de taille de communautés phytoplanctoniques dans le lac Schöhsee. (RAI, 1982).

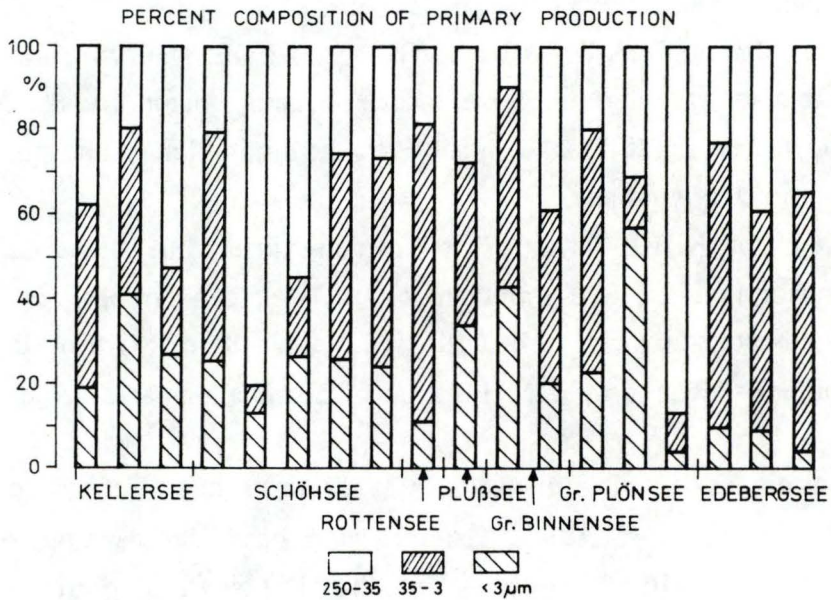


Fig.14. Pourcentage de la fixation journalière de C pour quatre différentes classes de tailles de communautés phytoplanctoniques pour divers lacs du nord de l'Allemagne (chaque barre représente une observation séparée) (RAI, 1988).

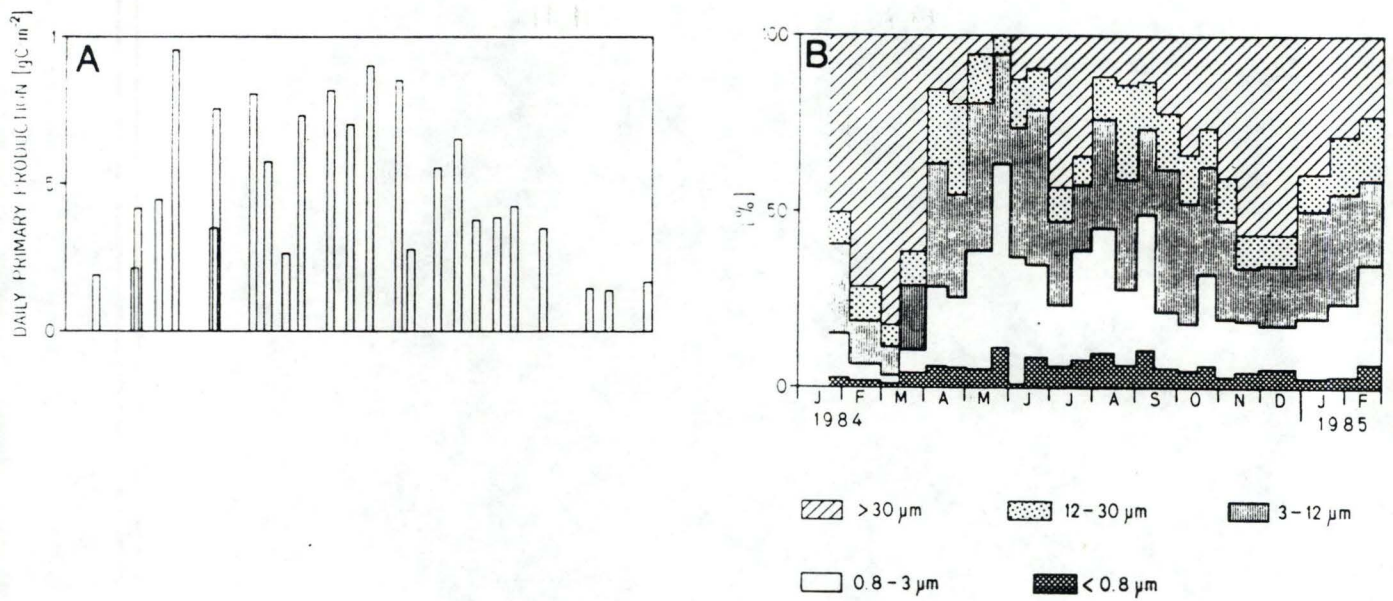


Fig.15. Production primaire journalière A) totale et B) par classe de tailles dans l'épilimnion (0 - 15m) du lac de Lucerne exprimée en pourcent (jan. 1984 - fev.1985) (UEHLINGER et al., 1989).

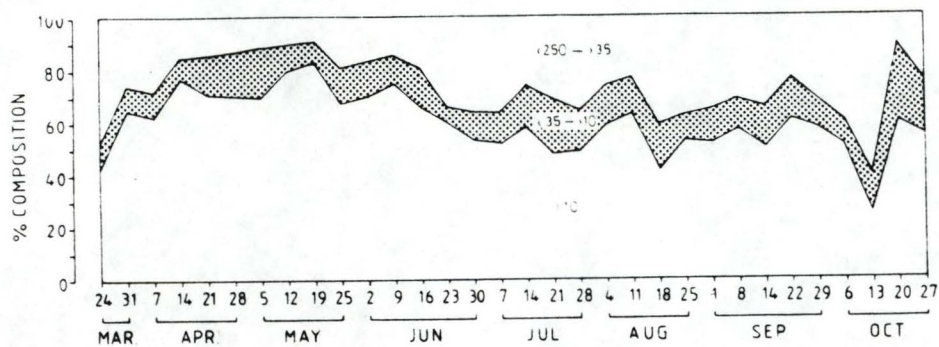


Fig.16. Pourcentage relatif (intégré sur la profondeur) de la contribution de l'activité photosynthétique pour différentes fractions de communautés phytoplanktoniques dans le lac Schöhsee (RAI, 1982).

En ce qui concerne les variations saisonnières des fractions phytoplanctoniques, celles-ci semblent évoluer parallèlement les unes par rapport aux autres au cours d'un cycle annuel (LAFOND et al., 1990). La tendance des fluctuations de la production primaire totale suit étroitement celle de la fraction inférieure à 10 μm .

Le cycle saisonnier de la production primaire moyenne des populations phytoplanctoniques du lac Schöhsee est illustrée à la *fig.13*. La fixation de C intégrée sur la journée par différentes fractions montre qu'une très grande proportion de C est assimilé par la fraction < 10 μm (25 à 83 % en moyenne). Les fractions 35-10 μm et 250-106 μm contribuent respectivement de 5 à 29 %, 4 à 36 %, et 1 à 35 % à l'activité photosynthétique totale (*fig.14*).

Ainsi, environ 3/4 de l'activité photosynthétique semble être assurée par les organismes capables de traverser des filtres inférieurs à 35 μm (*fig.15 et 16*). Cette contribution élevée de nanoplancton peut avoir des implications assez importantes, particulièrement en termes de métabolisme algal, décomposition, relation production/biomasse, cycles de nutriments, ...

La relation entre la production primaire de différentes classes de taille phytoplanctonique et la lumière (PAR) peut amener à des conclusions discutables.

NALEWAJKO & GARSIDE (1983) et GLOVER et al. (1985) montrèrent que la production du picoplancton présentait une photoinhibition à de faibles intensités lumineuses, par comparaison aux plus grandes fractions de taille. PAUL et MACKENZIE (1977) ont observé que le nanoplancton absorbait le ^{14}C le matin plutôt que l'après-midi, alors que cette assimilation par le netplancton était plus uniforme sur toute la journée.

Néanmoins, lors d'incubations à différentes profondeurs, UEHLINGER & BLOESH (1989) n'observèrent pas d'influence des intensités lumineuses au taux de production primaire totale sur les différentes classes de taille. Ils conclurent que le schéma de distribution des différentes fractions était plutôt constant en milieu stratifié, les changements verticaux et temporels ne paraissent donc pas affecter particulièrement la distribution des différentes fractions.

2. COMPOSITION PHYTOPLANCTONIQUE DES DIFFERENTES FRACTIONS :

Selon les études réalisées par RAI (1982) sur le lac Schöhsee et par UEHLINGER & BLOESH (1989) sur le lac Lucerne, il apparaît que les organismes nanoplanctoniques sont principalement dominés par les Cryptophyceae et par les Bacillariophyceae (diatomées).

Lors d'études en écosystème expérimental (microcosmes), DE MADARIAGA & FERNANDEZ (1990) ont remarqué que les plus petites fractions (0,2-2 μm) étaient

principalement constituées de microflagellés et probablement de Cyanobactéries tandis que les fractions les plus grandes ($>10 \mu\text{m}$) étaient dominées par les diatomées (*Nitzschia* sp. et *Skeletonema costatum*) et par un petit nombre de flagellés.

Ainsi, les Cyanobactéries constituent le principal composant du picoplancton ($0,2-2 \mu\text{m}$) (KRUPATKINA, 1990). Ce dernier peut néanmoins inclure des cellules eucaryotes (LI et al., 1983; GLOVER et al., 1985).

Suite au processus d'eutrophisation d'un milieu aquatique, un changement des formes nanoplanctoniques ($12-30 \mu\text{m}$) et ultraplanctoniques ($3-12 \mu\text{m}$) vers des formes "netplanctoniques" ($\geq 30 \mu\text{m}$), habituellement dominées par les diatomées pennées et les algues bleues filamenteuses, peut être observé (HUTCHINSON, 1967 in UEHLINGER & BLOESH, 1989).

2.3. RESPIRATION

Dans ce chapitre, nous allons faire un rappel théorique de la technique de mesure de la respiration selon la méthode de l'activité ETS (Electron Transport System). Ensuite, une observation des variations de l'activité respiratoire selon différents facteurs sera réalisée en se référant à la littérature .

2.3.1. Introduction

La respiration est un processus de maintenance cellulaire fournissant de l'ATP, via la glycolyse et le cycle de Krebs au niveau des mitochondries. La respiration entraîne une perte de carbone pour la cellule par l'oxydation des produits de la photosynthèse. En conjonction avec la photosynthèse, la respiration détermine la production nette, le potentiel de croissance, l'efficacité de production (MARGALEFF, 1974 in RAI, 1988).

La balance entre les réponses du taux de respiration d'un organisme et du taux photosynthétique aux changements de température, âge, manque de nutriments et de lumière détermine l'efficacité relative de croissance et donc le succès relatif des organismes dans tout environnement aquatique.

2.3.2. Mesures de l'activité ETS.

1. LE SYSTEME DE TRANSPORT D'ELECTRONS (ETS).

Les techniques basées sur la méthode de Winkler n'étant pas assez sensibles, la méthode ETS devient la seule voie pour rendre compte de la variation temporelle et spatiale du taux respiratoire.

Le système de transport d'électrons respiratoire (ETS) constitue la machinerie biochimique pour la consommation d'oxygène (DEVOL & PACKARD, 1978).

Ces complexes ETS se situent dans la membrane interne des mitochondries eucaryotes ainsi que dans leurs microsomes et dans la membrane cellulaire des procaryotes.

L'utilisation de l'activité ETS pour mesurer la respiration fut basée sur l'hypothèse que le système ETS est ubiquiste à la fois chez les eucaryotes et procaryotes, constituant les principales origines de consommation d'oxygène respiratoire.

BINDER (1982, in RAI, 1984) observa que, dans les membranes respiratoires et photosynthétiques (bactéries, mitochondries, chloroplastes), les chaînes de transfert

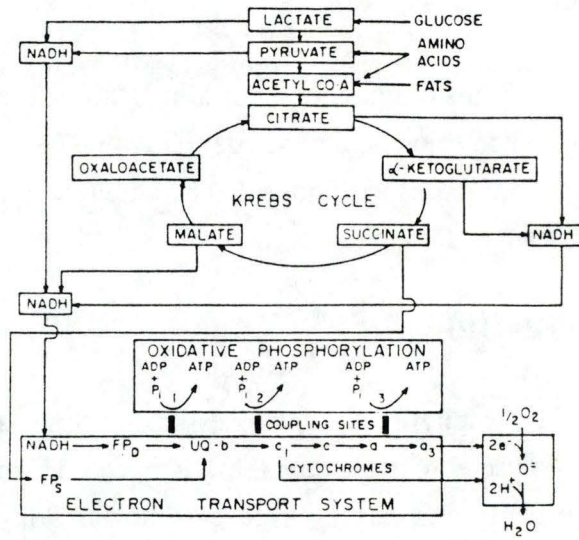


Fig.17. Système de transport d'électrons et ses relations avec le cycle de Krebs et la phosphorylation oxydative (PACKARD, 1971).
 UQ-b= complexe ubiquinone-cytochrome b.
 FP_D= flavoprotéine (Système NADH réductase).
 FP_S= flavoprotéine (système succinate déshydrogénase).
 ADP= adenosine diphosphate.
 ATP= adenosine triphosphate.

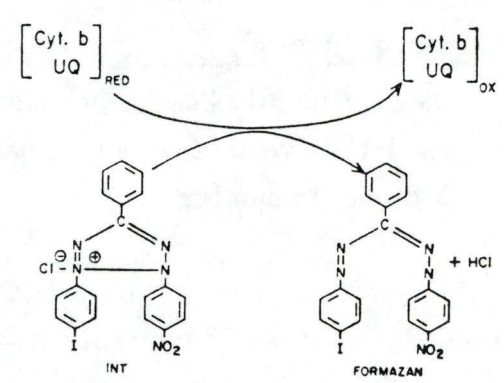


Fig.18. Réaction d'oxydo-réduction entre l'INT et le complexe ubiquinone-cytochrome b (PACKARD, 1971).

d'électrons ont à la base les mêmes composés avec des structures similaires : pools quinoniques, complexes de cytochromes b/c ou b/f, cytochromes c solubles ou plastocyanine. On note cependant quelques petites différences dans les complexes ETS entre bactéries et eucaryotes (pour plus de détails, voir GOSSELAIN, 1988).

Les structures et fonctions de ces systèmes sont largement connus à travers des études chez les mammifères, plantes supérieures, levures et bactéries entériques. La validité pour l'extension des descriptions de ces systèmes pour les inclure aux bactéries et microalgues ne repose cependant que sur un petit nombre d'études.

Au cours de la glycolyse et du cycle de Krebs, il y a production d'équivalents réducteurs (NADH, NADPH) dont les électrons sont transférés le long de la chaîne respiratoire. Ces transferts génèrent de l'énergie sous forme d'ATP par phosphorylation oxydative.

Ce système de phosphorylation oxydative est composé de cinq systèmes de transfert d'électrons (ETS), transportant les électrons depuis la nourriture catabolisée à l'oxygène. Quatre complexes ETS servent à transférer les équivalents réduits par la glycolyse et l'acide tricarboxylique à l'oxygène, quant au cinquième, il est uniquement consacré à la phosphorylation (*fig.17*).

Le rôle de l'ETS est de stimuler la production d'ATP et de chaleur ainsi que de compléter les processus d'oxydation de graisses, lipides et de carbohydrates en dioxyde de carbone et eau. Il y a ainsi couplage entre la consommation d'oxygène et la production d'ATP.

2. PRINCIPE DE LA METHODE DE MESURE

L'accepteur final d'électrons étant l'oxygène, il existe une relation entre la consommation d'oxygène et la vitesse de transfert des électrons.

La mesure de l'activité ETS nécessite la connaissance de l'étape limitante. Le médiateur ultime entre les complexes ETS et l'oxygène est la cytochrome oxydase, mais c'est au niveau de la NADH déshydrogénase et de la SDH que sont les étapes limitantes de la consommation d'oxygène (c.a.d. oxydation du complexe coenzyme Q - cytochrome b).

Ainsi, la consommation d'oxygène ne peut se produire qu'au taux maximal de transfert d'électrons des complexes déshydrogénases à l'ubiquinone.

Ceci permet de démontrer que l'activité ETS pourrait donc être utilisée comme un indicateur du potentiel respiratoire.

Le principe de cette méthode de mesure consiste en l'addition d'un sel de tétrazolium ou INT à un homogénat d'algues mis en présence de réducteurs en

Tableau 7. Variations de la chl_a, productivité primaire et de la respiration des communautés phytoplanctoniques en Meuse du 28 avril au 29 juin 1988 (GOSSELAIN, 1988).

DATE	Chl _a µg/l	T° °C	R mg O ₂ /l	RC mg C/l	RCHL _a $\frac{\text{mg O}_2}{\text{mg Chl}_a \cdot \text{h}}$	TRC j ⁻¹	RJ g C/m ² /j	PJ g C/m ² /j	P/R	TPB j ⁻¹	TPN j ⁻¹	TC j ⁻¹
28.04.88	120	12.5	0.074	0.028	0.617	0.16	2.34	3.775	1.61	0.26	0.10	0.09
30.04.88	121.8	13.0	0.073	0.027	0.599	0.15	2.30	2.907	1.26	0.19	0.04	0.04
02.05.88	92.7	14.0	0.062	0.023	0.669	0.17	1.94	3.180	1.64	0.28	0.11	0.10
04.05.88	81.2	15.0	0.057	0.021	0.702	0.18	1.78	2.229	1.25	0.22	0.04	0.04
06.05.88	82.2	15.5	0.066	0.025	0.803	0.21	2.09	5.692	2.72	0.57	0.36	0.31
09.05.88	76.4	16.0	0.059	0.022	0.773	0.20	1.87	1.852	0.99	0.20	0.00	0.00
18.05.88	107.5	19.0	0.075	0.028	0.698	0.18	2.38	1.679	0.71	0.13	-0.05	-0.05
07.06.88	41.1	15.0	0.020	0.008	0.487	0.13	0.63	1.362	2.16	0.27	0.15	0.14
15.06.88	153.5	19.5	0.099	0.037	0.645	0.17	3.13	5.903	1.89	0.31	0.15	0.14
23.06.88	104.3	20.0	0.068	0.026	0.652	0.17	2.16	3.918	1.81	0.31	0.14	0.13
29.06.88	56.8	19.5	0.048	0.018	0.845	0.22	1.51	2.460	1.63	0.35	0.14	0.13

R : respiration exprimée en oxygène
RC : respiration exprimée en carbone
RCHL_a : taux respiratoire exprimé par rapport à la chl_a
TRC : taux respiratoire exprimé par rapport au carbone
RJ : respiration journalière
PJ : production journalière
TPB : taux de production brute
TPN : taux de production nette
TPC : taux de croissance exponentielle

concentration saturante (NADH pour saturer l'ETS mitochondrial, NADPH pour saturer certains systèmes de transport d'électrons mitochondriaux et l'ETS microsomal). L'INT est réduit en un composé rouge, le formazan, dosé par spectrométrie d'absorption (*fig.18*).

Cette réduction de l'INT évalue la vitesse maximale de transfert d'électrons, dépendant de l'activité respiratoire des cellules et de la température.

Ce dosage nous donne des résultats exprimés en taux respiratoire. Pour convertir cette activité ETS en consommation d'oxygène (par unité de temps et de biomasse d'algues traitées), il faut déterminer un facteur de conversion, c.a.d. établir un rapport R/ETS.

Ce rapport varie selon les organismes. Il est généralement repris de la littérature (DEVOL & PACKARD, 1978; AHMED & KENNER, 1975; CHRISTENSEN & PACKARD, 1979; RAI, 1988). Le phytoplancton a une valeur moyenne de 0,17, les bactéries de 1,1, les protozoaires de 0,25 et le zooplancton (constitué de crustacés) a une valeur de 0,49.

2.3.3. Résultats de la littérature

Les études de respiration des communautés phytoplanctoniques à partir de l'activité ETS ont été réalisées dans quelques lacs ainsi qu'en milieu océanique.

RAI (1984) présente des résultats de mesures de respiration au lac Schösee, intégrés sur la colonne d'eau. L'activité ETS varie entre 20 et 80 mg C respiré .m⁻². h⁻¹.

Dans les milieux d'eau douce (lac), les maxima d'activité ETS sont relevés durant le "bloom" printanier, parallèlement au maximum d'incorporation du ¹⁴C.

RAI (1984) observa pour le lac Schöhsee des activités ETS maximales (81,65 mg C. m⁻². h⁻¹) ainsi qu'une assimilation maximale de ¹⁴C (88,75 mg C.m⁻².h⁻¹) lors du bloom de printemps. Par contre, les minima d'activité ETS (19,84 mg C.m⁻².h⁻¹) et d'assimilation de ¹⁴C (17 mg C.m⁻².h⁻¹) furent observés en hiver. Les mêmes conclusions ont été obtenues en milieu marin (Mer Banda, Indonésie, selon VOSJAN et al., 1990) où une activité ETS de 2,5 g C.m⁻².j⁻¹ fut obtenue en août 1984 et de 1,7 g C.m⁻².j⁻¹ en février 1985, dans la zone euphotique (0-300 m). Ceci résulte, en fait, de l'effet de la température sur les activités enzymatiques.

Selon les résultats de la Meuse (GOSSELAIN, 1988) (*tab.7*), on peut observer que l'activité respiratoire totale mesurée dépend de la biomasse présente. En effet, les changements de production de carbone et *chl a* sont qualitativement similaires à ceux de l'activité respiratoire. A la fois la *chl a* et la productivité ont leur plus faible valeur le 7 juin

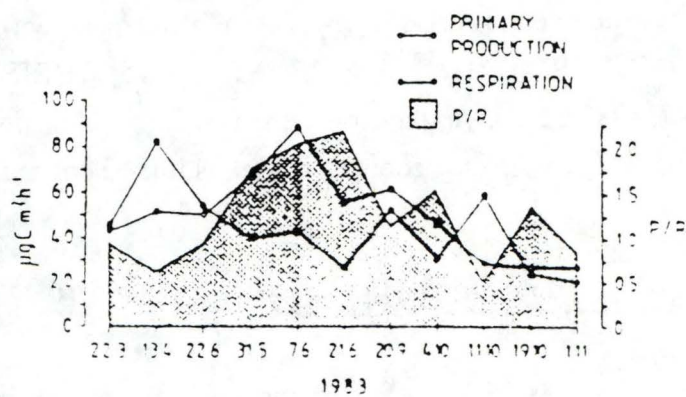


Fig.19. Respiration calculée à partir de l'activité ETS (R), production de ^{14}C (P) et rapport P/R dans le lac Schöhsee. Les valeurs de respiration et de production ont été intégrées sur 11 m de profondeur. Les rapports P/R ont été calculés à partir de ces valeurs intégrées de production et de respiration (RAI, 1984).

1988 ($41,1 \mu\text{g chl}a..l^{-1}$ et $1,382 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) avec une valeur de respiration également la plus faible ($0,63 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$).

De même, lorsque les valeurs de chl*a* sont élevées (lors du bloom du mois d'avril), les valeurs de production journalière sont élevées ainsi que celle de la respiration.

Ces variations dépendent également des variations climatiques (température, intensité lumineuse).

Il semblerait que la consommation maximale d'oxygène se passe durant les blooms phytoplanctoniques, comme les zones d'upwelling, enrichies en nutriments dans lesquelles il y a un accroissement de la biomasse algale.

MARTINEZ et al. (1990) ont étudié la variation du rapport ETS/chlorophylle dans le bassin méditerranéen. Les eaux de celui-ci sont oligotrophes (activité ETS faible) mais avec des régions hautement productrices dans le bassin ouest (constitué d'une structure complexe de courants et de tourbillons influençant les propriétés chimiques et biologiques). Dans ces zones d'upwelling, riches en nutriments, ils observent une corrélation étroite entre l'activité ETS et la chl*a*. La concentration en chlorophylle y est élevée et de même, le rapport ETS/chl*a* est élevé, suggérant un potentiel pour un bloom phytoplanctonique. Des valeurs élevées de ce rapport pourraient donc être indicatrices d'un assemblage phytoplanctonique dominant avec une activité métabolique élevée. Cependant l'activité ETS dans ces zones est faible : elle varie entre $0,5$ et $3 \mu\text{l O}_2 \cdot l^{-1} \cdot h^{-1}$. Cela serait probablement dû à la présence de quantité variable de microplancton hétérotrophe. Ces organismes constituent une proportion plus élevée de biomasse comparativement aux zones dominées par le phytoplancton. Ainsi, lorsqu'on mesure le rapport ETS/chl*a* dans les eaux de surface méditerranéenne (ou la concentration en chl*a* est faible), une grande variabilité et des valeurs élevées sont obtenues, à cause de la contribution des organismes hétérotrophes aux valeurs ETS.

De même, VOSJAN et al. (1990) observèrent une biomasse et une activité ETS plus élevée en août (Mer Banda, Indonésie) lors d'un upwelling. Cela signifierait qu'un afflux régulier de nutriments dans la zone photique stimule le métabolisme des couches supérieures.

En ce qui concerne la distribution verticale du rapport P/R, RAI (1984) rapporte des valeurs comprises entre $0,03$ et $4,31$. Le rapport le plus élevé coïncide aux taux photosynthétiques les plus importants, par contre, les valeurs les plus faibles correspondent aux profondeurs les plus basses de la zone photique. Il est intéressant de remarquer qu'une activité ETS significative ou un rapport P/R très faible en-dessous de la zone euphotique indique une forte respiration c-à-d une forte décomposition. Cela signifie que la photosynthèse et la respiration ne sont pas entièrement couplées sur toute la colonne d'eau. RAI (1984) observe également que les fluctuations saisonnières du rapport P/R sont similaires à celles de la productivité primaire (*fig.19*).

Les valeurs les plus élevées de ce rapport apparaissent vers la fin du printemps, début de l'été mais lorsque le maximum d'assimilation du ^{14}C commence à décroître. Ce rapport diminue ensuite vers le début du mélange d'automne. Pendant cette période de mélange, les valeurs de P/R et d'assimilation du C atteignent leur maximum alternativement.

La valeur moyenne du rapport P/R intégré sur la colonne d'eau pour le lac Schöhsee se situe entre 0,5 et 2,2 (RAI, 1984). La fraction respirée de la production primaire peut être estimée à partir de ce rapport et vaut 45 à 200 % du C assimilé.

DEVOL & PACKARD (1978) présentent pour le lac Washington le rapport P/R sous deux formes: $(P/R)_e$ qui représente le rapport de la PB de C pendant le jour sur la respiration de nuit, et $(P/R)_m$ calculé à la profondeur d'assimilation maximum. Le rapport $(P/R)_m$ varie entre une valeur élevée en février de 46 et une valeur faible en octobre de 2,2, ce qui correspond respectivement à 2% et 45% du C assimilé consommé par la respiration. Le rapport $(P/R)_e$, quant à lui, varie entre 14,4 en avril (7% de consommation par la respiration de nuit) et 0,7 en octobre (42% de consommation de nuit).

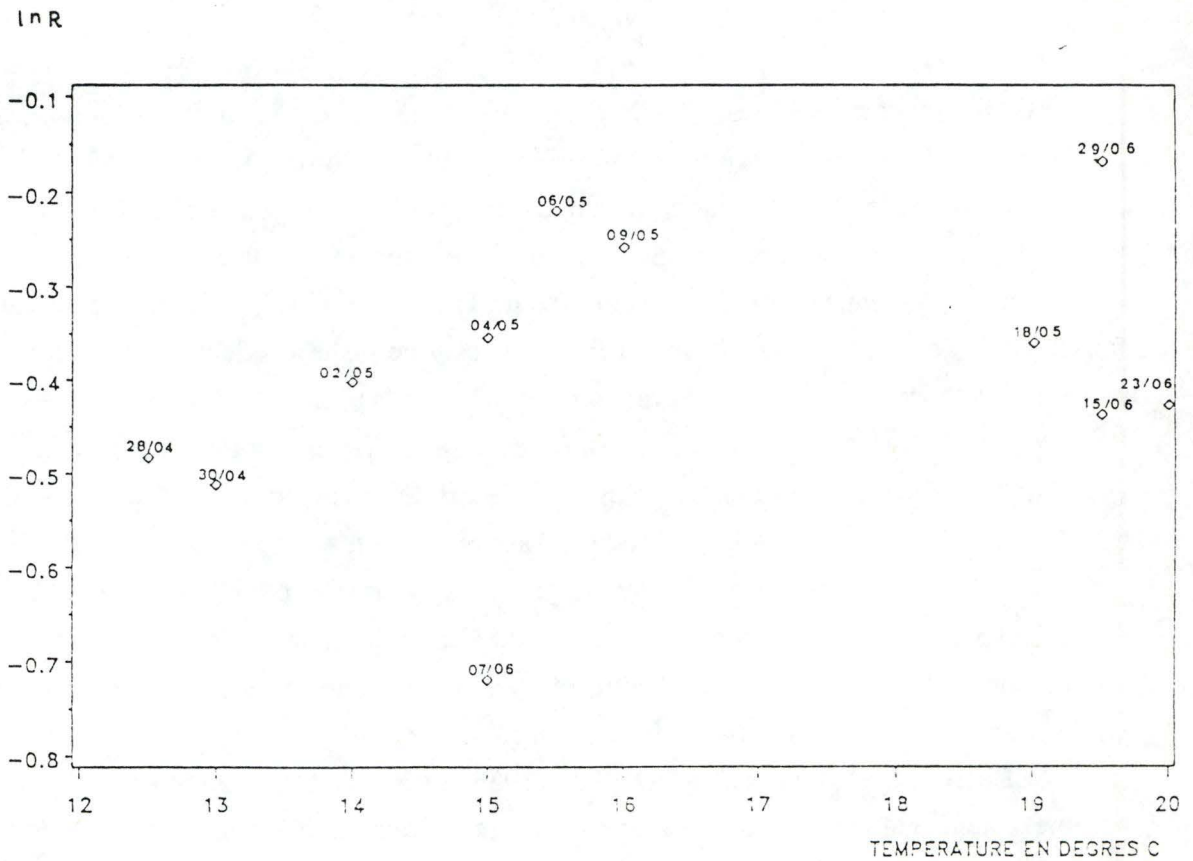
STEEMANN-NIELSEN & HANSEN (1959, in RAI, 1984), pour l'Atlantique boréal, présentent également un pourcentage de consommation par la respiration élevé, de l'ordre de 90%.

En ce qui concerne la Meuse, GOSSELAIN (1988) obtient des rapport P/R variant de 0,71 à 2,72. Elle a réalisé quatre simulations de la productivité et de la respiration (voir 2.5.5.) en utilisant pour cela les valeurs des paramètres déterminés in situ. Ces simulations lui ont permis de mettre en évidence que les variations de ce rapport sont fonction de plusieurs facteurs. Ainsi, en présence d'une biomasse phytoplanctonique importante (par exemple, lors d'un bloom), le rapport P/R est élevé lorsque les conditions climatiques sont favorables (intensité lumineuse élevée). Cependant, lors d'un bloom, la communauté phytoplanctonique est très instable et très sensible à toutes modifications des facteurs externes (notamment à l'intensité lumineuse). Dès lors, si l'intensité lumineuse diminue, cela peut entraîner une mortalité massive du phytoplancton. Il s'en suit un apport important de matière organique et la respiration risque d'être supérieure à la productivité (le substrat est plus vite respiré qu'il n'est produit). Finalement, ceci peut avoir comme conséquence une diminution du taux d'oxygène dans la colonne d'eau.

2.3.4. Facteurs influençant l'activité ETS

1. INFLUENCE DE LA TEMPERATURE.

La mesure de la respiration (via l'activité ETS) étant un processus enzymatique, l'optimum de température n'est pas constant. Celui-ci varie à la fois avec les sources biologiques de l'enzyme et avec les caractéristiques du dosage enzymatique (force ionique, pH, temps d'incubation, ...). La complexité de la dépendance de l'activité



ln R = ln de l'activité en $\text{mgO}_2/\text{mgchla}/\text{h}$

Fig.20. Relation Respiration-Température pour les campagnes de mesures en Meuse s'étendant du 28 avril au 29 juin 1988 (station de La Plante) (GOSSELAIN, 1988).

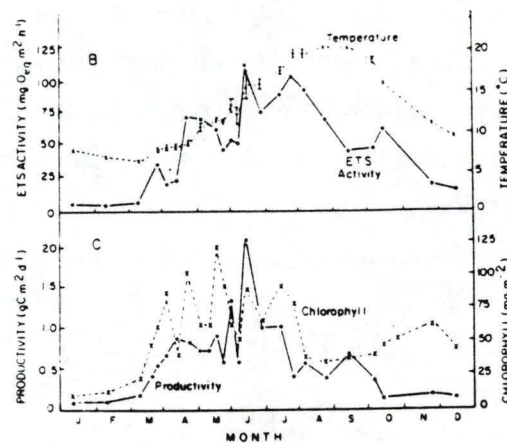


Fig.21. Cycle saisonnier de la température, activité ETS dans le lac Washington (DEVOL et PACKARD, 1978)

ETS à la température doit être le reflet de différences caractéristiques des isoenzymes impliqués (PACKARD, 1971).

La respiration augmente avec un Q_{10} de l'ordre de 2,5 (PACKARD & al., 1975; in HARRIS, 1978), ce qui est fort proche du Q_{10} trouvé pour la photosynthèse ($Q_{10} = 2,0$). Cependant, les relations de la respiration avec la température sont parfois peu nettes ou inexistantes, et variables selon les espèces: certaines adaptations respiratoires sont possibles, particulièrement parmi les populations de diatomées. De tels résultats sont en partie imputables aux variations des teneurs en chlorophylle du phytoplancton: celles-ci diminuent lorsque la température et la luminosité augmentent ou dans des conditions nutritives défavorables. A cette diminution correspond une augmentation apparente de la respiration cellulaire, si celle-ci est exprimée par mg de chl *a* comme c'est souvent le cas. Ainsi, des ajustements en chlorophylle cellulaire et en contenu des protéines semblent provoquer de larges fluctuations des taux de respiration.

La relation du logarithme népérien de la respiration (exprimée en $\text{mg O}_2 \cdot (\text{mg chl } a)^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) en fonction de la température pour le phytoplancton de la Meuse présente une grande dispersion des points pour toute la période d'étude (fig.20). Une évolution linéaire de cette relation peut cependant être observée du 28 avril au 9 mai, période correspondant à une dominance de diatomées, (notamment *Stephanodiscus hantzschii*) suivie d'une légère progression de Chlorococcales et de Cryptophycées. La composition algale est par la suite beaucoup plus variée en espèces, ce qui ne permet plus l'observation de la relation linéaire. Cela permet de supposer qu'une relation respiration-température serait linéaire pour une population physiologiquement homogène, mais ce type de relation ne peut être généralisé à l'ensemble des communautés phytoplanctoniques.

Le Q_{10} de la relation fut déterminé en utilisant les résultats compris entre le 28 avril et le 9 mai (portion linéaire). Une valeur de Q_{10} de 2,2 fut obtenue par régression. Il ne faut cependant pas négliger le fait que cette valeur n'est peut-être pas constante tout au long de l'année.

Les variations saisonnières de la respiration des communautés phytoplanctoniques suggèrent certaines réponses à la température. Mais il y a un retard marqué entre la température et les changements des valeurs de respiration et de plus, la corrélation entre la température et la respiration est faible. (fig.21).

Cela suppose que d'autres facteurs que la température doivent agir tels que la biomasse bactérienne, le zooplancton...

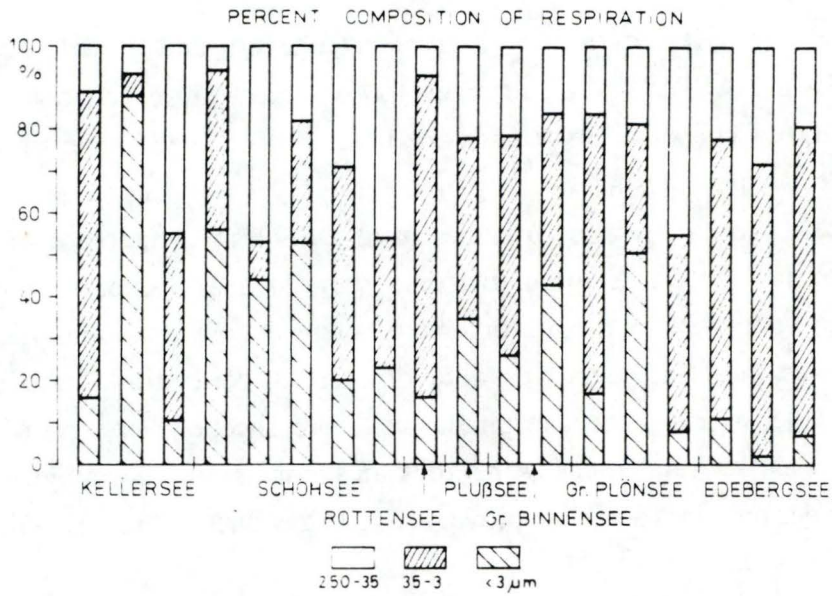


Fig.22a. Composition (%) de la production primaire de différentes classes de taille de communautés phytoplanctoniques naturelles dans divers lacs du nord de l'Allemagne (RAI, 1988).

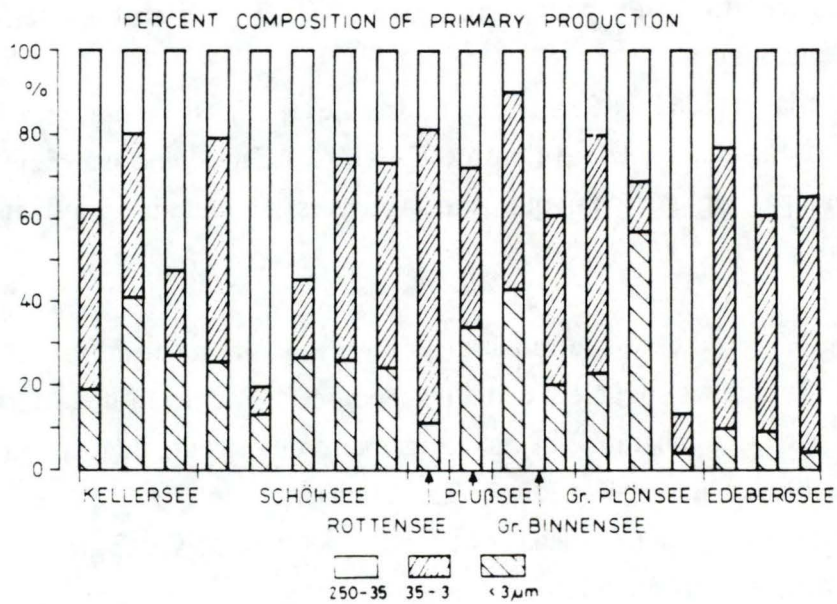


Fig.22b. Composition (%) de la respiration calculée par l'activité ETS pour différentes classes de taille dans divers lacs du nord de l'Allemagne (RAI, 1988).

Tableau 8. Pourcentage de pertes des producteurs primaires , pourcentage de respiration et de production primaire des communautés phytoplanctoniques. (RAI, 1988).

Fraction μm	$\%_{0}$ Losses of their total photosynthesis (14 C - ETS)*	$\%_{0}$ Respiration of total community respiration	$\%_{0}$ Primary production of total community production
< 3	49 (96 - 14)	29 (88 - 2)	23 (51 - 4)
35 - 3	55 (95 - 4)	47 (77 - 5)	40 (69 - 7)
250 - 35	42 (89 - 3)	24 (47 - 6)	37 (87 - 10)

* = 14-C (primary production ($\mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)) - ETS (respiration ($\mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$))

Tableau 9. Rapport P/R de différentes classes de taille de communautés phytoplanctoniques naturelles (RAI, 1988).

Lake	Date	Fractions (μm)		
		250 - 35	35 - 3	< 3
Kellersee	2. 5. 84	4.03	0.71	1.45
	30. 5. 84	9.22	22.93	1.47
Schöhsee	1. 8. 84	0.55	0.11	1.07
	18. 4. 84	32.54	13.49	4.3
	9. 5. 84	6.65	3.0	1.12
	29. 5. 84	4.94	0.85	0.88
	27. 6. 84	0.88	0.95	1.37
Rottensee	8. 8. 84	0.29	0.77	0.51
Plußsee	4. 7. 84	0.3	0.09	0.07
Gr. Binnensee	6. 6. 84	0.83	0.58	0.64
	23. 5. 84	0.92	1.73	3.15
Gr. Plöner See	20. 6. 84	11.37	4.9	2.27
	25. 4. 84	3.47	2.34	3.59
	13. 6. 84	1.27	0.42	0.76
Edebergsee	18. 7. 84	6.59	0.66	1.57
	16. 5. 84	1.32	1.23	1.03
	25. 7. 84	0.11	0.06	0.38
	15. 8. 84	0.16	0.01	0.04

Ces variations de résultats pourraient également être causées par des fluctuations des teneurs en chlorophylle du phytoplancton.

2. INFLUENCE DE LA TAILLE DES CELLULES.

La contribution des algues de différentes taille à la respiration totale de la communauté phytoplanctonique fut également étudiée par RAI (1984, 1988). (*fig.22a. et 22b.*).

En 1982, RAI avait enregistré une activité métabolique plus intense pour les fractions de petite taille. Le nanoplancton (fraction inf. à 35 μm) et surtout la fraction inférieure à 10 μm présentait un taux d'assimilation de ^{14}C et une biomasse plus élevée.

Il en va de même pour l'activité respiratoire : en 1984, RAI observa, pour la fraction inférieure à 10 μm , une contribution de 29 à 78% (moyenne 56%) au total de la respiration phytoplanctonique. Les fractions comprises entre 250 et 35 μm et inférieures à 35 μm contribuent respectivement pour 3 à 60% (moyenne 27%) et 45 à 96% (moyenne 73%) à la respiration totale des communautés. Les résultats de ces études indiquent que plus de la moitié de la production primaire des différentes classes de taille est perdue par l'activité respiratoire et n'est donc plus disponible pour les niveaux trophiques plus élevés (*Tab. 8*).

Le changement dans le rapport P/R semble être dépendant de la taille. RAI (1984) recherche la cause des changements du rapport P/R dans le grand nombre d'algues nanoplanctoniques (< 35 μm), puisque la plus grande part de l'activité ETS est due à cette fraction et plus spécialement aux cellules de taille inférieure à 10 μm . La variation du rapport P/R pour la fraction < 3 μm (picoplancton) pour les lacs étudiés était entre 0,04 et 4,3 et pour la fraction < 250-35 μm (netplancton), entre 0,01 et 22,9. Cela montre que le rapport P/R diffère grandement de fraction à fraction (RAI, 1988) (*Tab.9*). Ces diminutions de P/R après chaque pic pourraient également être dues à des changements de la composition taxonomique des assemblages phytoplanctoniques dans ces fractions, ou à des réponses différentielles de la photosynthèse et de la respiration de ces organismes à leurs conditions environnementales (température, lumière, concentration des nutriments, ...).

3. CONTRIBUTION DES BACTERIES A LA RESPIRATION DE LA COMMUNAUTE PHYTOPLANCTONIQUE

Dans les mesures globales d'ETS microplanctoniques, la différenciation entre contributions phytoplanctoniques et bactériennes est difficile du fait qu'un équipement enzymatique similaire est présent chez les organismes autotrophes comme chez les hétérotrophes.

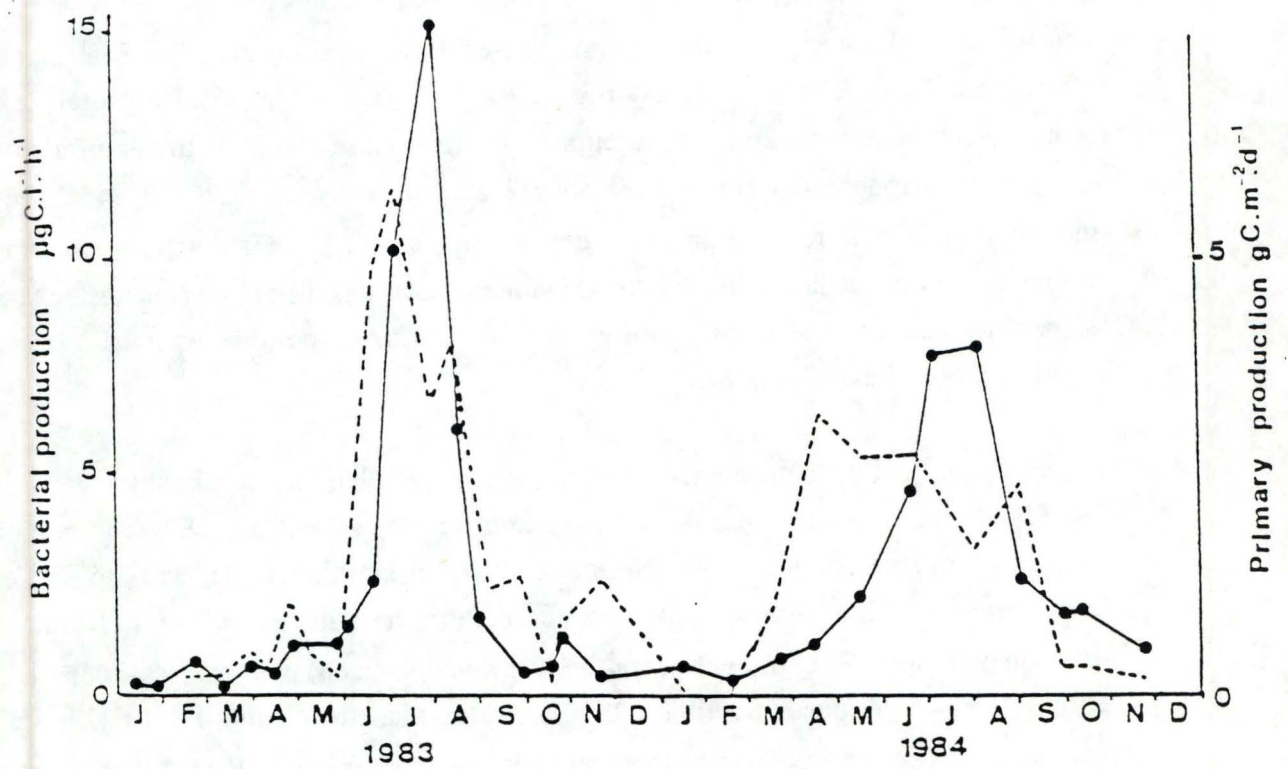


Fig.23. Variations saisonnières de la production bactérienne (-) et de la production primaire phytoplanctonique (--). (SERVAIS, 1988).

Peu d'études ont été réalisées concernant la contribution bactérienne à la respiration.

ROMANO et al. (1987a) ont mesuré une activité ETS variant de $0,059 \text{ ml O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot 10^{-7}$ cellules chez *Pseudomonas perfectomarinus* à $0,010 \text{ ml O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot 10^{-7}$ chez *Vibrio adaptatus*.

Selon BELL (1988, in RAI, 1988), l'activité respiratoire de la fraction inférieure à $1 \mu\text{m}$ (fraction comprenant la majorité de la biomasse bactérienne) contribue de 20 à 70% à la respiration planctonique totale. Selon GRIFFITH et al. (1990), cette fraction représente 42% de la respiration dans les estuaires, 65% à proximité de la côte et 85% dans les eaux continentales.

Des mesures réalisées dans le lac Léman (DUFOUR et al., 1990) renseignent qu'environ 0,6 à 47% de bactéries possèdent un système transporteur d'électrons capable de réduire l'INT. Dans les lacs tropicaux, ce sont de 28 à 71% (en moyenne 47%) qui ont cette capacité.

Les études en Meuse à propos des bactéries concernent surtout leur biomasse et leur production (SERVAIS, 1988).

La densité bactérienne en Meuse varie de 1 à $5 \cdot 10^9 \text{ l}^{-1}$. Ces bactéries sont, pour la plupart, libres (les bactéries attachées à des particules constituent moins de 5% du total). Le biovolume bactérien est généralement plus élevé en milieu eutrophe, milieu plus riche et où les conditions nutritionnelles sont meilleures.

Les variations saisonnières de la production bactérienne sont étroitement liées à celles de la production primaire avec de faibles valeurs en hiver ($0,05 \text{ mg C} \cdot \text{l}^{-1}$) et de hautes valeurs en été ($0,8 \text{ mg C} \cdot \text{l}^{-1}$). (fig.23).

Ainsi, près de la moitié du carbone fixé par la production primaire est utilisée par les bactéries planctoniques (48% en 1983 et 43% en 1984).

2.3.5. Modélisation de la respiration

GOSSELAIN (1988) a comparé ses résultats avec les deux estimations généralement proposées:

2.3.6. Conclusion

La valeur du rapport R/ETS utilisée pour les calculs de respiration en Meuse (GOSSELAIN, 1988) a été reprise de la littérature (DEVOL & PACKARD, 1978; AHMED & KENNER, 1975; CHRISTENSEN & PACKARD, 1979; RAI, 1988) et est estimée à 0,17. La détermination de ce rapport est complexe car elle doit tenir compte de plusieurs paramètres: état physiologique des algues, méthodes de dosage et d'homogénéisation des échantillons, température,... La mesure de ce rapport se fait lors de la phase exponentielle de croissance d'algues en culture car il peut diminuer de 50% dans les cellules sénescents (les cellules algales n'ont pas assez d'énergie pour la synthèse d'acides nucléiques, de protéines et d'autres composés associés à la division et au maintien cellulaire).

Mais selon SHELDON et al. (1973; in RAI, 1984), les grandes populations de phytoplancton ne sont pas sénescents. AHMED et KENNER (1977) observèrent des variations dans ce rapport R/ETS pour 9 espèces phytoplanctoniques marines.

Ainsi, pour plus de précisions dans ces calculs de respiration, il serait nécessaire d'étudier ce rapport pour une série de cultures unispécifiques d'un certain nombre d'espèces mosanes.

La valeur du rapport R/ETS de 0,17 sera néanmoins utilisée pour la conversion de l'activité ETS en consommation d'oxygène lors de nos mesures.

Un autre point reste à éclaircir dans le processus de respiration des communautés phytoplanctoniques: il s'agit de la contribution bactérienne à la respiration. La mesure de l'activité ETS se fait par la récupération du matériel algal sur filtre de $1\mu\text{m}$. Cependant, nous ne savons pas quelle est la participation des bactéries à l'activité respiratoire dans la fraction supérieure à $1\mu\text{m}$. Un fractionnement d'un échantillon, provenant du même prélèvement et marqué à la thymidine tritiée (marqueur bactérien), nous indiquera dans quelle classe de taille se situent les bactéries. La comparaison des résultats (activité respiratoire totale et marquage bactérien) nous permettra ainsi d'observer s'il y a ou non surestimation de l'activité respiratoire des communautés phytoplanctoniques en fonction de la biomasse bactérienne.

1. ESTIMATION DE LA RESPIRATION COMME UNE FRACTION CONSTANTE DE LA PB.

Cette estimation de la respiration se fait via la valeur P_{\max} (voir 2.4.2.).

$$\hat{R} = 0,1.P_{\max}$$

où \hat{R} et P_{\max} s'expriment en $\text{mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$

GOSSELAIN (1988) a observé que ces estimations, comparées aux mesures de respiration obtenues à partir de l'activité ETS (en utilisant un rapport R/ETS de 0,17), montraient une forte surestimation de la respiration. La constante fut également recalculée à partir des valeurs de P_{\max} et de respiration (selon l'activité ETS). La valeur moyenne du rapport \hat{R}/P_{\max} obtenu fut 0,06.

GOSSELAIN (1988) suppose que l'estimation de la respiration via P_{\max} est plus précise lorsque la population est physiologiquement homogène, mais donne une large surestimation de la respiration mesurée. En effet, la valeur du rapport \hat{R}/P_{\max} reste quasiment constant durant la période de mesures s'étendant du 28 avril au 29 juin.

2. ESTIMATION BASEE SUR L'ACTIVITE RESPIRATOIRE DE LA BIOMASSE

Cette estimation de la respiration se fait en fonction de la température et de la chl a (selon BILLEN et al., 1985):

$$\hat{R} = 0,6 \cdot Q_{10}^{\frac{T-20}{20}} \cdot B$$

où \hat{R} est exprimé en $\text{mg O}_2 \cdot (\text{chl}a)^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$

0,6 est un coefficient estimé en supposant que la respiration du phytoplancton représente 50% de la respiration totale mesurée à partir d'incubations d'échantillons d'eau dans des bouteilles sombres. Ce coefficient est exprimé en $\text{mg O}_2 \cdot (\text{chl}a)^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Il représente la respiration du phytoplancton à 20°C.

Q_{10} est pris égal à 2

T est la température du milieu en °C

GOSSELAIN (1988) a également recalculé la constante avec un Q_{10} de 2,2. La respiration à 20°C, obtenue avec la formule, fut de $0,9 \text{ mg O}_2 \cdot (\text{chl}a)^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

Elle constate que, lors de la comparaison des mesures de respiration obtenues à partir de l'activité ETS et des valeurs de respiration estimées par le modèle de Haute-Meuse, ces dernières représentent une sous-estimation de la respiration.

GOSSELAIN (1988) conclut finalement que cette estimation via la chl a et la température serait plus indiquée pour une application sur un cycle annuel, par rapport à la première estimation.

II. MATERIEL ET METHODES

1. ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES

1.1. PRELEVEMENTS ET CONSERVATION

Lors de chaque mesure de productivité sur le terrain, outre le prélèvement d'eau destiné au dosage ETS et à la mesure de la chl_a, des analyses physico-chimiques de l'eau ont été effectuées soit directement sur le terrain, soit en laboratoire.

L'échantillon d'eau à analyser est récolté au moyen d'un jerrycan de 10 litres, enfoncé progressivement dans l'eau en évitant les films d'hydrocarbure et autres impuretés flottant à la surface.

De ces 10 litres, on conserve environ 0,5 litre d'eau filtrée (sur filtres GF/C en microfibres de verre) au congélateur. Un à deux litres sont fixés au lugol et décantés progressivement en vue d'examen microscopiques pour caractériser la communauté algale).

1.2. METHODES DE MESURES

1. TEMPERATURE

La température de l'eau est mesurée sur le terrain au moyen d'une sonde de température incorporée à un pH-mètre WTW 90, avec une précision de plus ou moins 0,2°C.

2. PH

Les mesures de pH sont effectuées sur le terrain au moyen d'un pH-mètre WTW 90, dont la précision atteint 0,01 unité pH.

3. CONDUCTIVITE

La conductivité est mesurée sur le terrain à l'aide d'un conductimètre WTW LF91, donnant une valeur en $\mu\text{S}/\text{cm}$ pour une température de référence de 25°C.

4. TRANSPARENCE DE L'EAU

La transparence de l'eau est mesurée sur le terrain au moyen de deux cellules photoélectriques, dont l'une sert de référence en surface et l'autre est immergée à différentes profondeurs, permettant ainsi de calculer l'intensité relative (I_z) par rapport à

l'intensité de surface (I_0). Les différentes profondeurs sont : 0,25 m - 0,50 m - 0,75 m - 1 m - 1,50 m - 2 m - 2,50 m - 3m. Ces mesures sont réalisées pour un filtre de couleur verte (VG 9), placé devant les cellules photoélectriques. Le coefficient d'extinction est ensuite obtenu par régression du logarithme népérien de l'intensité relative en fonction de la profondeur.

5. INTENSITE LUMINEUSE

La PAR (fraction photosynthétiquement active de la radiation solaire incidente) lors des mesures de productivité a pu être obtenue de deux manières :

- soit la station de Saint-Hubert de l'I.R.M. (cette station est la plus proche de notre station d'étude) transmet les intensités lumineuses totales au niveau du sol. Le rayonnement global est intégré par demi-heure ; on considère donc que la PAR constitue 50% de ce rayonnement global. Une conversion en $\text{ME.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ se fait de la façon suivante :

$$\text{PAR } (\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}) = 11,083 \cdot \text{mesure I.R.M. (J.cm}^{-2} \cdot 1/2\text{h)}.$$

- soit on mesure directement la PAR sur le terrain au moyen d'une sonde LICOR (Li 190 SB) reliée à un système d'enregistrement.

6. ALCALINITE ($\text{mg CaCO}_3.\text{l}^{-1}$ ou $\text{meq CaCO}_3.\text{l}^{-1}$)

L'alcalinité de l'eau est mesurée sur le terrain via la titration de 50 ml d'eau par de l'HCl 0,02N en présence d'un indicateur (mélange de vert de bromocrésol et de rouge de méthyl; RODIER, 1966).

7. OXYGENE DISSOUS ($\text{mg O}_2.\text{l}^{-1}$)

- Méthode chimique de Winkler modifiée par ALSTERBERG. Grâce à l'addition d'un réactif alcalin et d'une solution de chlorure de manganèse, il y a absorption complète de l'oxygène pour former de l'oxyde manganique. Ce dernier, en milieu acide, oxyde l'iodure de potassium préalablement introduit. L'iode ainsi libéré est ensuite titré par du thiosulfate de sodium (RODIER, 1966).

- Utilisation d'un oxymètre Model 58 calibré par la méthode de Winkler ou dans de l'eau distillée agitée en laboratoire jusqu'à saturation.

8. AZOTE

L'azote inorganique dissous dans l'eau est exprimé sous forme d'ammoniaque, de nitrites et de nitrates. Ces dosages sont effectués sur de l'eau filtrée.

a) Ammoniaque ($\text{mg NH}_4^+ \cdot \text{N.l}^{-1}$) : dosé par une méthode spectrophotométrique basée sur le développement d'un complexe coloré vert en présence d'ions hypochlorites (issus de l'hydrolyse alcaline du dichloroisocyanurate), de salicylate de sodium et de nitroprussiate de sodium (catalyseur). L'absorbance est lue à 655 nm. La limite de détection est de $0,005 \text{ mg NH}_4^+ \cdot \text{N.l}^{-1}$ (Standing Committee of Analysts, 1981).

b) Nitrites ($\mu\text{g NO}_2^- \cdot \text{N.l}^{-1}$) : la diazotation de l'acide sulfanilique en présence de l' α -naphthylamine donne un complexe rouge dont l'absorbance se lit à 520 nm. La précision est de $0,001 \mu\text{g NO}_2^- \cdot \text{N.l}^{-1}$ (RODIER, 1975).

c) Nitrates ($\text{mg NO}_3^- \cdot \text{N.l}^{-1}$) : dosés par la méthode de l'acide chromotropique. En milieu acide, les nitrates réagissent avec cet acide pour donner une coloration jaune, susceptible d'un dosage colorimétrique à une longueur d'onde de 410 nm. La précision de la mesure est de $0,1 \text{ mg NO}_3^- \cdot \text{N.l}^{-1}$ (WEST & RAMACHANDRAN, 1966).

9. ORTHOPHOSPHATES ($\mu\text{g PO}_4^{3-} \cdot \text{P.l}^{-1}$)

Les ions orthophosphates (PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-) constituent les principaux représentants du phosphore inorganique dissous noté SRP (Soluble Reactive Phosphate), mesurés sur l'eau filtrée.

En milieu acide et en présence de molybdate d'ammonium, il y a formation d'un complexe phosphomolybdique. Celui-ci, réduit par l'acide ascorbique, développe une coloration bleue permettant un dosage colorimétrique par lecture de l'absorbance à 882 nm, de préférence dans des cellules de grande épaisseur (2 cm). La précision est de $10 \mu\text{g PO}_4^{3-} \cdot \text{P.l}^{-1}$ (GOLTERMAN, 1969).

10. SILICE (mg Si.l^{-1})

La silice est présente dans les eaux naturelles sous forme colloïdale ou dissoute.

A pH acide, les ions siliciliques forment un complexe jaune avec les ions molybdates. Ceux-ci peuvent être réduits par le chlorure d'étain en un complexe bleu afin d'augmenter la sensibilité. La lecture d'absorbance s'effectue à 815 nm. La précision de la mesure est de $0,1 \text{ mg Si.l}^{-1}$.

2. MESURES DE LA BIOMASSE DU PHYTOPLANCTON

2.1. Principe

L'estimation de la biomasse s'effectue par la mesure de la concentration en chl a (VOLLENWEIDER, 1974). Un prélèvement d'un certain volume d'eau est filtré sous vide, sur un filtre en fibres de verre retenant les algues. L'extraction des pigments chlorophylliens est réalisée à l'aide d'un solvant (mélange dans les proportions 5/1 d'acétone 90% et de méthanol) proposé par PECHAR (1987). L'extraction se fait à 65°C pendant 2 minutes. L'absorbance est mesurée à 665 nm.

La lecture de l'absorbance après acidification permet de supprimer l'erreur due à la présence éventuelle de pigments chlorophylliens dégradés (LORENZEN, 1967). En effet, la chl a est facilement et rapidement transformée en phéopigments par acidification, cela entraîne une diminution d'absorbance. alors que cette transformation ne se produit pas pour les pigments déjà dégradés. La différence d'absorbance avant et après acidification permet donc de déterminer la teneur en chl a active.

2.2. Procédure

On filtre un prélèvement d'eau sous vide, sur filtre Whatman GF/C de 25 mm de diamètre. Le filtre est placé dans un tube à essai dans lequel on ajoute 5 ml de solvant. L'extraction s'effectue ensuite dans un bain-marie à 65°C pendant 2 minutes. On prélève ensuite 3 ml d'extrait et on mesure l'absorbance à 665 nm dans des cellules de 1 cm de trajet optique.

Le même extrait est ensuite acidifié par 0,1 ml de HCl 0,1 N. L'absorbance est à nouveau mesurée à 665 nm une à deux minutes après mélange. Un blanc solvant est réalisé pour la mise à zéro du spectrophotomètre.

2.3. Calcul

La formule générale permettant de calculer la teneur en chl a active est la suivante (MARKER et AL., 1980) :

$$C = (D_b - D_a) \cdot \frac{R}{R-1} \cdot K \cdot \frac{v}{V \cdot l}$$

- C = teneur en chl a en mg.m $^{-3}$
- D $_b$ = densité optique avant acidification
- D $_a$ = densité optique après acidification
- R = "Acid ratio" maximum

- $k = \frac{1000}{\text{SAC}}$
 $v =$ volume de solvant en ml
 $V =$ volume total d'eau filtrée en l
 $l =$ longueur du trajet optique de la cellule en cm

L' "Acid ratio" est le rapport entre l'absorbance de la chl a pure à 664 nm avant et après acidification selon la méthode de PECHAR (op. cit.), ce rapport maximum est de 1,695 pour la chlorophylle dissoute dans le mélange acétone/méthanol.

Le SAC (Specific Absorption Coefficient) de la chl a dans ce mélange acétone/méthanol 5/1 est de 84,1 $\mu\text{g} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$.

Par conséquent, on peut écrire la relation exprimant la teneur en chl a pour le mélange acétone / méthanol 5/1 comme suit :

$$\text{Chl}a \ (\mu\text{g/l}) = (D_b - D_a) \cdot 2,439 \cdot 11,89 \cdot \frac{V}{(V \cdot l)}$$

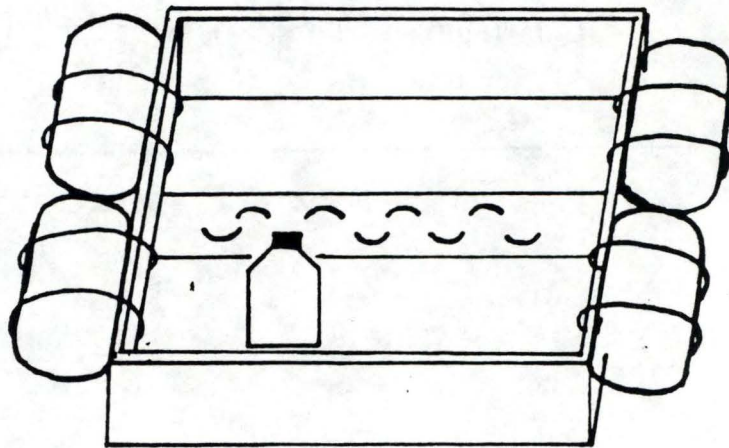


Fig.24. Système d'incubation du bac flottant.

3. MESURES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE PLANCTONIQUE AU ¹⁴C

3.1. Principe

La mesure est basée sur l'assimilation de CO₂ par les algues à la lumière en incubant des échantillons d'eau en présence d'un traceur : le bicarbonate - ¹⁴C.

On estime que le traceur est assimilé par les algues au même taux que le substrat (ici, le CO₂ total, soit le CO₂ dissous et les bicarbonates HCO₃⁻), ce qui peut s'écrire :

$$\frac{{}^{14}\text{C assimilé}}{{}^{14}\text{C total}} = \frac{\text{CO}_2 \text{ assimilé}}{\text{CO}_2 \text{ total}}$$

On en déduit que :

$$\text{CO}_2 \text{ assimilé} = \frac{{}^{14}\text{C assimilé}}{{}^{14}\text{C total}} \cdot \text{CO}_2 \text{ total}$$

Il suffit donc de déterminer la radioactivité des algues après incubation (¹⁴C assimilé), l'activité initiale de l'échantillon (¹⁴C total) et le CO₂ total.

3.2. Matériel

Le système utilisé pour procéder à l'incubation sur le terrain est un bac flottant, constitué par un encadrement en plexiglas de forme parallépipédique creuse muni de flotteurs assurant sa stabilité. Il comprend deux systèmes de fixation des bouteilles permettant de les maintenir couchées directement sous le niveau de l'eau. Ces bouteilles sont introduites dans des filtres laissant passer des intensités lumineuses différentes (*fig24*).

Les gammes d'intensité relative sont respectivement de : 100% (bouteille "claire") - 80,6% - 67,6% - 48,5% - 27,8% - 17,7% - 6,6% - 0% (bouteille "sombre").

3.3. Procédure

En milieu homogène, on prélève 1,5 l d'échantillon que l'on verse dans une bouteille noircie, on ajoute une ampoule de NaH¹⁴CO₃ pour obtenir une activité approximative de 20.000 à 30.000 dpm/ml. De cette eau marquée, on prélève 2 x 0,8 ml pour les témoins de l'activité initiale que l'on place dans une fiole à scintillation en présence

d'un tampon basique de phényléthylamine (0,2 ml) et de 5 ml de liquide scintillant Beckmann MP.

L'échantillon est ensuite réparti entre les bouteilles (100 ml) prévues pour l'incubation. On réalise 1 (ou 2) bouteille(s) sombre(s). Les bouteilles sont ensuite incubées à différentes intensités relatives. La durée d'incubation est limitée à 2-3 heures environ suivant la biomasse présente, la température, l'intensité lumineuse, ...

En fin d'incubation, l'assimilation est stoppée par l'ajout d'1 ml de formol 4% pour 100 ml d'échantillon.

On veille à ce que les manipulations soient effectuées rapidement et, si possible, au maximum à l'abri de la lumière afin de ne pas fausser les valeurs d'incorporation de ^{14}C .

Au laboratoire, on filtre 25 ml à 50 ml de chaque bouteille sur filtres millipores 0,45 μm . Après rinçage à l'eau distillée afin d'éliminer la solution de ^{14}C absorbée sur le filtre, ce dernier est placé dans une fiole à scintillation contenant 5 ml de liquide scintillant Beckmann MP (le filtre doit se dissoudre lentement, après agitation dans le liquide scintillant). Les fioles sont alors stockées à température ambiante ou au froid. L'activité des algues contenues sur chaque filtre, ainsi que celle des témoins, est mesurée au compteur à scintillation.

Au début de l'incubation, le pH et le TAC ont été mesurés afin de déterminer le C inorganique total de l'échantillon.

La détermination de l'activité photosynthétique en lumière saturante (P_{max}) demande également la mesure de la chl *a* active.

Pour les mesures de radioactivité, les fioles sont placées dans le compteur à scintillation avec un programme adéquat pour la mesure au ^{14}C . Il est utile de tenir compte du "quenching", qui est susceptible de faire varier le rendement de comptage de radioactivité d'une fiole à l'autre, en particulier les échantillons et les témoins.

3.4. Calculs

Pour chaque intensité d'incubation, le carbone assimilé par unité de temps pendant la période d'incubation est calculé par la formule :

$$C_{\text{assimilé}} (\text{mgC/l.h}) = \frac{(A - B)}{A_I \cdot V} \cdot 12\text{C} \cdot 1,06 \cdot \frac{1}{t}$$

- A = activité (cpm ou dpm) du filtre correspondant à l'échantillon
- B = activité (cpm ou dpm) du (des) filtre(s) correspondant au(x) flacon(s) sombre(s)
- A_I = activité initiale du témoin en cpm.ml⁻¹ ou dpm.ml⁻¹
- V = volume d'échantillon filtré (ml)

^{12}C = carbone inorganique total déterminé à partir du PH et du TAC
1,06 = correction pour la discrimination isotopique
t = temps d'incubation en h.

Le rapport (activité du filtre / activité initiale de l'eau) donne le taux d'incorporation de C, que l'on affecte à la quantité totale de C minéral présent dans l'échantillon pour déterminer le C assimilé pendant l'incubation.

Une incubation dans une bouteille sombre est réalisée pour estimer la fixation de C inorganique.

La méthode estime donc l'assimilation autotrophe de carbone inorganique à la lumière. On admet (en simplifiant) qu'elle évalue la production brute pour des incubations courtes (< 4 h.) et qu'elle se rapproche de la production nette dans le cas d'incubations plus longues.

Le but de ces mesures est de calculer la production journalière via l'estimation des paramètres de la relation photosynthèse/lumière. Ceci implique que l'on dispose d'enregistrements de l'intensité lumineuse en surface et de bonnes mesures de la transparence de l'eau.

3.5. Fractionnement par classes de taille

Afin de déterminer l'activité photosynthétique de différentes classes de taille du phytoplancton, nous avons suivi le schéma de distribution du ^{14}C photosynthétiquement incorporé dans trois fractions de taille différente (> 10 μm , 10-2 μm , 2-0,2 μm). Parallèlement, l'activité photosynthétique de l'ensemble de la communauté fut également étudiée, nous permettant par la suite d'établir une comparaison de la contribution des classes de taille à la productivité primaire.

Les échantillons (50 ml), incubés en présence de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, sont fractionnés successivement sur des filtres nuclépores de 10 μm , 2 μm et 0,2 μm .

Cependant, suite aux faibles taux de récupération du matériel algal tout d'abord obtenus, nous avons cherché à améliorer notre système de filtration. Le premier système utilisé nous permettait de superposer les filtres et donc d'effectuer le fractionnement en une fois.

Vu la lenteur d'aspiration des échantillons, nous avons alors opté pour une rampe de filtration récupérant chaque filtrat dans des récipients séparés impliquant nécessairement le passage du filtrat précédent sur le filtre de porosité inférieure.

Nous avons également incubé nos échantillons en présence d'une double dose de ^{14}C afin de filtrer un plus faible volume (25 ml) et d'éviter ainsi le colmatage des filtres.

Remarque: Les fractionnements ont été seulement réalisés sur les bouteilles claires (intensité lumineuse maximale) et sombres. Nous supposons en effet que l'activité photosynthétique des différentes fractions se répartit identiquement dans les échantillons soumis à des intensités lumineuses différentes.

4. MESURES DE LA RESPIRATION

4.1. Principe

La mesure de l'activité ETS consiste en un dosage enzymatique de l'étape limitante de la chaîne de transport d'électrons respiratoire. Le principe de la mesure de l'activité ETS est basé sur l'addition d'INT à un homogénat d'algues mis en présence de NADH et NADPH à concentration saturante : l'INT est réduit en formazan, composé rouge dosé par spectrométrie d'absorption. Comme la réduction de l'INT a lieu au niveau de l'étape limitante au point de vue cinétique (voir introduction théorique 2.5.2.), elle évalue donc la vitesse maximale des transferts d'électrons dépendant de l'activité respiratoire des cellules et de la température. Une conversion simple permet l'expression de la respiration en consommation d'O₂ par unité de temps (et par unité de biomasse d'algues traitées).

4.2. Mise au point de la méthode

Depuis les travaux de CHRISTENSEN & PACKARD (1979), le développement de la méthode a subi de nombreuses modifications, augmentant la sensibilité, mais apportant des variations du rapport R/ETS (voir GOSSELAIN, 1988). Parmi ces modifications, on retient notamment l'introduction du détergent TRITON X-100 (KING et PACKARD, 1975 in CHRISTENSEN & PACKARD, 1979) intervenant pour solubiliser le formazan, activer les enzymes avant l'ubiquinone et augmenter la perméabilité des membranes en évitant la formation des vésicules. De même, la sonication fut utilisée comme moyen d'homogénéisation (CHRISTENSEN & PACKARD, 1979). Cette technique est cependant seulement efficace en présence du détergent TRITON X-100. Elle a pour effet d'augmenter la rupture des cellules et faciliter l'interaction du détergent avec les membranes.

Cette technique de sonication a subi une mise au point dans le cadre du mémoire de GOSSELAIN (1988). Celle-ci se déroule en deux étapes :

- Utilisation de cultures unispécifiques afin de sensibiliser les mesures de manipulation et de vérifier la fiabilité de ces mesures.
- Utilisation d'échantillons de Meuse, prélevés en début de journée (les différentes sonications ont été réalisées à partir d'un seul échantillon).

Deux groupes d'algues les plus représentées en Meuse furent utilisées : une diatomée centrique : *Cyclotella meneghiniana*, et une algue verte : *Dictyosphaerium ehrenbergianum*.

La concentration des prélèvements en culture se fit par centrifugation. L'échantillon limpide obtenu après addition d'un échantillon d'homogénéisation a permis une sonication aisée. Par contre, les échantillons de Meuse ont d'abord été filtrés sur filtre GF/C, ces derniers ont ensuite été broyés dans un potter avant l'homogénéisation par sonication.

L'étape la plus importante de la mise au point fut l'optimisation du temps de sonication. Cette dernière consiste en un compromis entre le nombre de cellules rompues et la préservation des complexes enzymatiques. Le temps optimal de sonication fut de trois minutes (en interrompant toutes les 30 secondes afin d'éviter l'échauffement de l'échantillon).

4.3. Réactifs

- solution de KH_2PO_4 0,1M (solution 1) : 13,6 g dans 1 l
- solution de Na_2HPO_4 0,1M (solution 2) : 14,2 g dans 1 l
- tampon d'homogénéisation :
 - 96 ml de solution 2
 - 3 ml de solution 1
 - 1 ml de MgSO_4 à 0,9 g/l
 - 150 mg de PVP (polyvinylpyrrolidone)
 - 0,3 ml de Triton X-100

Ajuster à pH 8,25 et conserver congelé.

- Tampon substrat :
 - 97 ml de solution 2
 - 2,8 ml de solution 1
 - 0,3 ml de Triton X-100

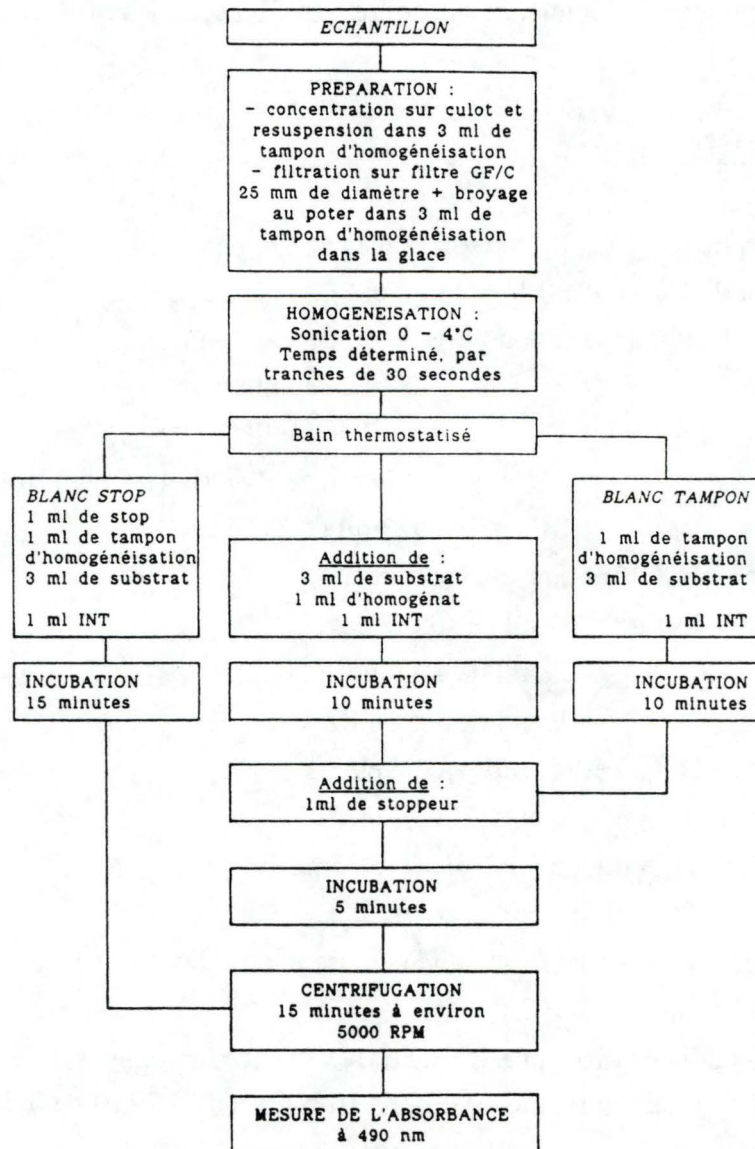
Ajuster à pH 8,25 et conserver congelé

- Substrat :
 - 70,9 mg de NADH (= 1 mM)
 - 20,8 mg de NADPH (= 0,25 mM)
 - 100 ml de tampon substrat

Préparer le jour même la quantité nécessaire pour les dosages (par x échantillons, 10 ml + (3.x) ml) et stocker à 4°C

- Solution d'INT : dissoudre 20 mg d'INT (2 - (p - iodophényl) - 3 - (p - nitrophényl) - 5 - phényl - tétrazolium chlorure) dans 10 ml d' H_2O + 20 μl de Triton X-100. Préparer le jour même et stocker à 4°C.
- Mixture de terminaison de la réaction ("stopper") : solution contenant 50% d' H_3PO_4 1 M + 50% de formol 4%. Conserver à 4°C.

Tableau 10. Diagramme représentant le traitement des échantillons pour le dosage ETS (modifié de RAI, 1984).



4.4. Procédure

Cette procédure est résumée au *tableau 10*.

Chaque échantillon est conservé à la température in situ lors du prélèvement, en limitant au maximum le délai entre le prélèvement et le traitement.

Il faut en premier lieu mesurer la concentration en chl a , afin de déterminer le volume à traiter pour une mesure ETS, sachant que la biomasse optimale pour un dosage à 20°C se situe entre 3,5 et 4,5 μg de chl a (si la température initiale s'écarte fort de 20°C, on adapte, sachant que l'activité est approximativement doublée pour une augmentation de 10°C). Ensuite, le volume d'eau adéquat est filtré sur filtre Whatmann GF/C de 25 mm (porosité de 1 μm).

Une fois la filtration terminée, le filtre est transféré dans un broyeur de type "Potter" placé dans de la glace pilée, pour une première homogénéisation (à partir de ce moment jusqu'à la fin de l'incubation, tout se passe entre 0 et 4°C). On ajoute 3 ml de tampon d'homogénéisation et on le broye jusqu'à dissociation complète; la suspension obtenue est alors transférée dans un tube à essai de 10-15 ml, que l'on place dans la glace pilée.

La seconde phase de l'homogénéisation se fait à l'aide d'une sonde à ultra-sons: la sonde est immergée de quelques mm dans la suspension et est mise en marche, à haute fréquence, pendant un temps de 3 minutes, en interrompant 30 secondes toutes les 30 secondes afin de laisser refroidir l'échantillon (devant rester entre 0 et 4°C).

Le broyage et le passage à la sonde des échantillons permettent de rendre les chaînes de transporteur d'électrons disponibles à la réaction avec l'INT.

Le substrat et les tubes contenant les algues homogénéisées sont placés dans un bain thermostaté réglé à la température lors du prélèvement. On incube en même temps un "blanc stop" et un "blanc substrat" (voir les indications du schéma de la manipulation). Le dosage se fait sur 1 ml d'homogénat, pour chaque suspension homogénéisée:

- on ajoute dans chaque tube de réaction 3 ml de substrat (permettant la saturation des chaînes ETS en donneurs d'électrons NADH et NADPH) + 1 ml d'homogénat;

- on prépare le "blanc stop", en plaçant dans l'ordre dans un tube 1 ml de "stopper", 1 ml de tampon d'homogénéisation, 3 ml de substrat;

- on prépare le "blanc tampon" en plaçant dans un tube, 1 ml de tampon d'homogénéisation, 3 ml de substrat;

- l'incubation commence au moment où on ajoute 10 ml d'INT dans chaque tube.
Une coloration rouge (apparition du formazan) se développe progressivement dans les échantillons;

- après 10 minutes, on ajoute 1 ml de "stopper" dans chaque tube (sauf le blanc stop) et on incube encore 5 minutes avant de retirer les tubes du bain thermostaté;

- les tubes contenant 1 ml d'homogénat sont centrifugés pendant 10 minutes à 5000 rpm;

- la lecture d'absorbance peut finalement se faire à 490 nm, en mettant à zéro avec le "blanc stop".

4.5. Calculs

L'activité ETS est exprimée en $\mu\text{g O}_2 \cdot (\text{l} \cdot \text{h})^{-1}$ et calculée par la formule suivante:

$$\text{ETS} = (\text{E}_{\text{cor}} \cdot \text{V}_{\text{hom}} \cdot \text{V}_{\text{fin}} \cdot 60 \cdot 1000) / (\text{V}_{\text{éch}} \cdot t)$$

où: E_{cor} = D.O. de l'échantillon - D.O. du blanc tampon (extinction corrigée contre le blanc tampon)

V_{hom} = volume d'homogénat en ml (3 ml)

$\text{V}_{\text{éch}}$ = volume de l'échantillon de départ en ml (= volume d'eau filtré)

V_{fin} = volume final en ml (5 ml)

t = temps d'incubation en minutes (10 minutes)

60 = facteur de conversion en heure

1000 = facteur de conversion en litre.

Enfin, l'activité respiratoire peut être exprimée en oxygène effectivement consommé par les microorganismes et est obtenue en multipliant l'activité ETS par le coefficient R/ETS, qui, pour le phytoplancton, est estimé égal à 0,17. Ce coefficient R/ETS semble être la valeur moyenne obtenue pour de nombreuses expérimentations.

5. MESURES DES RAPPORTS C:N:P

5.1. Rapports C:N

1. PRINCIPE

Ces mesures de rapport C:N. consistent en un dosage du carbone et de l'azote dans les matériaux particulaires organiques par l'utilisation d'un analyseur CARLO ERBA NA 1500. Les échantillons sont complètement oxydés à très haute température (1020°C). Au cours de cette combustion se forment du CO₂ et un mélange NO-NO₂. Les oxydes d'azote sont réduits en N₂ dans une colonne de réduction. Les gaz transportés par l'He sont ensuite séparés par chromatographie en phase gazeuse; la détection des gaz est réalisée par catharométrie.

2. METHODE

a. Conditionnement des échantillons

Ceux-ci se présentent sous forme de matière sèche, pesée préalablement à l'analyse et placée dans une petite nacelle en étain. Le matériel, en suspension dans l'eau (algues microscopiques + matières en suspension organiques et minérales) est recueilli sur un filtre de faible porosité en fibres de verre (Whatmann GF/C ou GF/F). Ceux-ci sont préalablement passés au four pendant une heure à 550°C pour supprimer les impuretés organiques. Une fois la filtration d'un volume d'eau adéquat effectuée, le filtre est plié, séché pendant 24 heures à 60°C et pesé avant transfert dans la nacelle en étain.

L'évaluation du volume optimal à filtrer pour une analyse de phytoplancton est établie par dosage préalable de la chl_a réalisé par extraction d'échantillons recueillis sur les mêmes filtres : on utilise un rapport carbone/chlorophylle de 40, et on considère que le carbone représente 50% de la matière organique sèche.

b. Calibration

Cette procédure implique le passage de "blancs" (nacelles en étain vides ou avec un filtre GFIC) et un étalonnage avec des quantités d'acétanilide et / ou d'atropine comprises dans une gamme de 1 à 10 mg pour les mesures de routine.

Une fois la calibration établie, l'analyse des échantillons s'effectue de façon automatique, suivant un programme défini au niveau de l'intégrateur, où l'on spécifie notamment les temps de rétention des pics correspondant au carbone et à l'azote ;

pour les échantillons traités, ces temps varient en fonction du type de matière analysée et des débits de gaz.

Les concentrations en C et N des échantillons sont exprimées en % du poids sec de matière retenue sur le filtre.

5.2. Rapports C:N:P

Le P particulaire est déterminé par colorimétrie après hydrolyse au persulfate et réaction des orthophosphates libérés avec le complexe molybdate d'ammonium (voir 3.2.2.).

Un volume d'échantillon est sur filtre GF/C préalablement séché à 550°C. Le filtre est remis en suspension dans 25 ml d'eau distillée et hydrolysé au persulfate. Après passage à l'autoclave (45 minutes à 120°C) pour obtenir une hydrolyse complète, les orthophosphates sont dosés par colorimétrie (voir 3.2.2.)

5.3. Elimination du C détritique

La présence de matières organiques détritiques dans l'échantillon filtré peut interférer avec les valeurs des rapports C:N:P calculés. La régression linéaire du C particulaire en fonction de l'N ou du P particulaire permet d'éliminer au maximum cette interférence. Cette régression nous donne une équation du type:

$$C = a \cdot x + b$$

où a représente le rapport C:N ou C:P et b peut être considéré comme la mesure moyenne de la quantité de C lié aux matières détritiques (GARNIER et al., 1989).

6. ETUDE DE LA CONTRIBUTION BACTERIENNE A L'ACTIVITE ETS

6.1. Mesure de la production bactérienne: marquage à la thymidine tritiée

1. PRINCIPE

Afin de mesurer la contribution des bactéries à la respiration totale de la communauté phytoplanctonique, nous avons réalisé un fractionnement par classe de taille au moyen de filtres de différentes porosités. L'incorporation de la thymidine tritiée est utilisée comme marqueur de la répartition des bactéries dans chaque fraction.

Cette technique est basée sur le fait que, chez les bactéries, la synthèse du DNA est directement proportionnelle au taux de division. Le taux de synthèse du DNA est estimé par la mesure du taux d'incorporation de (méthyl- ^3H)-thymidine dans le DNA.

La thymidine est l'un des quatre nucléosides précurseurs du DNA, mais non du RNA, à la différence des autres nucléosides.

Chez les microorganismes, la voie habituelle de synthèse du dTMP, précurseur pour la synthèse du DNA, est la synthèse à partir du dUMP. L'utilisation de la thymidine exogène (salvage pathway) nécessite la présence d'une enzyme, la thymidine kinase, qui catalyse la synthèse de dMTP à partir de thymidine. Cette enzyme n'existe pas chez tous les micro-organismes: elle manque chez de nombreux eucaryotes.

2. PROTOCOLE

La solution mère (Méthyl TRK 637) 5 μCi est diluée 10 fois avec de l'eau stérile (filtrée sur 0,2 μm). Après l'avoir diluée, elle est répartie dans des ampoules stérilisées pendant plus ou moins 15 minutes par autoclave. Afin d'éviter une destruction de la thymidine due à la chaleur, nous préférons préparer nos dilutions avant chaque série d'expériences (le volume de la solution mère prélevé dépend du nombre d'échantillons à analyser). La verrerie utilisée pour les expériences est toujours préalablement stérilisée.

Au temps 0, on ajoute à 2 fois 10 ml d'échantillon filtré sur 63 µm (pour éliminer le zooplancton) 100 µl de la solution de thymidine diluée (activité finale de 20 nmoles/l). A cette concentration, la vitesse d'assimilation est maximale.

L'incubation se fait à l'obscurité (récipients enveloppés dans une feuille d'aluminium) et à la température in situ pendant une heure.

Après l'incubation, la réaction est stoppée en ajoutant du TCA (concentration finale 5%) froid (0°C). Le TCA a pour effet de précipiter les macromolécules sans les hydrolyser. On laisse la réaction se développer pendant quelques minutes dans un bain de glace (une augmentation de la température pourrait resolubiliser les macromolécules).

Le précipité est récolté sur filtre Nucléopore de 0,2 µm. Parallèlement, un fractionnement est réalisé: 10 ml d'échantillon sont filtrés sur des filtres Nucléopore de 2 µm. Le filtrat est récupéré et filtré sur filtres nucléopores 0,2 µm. Cela permet de connaître dans quelle fraction se répartissent préférentiellement les bactéries.

Afin de déterminer la quantité de (méthyl-³H)-thymidine adsorbée sur le filtre et particules en suspension, deux blancs sont réalisés de la façon suivante: à 2 x 10 ml d'échantillons (fixés au formol), on ajoute 100 µl de (méthyl-³H)-thymidine, et en même temps du TCA froid afin de stopper immédiatement l'incorporation. Les échantillons sont ensuite traités selon le procédé décrit ci-dessus.

3. CALCUL DE LA PRODUCTION

La formule utilisée est la suivante:

$$\frac{\text{DPM incorporé}}{\text{DPM ajouté}} \cdot \text{nMole ajouté} \cdot \frac{1}{\text{temps (h)}} \cdot 100 = \text{nMole} \cdot (\text{l} \cdot \text{h})^{-1}$$

$$\frac{\text{nMole aj.}}{\text{DPM aj.}} = 1 / (\text{DPM aj.} / \text{nMole aj.}) = 1 / \text{activité spécifique}$$

L'activité spécifique est donnée par le fournisseur et

$$1 \mu\text{ci} = 2,2 \cdot 10^6 \text{ DPM}$$

d'où

$$\frac{\text{DPM incorporé (éch. - blanc)}}{\text{activité spécifique}} \cdot \frac{1}{\text{temps (h)}} \cdot 100 = \text{nMole} \cdot (\text{l} \cdot \text{h})^{-1}$$

Le facteur de conversion pour la Meuse est de $0,5 \cdot 10^9$ bactéries \cdot nMole⁻¹ (SERVAIS, 1988).

6.2. Elimination de la respiration bactérienne

1. PRINCIPE

Afin de connaître l'activité respiratoire de la fraction algale exclusivement, nous avons essayé d'éliminer l'activité du bactérioplancton par l'utilisation d'antibiotiques.

Ainsi, par comparaison de l'activité ETS mesurée sur un échantillon phytoplanctonique non traité et un échantillon traité avec un antibiotique, il nous sera possible de déterminer la contribution bactérienne à l'activité ETS totale.

2. CHOIX DE L'ANTIBIOTIQUE

Le choix de l'antibiotique est très important: ce dernier doit en effet interférer spécifiquement avec le métabolisme bactérien sans altérer les algues.

L'antibiotique que nous avons utilisé pour inhiber la respiration bactérienne est le chloramphénicol. Il s'agit d'un antibiotique naturel (synthétisé par *Streptomyces venezueliae*) à large spectre, inhibiteur de la synthèse protéique bactérienne. Il se fixe en effet sur les ribosomes 70s bactériens. Il n'altère cependant pas la synthèse protéique des ribosomes 80s du cytoplasme des cellules eucaryotes, sur lesquelles il ne se fixe pas.

Par contre, les ribosomes 70s des mitochondries de cellules eucaryotes sont sensibles au chloramphénicol et voient ainsi leur synthèse protéique inhibée quand ils sont mis en présence de cet antibiotique après désintégration des mitochondries. Mais dans les mitochondries normales, l'antibiotique ne peut y pénétrer car la membrane de la mitochondrie ne lui est pas perméable.

3. PROCEDURE

On prépare une solution stock de chloramphénicol de 34 mg par ml dans l'éthanol. Une quantité déterminée de cet antibiotique est ajoutée à un certain

volume de l'échantillon à traiter de façon à obtenir une concentration finale de 170 µg de chloramphénicol / ml d'échantillon. On laisse l'échantillon incuber 12 heures à la température in situ. Un même volume d'échantillon non traité est incubé dans des conditions identiques.

La chl_a est mesurée avant l'incubation. Après incubation, la chl_a est de nouveau mesurée pour chaque échantillon (traité et non traité) afin de calculer le volume d'échantillon nécessaire pour les mesures d'activité ETS (voir 3.5.).

Un marquage des deux échantillons à la thymidine tritiée est également réalisé après incubation, ceci dans le but de vérifier si le chloramphénicol élimine ou non les bactéries dans l'échantillon traité avec l'antibiotique.

III. RESULTATS ET DISCUSSION

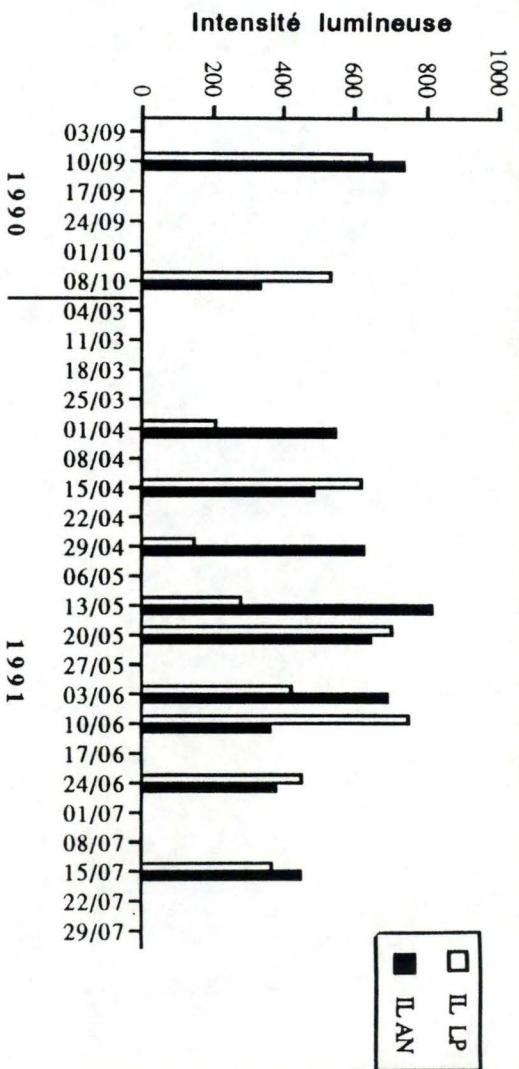


Fig.25. Evolution saisonnière de l'intensité lumineuse à la station de Saint-Hubert (données de L'IRM) pour chaque jour de nos campagnes.

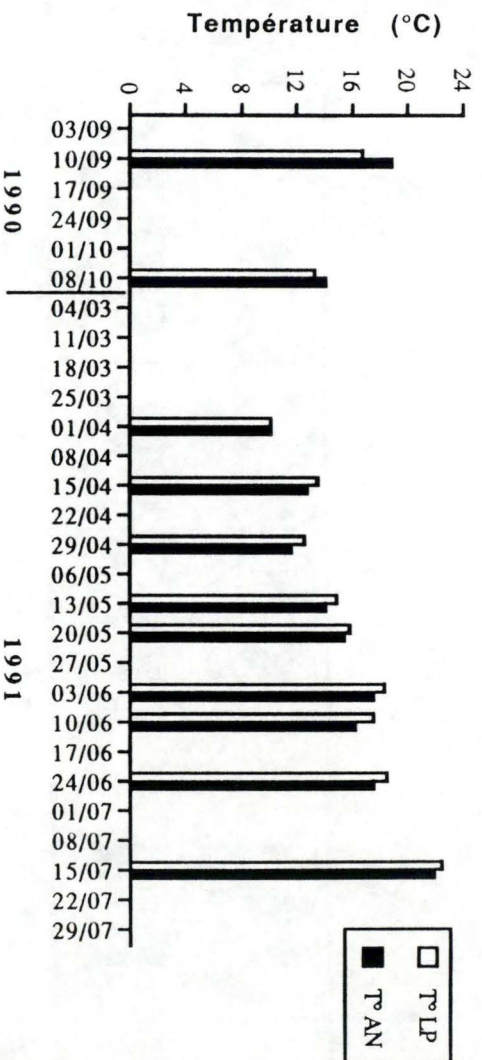


Fig.26. Evolution saisonnière de la température de l'eau de la Meuse à La Plante (LP) et à Anderne (AN).

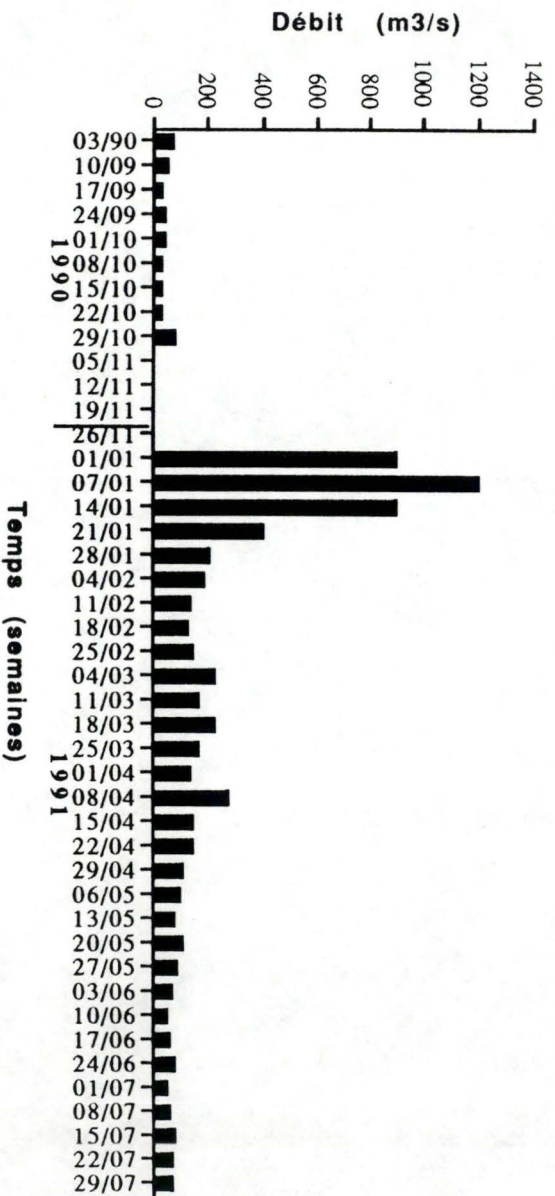


Fig.27. Evolution saisonnière du débit de la Meuse (les valeurs de 1990 ont été mesurées à Namêche et celles de 1991 à Talfer).

1. PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES

Ces analyses physico-chimiques ont été réalisées pendant toute la durée de nos campagnes d'observation, les résultats sont repris aux *tableaux A1 et A2* (en annexe).

1.1. Paramètres physiques et météorologiques

1.1.1. RAYONNEMENT LUMINEUX

Nos campagnes de mesures ont été réalisées la plupart du temps sous des conditions météorologiques assez mauvaises (temps couvert, pluvieux, ...). Suite à cela, les rayonnements solaires enregistrés montrent une grande variabilité: quelques journées présentent des valeurs très faibles (minimum $254,9 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Certaines, malgré un ciel nuageux, ont atteint des intensités élevées et d'autres ont néanmoins été bien ensoleillées (valeur maximale de $1740 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) (*fig. 25*).

Nous avons préféré reprendre dans ce tableau les mesures de rayonnement solaire venant de l'IRM. En effet, à partir du mois de mai, les valeurs mesurées par la sonde LICOR étaient sous-estimées en comparaison avec les données de l'IRM, suite à un problème de fonctionnement de cet appareil.

1.1.2. TEMPERATURE

La température de l'eau a été relevée au point de prélèvement lors de chacune de nos campagnes de mesures.

La *figure 26* met en évidence la variabilité thermique saisonnière aux deux stations: on observe une diminution de la température des eaux en automne et un réchauffement progressif au printemps. Cependant, des températures supérieures à 20°C ne sont pas atteintes avant juillet. Cette évolution des températures est assez similaire pour les deux stations.

Il semblerait que le réchauffement de l'eau se fasse plus tard cette année. Des données de 1990 (AWW, communication personnelle) indiquent déjà une température de 19°C au début du mois de mai.

1.1.3. DEBIT

Le débit de la Meuse n'a pas été mesuré directement aux endroits de prélèvement, les valeurs proviennent de la station de traitement des eaux de Tailfer.

La *figure 27* nous montre l'évolution du débit des eaux de septembre 1990 jusque fin juillet 1991: les mois de septembre et d'octobre se caractérisent par des valeurs assez faibles (environ $45 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Après un débit très élevé en janvier, celui-ci diminue

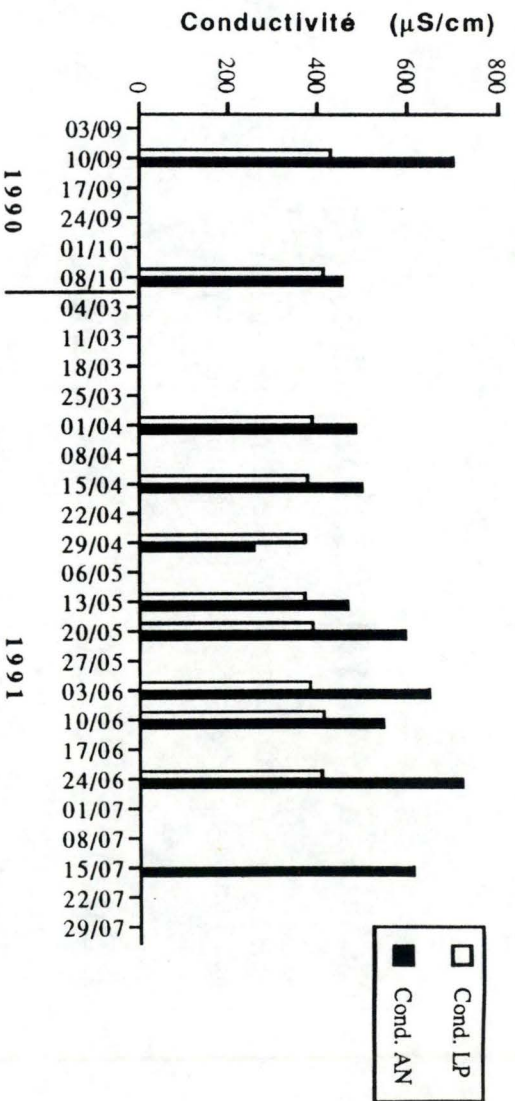


Fig.28. Evolution saisonnière de la conductivité de l'eau de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

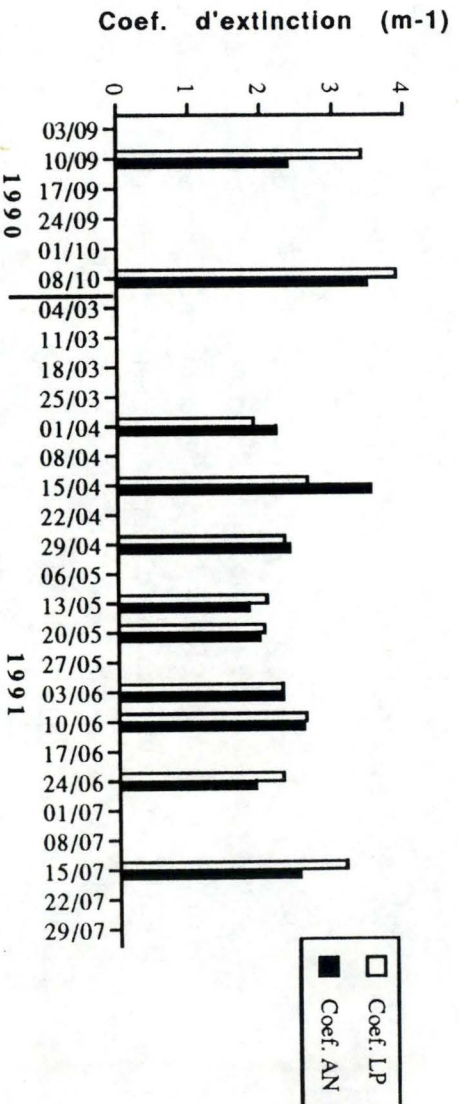


Fig.29. Evolution saisonnière du coefficient d'extinction verticale de la lumière dans la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

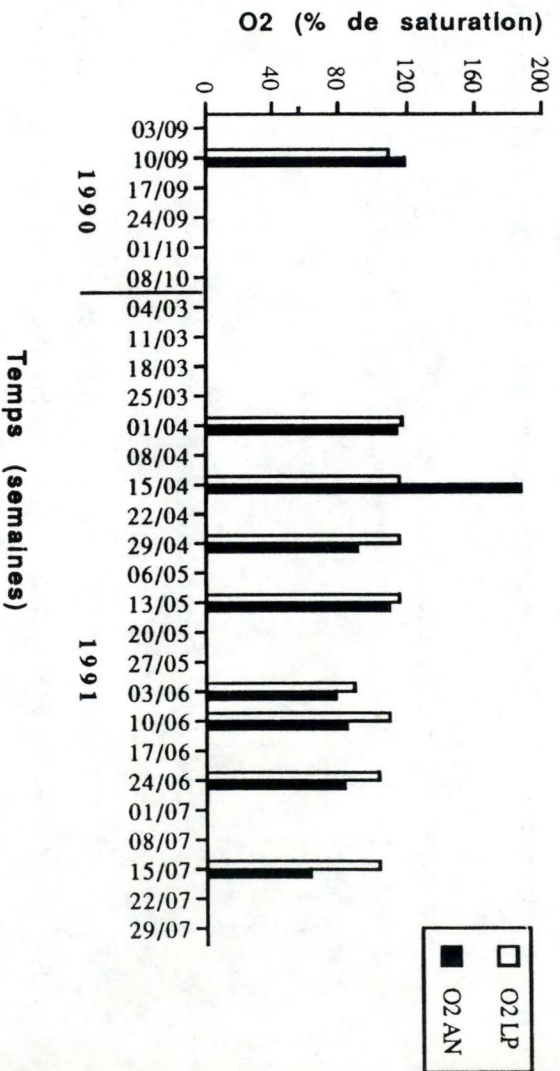


Fig.30. Evolution saisonnière de l'oxygène dissous (exprimé en pourcentage de saturation) dans la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

progressivement. Il reste à une valeur moyenne de 145 m³/s de mars jusque mi-mai et finalement, il descend jusque 60 m³.s⁻¹ fin juillet.

1.1.4. CONDUCTIVITE

A la station de La Plante, la conductivité présente une allure générale très régulière, avoisinant les 400 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (*fig28*). Ces valeurs correspondent à des mesures antérieures réalisées sur la Meuse (HENRIETTE, 1987; GOSSELAIN, 1988). Par contre, à Andenne, les valeurs de conductivité sont nettement supérieures (entre 550 et 600 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Ceci doit être dû à la confluence de la Sambre en amont. HENRIETTE (1987) avait en effet enregistré des valeurs plus élevées dans la Sambre (aux environ de 1000 mS.cm⁻¹), résultant probablement de rejets industriels et domestiques.

1.1.5. COEFFICIENT D'EXTINCTION VERTICALE DE LA LUMIERE

Ce coefficient d'extinction présente une grande variabilité tout au long de la période de mesure, mais est assez semblable d'une station à l'autre (*fig29*).

Il est généralement observé que l'évolution de ce coefficient dépend à la fois de la concentration en matières en suspension (MES), elle-même liée au débit et à la biomasse phytoplanctonique mesurée par la concentration en chl_a.

Différents travaux ont déjà été effectués sur la relation transparence de l'eau - MES/chl_a. Par exemple, BILLEN et al. (1985) proposent une équation simple où le coefficient d'extinction verticale (η) varie simplement en fonction de la biomasse phytoplanctonique. D'autres approches plus précises tiennent aussi compte explicitement de la contribution des MES, mais font appel à des formulations mathématiques plus complexes (DESCY et al., 1988).

1.2. Paramètres chimiques

1.2.1. OXYGENE DISSOUS

Avant d'examiner les résultats, il est important de signaler que la mesure d'oxygène est fortement influencée par le moment de son prélèvement. Suite à une production primaire active, la concentration en oxygène dissous peut varier très rapidement au cours d'une même journée. De plus, nos mesures n'ont pas toujours été réalisées au moment où l'activité photosynthétique est maximale.

La *figure 30* nous indique que, pour les deux stations, il ne se pose pas de problèmes d'oxygénation de la rivière. On trouve, pour La Plante, une valeur moyenne du taux de saturation de 108,9% (valeur minimale 88,4%) et pour Andenne,

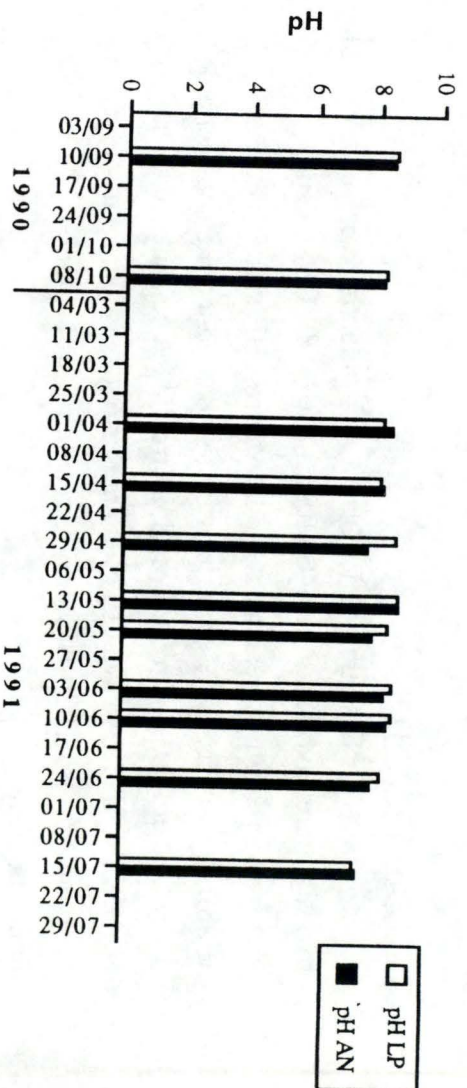


Fig.31a. Evolution saisonnière du pH de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

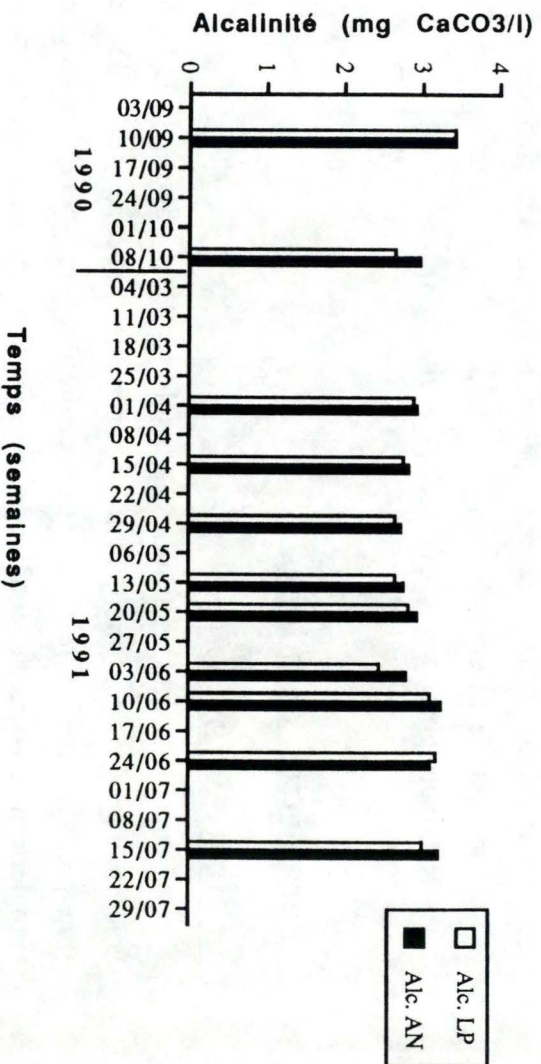


Fig.31b. Evolution saisonnière de l'alcalinité de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

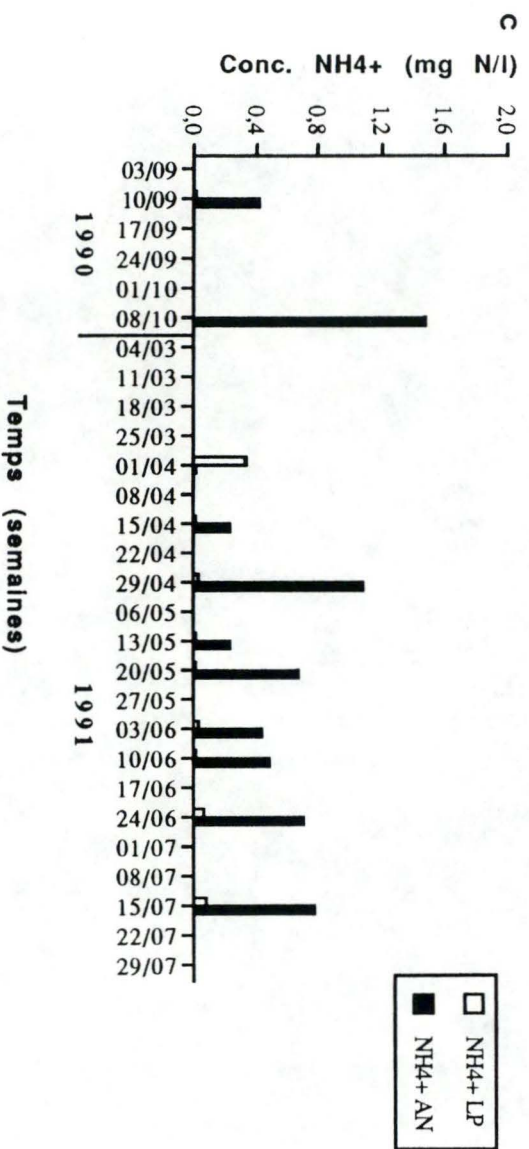
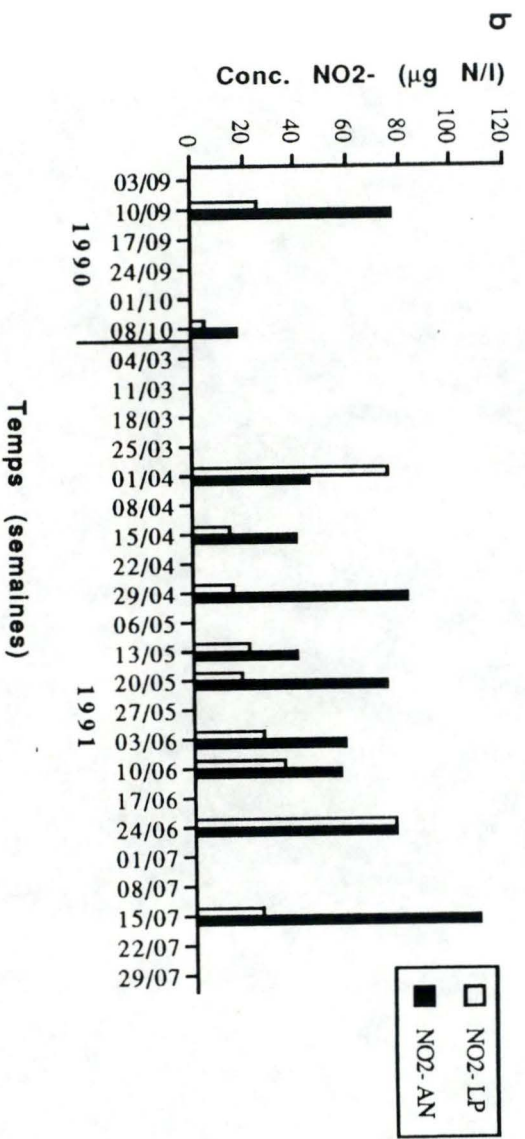
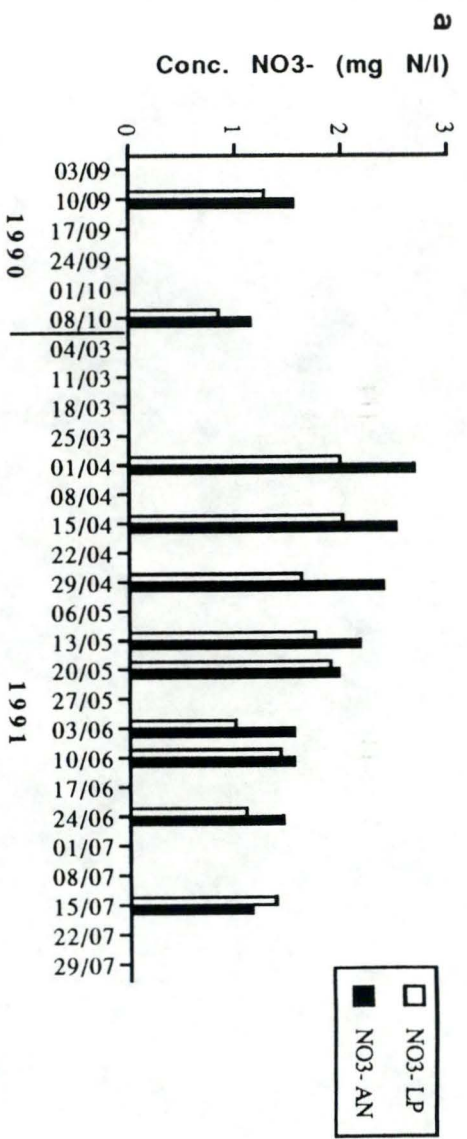


Fig.32. Evolution saisonnière des nitrates (a), des nitrites (b) et de l'ammoniaque (c) de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

une valeur moyenne de 103% (valeur minimale de 62,4%). Ces résultats sont en accord avec les données antérieures (HENRIETTE, 1987; GOSSELAIN, 1988).

La Meuse est donc un milieu bien oxygéné où la sursaturation est fréquente, suite à un bilan production-consommation généralement supérieur à l'unité. La réaération, due aux barrages, est faible et n'intervient pratiquement pas dans l'oxygénation du fleuve (BILLEN et al., 1985).

1.2.2. pH ET ALCALINITE

Les eaux de la Meuse belge se caractérisent par une alcalinité élevée (2,44 à 3,42 mg $\text{CaCO}_3 \cdot \text{l}^{-1}$) et un pH alcalin (7,40 à 8,77). Ces données nous révèlent donc la présence d'une eau calcaire bien minéralisée ce qui s'explique par le fait que la rivière draine des terrains calcaires et schisteux.

Ces deux variables physico-chimiques sont assez similaires d'une station à l'autre et pratiquement constantes toute l'année. L'alcalinité présente à nouveau des valeurs élevées à Andenne, indiquant à nouveau l'influence de la Sambre (*fig.31 a et b*).

1.2.3. NUTRIMENTS

A. Azote inorganique

Les teneurs en N minéral montrent des fluctuations différentes au cours du temps, mais assez parallèles d'une station à l'autre. Cependant, elles sont en général plus élevées à Andenne (*fig.32 a, b et c*).

La concentration en nitrates atteint des valeurs élevées au début du printemps. En effet, à cette période, les apports par le bassin versant sont importants (suite au lessivage des sols,...) et l'activité biologique commence seulement à se développer. Nous obtenons pour cette période des concentrations supérieures à 2 mg $\text{N} \cdot \text{l}^{-1}$. Quand les débits deviennent plus faibles, les apports par le bassin versant se réduisent et, suite à l'assimilation par les végétaux autotrophes, il s'en suit une diminution de la concentration des NO_3^- . Néanmoins, celle-ci ne descend jamais en-dessous de 1 mg $\text{N} \cdot \text{l}^{-1}$. Il apparaît également que les teneurs en NO_3^- sont toujours supérieures à celles des NO_2^- et du NH_4^+ , prouvant ainsi la bonne oxygénation de l'eau.

Ces teneurs en N minéral sont supérieures à Andenne mais la différence est plus marquée pour les NO_2^- et pour le NH_4^+ . Ainsi, à La Plante, la concentration moyenne en NO_3^- est de 1,49 mg $\text{N} \cdot \text{l}^{-1}$, par rapport à 0,03 $\mu\text{g} \text{N} \cdot \text{l}^{-1}$

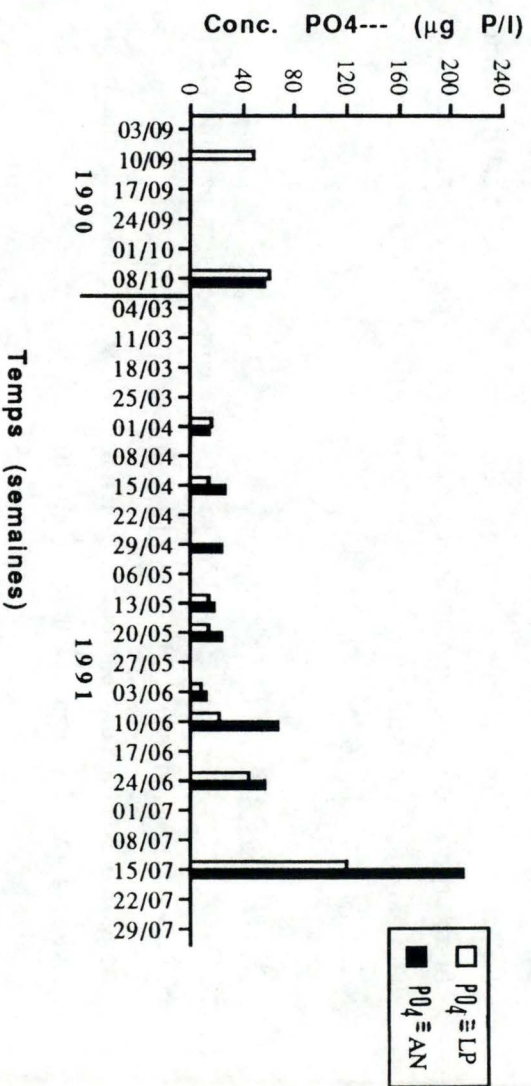


Fig.33. Evolution saisonnière du phosphore dissous de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

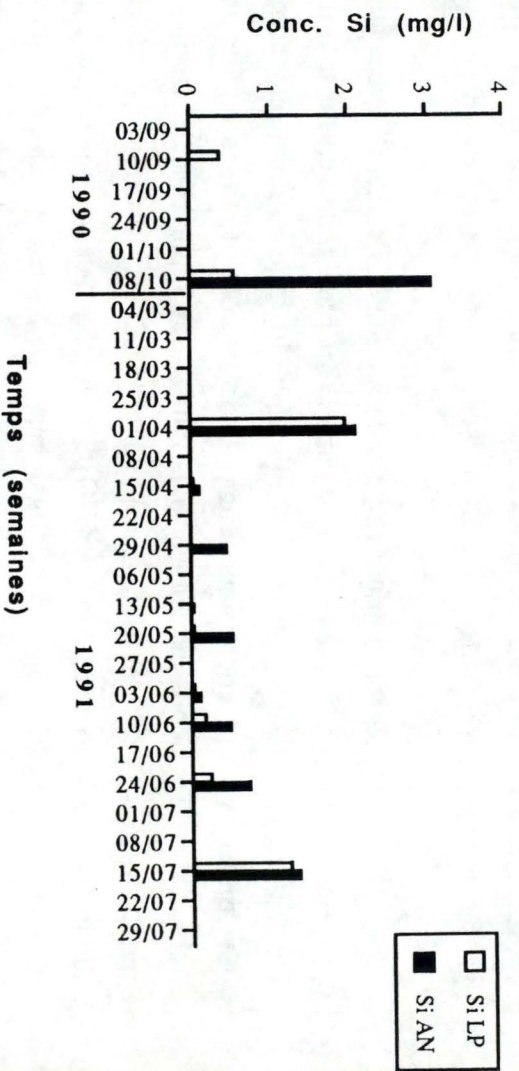


Fig.34. Evolution saisonnière de la silice de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

pour les NO_2^- et à $0,06 \text{ mg N.l}^{-1}$ pour le NH_4^+ . Des concentrations moyennes de $1,83 \text{ mg N/l}$ pour les NO_3^- contre $0,06 \text{ } \mu\text{g N.l}^{-1}$ pour les NO_2^- et $0,60 \text{ mg N/l}$ pour le NH_4^+ sont obtenues à Andenne.

Les teneurs en NO_2^- sont donc pratiquement deux fois plus élevées à Andenne et celles de NH_4^+ dix fois plus importantes: ceci résulte des apports organiques de la Sambre et de la ville de Namur. Le NH_4^+ provient essentiellement de la biodégradation des matières organiques; les NO_3^- sont la première étape de la nitrification.

Ces valeurs concordent avec des données de 1990 provenant de Namêche (situé à environ 15 km de la station de La Plante). Elles indiquent également des concentrations plus élevées en N inorganique par rapport à La Plante (voir *fig.A1*, en annexe). De même, HENRIETTE (1987) avait observé de fortes teneurs dans la Sambre, particulièrement en NH_4^+ . Ceci renforce l'idée de l'influence de la Sambre à la pollution de la Meuse.

B. Orthophosphates

La différence de concentration entre les deux stations est moins nette que pour l'N inorganique, néanmoins les valeurs sont toujours plus élevées à Andenne (*fig.33*).

Ces fluctuations de concentration semblent présenter une relation inverse avec la *chl*_a, mais ceci était mieux observé les années précédentes. Les valeurs en P dissous les plus élevées sont obtenues en juillet lorsque la biomasse est plus faible.

Par ailleurs, les différences de concentration en PO_4^{3-} pourraient donc être mises en relation avec les variations de débit: quand le débit est moyen, les teneurs sont faibles, mais lorsque le débit est plus faible, les teneurs sont maximales. Ceci indique alors que le P dissous provient essentiellement des rejets domestiques, le phytoplancton n'arrivant pas à tout assimiler. Cela s'observe notamment pour le mois de juillet.

Les teneurs en PO_4^{3-} atteignent des valeurs très faibles au printemps (aux environs de $20 - 25 \text{ } \mu\text{g P.l}^{-1}$) et la moyenne annuelle ($43 \text{ } \mu\text{g P.l}^{-1}$) est plus basse par rapport à l'année précédente (données AWW, à Namêche, voir *fig.A2* en annexe). Ceux-ci obtiennent une valeur annuelle de $75,6 \text{ } \mu\text{g P.l}^{-1}$. Les concentrations augmentent à partir de mi-juin jusque mi-juillet, période où le débit est plus faible.

C. Silice

La *figure 34* indique une diminution de la concentration en silice liée aux phases de développement du phytoplancton dominé par des diatomées. La silice évolue en effet à l'opposé de la concentration en *chl*_a. Cette relation inverse de la silice avec la biomasse est nette depuis le début du mois d'avril jusque mi-juin. Début avril,

Tableau 11. Composition du phytoplancton durant les campagnes de mesures en Meuse: liste des taxons identifiés au cours d'un bref examen destiné à repérer les espèces dominantes.

Chlorophytes

- | | |
|--|---|
| - <i>Actinastrum hantzschii</i> Lag. | - <i>Pediastrum boryanum</i> (Turpin) Menegh. |
| - <i>Chlamydomonas</i> sp. | - <i>Pediastrum duplex</i> Meyen. |
| - <i>Closterium</i> sp. | - <i>Pediastrum tetras</i> (Ehr.) Ralfs |
| - <i>Coelastrum microporum</i> Näg. | - <i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lag.) Chod. |
| - <i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Näg. | - <i>Scenedesmus</i> div. sp. |
| - <i>Monoraphidium</i> div. sp. | |

Cyanophycées

- | | |
|---|--|
| - <i>Chroococcus minutus</i> (Kütz.) Näg. | - <i>Oscillatoria agardhii</i> Gom. |
| - <i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. | - <i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterb. |

Diatomées

- | | |
|--|---|
| - <i>Asterionelle formosa</i> Hassall | - <i>Stephanodiscus</i> gr. <i>hantzschii</i> comprenant
(d'après Descy et Willems, 1991): |
| - <i>Aulacoseira ambigua</i> O. Mull. | <i>S. fo. tenuis</i> (HUST.) Stoermer & Hakansson |
| - <i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i> Müll. | <i>S. hantzschii</i> Grün |
| - <i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kütz. | <i>S. invisitatus</i> Hohn & Hellerman |
| - <i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz. | <i>S. minutulus</i> (Kütz.) Hendey |
| - <i>Cyclotella pseudostelligera</i> Hust. | <i>S. parvus</i> Stoermer & Hakansson |
| - <i>Diatoma tenue</i> Ag. (syn. <i>D. elongatum</i> (Lyngb.) Ag.) | - <i>Synedra acus</i> Kütz. |
| - <i>Navicula lanceolata</i> Ag. | - <i>Synedra ulna</i> var. <i>danica</i> (Kütz.) Grun. |
| - <i>Nitzschia acicularis</i> W. Smith | - <i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb) Kütz). |
| - <i>Nitzschia</i> div. sp. | - <i>Thalassiosira weissflogii</i> (Grun.) Fryxell & Hasle |

Euglénophytes

- | | |
|------------------------------------|--------------------------|
| - <i>Euglena acus</i> Ehr. | - <i>Phacus</i> div. sp. |
| - <i>Euglena pisciformis</i> Klebs | |

Pyrrophytes

- | | |
|---------------------------------|------------------------------|
| - <i>Cryptomonas erosa</i> Ehr. | - <i>Gymnodinium</i> sp. |
| - <i>Cryptomonas</i> sp. | - <i>Peridinium</i> div. sp. |

la biomasse est encore faible, par contre la concentration en silice est élevée. Celle-ci provient en fait du drainage du bassin versant, sa concentration est donc plus élevée au début du printemps, période où le débit est encore élevé et le phytoplancton peu développé. La silice diminue suite à la croissance des diatomées centriques. Finalement, vers la mi-juin, la teneur en silice augmente à nouveau. Par ailleurs, une étude de la composition phytoplanctonique nous renseigne une diversification importante d'autres groupes algaux et une régression des diatomées centriques à cette époque.

L'évolution de la silice est assez similaire d'une station à l'autre mais avec toutefois des valeurs légèrement plus élevées à Andenne.

1.2.4. CONCLUSION

Les paramètres physico-chimiques présentent une évolution variable au cours de l'année. Certains ont une évolution liées au débit. Il s'agit des sels dissous (principalement la conductivité). D'autres dépendent aussi de la température et des activités biologiques: oxygène dissous, pH, formes minérales de l'azote, orthophosphates.

L'influence de la confluence de la Sambre avec la Meuse s'observe assez nettement à la station d'Andenne. En effet, les divers nutriments ont généralement une concentration plus élevée pour la station d'Andenne (située en aval de la confluence Sambre - Meuse). Cela est visible principalement pour les formes inorganiques de l'azote ainsi que la conductivité.

2. EVOLUTION DE LA COMPOSITION DU PHYTOPLANCTON

Les observations de la composition phytoplanctonique ont été réalisées pour chaque campagne de mesures et à chaque station. Il s'agit cependant d'un examen microscopique rapide afin de déterminer les principales espèces ainsi que les dominances. La composition phytoplanctonique est reprise au *tableau 11*.

Au cours des campagnes de mesure, nous avons pu déceler une succession saisonnière constituée de trois assemblages. Une dominance de diatomées centriques apparaît pendant la saison automnale. Cela s'est caractérisé par une abondance de *Stephanodiscus hantzschii fo. tenuis* de taille supérieure à 10 μm . Mais vers la mi-octobre, c'est un bloom de *Stephanodiscus hantzschii* qui se

développe, probablement favorisé par une température relativement basse (DESCY, 1987). La biomasse algale atteint d'ailleurs des concentrations très élevées. *Stephanodiscus hantzschii fo. tenuis* est toujours présent mais de taille inférieure.

Le bloom printanier débute vers la moitié du mois d'avril et est caractérisé par une prédominance de *Stephanodiscus hantzschii*. D'autres diatomées sont cependant présentes: *Aulacoseira ambigua*, *Stephanodiscus minutulus*, *Cyclotella meneghiniana*, *Synedra acus*, ... mais beaucoup moins développées que *Stephanodiscus hantzschii*. Outre ces diatomées, la diversité spécifique est faible: on rencontre quelques chlorococcales telles que *Dictyosphaerium* sp., *Scenedesmus* div. sp.

Tout comme pour le bloom automnal, on observe ici une communauté phytoplanctonique assez homogène, dominée par les diatomées centriques, en particulier les "petits" *Stephanodiscus*.

En fait, les diatomées planctoniques sont, en général, caractéristiques des conditions instables (température basse, débit élevé et variable, ensoleillement variable). Par contre, quand les conditions extérieures deviennent plus stables, ce sont alors les algues vertes et autres taxons qui se développent.

La dominance des diatomées se poursuit, néanmoins, le début du mois de mai présente une croissance et une diversification de Chlorococcales (*Scenedesmus* div. sp., *Dictyosphaerium ehrenbergianum*, *Coelastrum microporum*, ...). De même, les diatomées sont plus diversifiées et plus abondantes. On trouve ainsi *Cyclotella meneghiniana*, *C. pseudostelligera*, *Aulacoseira ambigua*, ... Les *Stephanodiscus hantzschii* resteront dominants jusque fin mai-début juin, et vont ensuite régresser progressivement avec le développement simultané d'algues vertes.

Parallèlement à la régression des diatomées centriques, le zooplancton fait son apparition (constitué principalement de rotifères: *Keratella cochlearis*, *Brachionus* div. sp., *Filinia longiseta*).

La disparition des petites diatomées centriques doit donc être due au "grazing" et peut-être à une limitation par la silice. La concentration de cette dernière est faible jusque début juin mais augmente par la suite (voir 1.1. C). A ce moment apparaît alors une diatomée dont le frustule est fortement silicifié: *Diatoma tenue*, qui est d'autre part, grâce à sa taille cellulaire et à la formation de colonies étoilées ou en zig-zag, résistante au grazing.

On observe en effet vers la mi-juin un changement net dans la composition des diatomées: les cellules de petite taille régressent, remplacées par des algues plus grandes croissant en filament ou vivant en colonies. Cela s'explique par une sélection due à la prédation par le zooplancton consommant les algues plus petites. Notons également que les algues vertes coloniales, de grande taille, sont abondantes et que leur diversification continue.

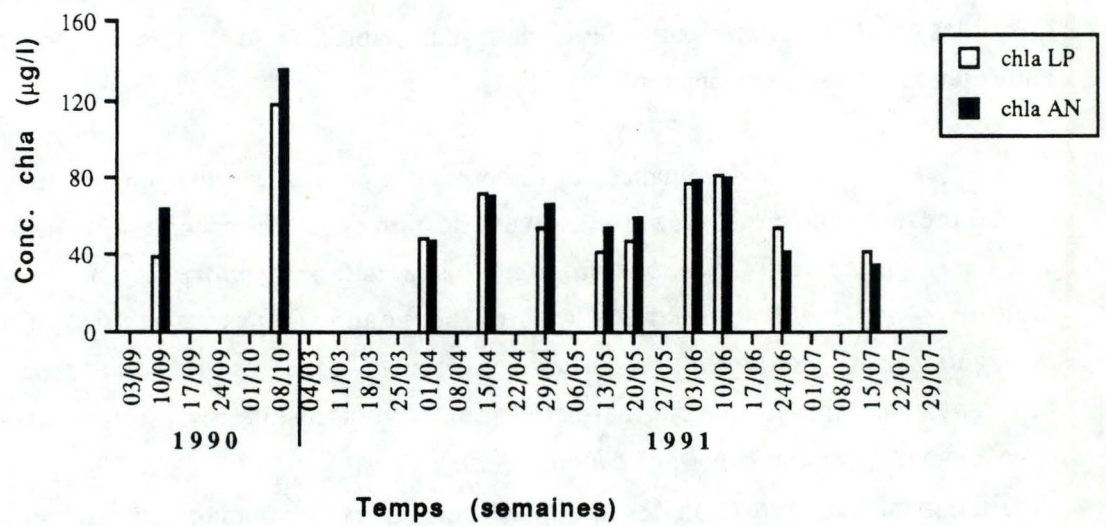


Fig.35. Evolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique (exprimée en $\mu\text{g chl a.l}^{-1}$) de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

Vers la moitié du mois de juillet, on rencontre un peuplement algal très différent de celui de printemps. Les diatomées centriques sont toujours présentes avec principalement par ordre d'importance: *Stephanodiscus hantzschii* et diverses *Cyclotella* (*C. memghiniana*, *C. pseudostelligera*, *C. atomus*). Cependant, ce sont les diatomées filamenteuses qui sont de loin les plus développées: *Aulacoseira ambigua*, *A. granulata*. Il est important de remarquer que ce type de composition est assez différent des observations antérieures (DESCY, 1987); il résulte sans doute du grazing important pendant cette période. Le grazing semble en effet exercer une prédation plus intense cette année. Depuis le début juillet, une densité de rotifères d'environ 3.126.000 individus. m⁻³ (représenté en grande partie par des *Brachionus*) a été enregistré contre environ 1.000.000 individus. m⁻³ les années précédentes dans la Meuse liégeoise (MARNEFFE, 1989). Par la suite, le zooplancton régresse progressivement avec une prédominance de *Keratella cochlearis*. Le peuplement phytoplanctonique de juillet est aussi caractérisé par un grand nombre de Chlorococcales, principalement des espèces coloniales (*Scenedesmus* div. sp., *Dictyosphaerium ehrinbergianum*, ...).

Par ailleurs les Cyanophycées se rencontrent également en Meuse en faible densité. On en trouve déjà un peu au début du mois d'avril, mais c'est surtout vers la mi-mai qu'elles font leur apparition (*Chroococcus*, *Oscillatoria* sp., *Pseudanabaena catenata*). Elles deviennent finalement plus nombreuses fin juin-début juillet. Ainsi, dans la communauté phytoplanctonique dominée par les diatomées filamenteuses, on voit apparaître des colonies de *Mycrocystis aeruginosa*, espèces habituellement caractéristiques de conditions estivales en milieu lacustre, avec une stratification assez stable. Ceci est à mettre en relation avec un débit assez faible à ce moment de l'année, favorisant le développement de ces algues bleues.

3. EVOLUTION DE LA BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE

L'évolution de la concentration en chl_a, mesurée depuis septembre 1990 jusque mi-juillet 1991, est présentée à la *figure 35*.

Elle nous montre tout d'abord un bloom automnal. Celui-ci commence à se développer début septembre et atteint des concentrations élevées en octobre (maximum de 135 µg chl_a.l⁻¹ à Tailfer). Nous n'avons ensuite repris nos mesures qu'au début du mois d'avril 1991, le phytoplancton étant absent ou très peu développé en hiver. Par exemple, des études antérieures (BILLEN et al., 1985; HENRIETTE, 1987) renseignent des valeurs hivernales (0 - 3 µg chl_a.l⁻¹) faibles suite à des températures très basses et un débit habituellement élevé pendant cette période.

Un bloom de diatomées centriques se développe vers la mi-avril mais les conditions climatiques et hydrologiques étant peu favorables, on observe une stagnation prolongée de la biomasse jusque fin mai. Le mois de juin se caractérise par de meilleures conditions, il s'en suit une augmentation de la biomasse. Une diminution est à nouveau enregistrée à la fin du mois et atteint des valeurs de $40 \mu\text{g chl}a.l^{-1}$ mi-juillet.

Les fluctuations enregistrées pendant la période printanière sont vraisemblablement imputables aux variations de l'intensité lumineuse solaire. Par contre, la diminution à la fin du printemps peut être attribuable à la prédation par le zooplancton, très abondant à ce moment de l'année ainsi que par un changement de la structure de la communauté phytoplanctonique (voir le point 2, page 62).

Les concentrations de chl*a* sont assez similaires aux deux stations. On obtient une valeur moyenne de $67 \mu\text{g chl}a.l^{-1}$ à La Plante et $61 \mu\text{g chl}a.l^{-1}$ à Andenne. De même, l'évolution au cours du temps est parallèle pour La Plante et Andenne.

Nos campagnes ayant été effectuées la plupart du temps sous des conditions climatiques défavorables (principalement au printemps), les valeurs de chl*a* obtenues sont relativement inférieures à celles enregistrées précédemment. GOSSELAIN (1988) avait en effet observé une concentration de $154 \mu\text{g chl}a.l^{-1}$ lors du bloom printanier. Néanmoins, la biomasse suit la même évolution d'une année à l'autre.

4. RAPPORTS C:N:P ET RAPPORTS C:CHLA

4.1. Rapports C:N:P

Les rapports C:N:P ont été mesurés pendant toute la durée de notre période d'observation (voir *tableau A 3*, en annexe).

De nombreux auteurs se sont intéressés aux rapports atomiques C:N:P permettant de connaître l'état nutritionnel des algues planctoniques de la Meuse. L'approche utilisée est basée sur le "Redfield ratio", définissant la composition élémentaire de la biomasse algale en l'absence de limitation nutritionnelle. Ce rapport fixe les proportions atomiques de C:N:P à 106:16:1 pour une biomasse non carencée, dont le taux de croissance est maximal à température et intensité lumineuse données.

De façon simplifiée, si les rapports mesurés s'écartent significativement de cette valeur (C:N > 6,7 - C:P > 106), cela indiquerait que le phytoplancton s'est développé dans des

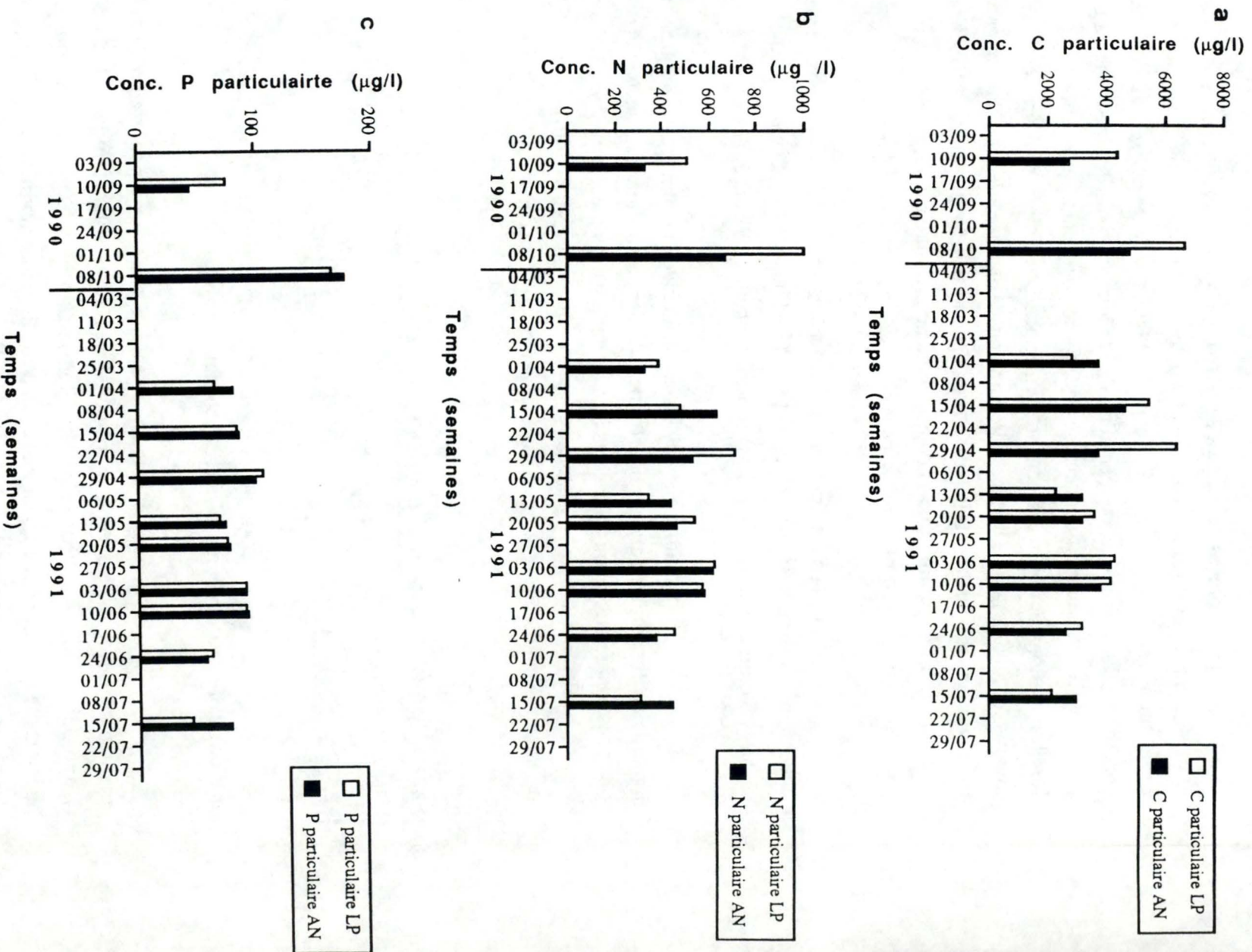


Fig.36. Evolution saisonnière du C particulaire (a), de l'N particulaire (b) et du P particulaire (c) de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

conditions de carence en N ou P. En ce qui concerne le rapport N:P, le P serait limitant pour des valeurs supérieures à 16 et l'N pour des valeurs inférieures à 16.

Cependant, HEALEY & HENDZEL (1980) ont fait une étude très complète, pour différents types d'algues, des seuils de limitation nutritionnelle probable basée sur des expériences d'enrichissement. Ils ont ainsi établi qu'une limitation effective de la croissance s'installe pour un rapport C:N > 8,7 (limitation par l'N) et pour un rapport C:P > 129 (limitation par le P). Quant aux rapports N:P, il semble que la réponse diffère selon les espèces, mais le seuil de limitation effective par l'N ou le P se situerait aux environs de 30.

Il est en général supposé que le phytoplancton mosan ne présente pas de carence en nutriments, les concentrations en N minéral dissous et P dissous étant largement suffisantes en Meuse.

Cependant, les valeurs des rapports C:N:P peuvent être biaisées par la présence de détritiques organiques mélangés au phytoplancton. En effet, le C organique particulaire présente une composition complexe. Il est bien entendu constitué par le phytoplancton vivant, mais des matières organiques détritiques (autochtones et allochtones) interviennent pour une fraction assez importante de sa composition.

Le phytoplancton de la Meuse comporte une forte proportion de diatomées, dont les frustules de silice représentent une partie significative du poids sec. Cette proportion est encore accrue durant les blooms, on enregistre d'ailleurs des valeurs en C particulaire maximale à ces périodes (6,7 mg C/l en octobre et 5,5 mg C.l⁻¹ en avril) (*fig.36.a*). Mais le C détritique peut également provenir d'une remise en suspension des sédiments lors d'un débit plus élevé, d'un apport par le bassin versant ou encore par les égouts.

L'ensemble de ces matières organiques détritiques, appauvries en nutriments en comparaison avec la matière vivante, interfèrent avec la mesure du rapport C:N:P algal.

Les *figures 36 a, b et c* nous montrent que les fluctuations en N particulaire et en P total suivent globalement celle de C particulaire.

4.1.1. RAPPORT C:N

En se référant au "Redfield ratio", les rapports calculés indiquent une légère limitation par l' N (moyenne de C:N = 8,61 > 6,7). Mais selon HEALEY & HENDZEL (1980), nos valeurs sont en-dessous du seuil, indiquant une limitation effective par l'N.

A l'examen des résultats (tab. 4 en annexe), il ne semble pas y avoir de relation bien nette entre la biomasse (*chl a*) et les rapports C:N. Ceux-ci seraient plutôt influencés

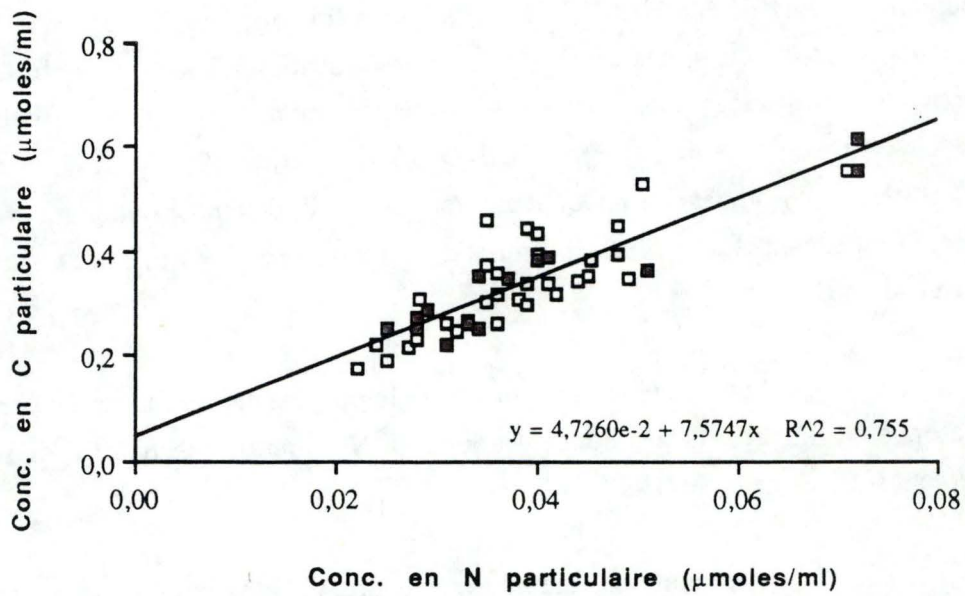


Fig.37. Relation entre le C particulaire et l'N particulaire réalisée pour les valeurs de la Meuse (\square) et celles de ses bras morts (\blacksquare).

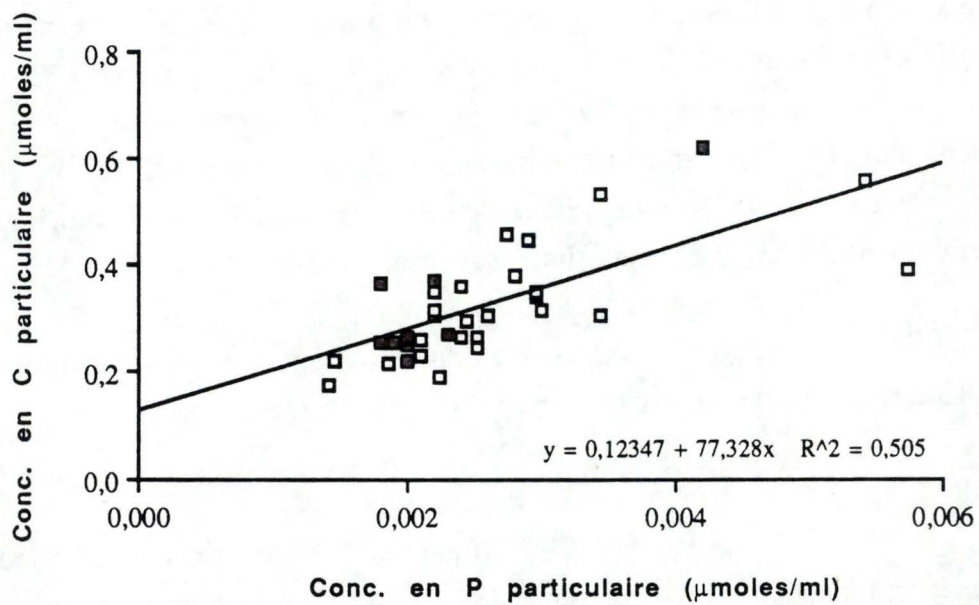


Fig.38. Relation entre le C particulaire et le P particulaire réalisée pour les valeurs de la Meuse (\square) et celles de ses bras morts (\blacksquare).

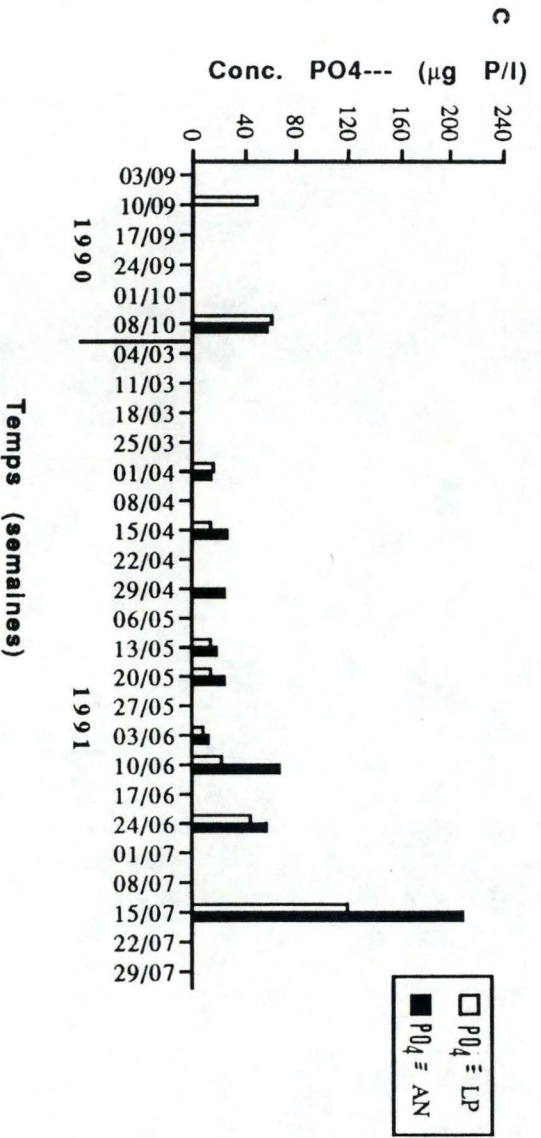
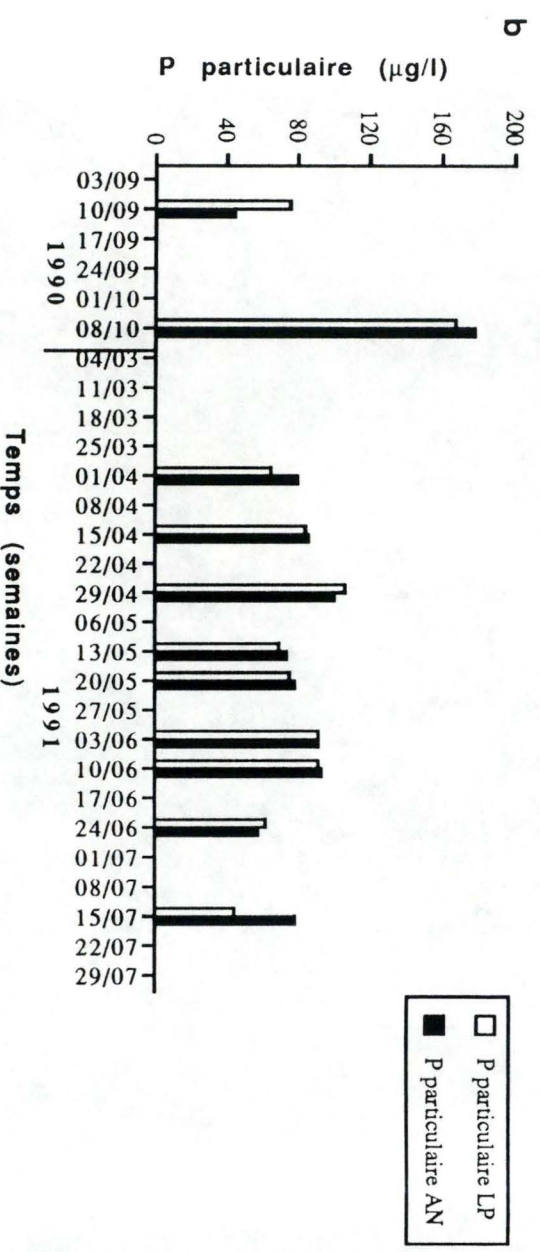
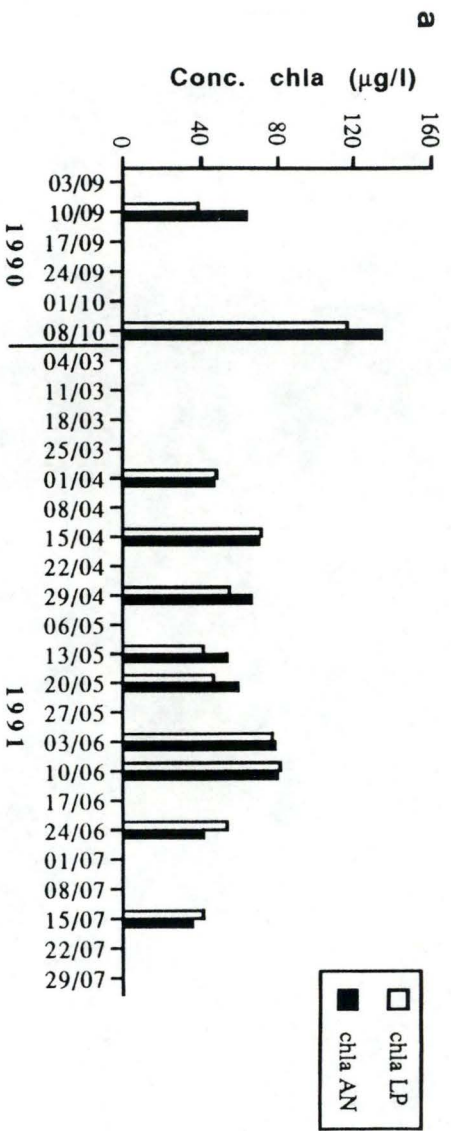


Fig. 39. Comparaison de l'évolution saisonnière de la chla (a), du P particulaire (b), et du P dissous (c) de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

par la proportion de matières organiques détritiques présentes dans les échantillons, par rapport à la biomasse algale.

En effet, si l'on tente de supprimer l'interférence de ces matières organiques détritiques en exprimant le rapport C:N par une régression linéaire, on obtient un rapport C:N moyen de 7,6 proche de la valeur du Redfield ratio (*fig.37*). On peut donc en conclure que le phytoplancton de la Meuse n'est pas limité par l'azote et que l'hypothèse de non-limitation basée sur la concentration élevée en N inorganique est vérifiée.

NB: Afin d'obtenir une régression plus précise, celle-ci a été réalisée avec les données provenant de la Meuse et de ses bras morts à Tailfer et à Waulsort mesurées par F. DERYCK au cours de la même période.

4.2.2. RAPPORT C:P

De même que pour le rapport précédent, le rapport C:P moyen de 118,7 calculé nous indiquerait une carence en P si l'on se réfère à la valeur C:P = 106 du Redfield ratio. Mais de nouveau, cette valeur est inférieure à la limite prévue par HEALY & HENDZEL (1980) et n'indique donc pas de limitation de la croissance par le P. Cette conclusion est encore renforcée par la détermination par la régression (*fig.38*).

La *figure 39* met en évidence la relation existant entre le P dissous, le P particulaire et la biomasse: le P dissous évolue à l'inverse de la chl_a tandis que le P particulaire suit parallèlement les fluctuations de cette dernière. Quand la biomasse est élevée, la concentration en P dissous est faible, par contre, celle en P particulaire est plus importante. L'inverse s'observe lorsque la biomasse diminue.

Il est important de signaler qu'afin d'éviter l'interférence du zooplancton lors des mesures de C particulaire, nous avons filtré nos échantillons d'eau sur 63 µm à partir de la mi-juin. Or, un examen microscopique nous a permis de déceler que, durant cette période, la biomasse était composée par un pourcentage important d'algues de grande taille. Celles-ci ont du être éliminées lors de la filtration causant vraisemblablement une sous-estimation du P total ainsi que du C et de l'N particulaire.

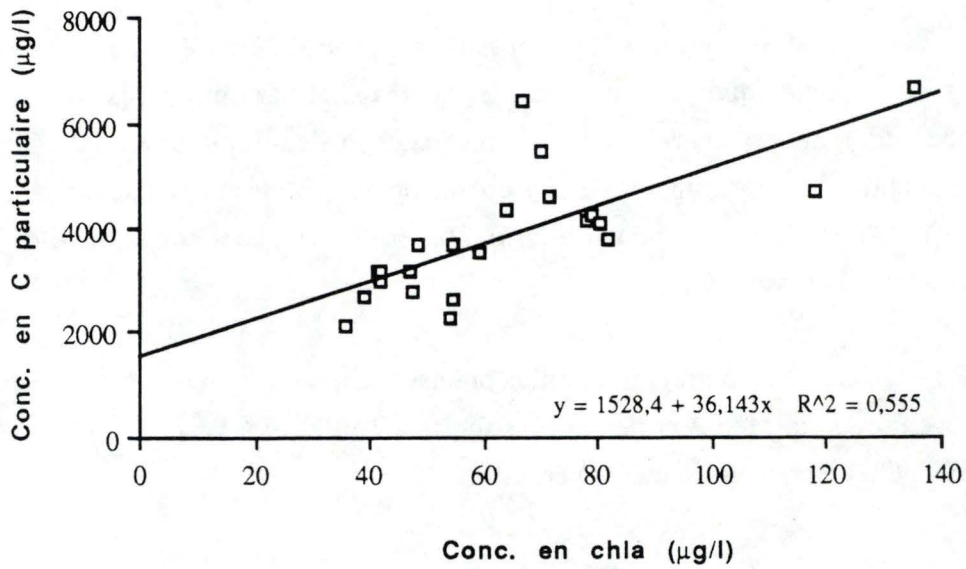


Fig.40. Relation entre le C particulaire et la chl a pour la Meuse (stations confondues).

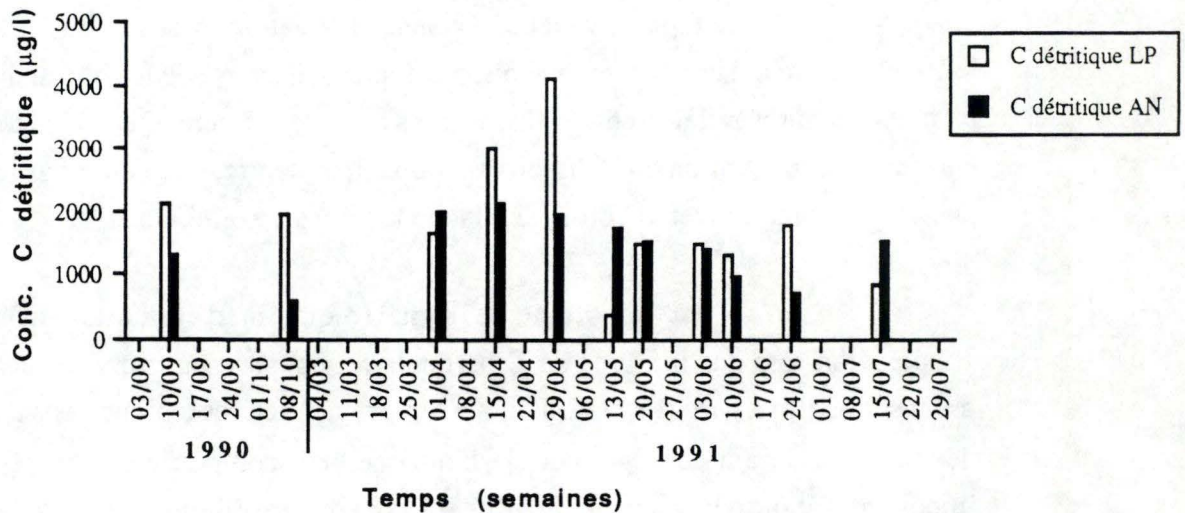


Fig.41. Evolution saisonnière du C détritique estimé à partir de la biomasse phytoplanktonique et du rapport C:chl a de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

4.2. Rapport C/chla

La chla se trouve en concentration variable chez les algues par rapport à la biomasse. Ce rapport varie généralement entre 20:1 et 100:1 dans les populations naturelles en fonction de la photoadaptation des algues. On considère généralement que ce rapport est plus stable chez les algues non carencées en nutriments (particulièrement en N), il se situe alors entre 30:1 et 40:1. Rappelons par exemple la valeur de 35:1 obtenue par SERVAIS (1987) pour les algues de la Meuse.

Les rapports C:chla obtenus pour l'ensemble de nos mesures sont assez variables au cours du temps (entre 40,2:1 et 96,3:1) (*tab.A4*, en annexe). Cependant, tout comme pour les rapports C:N et C:P, il faut tenir compte de l'influence du C détritique.

Une régression linéaire du C particulaire en fonction de la biomasse a de nouveau été réalisée pour l'ensemble de nos valeurs (*fig.40*). On obtient un rapport C:chla par régression de 36,1. Cette valeur se situe bien dans la marge prévue pour les algues non carencées et confirme celle de SERVAIS (1987). D'autre part, la relation C:chla montre que la contribution moyenne de C détritique au C particulaire est de l'ordre de 40%.

Ces matières organiques détritiques sont cependant susceptibles de varier au cours du temps. On peut estimer leur concentration par différence entre le C effectivement représenté par les algues (ou le C algal) et le C particulaire. L'estimation du C algal est basée sur la concentration en chla et le rapport C:chla (voir *tab.A4* et *fig.41*).

L'évolution du C détritique n'est pas constante tout au long de l'année, il est en général plus élevé à La Plante et, pour les deux stations, il est plus faible quand le débit est moins important, ce qui s'observe à partir de début juin. Ce C particulaire détritique peut varier selon plusieurs paramètres, en particulier les précipitations et les apports du bassin versant ainsi que les conditions d'échantillonnage (proximité des rejets d'égoûts, moment de la journée,...).

4.3. Conclusion

Les différents rapports calculés pour l'ensemble de nos mesures sont généralement supérieurs au Redfield ratio. Or, le caractère eutrophe de la Meuse n'indique pas une limitation par l'N ou le P. Les valeurs plus élevées obtenues supposeraient donc la présence de matières organiques détritiques pouvant biaiser nos résultats.

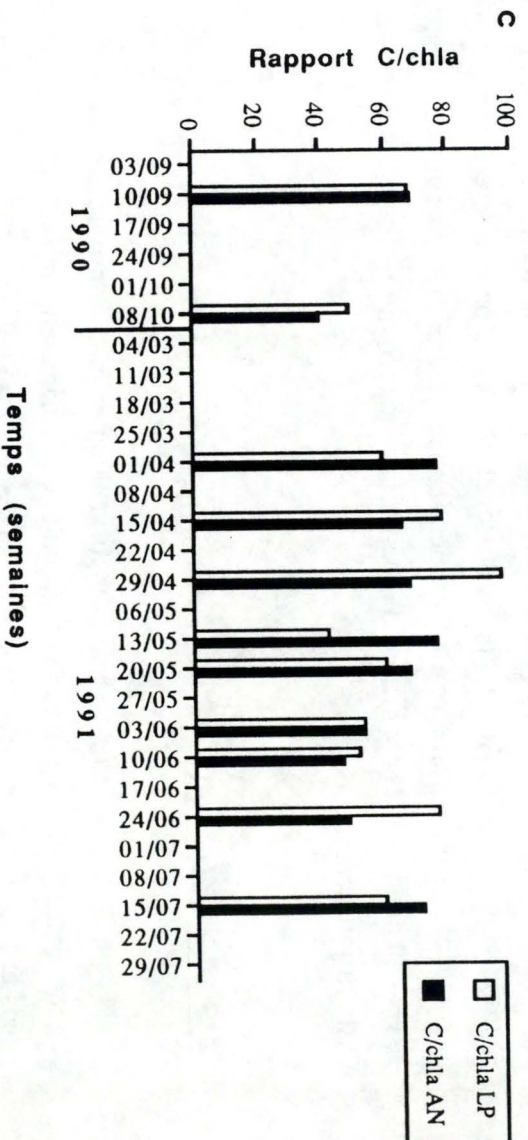
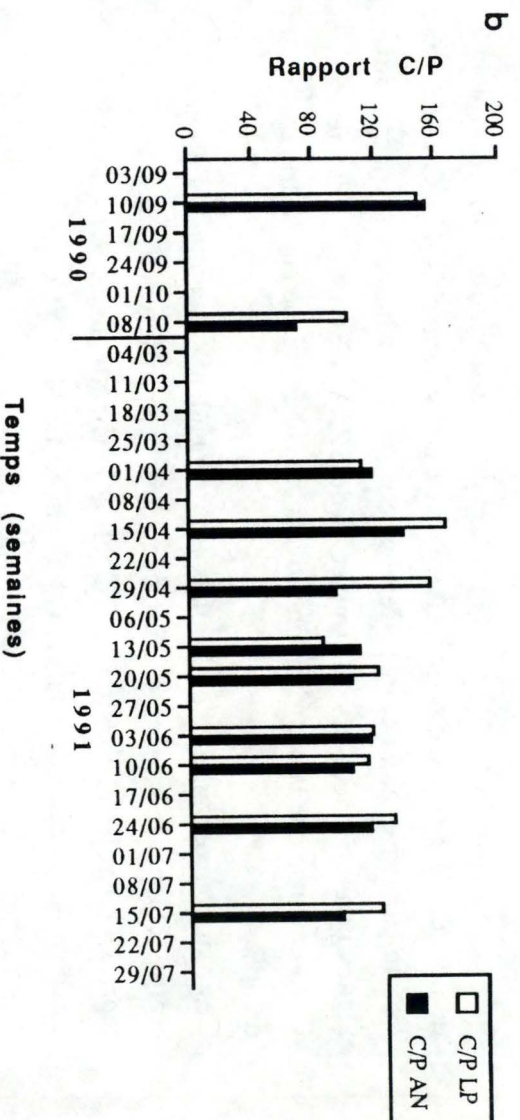
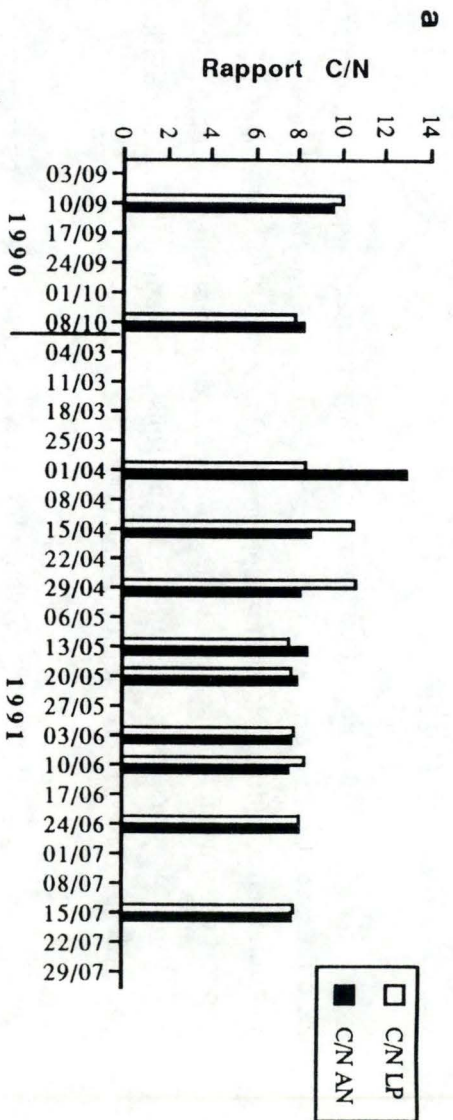


Fig. 42. Evolution saisonnière des rapports C:N (a), C:P (b) et C:chla (c) de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

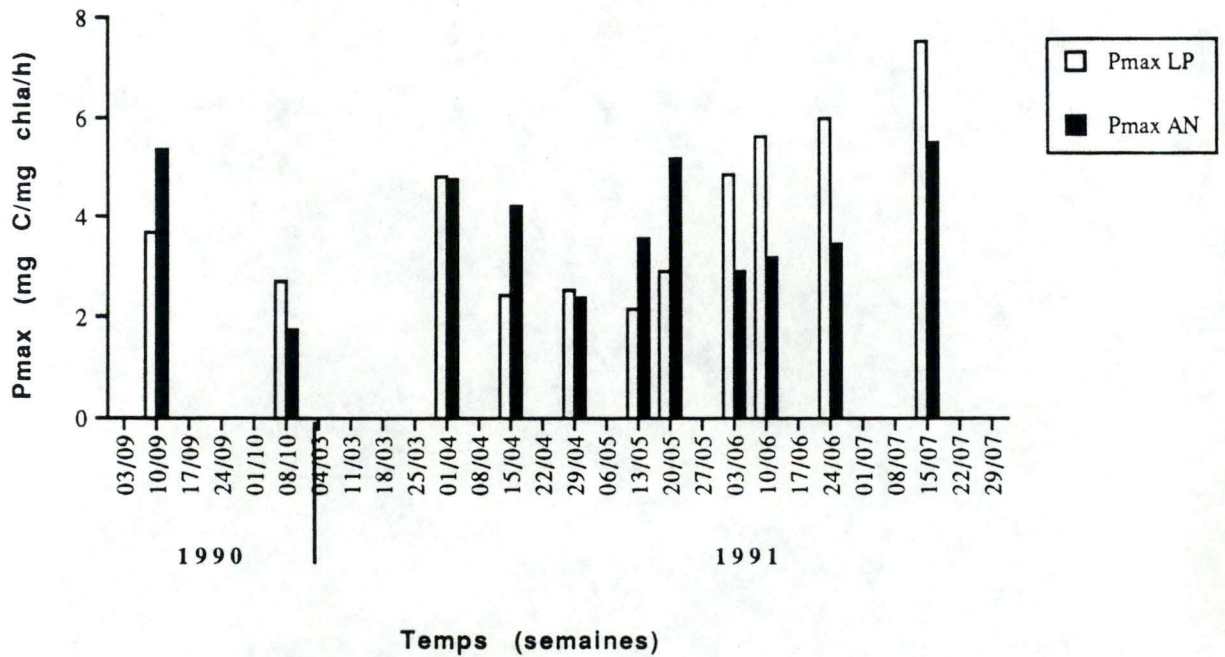


Fig.43. Evolution saisonnière de l'activité photosynthétique à saturation du phytoplancton de la Meuse (P_{max}) à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

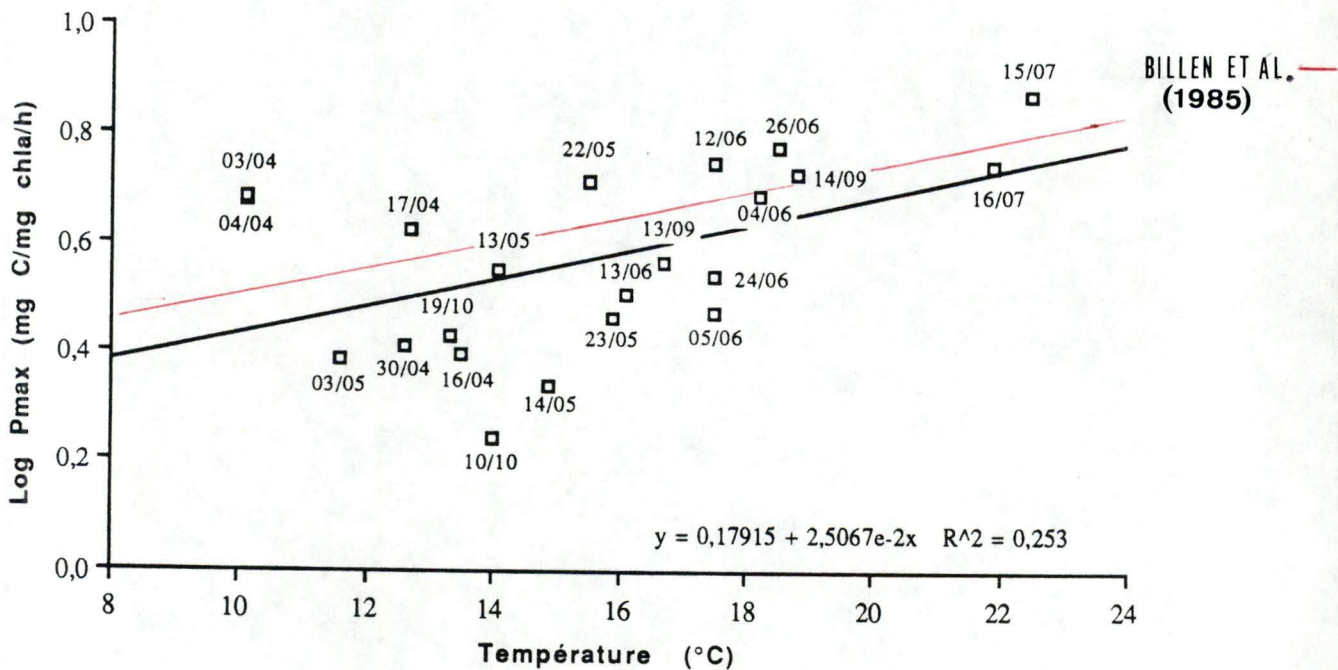


Fig.44. Relation entre le logarithme de P_{max} et la température pour le phytoplancton de la Meuse (sations de La Plante et d'Andenne confondues).

Une régression linéaire a alors été réalisée, nous permettant ainsi d'éliminer l'interférence due au C détritique. Les rapports ainsi obtenus sont proches du Redfield ratio, confirmant bien l'absence de limitation nutritionnelle du phytoplancton en Meuse.

De même, le rapport C:chl_a calculé par régression est proche de la valeur observée par SERVAIS (1989), et celle utilisée dans le modèle mathématique de la Meuse (BILLEN et al., 1985). Cette valeur était de l'ordre de 35.

Le C détritique, estimé via la chl_a et le rapport C:chl_a, présente une contribution variable et importante au C particulaire. Le phytoplancton représente en effet 60% du C particulaire en Meuse (en période favorable, d'avril à octobre).

Il ne semble pas y avoir de différences significatives entre La plante (en amont de Namur) et Andenne (en aval de Namur) (fig.42 a, b et c).

5. PRODUCTION PRIMAIRE ET ACTIVITE RESPIRATOIRE

Les résultats de production primaire et d'activité respiratoire sont repris au *tableau A5*, en annexe.

5.1. Production primaire

5.1.1. RELATION ENTRE P_{max} ET LA TEMPERATURE

Les fluctuations de P_{max} (exprimé en $mg\ C.(mg\ chl_a)^{-1}.h^{-1}$) sont variables au cours du temps et d'une station à l'autre (fig.43). Ainsi, la capacité photosynthétique est en général plus élevée à La Plante (moyenne de $4,12\ mg\ C.(mg\ chl_a)^{-1}.h^{-1}$) par rapport à Andenne (moyenne de $3,85\ mg\ C.(mg\ chl_a)^{-1}.h^{-1}$).

En principe, les variations de P_{max} au cours du temps sont dépendantes de la température, pour une communauté algale homogène: les résultats de BILLEN et al. (1985) confirmaient bien cette relation.

La *figure 44* nous montre la régression du logarithme de P_{max} en fonction de la température. On observe une grande dispersion des points pour l'ensemble des mesures (La Plante et Andenne). HENRIETTE (1987) avait obtenu le même genre de résultats. On ne peut non plus mettre en évidence clairement une influence de la composition phytoplanctonique. Un examen microscopique nous indique que du début du mois d'avril à la fin du mois de mai, il y a dominance des diatomées centriques (notamment les *Stephanodiscus* du groupe *hantzschii*): la population est donc homogène. Or, pendant cette période, les taux maximums

d'activité photosynthétique varient fortement et ne montrent aucune relation avec la température.

Cette *figure 44* illustre également que le modèle de BILLEN et al. (1985) est proche de la droite de régression obtenue pour nos données. Cependant, le R^2 de l'équation était élevé par comparaison au R^2 calculé à partir de nos valeurs, la dispersion de nos mesures étant plus grande.

Ces observations mettent en évidence que la capacité photosynthétique n'est pas simplement fonction de la température. Cela nous permet de supposer que le Modèle Ecologique de la Haute Meuse proposé par BILLEN et al. (1985) n'est pas complet. En effet, dans ce modèle, la relation du logarithme de P_{max} en fonction de la température représente le comportement général des principaux groupes algaux dominant les successions phytoplanctoniques durant toute l'année et ne tient pas compte des adaptations spécifiques de chaque espèce.

La composition de la communauté phytoplanctonique pourrait donc intervenir; en effet, les différentes espèces ne possèdent pas nécessairement la même capacité de fixation du carbone inorganique dissous (DIC). Certaines algues présentent également des adaptations aux conditions externes. Ainsi, HAKANSSON & STOERMER (1984) rapportent que les diatomées centriques (*Stephanodiscus hantzschii*, *S. fo. tenuis*) dominaient à basse température (optimum entre 4 et 10 °C). Une production élevée apparaît aussi en Meuse lors de la dominance en automne et au printemps, lorsque les températures sont basses (excepté pour les résultats d'octobre). Cependant, ces dernières peuvent encore être abondantes à des températures plus élevées, dans les milieux à forte charge en nutriments. C'est également le cas pour la Meuse où, à partir de début juin, malgré une diminution des diatomées au profit des chlorococcales, les diatomées restent présentes jusqu'à la fin de nos prélèvements. Durant cette période, on peut voir parallèlement une augmentation de la concentration des nutriments (notamment les orthophosphates et les formes inorganiques de l'azote).

Nous pouvons également supposer que, dans une même communauté phytoplanctonique, les différentes espèces pourraient avoir des capacités variables, par exemple, en ce qui concerne l'activité enzymatique.

Notons encore que les taux maximums d'activité photosynthétique ne semblent pas différer d'une station à l'autre. Un test t de Student réalisé sur les moyennes des valeurs de chaque station nous renseigne en effet une différence non significative ($p > 0,05$).

Tableau 12. Production primaire de différentes classes de taille (>10 μm , 10 - 2 μm et 2 - 0,2 μm) du phytoplancton de la Meuse (exprimé en pourcent).

Date	Taux de récupération (%)	Activité photosynthétique (%)		
		10 μm	10 - 2 μm	2 - 0,2 μm
30/04/91	72,0	96,5	2,0	1,5
22/05/91	82,0	87,4	7,9	4,7
23/05/91	>100	90,1	6,0	3,9
04/06/91	80,0	93,5	4,2	2,3
05/06/91	71,2	92,5	5,1	2,4
13/06/91	92,7	93,3	4,6	2,2
24/06/91	>100	82,8	13,5	3,7
26/06/91	>100	71,2	21,4	7,4
15/07/91	>100	82,1	9,3	8,6
16/07/91	91,3	69,7	24,6	5,7

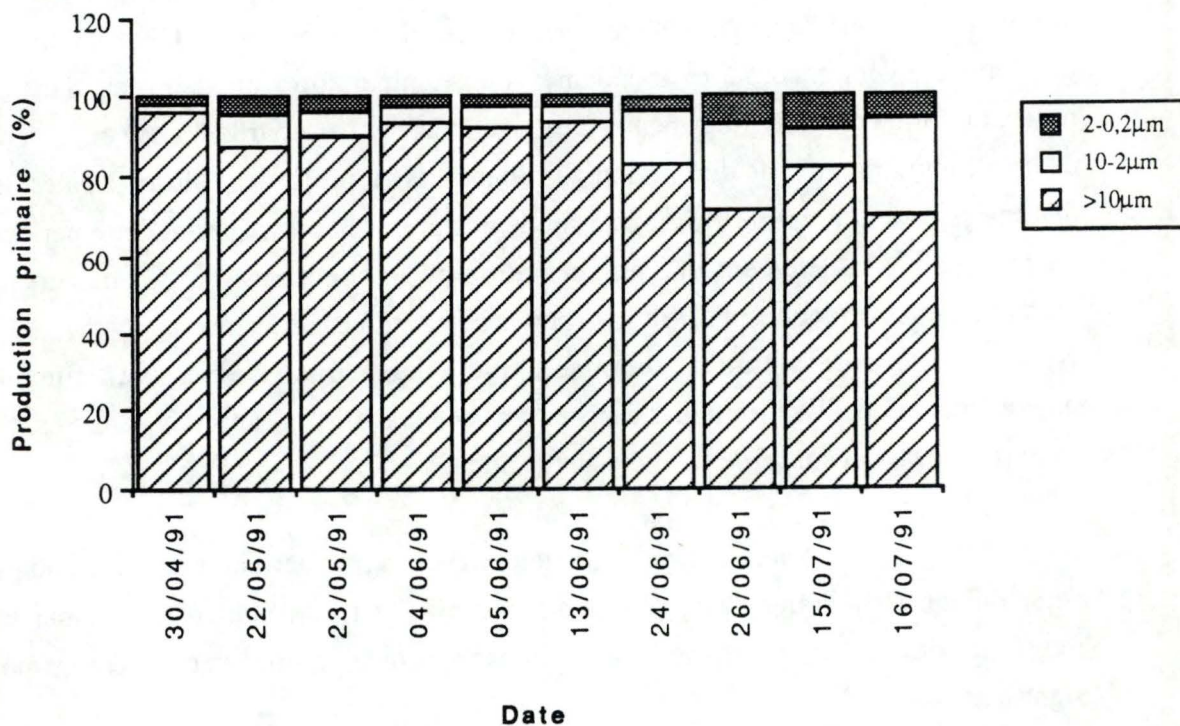


Fig.45. Contribution de différentes classes de taille à la production primaire totale du phytoplancton de la Meuse (exprimée en pourcent).

5.1.2. FRACTIONNEMENT

Au début de nos expériences de fractionnement, nous avons une perte importante de matériel algal, ce qui signifiait un faible pourcentage de récupération.

Nous avons donc, dans un premier temps, cherché à améliorer notre système de filtration. Différents dispositifs de filtration ont été testés et le système de pompage sous vide amélioré. De même, les valeurs des bouteilles sombres étant trop élevées, les filtres ont été passés sous vapeur d'HCl afin d'éliminer le ^{14}C inorganique dissous (DI^{14}C).

Le *tableau 12* montre une augmentation des taux de récupération suite à l'amélioration du système de fractionnement. Toutefois, cette amélioration a mis en évidence un autre problème: certains taux de récupération sont en effet supérieurs à 100%. Ceci est probablement dû à une contamination des filtres par le bicarbonate- ^{14}C suite à un rinçage insuffisant. Nos résultats peuvent donc être légèrement surestimés.

Vu les difficultés rencontrées lors de la séparation des différentes fractions, nous avons conservé les résultats indiquant un taux de récupération supérieur à 70%. Pour ces mêmes raisons, la production primaire (exprimée en %) de chaque classe de taille a été calculée à partir de l'activité du matériel algal récupéré sur chaque filtre (10 μm , 2 μm et 0,2 μm) et non à partir de l'activité totale du phytoplancton recueilli sur 0,45 μm . Le peu de résultats obtenus ne nous a pas permis de réaliser une comparaison entre les deux stations.

La *figure 45* montre que la productivité est la plus importante dans la fraction supérieure à 10 μm (moyenne de 85,9%). Les fractions 10 - 2 μm et 2 - 0,2 μm représentent respectivement en moyenne 9,9% et 4,2%.

Ainsi, la production plus élevée du phytoplancton de taille supérieure à 10 μm correspond bien au caractère eutrophe de la Meuse, sans limitation par les nutriments. Bien que la production de la fraction supérieure à 10 μm soit assez constante pendant la période de mesure, on observe cependant une légère diminution de la contribution de cette fraction suivie parallèlement d'une augmentation de la fixation de DI^{14}C dans les autres classes de taille. Or, l'examen microscopique de la communauté phytoplanctonique révèle qu'à ce moment se produit une diminution des diatomées centriques de type *Stephanodiscus* dont le diamètre se situe vers 10-15 μm ; simultanément, les diatomées de plus petit diamètre (environ 5 μm) prolifèrent (*Cyclotella pseudostelligera*, *C. atomus*, ...). Ces petites algues survivent au grazing intense de cette période grâce à un taux de croissance élevé.

Ce phénomène pourrait être lié au fait que les algues de petite taille présentent une activité photosynthétique plus élevée quand la température augmente par rapport à

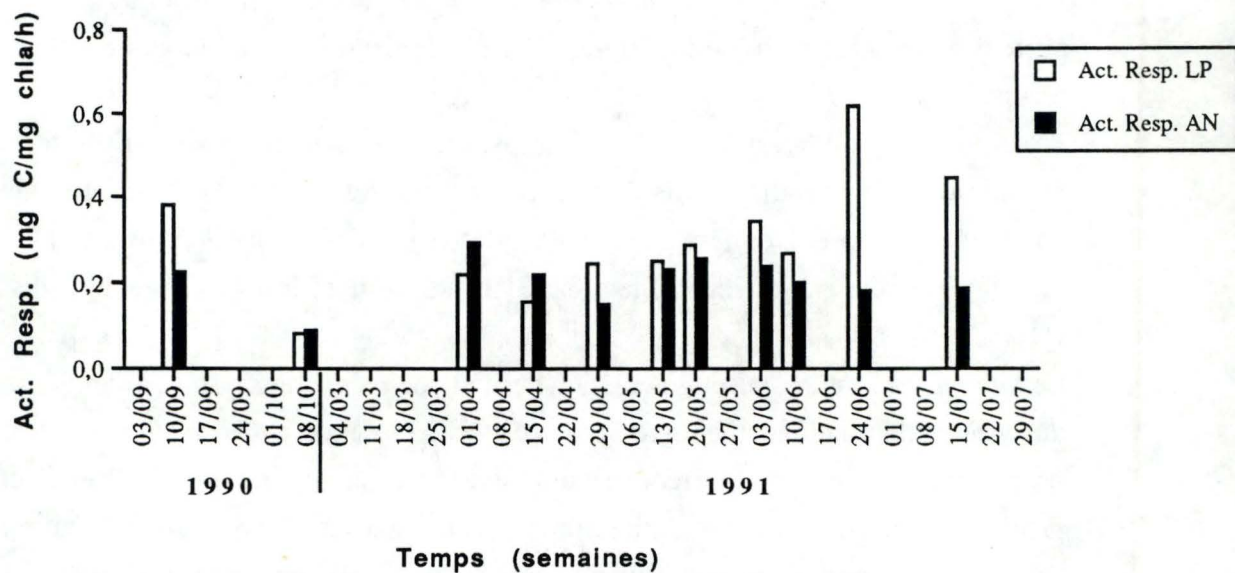


Fig.46. Evolution saisonnière de l'activité respiratoire du phytoplancton de la Meuse à La Plante (LP) et à Andenne (AN).

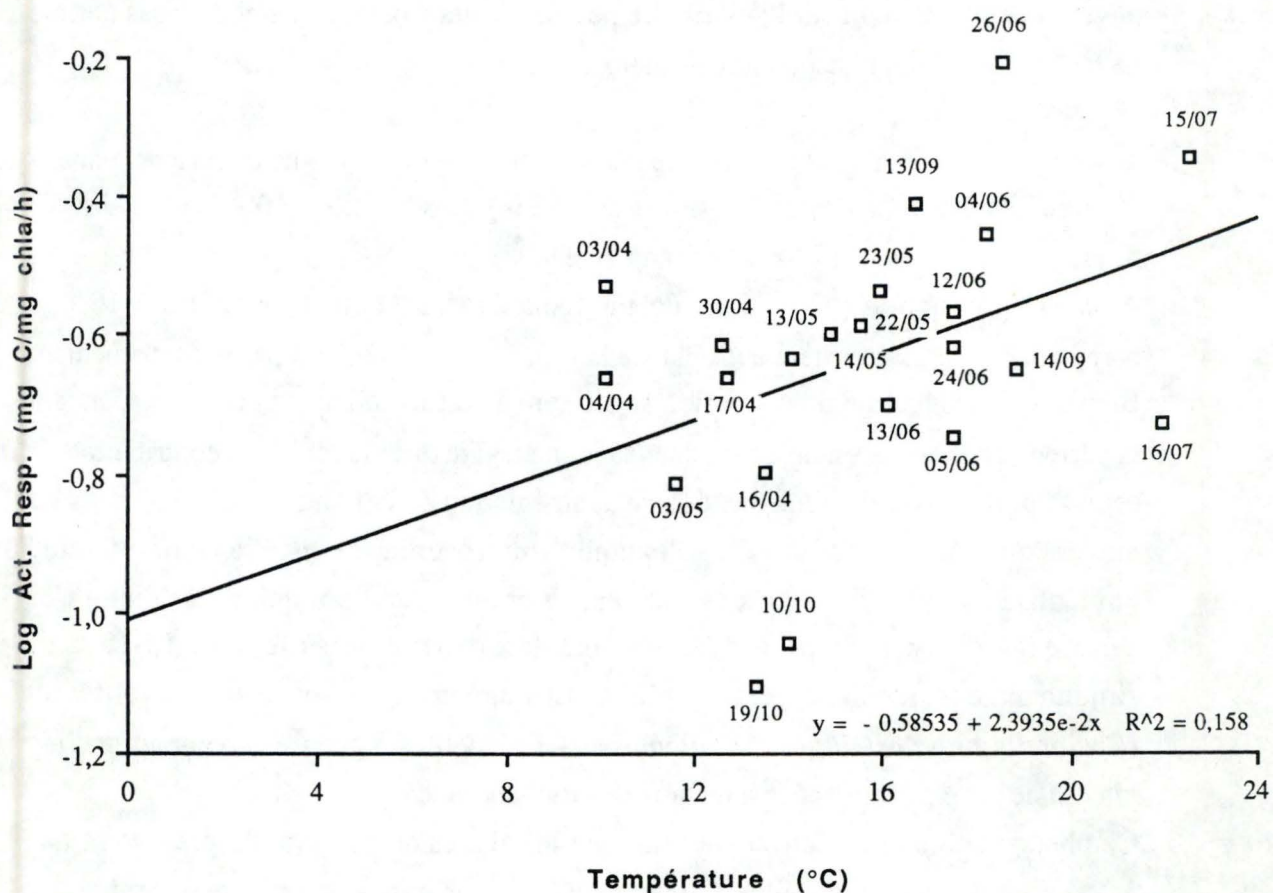


Fig.47. Relation entre le logarithme de l'activité respiratoire du phytoplancton de la Meuse et la température (stations de La Plante et d'Andenne confondues).

celles de grande taille. Elles ont en effet un rapport surface/volume plus grand leur permettant une assimilation plus rapide (UEHLINGER et BLOESH, 1989).

Il est cependant nécessaire de suivre ce genre d'expérience tout au long d'une année afin d'observer les variations saisonnières des différentes fractions. De même, il serait intéressant de réaliser un fractionnement avec des classes de taille $> 10 \mu\text{m}$ (par exemple $63 \mu\text{m}$) afin de connaître la contribution des algues de plus grande taille (*Aulacoseira*, *Diatoma*, diverses algues vertes et bleues coloniales) à la production primaire.

5.2. Activité respiratoire

Les résultats de l'activité respiratoire sont présentés au *tableau A5* (en annexe). Celle-ci a été mesurée lors de chacune de nos campagnes à partir du même échantillon que celui de production. La *figure 46* nous montre ainsi que l'activité respiratoire est généralement plus élevée à La Plante, mais les fluctuations au cours du temps sont assez semblables pour les deux stations, excepté fin juin et mi-juillet.

Rappelons avant tout que deux approches sont classiquement utilisées pour estimer la respiration phytoplanctonique: d'une part une dépendance en fonction de la température et de la biomasse phytoplanctonique (par exemple, un taux de respiration de $1 \text{ mg O}_2 \cdot (\text{mg chl}a \cdot \text{h})^{-1}$ à 20°C , avec un Q_{10} de 2); d'autre part, une relation basée sur le couplage entre activité photosynthétique et respiration (par exemple, $R = 0,1 P_{\text{max}}$). Pour cette raison, nous examinerons successivement la relation respiration - température, puis la relation respiration - photosynthèse.

5.2.1. RELATION ENTRE LE TAUX RESPIRATOIRE ET LA TEMPERATURE

De même que l'avait fait GOSSELAIN (1988), nous avons tenté de voir si nos résultats présentaient une corrélation avec la température. Mais de nouveau, la régression entre le logarithme de l'activité respiratoire et la température indique une importante dispersion des mesures pour les deux stations (*fig.47*).

Cette corrélation est encore plus faible que celle entre le logarithme de P_{max} et la température. De même que pour l'activité photosynthétique, la variation du taux respiratoire est importante et ne montre pas de relation avec la température.

A nouveau, aucune linéarité n'est observable pendant la dominance des diatomées.

La relation entre le taux respiratoire et la température nous indique que cette dernière est un mauvais prédicteur de l'activité métabolique des algues. On ne

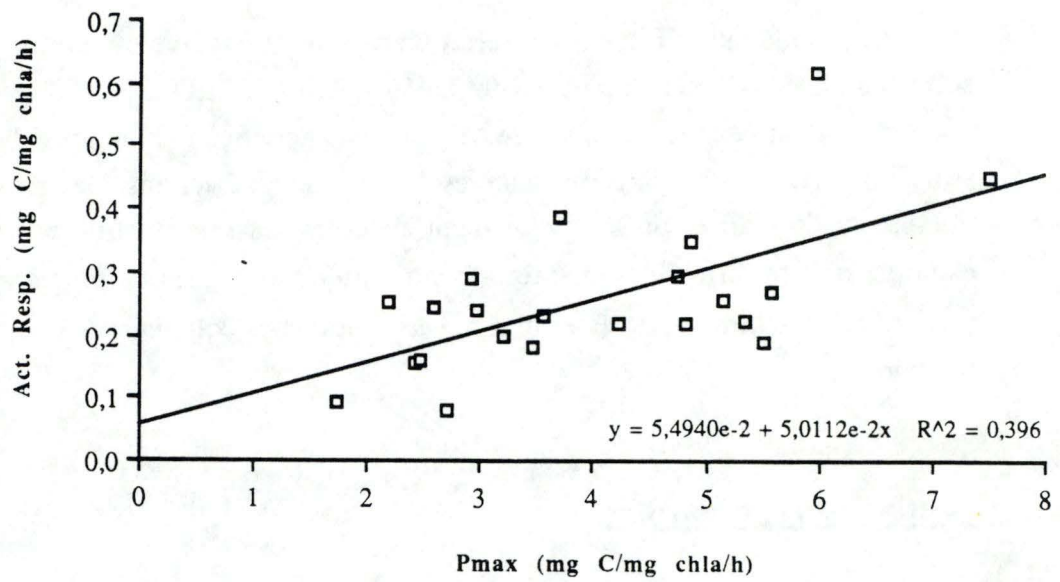


Fig. 48. Relation entre l'activité respiratoire et l'activité photosynthétique à saturation en Meuse (stations confondues).

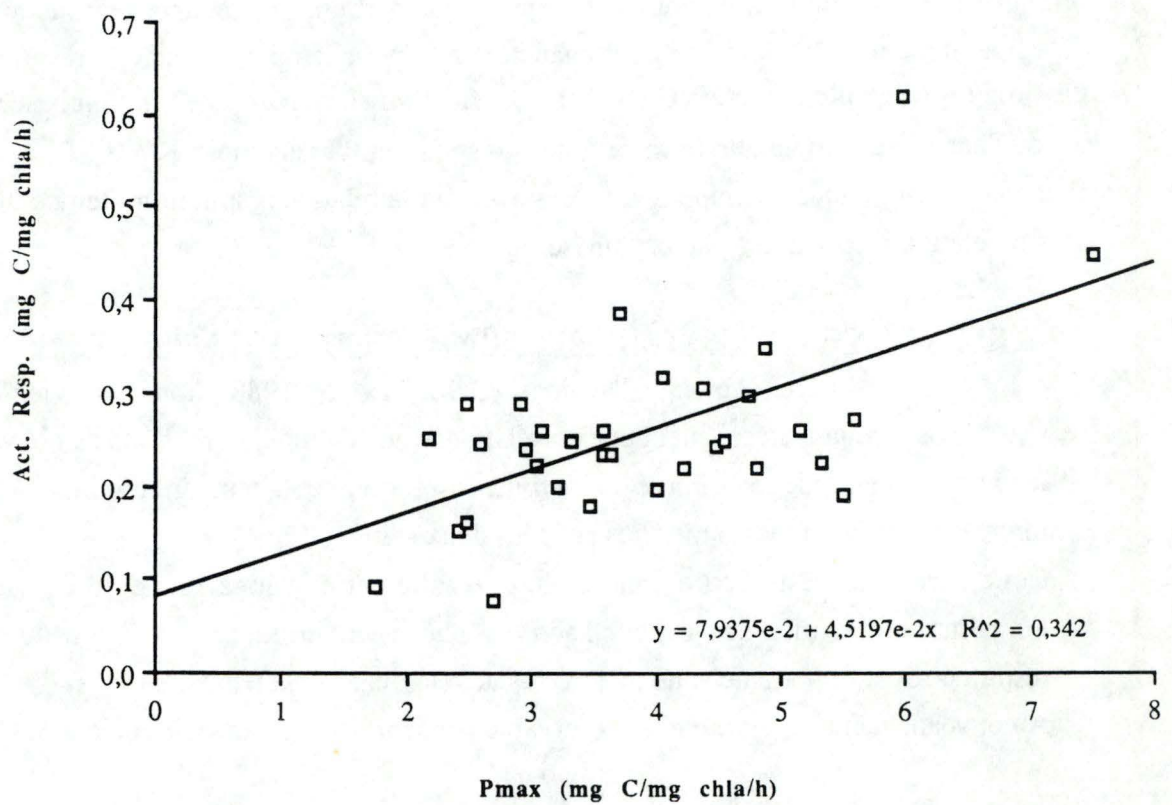


Fig.49. Relation entre l'activité respiratoire et l'activité photosynthétique à saturation en Meuse (stations confondues) combinés avec les valeurs de GOSSELAIN (1988).

peut donc pas obtenir une estimation correcte de la respiration phytoplanctonique à partir de la température et de la biomasse.

5.2.2. RELATION ENTRE LE TAUX RESPIRATOIRE ET L'ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE

Afin de savoir si P_{\max} estime mieux la respiration phytoplanctonique que la température et la chl a , nous avons calculé la corrélation entre l'activité respiratoire et P_{\max} .

La *figure 48* montre en effet une dispersion des points nettement plus faible ($R^2 = 0,396$) en comparaison avec la relation respiration - température. Un test t de Student réalisé sur le coefficient de corrélation indique une relation hautement significative entre ces paramètres ($p < 0,01$).

Ce type de régression a également été calculé en intégrant les résultats de GOSSELAIN (1988) (*fig.49*). Le R^2 ainsi obtenu (0,342) est légèrement plus faible, mais le test t de Student nous renseigne une corrélation à nouveau hautement significative ($p < 0,01$).

Le rapport P/R estimé par la régression réalisée pour nos mesures de respiration est de 0,05, ce qui est proche de la valeur obtenue par GOSSELAIN (1988) qui était de 0,06. Nos valeurs de respiration mesurées apparaissent être du même ordre de grandeur que celles réalisées précédemment.

Ces résultats nous laissent donc supposer qu'il existe un couplage étroit entre P_{\max} et l'activité respiratoire. Dès lors, P_{\max} semblerait permettre une meilleure estimation de la respiration phytoplanctonique.

Notons toutefois que la respiration bactérienne n'a pas été prise en considération à ce niveau de nos résultats.

6. CONTRIBUTION DES BACTERIES A LA RESPIRATION PHYTOPLANCTONIQUE

Les manipulations suivantes ont été réalisées en collaboration avec H. DUCOBU, doctorante au laboratoire.

6.1. Production bactérienne

Le marquage à la thymidine tritiée de différentes fractions ne permet pas à proprement parlé, la quantification de la respiration des bactéries, mais elle indique dans quelle classe de taille la production bactérienne est la plus importante.

Tableau 13. Production bactérienne de deux classes de taille ($> 2 \mu\text{m}$ et $2 - 0,2 \mu\text{m}$).

Date	Production bactérienne (10^7 bactéries /l.h)		Production bactérienne (%)	
	$> 2 \mu\text{m}$	$2 - 0,2 \mu\text{m}$	$> 2 \mu\text{m}$	$2 - 0,2 \mu\text{m}$
06/06/91	1,90	5,0	24,3	75,7
11/06/91	1,05	2,0	34,7	65,3
12/06/91	1,05	2,0	34,7	65,3
13/06/91	1,05	2,0	34,6	65,4
17/06/91	1,60	1,7	48,5	51,5
26/06/91	1,70	2,2	44,2	55,8
24/07/91	0,70	1,7	22,1	77,9
07/08/91	0,35	1,5	22,3	77,7
13/08/91	0,43	3,6	22,5	77,5

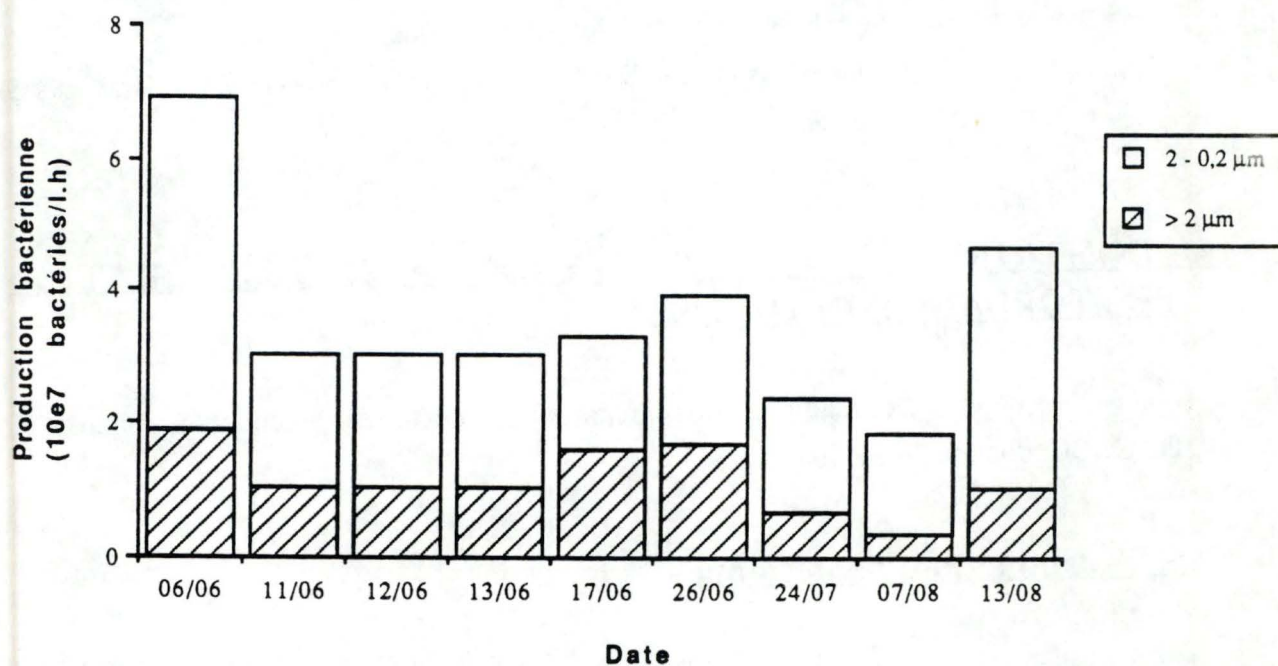


Fig.50. Evolution de la production bactérienne (exprimée en 10^7 bactéries/l.h) de la Meuse pour deux classes de taille.

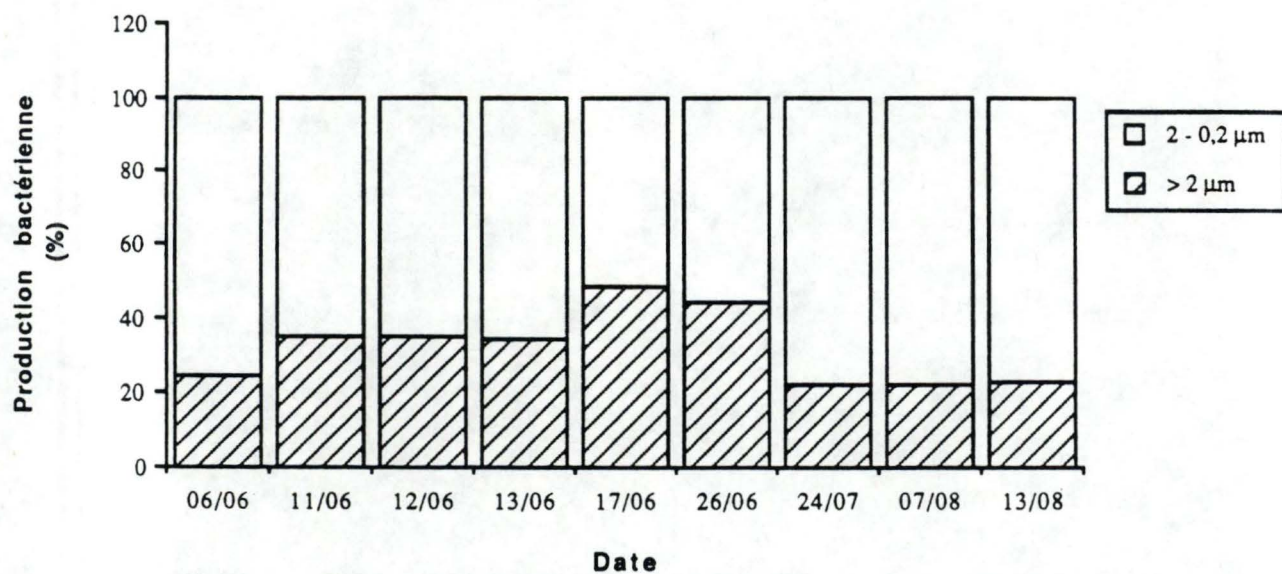


Fig.51. Contribution de deux classes de taille à la production bactérienne totale (exprimée en pourcent) de la Meuse.

Le matériel algal étant récupéré sur filtres GF/C de 1 μm lors du dosage ETS, la connaissance de la répartition des bactéries dans la fraction supérieure à 2 μm ou comprise entre 2 et 0,2 μm nous permet de savoir si nos mesures d'activité respiratoire algale sont surestimées ou non, autrement dit, d'estimer la contribution des bactéries à notre mesure ETS sur le plancton de la Meuse.

Les marquages bactériens ont été réalisés du 6 juin au 13 août. Les résultats sont repris au *tableau 13*.

La production bactérienne semble assez constante durant la période de mesure (aux environs de $3 \cdot 10^7$ bactéries/l.h, excepté pour la mesure du 6 juin) (*fig.50*).

La production la plus importante est prise en charge par les bactéries présentes dans la fraction entre 2 et 0,2 μm (bactérioplancton). Cela est bien illustré à la *figure 51*. Cette production varie entre 51,5 et 77,9% pour la fraction 2 - 0,2 μm et entre 22,1 et 48,5% pour la fraction > 2 μm . Cette répartition est assez constante au cours du temps excepté pour les valeurs des 17 et 26 juin où la séparation entre les deux fractions est moins nette. La production bactérienne dans la fraction supérieure à 2 μm peut être attribuée à des bactéries associées à la paroi des algues et à des matières organiques particulières.

Ces résultats signifient donc qu'une production bactérienne non négligeable est comprise dans la fraction supérieure à 1 μm (porosité du filtre GF/C). Celle-ci est donc susceptible de provoquer une surestimation de nos mesures d'activité ETS.

6.2. Estimation de la respiration bactérienne

Afin de tenter de préciser la contribution bactérienne à la respiration, nous avons utilisé un antibiotique, le chloramphénicol, supposé spécifique du métabolisme bactérien.

Ne connaissant pas précisément son temps d'action, nous avons testé deux temps d'incubation.

Une incubation d'une heure a tout d'abord été réalisée. Mais n'obtenant pas de différences lors des mesures ETS entre l'échantillon traité et l'échantillon non traité, nous avons laissé réagir l'antibiotique pendant 12 heures (une partie s'est toutefois réalisée à l'obscurité). Une réduction de la respiration (exprimée en $\mu\text{g O}_2/\text{l/h}$) de 23% a été observée. Parallèlement, le marquage à la thymidine renseigne une élimination de l'activité bactérienne de 82%.

Nous avons refait une incubation de 12 heures mais sans éteindre la lumière. Une réduction de 35% de la respiration a été obtenue. Les bactéries ont cette fois été quasiment toutes éliminées, le marquage bactérien nous renseigne en effet une diminution de 98,5% par rapport à la productivité totale.

Cependant, la réduction de la respiration ramenée à la biomasse est de 23%. Ceci pourrait s'expliquer par le fait qu'une diminution de 25% de la chlorophylle a été mesurée dans l'échantillon traité avec le chloramphénicol.

Notons encore que, lors de la première incubation de 12 heures, l'activité respiratoire n'est pas exprimée en fonction de biomasse.

Il est important de signaler que l'incubateur est muni d'une minuterie, éteignant la lumière pendant la nuit. Lors de la première incubation de 12 heures, nous avons par mégarde oublié de stopper la minuterie, une partie de l'expérience s'est donc déroulée à l'obscurité.

Notons encore qu'une incubation longue permet la croissance des bactéries, leur productivité est en effet supérieure en comparaison avec l'incubation d'une heure.

6..3. Conclusion

Ces résultats nous illustrent bien l'influence de la respiration bactérienne à la respiration totale de la communauté phytoplanctonique. Le marquage à la thymidine tritiée confirme la présence de bactéries dans la fraction supérieure à 1 μm et donc susceptible d'interférer avec la respiration phytoplanctonique. Bien que la répartition semble constante, ces observations ont été réalisées pendant une période assez courte. Il serait intéressant de suivre ce type de marquage tout au long d'une année.

De même, l'utilisation des antibiotiques semble donner des résultats positifs. Néanmoins, ce genre d'expérience est donc à refaire avant de généraliser ces résultats. En effet, si le chloramphénicol élimine l'activité bactérienne, ce qui est confirmé par le marquage à la thymidine tritiée, il n'est cependant pas certain qu'il n'agisse pas sur le phytoplancton vu la diminution observée de la concentration en chl a .. Il serait donc nécessaire de tester cet antibiotique à différentes concentrations et à divers temps d'incubation, sa concentration et son temps d'action n'étant pas connus avec précision. Il serait également intéressant de répéter cette expérience pour d'autres inhibiteurs du métabolisme bactérien, seuls ou combinés avec d'autres.

Tableau 14. Calculs des taux de production, de respiration et de croissance du phytoplancton de la Meuse, à partir des mesures à la Plante et à Andenne. PJ: production journalière; RJ: respiration journalière; r: activité respiratoire; m: taux de croissance exponentiel.
NB: RJ a été calculé en déduisant de r les 25% correspondant à la contribution bactérienne estimée.

Station	Date	Chla (mg C/m ³)	PJ (mg C/m ² /j)	r (ETS) (mg C/mg chla/h)	RJ (mg C/m ² /j)	Taux PB (j-1)	Taux R (j-1)	μ (j-1)
La Plante (1)	13/ 09/90*	64,1	1991	0,39	1575	0,25	0,20	0,05
	14/ 09/90*	135,2	1354	0,08	681	0,08	0,04	0,04
	03/ 04/91	47,6	2442	0,22	660	0,42	0,11	0,31
	16/ 04/91	70,1	1196	0,16	707	0,14	0,08	0,1
	30/ 04/91	66,9	893	0,24	1012	0,11	0,12	-0,01
	14/ 05/91	54,1	1456	0,25	852	0,22	0,13	0,09
	23/ 05/91	59,3	2251	0,29	1083	0,31	0,15	0,16
	04/ 06/91	79,1	3821	0,35	1744	0,39	0,18	0,21
	12/ 06/91	80,1	3457	0,27	1363	0,35	0,14	0,21
	26/ 06/91	41,6	3594	0,62	1625	0,71	0,32	0,39
	15/ 07/91	35,8	978	0,45	1015	0,22	0,23	-0,01
Andenne (2)	14/ 09/90	39,0	1758	0,23	969	0,21	0,12	0,10
	10/10/90	117,7	743	0,09	1144	0,03	0,05	-0,02
	04/ 04/91	48,4	2410	0,30	1568	0,24	0,15	0,08
	17/ 04/91	71,4	1201	0,22	1696	0,08	0,11	-0,03
	03/ 05/91	54,6	605	0,15	885	0,05	0,08	-0,02
	13/ 05/91	41,4	2090	0,23	1028	0,24	0,12	0,12
	22/ 05/91	46,9	3472	0,26	1317	0,35	0,13	0,22
	05/ 06/91	77,9	3844	0,24	2019	0,23	0,12	0,11
	13/ 06/91	81,7	1732	0,20	1765	0,10	0,10	0,00
	24/ 06/91	54,3	969	0,18	1056	0,08	0,09	-0,01
16/ 07/91	41,9	1298	0,19	860	0,15	0,10	0,05	

* Tailfer

1. profondeur moyenne: 3,5 m

2. profondeur moyenne 6 m.

7. Comparaison de la production et de la respiration journalières aux deux stations

A partir des mesures d'activités photosynthétiques in situ et des données IRM d'intensité lumineuse incidente, la production phytoplanctonique journalière a été calculée par la procédure décrite par DESCY et al. (1987). Cette production (PJ) est exprimée en mg C assimilé. m⁻².j⁻¹, ou en taux journalier. Ce dernier est obtenu en divisant PJ par la biomasse phytoplanctonique intégrée sur la colonne d'eau, exprimée en carbone en utilisant le facteur de conversion C:chl_a = 35. Comme la durée des incubations ne dépasse pas 1 heure, on peut considérer qu'il s'agit de la production brute (voir notamment HARRIS, 1986).

D'autre part, la respiration du phytoplancton sur la colonne d'eau (en mg C. m⁻².j⁻¹) est obtenue en multipliant l'activité ETS mesurée par la biomasse, par la hauteur d'eau (m) et par 24 (h) en estimant que les algues sont réparties uniformément dans la colonne d'eau et que leur respiration est constante sur 24h. De plus, une correction a été apportée pour tenir compte de la contribution des bactéries à l'ETS total (voir paragraphe 6.2.2.). Connaissant le taux de production brute et le taux respiratoire, on peut alors calculer, par différence, la production nette journalière qui permet une estimation du taux de croissance algal (voir notamment REYNOLDS, 1984 et HARRIS, 1986). Ce taux de croissance est calculé par la formule:

$$\mu (j^{-1}) = 1 + \ln \frac{(dC/dt)}{C}$$

ou dC/dt est la production nette (mg C. m⁻².j⁻¹)

et C est la biomasse sur la colonne d'eau (mg C.m⁻²)

Les résultats sont présentés au *tableau 14*.

Le taux de production phytoplanctonique est une fonction complexe de la biomasse (chl_a) et de sa photosynthèse, conditionnée par sa capacité photosynthétique (P_{max}), sa photoadaptation en fonction du climat lumineux, la lumière incidente et la transparence de l'eau. La comparaison entre stations est donc délicate, puisque les mesures aux deux points ne sont pas simultanées mais la plupart du temps réalisées sur deux jours consécutifs. On peut cependant noter que, dans la majorité des cas, la production primaire à Andenne est inférieure à celle de La Plante (excepté vers la mi-mai, où les valeurs atteintes dans les deux stations sont proches).

En ce qui concerne les taux de respiration, la tendance n'est pas aussi nette: les différences vont tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre. Néanmoins, ils sont systématiquement inférieurs à Andenne en juin-juillet. On se serait pourtant attendu à une respiration, intégrée sur la colonne d'eau, plus élevée dans ce secteur, puisque la profondeur est plus importante. Ceci est mieux traduit par les valeurs de RJ (voir *tab.14*). En fait, l'effet dû à la profondeur est en quelque sorte compensée par une activité respiratoire plus faible; notons que la tendance est similaire pour les P_{max} , ce qui semble indiquer une modification métabolique des algues.

Au niveau des taux de croissance, les valeurs sont le plus souvent très inférieures à Andenne, sauf à la mi-mai. Ceci découle notamment de la différence de profondeur entre les deux stations, mais dépend aussi de la respiration et de la production brute, influencée par la lumière et la transparence de l'eau. Il faudrait, en fait, disposer de simulations permettant de comparer la production nette le même jour aux deux points pour s'aventurer plus loin dans les interprétations. Toutefois, la tendance générale va dans le sens de la diminution des taux de croissance dans le secteur en aval de Namur, due à l'augmentation de la profondeur du fleuve: la fraction de la colonne d'eau sur laquelle se fait la production varie peu entre les deux stations (voir les coefficients d'extinction verticale de la lumière) mais la circulation des algues planctoniques dans une colonne d'eau plus profonde induit des pertes plus importantes par respiration (voir notamment KIRK, 1986, pour le concept de profondeur critique); ceci entraîne une diminution de la production nette et globalement, une décroissance de la biomasse de l'amont vers l'aval du fleuve (DESCY et al., 1988).

**IV. DISCUSSION
GENERALE
ET CONCLUSION**

Les objectifs au début de ce mémoire étaient multiples: on se proposait de compléter les connaissances concernant la production primaire phytoplanctonique de la Meuse. Notamment, la respiration phytoplanctonique a été étudiée en utilisant la technique de mesure mise au point par GOSSELAIN (1988). Le thème initial était cependant la comparaison de la production primaire et de la respiration du phytoplancton en amont (barrage de La Plante) et en aval (barrage d'Andenne) de la confluence avec la Sambre. Parallèlement, des analyses physico-chimiques ainsi qu'un examen microscopique des groupes algaux dominants ont été réalisés durant notre période de mesures.

L'ensemble des résultats obtenus au cours de ce mémoire confirment les diverses observations antérieures: la Meuse est un milieu eutrophe où la croissance algale n'est pas limitée par les nutriments. Les rapports C:N:P calculés sont en effet proches des seuils prévus par le Redfield ratio, en tenant compte toutefois de la contribution du C détritique au C particulaire. De même, l'évolution saisonnière des nutriments dissous (N, P, Si) n'indiquent pas de concentrations critiques pouvant empêcher la croissance algale.

La Meuse présente donc des conditions nutritionnelles très favorables au développement du phytoplancton. Les valeurs de biomasse observées s'échelonnent de 36 à 135 mg chl a . m $^{-3}$. Cependant, les concentrations atteintes au printemps sont inférieures aux valeurs de GOSSELAIN (1988). Cela peut s'expliquer par des conditions météorologiques et climatiques pas toujours très favorables du printemps 1991.

Les taux maximums d'activité photosynthétique en lumière saturante (P_{max}) présentent une variation saisonnière assez importante. Cependant, bien que ce taux dépende théoriquement de la température via son effet sur la vitesse des réactions de la "phase sombre" de la photosynthèse, les valeurs obtenues sont très peu corrélées à la température de l'eau. Ceci rejoint les observations d'HENRIETTE (1987) et de GOSSELAIN (1988) et traduit bien le fait que l'activité photosynthétique mesurée est la résultante du métabolisme d'un ensemble de taxons dont le comportement est varié et susceptible d'une régulation. Les successions saisonnières sont également une source de variations: ceci est confirmé par les résultats des fractionnements. Ceux-ci montrent que, dans la Meuse, la majeure partie de la production primaire est assurée par des algues dont la taille est supérieure à 10 μ m. (cas des *Stephanodiscus* gr. *hantzschii*, d'autres diatomées centriques et pennées, ainsi que diverses Chlorococcales). Cependant, la contribution des petites algues dont la taille est comprise entre 2 et 10 μ m augmente en été.

Malgré cette forte influence de la composition de l'assemblage phytoplanctonique sur la photosynthèse, la relation P_{\max} - température établie par BILLEN et al. (1985) reste vérifiée, mais la dispersion importante des données remet en question l'utilisation de la température seule comme prédicteur de la capacité photosynthétique.

La relation avec la température a été établie également pour la respiration, mais à nouveau, la corrélation est faible; la relation n'est pas meilleure lorsque la communauté phytoplanctonique présente une composition relativement homogène (lors de la dominance des diatomées). Cela nous amène à conclure que la température ne peut expliquer à elle seule les fluctuations observées et que, de même que la photosynthèse, la respiration est mal estimée via la température et la biomasse.

Par contre, nous avons mis en évidence une corrélation significative entre l'activité respiratoire et la capacité photosynthétique. Ceci suggère l'existence d'un couplage entre ces deux activités, signifiant ainsi que, dans une certaine mesure, les algues seraient capables de réguler leur métabolisme photosynthétique et respiratoire en fonction des conditions de l'environnement. Deux exemples peuvent être cités, qui indiquent une régulation du métabolisme des algues:

- lors des observations d'octobre 1990, on se trouve en présence d'une biomasse importante ($135 \text{ mg chl}a \cdot \text{m}^{-3}$), qui arrive à se maintenir grâce à un P_{\max} relativement élevé et surtout grâce à une activité respiratoire très faible (activité ETS = $0,08 \text{ mg C. mg chl}a^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$).

- à Andenne, en juin-juillet 1991, les taux respiratoires sont inférieurs au moins d'un facteur 2 à ceux de la station amont, ce qui compense, relativement, de faibles taux de production et l'effet défavorable de l'augmentation de profondeur.

Une première estimation de la contribution bactérienne à la respiration phytoplanctonique a été tentée. En effet, GOSSELAIN (1988) supposait une surestimation possible de ses résultats suite à l'interférence de la respiration bactérienne. Le fractionnement d'échantillons algaux marqués à la thymidine tritiée (fraction $> 2 \mu\text{m}$ et $2 - 0,2 \mu\text{m}$) nous a indiqué une production bactérienne non négligeable dans la fraction comprise entre 2 et $0,2 \mu\text{m}$. Ceci révèle la présence de bactéries actives sur un filtre de porosité proche de celui sur lequel la mesure ETS s'effectue.

Afin de connaître la contribution bactérienne à la respiration totale, nous avons utilisé un antibiotique spécifique du métabolisme bactérien, le chloramphénicol. La comparaison d'un échantillon traité avec un échantillon témoin nous a permis d'estimer la respiration des bactéries à environ 25%.

En ce qui concerne la comparaison entre les deux stations, l'influence de la Sambre se marque principalement, à Andenne, au niveau des nutriments. Les analyses physico-chimiques renseignent des teneurs en N et P inorganiques dissous et en silice plus importantes à Andenne ainsi qu'une conductivité plus élevée.

Par contre, la comparaison de l'activité photosynthétique et de la respiration ne nous indique pas de différences significatives entre les deux stations. Celles-ci se marquent plus au niveau du taux de production phytoplanctonique ainsi qu'au niveau des taux de croissance indiquant des valeurs généralement plus faibles à Andenne. Les différences sont par contre moins nettes au niveau des taux de respiration.

A l'issue de ce mémoire, nous pouvons envisager plusieurs développements pour des études ultérieures:

L'absence de relation entre les activités photosynthétique et respiratoire avec la température signifie que le modèle mathématique de la Haute Meuse proposé par BILLEN et al. est incomplet. Ce dernier est en effet établi pour les groupes algaux dominant les successions phytoplanctoniques. Il serait intéressant de réaliser ce genre de relation théorique reproduisant les réponses de ces activités en fonction de la température en tenant compte de la diversité des espèces composant la communauté phytoplanctonique.

En ce qui concerne la production primaire phytoplanctonique, il serait utile de réaliser un fractionnement pendant une plus longue période afin d'observer plus finement les fluctuations saisonnières. De plus, le fractionnement a été réalisé pour des classes de taille relativement petites. L'étude de la production phytoplanctonique pour des classes de taille supérieures (supérieures à 30 μm) pourrait apporter plus de renseignements sur la répartition du phytoplancton en différentes fractions.

Nous attirons également l'attention sur l'estimation de la contribution bactérienne à l'activité respiratoire totale de la communauté phytoplanctonique, à l'aide d'antibiotiques.

Il est nécessaire de vérifier cette estimation en répétant ce genre d'expérience. De plus, nous ne savons pas si la respiration bactérienne varie au cours du temps. Une étude à long terme s'impose donc.

Cependant, il serait utile de tester, en premier lieu, différents antibiotiques afin de déterminer la concentration nécessaire à l'élimination des bactéries et leur temps d'action de façon précise. Une durée d'incubation plus courte permettrait d'éviter une prolifération des bactéries dans l'échantillon témoin.

Notons également que le rapport R/ETS utilisé pour nos calculs de respiration est repris de la littérature. La détermination de sa valeur pour la Meuse demanderait une étude approfondie impliquant l'étude de ce rapport pour une série de cultures unispécifiques d'un certain nombre d'espèces mosanes. Une telle étude est en effet toujours indispensable pour valider les résultats obtenus dans la Meuse.

**REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES**

AGUSTI, S., DUARTE, C.M., & KALFF, J. (1987) - Algal cell size and the maximum density and biomass of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **32**(4), 983-986.

AHMED, S.I. & KENNER, R.A. (1977) - A study of in vitro Electron Transport Activity in marine phytoplankton as a function of temperature. *J. Phycol.*, **13**, 116-121.

BACKHAUS, D. & KEMBALL, A. (1978) - Gewässergüteverhältnisse und Phytoplanktonentwicklung in Hochrein, Oberrhein und Neckar. *Arch. Hydrobiol.*, 1978, **82**, 1/4, 166-206.

BILLEN, G., DESCY, J.P., SERVAIS, P. & SMITZ, J. (1985) - Etude écologique de la Haute Meuse et modélisation du fonctionnement de l'écosystème aquatique. Ministère de la région Wallonne pour l'eau, l'environnement et la vie rurale. Rapport final., 192 p.

BORDET, F. (1980) - Influence de l'échauffement de l'eau par une centrale thermique sur la photosynthèse planctonique en Seine au niveau de Porcheville. *Cah. Lab. Hydrobiol. Montereau*, **10**, 33-48.

BOTHAR, A. & KISS, K.T. (1990) - Phytoplankton and zooplankton (*Cladocera*, *Copepoda*) relationship in the eutrophicated River Danube (Danubialia Hungarica, CXI). *Hydrobiol.*, **191**, 165-171.

CAPBLANCQ, J. & DAUTA, A. (1982) - Phytoplankton et production primaire de la rivière Lot. *Annales Limnol.*, **18**(2), 101-132.

CAPBLANCQ, J., THEBAULT, J.M. & JRAD, A. (1988) - Relations entre la lumière et la photosynthèse du phytoplankton dans un réservoir mésotrophe (Pareloup): variations saisonnières des paramètres. *Annls. Limnol.*, **24**(1), 39-48.

CHAMP, P. (1980) - Biomasse et production primaire du phytoplankton d'un fleuve : la Loire au niveau de la centrale nucléaire de Saint-laurent-des-Eaux. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, **1**(2), 111-130.

CHRISTENSEN, J.P. & PACKARD, T.T. (1979) - Respiratory electron transport activities in phytoplankton and bacteria: Comparison of methods. *Limnol. Oceanogr.*, **24**(3), 576-583.

COVENEY, M.F. (1982). Bacterial uptake of photosynthetic carbon from freshwater phytoplankton. *Oikos*, **38**, 8-20.

DE MADARIAGA, I. & FERNANDEZ, E. (1990) - Photosynthetic carbon metabolism of size-fractionated phytoplankton during an experimental bloom in marine microcosms. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **70**, 531-543.

DAUTA, A. (1983) - Température et lumière: deux paramètres interdépendants qui agissent sur la croissance et la succession des algues. *Coll. A.F.A.A.*, 13-27.

DESCY, J.P. (1983) - Les communautés algales de la Haute Meuse Belge et la qualité de ses eaux: un bilan à l'automne 1981. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, **116**, 31-50.

DESCY, J.P. & MOUVET, C. (1984) - Impact of the Tihange nuclear power plant on the periphyton and the phytoplankton of the Meuse River (Belgium). *Hydrobiologia*, **119**, 119-128.

DESCY, J.P., SERVAIS, P., SMITZ, J., BILLEN, G. & EVERBECQ, E. (1987) - Phytoplankton biomass and production in the river Meuse (Belgium). *Water Res.*, **21**, 1557-1566.

DESCY, J.P. (1987) - Phytoplankton composition and dynamics in the River Meuse (Belgium). *Arch. Hydrobiol. Suppl. 2, Algal. Stud.* 47, 225-245.

DESCY, J.P., EVERBECQ, E. & SMITZ, J.S. (1988) - Primary production in the river Meuse (Belgium). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23, 1287-1293.

DESCY, J.P., MERCKX, Ch., STRODIOT, J.-J., HUSSON, I. & MERNIER, C. (1988) - Modélisation du taux d'absorption de la lumière dans un milieu aquatique fluvial. Communication à la 2^e CILEF, Aussois, France, 9 p. + 3 fig.

DESCY, J.P. & WILLEMS, C. (1991) - Contribution à la connaissance du phytoplancton de la Moselle (France). *Cryptogamie, Algol.*, 12 (2).

DESSERTY, S., LANCELOT, C. & BILLEN, G. (1984) - Primary production and its fate in the storage basin of Méry-sur-Oise. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22, 1504-1509.

DE RUYTER VAN STEVENINCK, E.D., ADMIRAAL, W. & VAN ZANTEN, B. (1990) - Changes in plankton communities in regulated reaches of the Lower River Rhine. *Regulated Rivers: Research and Management*, 5, 67-75.

DE RUYTER VAN STEVENINCK, E.D., VAN ZANTEN, B. & ADMIRAAL, W. (1990) - Phases in the development of riverine plankton: examples from the rivers Rhine and Meuse. *Hydrobiol. Bull.*, 24(1), 47-55.

DESSERTY, S., DULAC, C., LAURENCEAU, J.M. & MEYBECK, M. (1984) Evolution du carbone organique particulaire 'algal' et 'détritique' dans trois rivières du Bassin Parisien. *Arch. Hydrobiol.*, 100(2), 235-260.

DEVOL, A.H. & PACKARD, T.T. (1978) - Seasonal changes in respiratory enzyme activity and productivity in Lake Washington microplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 104-111.

DUFOUR, P., TORRETON, J.P. & COLON, M. (1990) - Advantages of distinguishing the active fraction in bacterioplankton assemblages: some examples. *Hydrobiol.*, 207, 295-301.

FEUILLADE, M., DUFOUR, P., FEUILLADE, J. & PELLETIER, J.P. (1986) - Excrétion de carbone organique par le phytoplancton lémanique. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 48(1), 18-33.

FURNAS, M.J. (1987) - Effects of prescreening on productivity of size-fractionated phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 32(2), 483-491.

GARNIER, J. (1989) - Peuplement phytoplanctonique et bactéries hétérotrophes d'un lac peu profond (lac de Créteil, région Parisienne). Production, fonctionnement, évolution. Thèse de doctorat, 331 p.

GARNIER, J., BLANC, P. & BENEST, P. (1989) - Estimating a carbon/chlorophyll ratio in nanoplankton (Creteil Lake, S-E Paris, France). *Water Res. Bulletin*, vol. 25 n°4, 751-754.

GLOVER, H.E., SMITH, A.E. & SHAPIRO, L. (1985 a) - Diurnal variations in photosynthetic rates: comparisons of ultraphytoplankton with a larger phytoplankton size fraction. *J. Plankton Res.*, 7, 519-535.

- GLOVER, H.E., PHINNEY, D.A. & YENTSCH, C.S. (1985 b) - Photosynthetic characteristics of picoplankton compared with those of larger phytoplankton populations, in various water masses in the Gulf of Maine. - *Biol. Oceanogr.* **3**, 223-248.
- GOLTERMAN, H.L. & CLYMO, R.S. (1969) - Methods for chemical analysis of freshwater. IBP Handbook, Blackwell Sc. Publ. Oxford and Edinburgh, 8, 166 p.
- GOSSELAIN, V. (1988) - Compléments à l'étude de la production primaire de la Meuse. Mise au point de l'activité respiratoire du phytoplancton. Mémoire de licence en Sc. Zool., FNNDP, Namur, 122 p.
- GRIFFITH, P.C., DOUGLAS, D.J. & WAINRIGHT, S.C. (1990) - Metabolic activity of size-fractionated microbial plankton in estuarine, nearshore and continental shelfwater of Georgia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. **59**, 263-270.
- HAKANSSON, H. & STOERMER, E.F. (1984) - Observations on the type material of *Stephanodiscus hantzschii* Grunow in Cleve & Grunow. *Nova Hedwigia* **34**, 477-495.
- HARRIS, G.P. (1978) - Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of Phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih., Erlgebn Limnol.*, **10**, 1-171.
- HARRIS, G.P. (1986) - Phytoplankton ecology: structure, function and fluctuation. Chapman and Hall, 384 p.
- HEALLY, F.P. & HENDZEL, L.L. (1980) - Physiological indicators of nutrient deficiency in lake phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. **37**, 442-453.
- HECKY, R.E. & KILHAM, P. (1988) - Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichments. *Limnol. Oceanogr.* **33**(4, part 2), 796-822.
- HENRIETTE, M.F. (1987) - Etude de la production primaire de la Haute Meuse (secteur Anseremme-Namur) et dans la Sambre. Mémoire de Licence en Sc. Zool., FNNDP, Namur, 54 p (+tableaux et annexes).
- JONES, F.H. (1984) - The dynamics of suspended algal populations in the lower Wye catchment. *Water Res.*, **18**(1), 25-35.
- KENNER, R.A. & AHMED, S.I. (1975) - Correlation between oxygen utilization and electron transport activity in marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, **33**, 129-133.
- KIRK, J.T.O. (1986) - Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, 401 p.
- KOWALCZEWSKI, A. & LACK, T.J. (1971) - Primary production and respiration of the phytoplankton of the Rivers Thames and Kennet at Reading. *Freshwat. Biol.*, **1**, 197-212.
- KRUPATKINA, D.K. (1990) - Estimates of primary production in oligotrophic waters and metabolism of picoplankton: a review. *Marine Microbial Food Webs*, **4**(1), 87-101.
- LAANBROEK, H.J. & VERPLANKE, J.C. (1986) - The use of size fractionation for determining the bacterial contribution to overall pelagic oxygen consumption rates. IIè Colloque International de Bactériologie marine. *Actes de Colloques*, **3**, 191-197.
- LACK, T.J. (1971) - Quantitative studies on the phytoplankton of the Rivers Thames and Kennet at Reading. *Freshwat. Biol.*, **1**, 213-224.

- LACK, T.J. & BERRIE, A.D. (1976) - Phytoplankton production in the Rivers Thames and Kennet at Reading during 1970. In: G.C. EVANS, R. BRAINBRIDGE & O.RACKHAM (eds.), *Light as an ecological factor*, 2, 43-62. Blackwell Sci. Publ.
- LAFOND, M., PINNEL-ALLOUL, B. & ROSS, P. (1990) - Biomass and photosynthesis of size-fractionated phytoplankton in Canadian Shield lakes. *Hydrobiol.*, 196, 25-38.
- LE CREN & LOWE-Mc CONNELL (1986) - The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge University Press, 588 p.
- LI, W.K.W., SUBBA RAO, D.V., HARRISSON, W.G., SMITH, J.C., CULLEN, J.J., IRWIN, B. & PLATT, T. (1983) - Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science*, 219, 292-295.
- LORENZEN, C.J. (1967) - Determination of chlorophyll and pheopigments. Spectrometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 343-346.
- MAGAZZU, G. & ANGOT, M. (1984) - Premières données sur l'activité photosynthétique du picoplancton dans les eaux littorales tropicales de l'océan indien à Nosy-Be (Madagascar). Mémoires de biologie marine et d'océanographie, 14, 5-15.
- MAGAZZU, G. & HULL, V. (1985) - Picoplankton contribution to the primary production in the New Coast of Madagascar (Mozambique Channel). Mémoire de biologie marine et d'océanographie, 15, 207-222.
- MARKER, A.F.H., NUSCH, E. A., RAI, H. & RIEMANN, B. (1980) - The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 14, 99-117.
- MARNEFFE, Y. (1989) - Modalités et voies de transfert de micropolluants organochlorés (PCB) dans le plancton de l'écosystème mosan. Mémoire de lic. en Sc. Zool., ULg, 60 p.
- MARTINEZ, R., ARNONE, R.A. & VELASQUEZ, Z. (1990) - Chlorophyll *a* and Respiratory Electron Transport System Activity in microplankton from the surface waters of the Western Mediterranean. *Journal of Geophysical Research*, 95(22), 1615-1622.
- MASSAUT, L. (1990) - Etude de la production primaire phytoplanctonique au lac Muhazi (Rwanda). Mémoire de licence en Sc. Zool., FNDP, Namur, 123 p.
- MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, PH.D. (1979) - The River Volga. *Monographiae Biologicae*, 33, 137-169, Junk, The Hague.
- MOSS, B., BALLS, H., BOOKER, I., MANSON, K. & TIMMS, M. (1984) - The river Bure, United Kingdom: Patterns of change in chemistry and phytoplankton in a slow-flowing fertile river. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22, 1954-1959
- NALEWAJKO, C. & GARSIDE, C. (1983) - Methodological problems in the simultaneous assessment of photosynthesis and nutrient uptake in phytoplankton as function of light intensity and cell size. *Limnol. Oceanogr.*, 28(3), 591-597.
- NIXDORFF, B. (1990) - The fate of phytoplankton primary production: losses in relation to bacterial metabolism in an eutrophic shallow lake. *Arch. Hydrobiol. Beih., Ergebn. Limnol.*, 34, 61-65.

NOBEL, P.S. (1983) - Biophysical Plant Physiology and Ecology. W.H. Freeman and Co., ed., San Francisco. 607 p.

PACKARD, T.T. (1971). - The measurement of respiratory electron transport activity in marine phytoplankton. *Journ.Mar.Res.*, **29**, 235-244.

PACKARD, T.T. (1985) - Measurement of electron transport activity of microplankton. In : "*Advances in Aquatic Microbiology*" , **3**, 207-261.

PAERL, H.W. & MACKENZIE, L.A. (1977) - A comparative study of the diurnal carbon fixation patterns of nannoplankton and netplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 591-597.

PECHAR, L. (1987) - The use of acetone: Methanol mixture for extraction and spectrophotometric determination of chlorophyll a in phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. suppl.* **78**, **1**, Algol. Stud. 46, 588 p.

PIREN-Seine (1989) - Eléments de description du fonctionnement de l'écosystème Seine. Bilans préliminaires. Groupe fonctionnement de l'écosystème Seine, 15 p.

POLISHCHUK, V.S. & TOMNITSKII, V.A. (1985) - Phytoplankton of the lower Dnieper. *Hydrobiol. J.*, **21**(1), 47-51.

POURRIOT, R., CAPBLANCQ, J., CHAMP, P. & MEYER, J.A. (1982) - Ecologie du plancton des eaux continentales. Masson, Paris, 198 p.

RAI, H. (1982) - Primary production of various size fractions of natural phytoplankton communities in a North German lake. *Arch. Hydrobiol.*, **95**(1/4), 395-412.

RAI, H. (1984) - Size-dependent respiratory-enzyme activity and primary production of microplankton in Schohsee (a North German Baltic lake). *Arch. Hydrobiol.*, **102**(2), 239-253.

RAI, H. (1988) - Activity of the Respiratory Electron Transport System (ETS) in different size particles as a measure of carbon losses from primary producers. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **23**, 617-625.

REYNOLDS, C.S. (1986) - The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, 384 p.

RODIER, J. (1966) - L'analyse chimique et physico-chimique de l'eau. Eaux naturelles-eaux usées. Dunod éd. Paris, 412 p.

RODIER, J. (1975) - L'analyse de l'eau: Eaux naturelles, eaux résiduaires, eaux de mer. Dunod éd. Paris, **1**, 629 p.

RODIER, J. (1975) - L'analyse de l'eau: Eaux naturelles, eaux résiduaires, eaux de mer. Dunod éd. Paris, **2**, 364 p.

ROMANO, J.C., MIMURA, T. & DE SOUZA-LIMA, Y. (1987) - Approche discriminante de la contribution de différents échelons microplanctoniques aux mesures globales d'ETS d'échantillons d'eau de mer. a. Phytoplankton. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, **72**(4), 457-472.

ROMANO, J.C., LABORDE, P., MIMURA, T. & DE SOUZA-LIMA, Y. (1987) - Approche discriminante de contributions de différents échelons microplanctoniques aux mesures globales d'ETS dans des échantillons de mer. b. Bactéries. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, **72**(5), 607-630.

SENF, W.H. (1978) - Dependence of light-saturated rates of algal photosynthesis on intracellular concentrations of phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, **23**(4), 709-718.

SERVAIS, P. (1987) - Etude de la matière organique par les bactéries hétérotrophes en rivière. Développement d'une démarche méthodologique et application à la Meuse belge. Thèse de doctorat (première partie), 156 p.

SERVAIS, P. (1988) - Bacterioplanktonic biomass and production in the river Meuse (Belgium). *Hydrobiol.*, 10 p.

SHARP, J.P. (1977) - Excretion of organic matter by marine phytoplankton: do healthy cells do it? *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 441-465.

SONDERGAARD, M., RIEMANN, B. & JORGENSEN, N.O.G. (1985) - Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production. *OIKOS*, **45**, 323-332.

HMSO (1981) - Ammonia in waters :Methods for the examination of waters and associated materials. Department of the Environment, London, 47 p.

TALLING, F. (1957) - Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.*, **57**, 29-50.

TALLING, F. (1957) - The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.*, **57**, 133-149.

UEHLINGER, U. & BLOESH, J. (1989) - Primary production of different size classes in an oligo-mesotrophic Swiss lake. *Arch. Hydrobiol.*, **116**(1), 1-21.

VAN CRAENENBROEK, W. & VAN DEN BOS, M. (1983) - Profil de la qualité de la Meuse. 19-30 septembre 1982. 146 p., Samenwerkende Rijn - en Maaswaterleidingbedrijven (RIWA), Amsterdam.

VOLLENWEIDER, R.A. (1965) - Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **18** (suppl.), 425-457.

VOLLENWEIDER, R.A. (1974) - A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments. IBP Handbook, Blackwell Scientific Publications, Oxford, **12**, 225 p.

VOSJAN, J.H. & NIEUWLAND, G.R. (1990) - Monsoonal differences in microbial biomass respiratory activity and bacterial numbers in the Banda Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, **25**(4), 501-511.

VOSJAN, J.H., TIJSSEN, S.B. & NIEUWLAND, F.J. (1990) - Oxygen regime, respiratory activity and biomass of microorganisms, and the carbon budget in the Fladen Ground Area (Northern North Sea) during spring. *Netherlands Journal of Sea Research*, **25**(1/2), 89-99.

WEST, P.W. & RAMACHANDRAN, T.P. (1966) - Spectrophotometric determination of nitrate using chromotropic acid. *Analytica Chimica Acta*, **35**, 317-324.

WILLEMS, C. (1987) - Mise au point de la mesure de la productivité primaire du périphyton épilithique. Mémoire de licence en Sc. Zool.,FNDP, Namur, 101 p.

ANNEXE

Tableau A1. Résultats des paramètres physiques de la Meuse pour les stations de La Plante et d'Andenne.

Station	Date	T (°C)	Cond. (µs/cm)	ETA (m-1)	Station	Date	T (°C)	Cond. (µs/cm)	ETA (m-1)
La Plante	13/ 09/90*	16,7	429	3,43	Andenne	14/ 09/90	18,8	687	2,4
	19/ 10/90*	13,3	411	3,89		10/10/90	14,0	452	3,5
	03/ 04/91	10,1	416	1,87		04/ 04/91	10,1	518	2,2
	16/ 04/91	13,5	405	2,64		17/ 04/91	12,7	530	3,5
	30/ 04/91	12,6	402	2,30		03/ 05/91	11,6	-	2,4
	14/ 05/91	14,9	396	2,06		13/ 05/91	14,1	502	1,8
	23/ 05/91	15,9	415	2,01		22/ 05/91	15,5	634	1,9
	04/ 06/91	18,2	410	2,27		05/ 06/91	17,5	691	2,3
	12/ 06/91	17,5	440	2,59		13/ 06/91	16,1	584	2,6
	26/ 06/91	18,5	434	2,26		24/ 06/91	17,5	785	1,9
15/ 07/91	22,5	-	3,14	16/ 07/91	21,9	655	2,5		

* Tailfer

Tableau A2. Résultats des analyses chimiques de la Meuse pour les stations de La Plante et d'Andenne.

Station	Date	PH	Alcalinité (mg CaCO3/l)	O2 (mg/l)	O2 (%)	NO3- (mg N /l)	NO2- (µg N/l)	NH4+ (mg N/l)	PO4--- (µg P/l)	Si (mg Si/l)
La Plante	13/ 09/90*	8,50	3,40	10,51	110,00	1,27	25,0	0,01	48,4	0,39
	14/ 09/90*	8,25	2,66	-	-	0,85	5,4	-	60,8	0,56
	03/ 04/91	8,21	2,88	12,97	117,70	2,00	75,0	0,34	17,0	1,98
	16/ 04/91	8,12	2,76	11,8	115,50	2,03	13,9	0,0	13,60	0,03
	30/ 04/91	8,65	2,64	12,10	116,20	1,63	15,6	0,03	0,7	0,01
	14/ 05/91	8,77	2,64	11,50	116,00	1,76	21,1	0,02	13,6	0,01
	23/ 05/91	8,43	2,84	-	-	1,89	18,3	0,01	13,6	0,03
	04/ 06/91	8,58	2,44	8,20	88,40	1,01	26,8	0,03	7,8	0,03
	12/ 06/91	8,59	3,12	10,34	109,90	1,42	34,6	0,01	21,6	0,16
	26/ 06/91	8,18	3,16	9,50	103,00	1,11	77,2	0,07	44,6	0,23
	15/ 07/91	7,40	3,00	8,87	103,60	1,37	25,1	0,09	119,8	1,24
	Andenne	14/ 09/90	8,38	3,42	10,86	118,40	1,54	76,8	0,42	-
10/10/90		8,17	2,96	-	-	1,15	17,3	1,47	56,7	3,07
04/ 04/91		8,45	2,94	12,53	113,70	2,70	45,0	0,01	13,5	2,11
17/ 04/91		8,25	2,84	9,10	187,60	2,53	39,7	0,24	25,6	0,09
03/ 05/91		7,71	2,72	9,63	90,40	2,39	82,2	1,09	23,6	0,45
13/ 05/91		8,71	2,76	11,10	110,10	2,18	39,7	0,24	17,6	0,04
22/ 05/91		7,86	2,92	-	-	1,97	74,3	0,68	23,6	0,51
05/ 06/91		8,31	2,78	7,30	77,60	1,54	58,4	0,44	11,7	0,09
13/ 06/91		8,36	3,24	8,14	84,10	1,56	56,1	0,49	66,2	0,48
24/ 06/91		7,90	3,12	7,60	82,40	1,46	77,2	0,72	56,1	0,74
16/ 07/91		7,50	3,20	5,40	62,40	1,15	108,8	0,78	209,5	1,36

* Tailfer

Tableau A3. Résultats des analyses C, N et P du phytoplancton de la Meuse pour les stations de La plante et d'Andenne.

Station	Date	chl a (µg/l)	C (µg/l)	N (µg/l)	P (µg/l)	C (µmoles/l)	N (µmoles/l)	P (µmoles/l)	C:N	C:P	N:P	C:N:P
La Plante	13/09/90*	64,1	4341,6	506,0	75,6	361,8	36,1	2,4	10,01	148,36	14,82	148,3 : 14,8 : 1
	19/10/90*	135,2	6694,0	996,0	168,0	557,8	71,1	5,4	7,84	102,93	13,13	102,9 : 13,1 : 1
	03/04/91	47,6	2809,6	392,0	65,2	234,1	28,0	2,1	8,36	111,32	13,31	111,5 : 13,3 : 1
	16/04/91	70,1	5452,5	487,2	85,0	454,4	34,8	2,7	10,45	165,71	12,69	165,7 : 12,7 : 1
	30/04/91	66,9	6439,0	709,0	106,5	536,6	50,6	3,4	10,60	159,19	14,74	156,2 : 14,7 : 1
	14/04/91	54,1	2294,4	350,8	69,2	191,2	25,1	2,2	7,63	85,65	11,23	85,7 : 11,2 : 1
	23/05/91	59,3	3556,8	540,8	75,6	296,4	38,6	2,4	7,67	121,54	15,84	121,5 : 15,8 : 1
	04/06/91	79,1	4242,5	630,0	92,0	353,5	45,0	3,0	7,86	119,13	15,16	119,1 : 15,2 : 1
	12/06/91	80,1	4116,0	578,0	92,0	343,0	41,3	3,0	8,31	115,58	13,91	115,6 : 13,9 : 1
	26/06/91	41,6	3175,2	459,6	62,0	264,6	32,8	2,0	8,06	132,30	16,41	132,3 : 16,4 : 1
	15/07/91	35,8	2116,8	313,2	44,0	176,4	22,4	1,4	7,89	124,28	15,76	124,3 : 15,8 : 1
Andenne	14/09/90	39,0	2685,7	329,4	45,1	223,8	23,5	1,5	9,51	153,84	16,17	153,3 : 16,1 : 1
	10/10/90	117,7	4729,6	671,2	177,6	394,1	47,9	5,7	8,23	68,80	8,37	68,8 : 8,4 : 1
	04/04/91	48,4	3705,2	334,0	80,4	308,8	23,9	2,6	12,94	119,05	9,2	119,2 : 9,2 : 1
	17/04/91	71,4	4632,0	633,5	86,5	386,0	45,3	2,8	8,53	138,34	16,22	138,3 : 16,2 : 1
	03/05/91	54,6	3711,5	536,0	100,5	309,3	38,3	3,2	8,08	95,40	11,81	95,4 : 11,8 : 1
	13/05/91	41,4	3174,4	440,4	74,4	264,5	31,5	2,4	8,41	110,22	13,11	110,2 : 13,1 : 1
	22/05/91	46,9	3178,0	462,4	78,0	264,8	33,0	2,5	8,02	105,25	13,13	105,3 : 13,1 : 1
	05/06/91	77,9	4139,5	622,5	92,0	345,0	44,5	3,0	7,76	116,24	14,98	116,2 : 15,0 : 1
	13/06/91	81,7	3788,5	582,5	93,0	315,7	41,6	3,0	7,59	105,24	13,87	105,2 : 13,9 : 1
	24/06/91	54,3	2624,0	380,4	57,6	218,7	27,2	1,9	8,05	117,69	14,62	117,7 : 14,6 : 1
	16/07/91	41,9	2971,6	449,2	78,0	247,6	32,1	2,5	7,72	98,42	12,75	98,4 : 12,8 : 1

* Tailfer

Tableau A4. Rapports C:chl_a du phytoplancton de la Meuse et estimation du C détritique via la biomasse le rapport C:chl_a pour les stations de La Plante et d'Andenne.

Station	Date	chl _a (µg/l)	C/chl _a	C algal (µg/l)	C détritique (µg/l)
La Plante	13/ 09/90 *	64,06	67,8	2242,1	2099,5
	19/10/90 *	135,21	49,5	4732,4	1961,6
	03/ 04/91	47,58	59,7	1165,3	1644,3
	16/ 04/91	70,10	77,8	2453,5	2999,0
	30/ 04/91	66,88	96,3	2340,8	4098,2
	14/ 04/91	54,12	42,4	1894,2	400,2
	23/ 05/91	59,29	60,0	2075,2	1481,6
	04/ 06/91	79,13	53,6	2769,6	1472,9
	12/ 06/91	80,14	51,4	2804,9	1311,1
	26/ 06/91	41,63	76,3	1457,1	1718,1
	15/ 07/91	35,77	59,2	1252,0	864,8
Andenne	14/ 09/90	38,95	69,0	1363,3	1322,4
	10/10/90	117,69	40,2	4119,2	610,4
	04/ 04/91	48,44	76,5	1695,4	2009,8
	17/ 04/91	71,35	64,9	2497,3	2134,7
	03/ 05/91	54,58	68,1	1770,3	1941,2
	13/ 05/91	41,44	76,6	1450,4	1724,0
	22/ 05/91	46,91	67,8	1641,9	1536,1
	05/ 06/91	77,93	53,1	2727,6	1411,9
	13/ 06/91	81,74	46,4	2806,9	981,6
	24/ 06/91	54,34	48,3	1901,9	722,1
	16/ 07/91	41,85	71,0	1464,8	1506,8

* Tailfer

Tableau A5. Résultats des mesures de l'activité photosynthétique à saturation et de l'activité respiratoire du phytoplancton de la Meuse en relation avec la température et la chl_a pour les stations de La Plante et d'Andenne.

Station	Date	T (°C)	chl _a (µg/l)	P _{max} (mg C/mg chl _a /h)	Act. Resp. (mg C/mg chl _a /h)
La Plante	13/ 09/90*	16,70	64,1	3,70	0,39
	19/10/90*	13,30	135,2	2,70	0,08
	03/ 04/91	10,10	47,6	4,81	0,22
	16/ 04/91	13,50	70,1	2,47	0,16
	30/ 04/91	12,60	66,9	2,58	0,24
	14/ 05/91	14,90	54,1	2,18	0,25
	23/ 05/91	15,90	59,3	2,92	0,29
	04/ 06/91	18,20	79,1	4,87	0,35
	12/ 06/91	17,50	80,1	5,59	0,27
	26/ 06/91	18,50	41,6	5,98	0,62
	15/ 07/91	22,50	35,8	7,50	0,45
Andenne	14/ 09/90	18,80	39,0	5,33	0,23
	10/10/90	14,00	117,7	1,74	0,09
	04/ 04/91	10,10	48,4	4,74	0,30
	17/ 04/91	12,70	71,4	4,22	0,22
	03/ 05/91	11,60	54,6	2,42	0,15
	13/ 05/91	14,10	41,4	3,57	0,23
	22/ 05/91	15,50	46,9	5,15	0,26
	05/ 06/91	17,50	77,9	2,96	0,24
	13/ 06/91	16,10	81,7	3,21	0,20
	24/ 06/91	17,50	54,3	3,47	0,18
	16/ 07/91	21,90	41,9	5,50	0,19

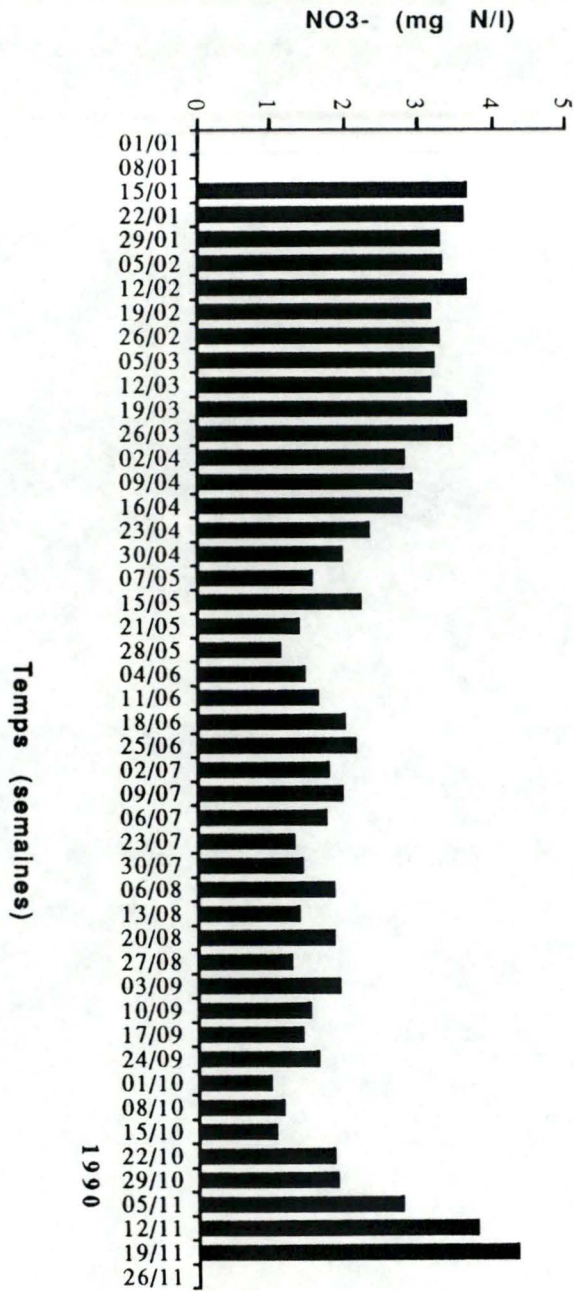


Fig.A1. Evolution saisonnière des nitrates de la Meuse à Namêche durant l'année 1990 (AWW).

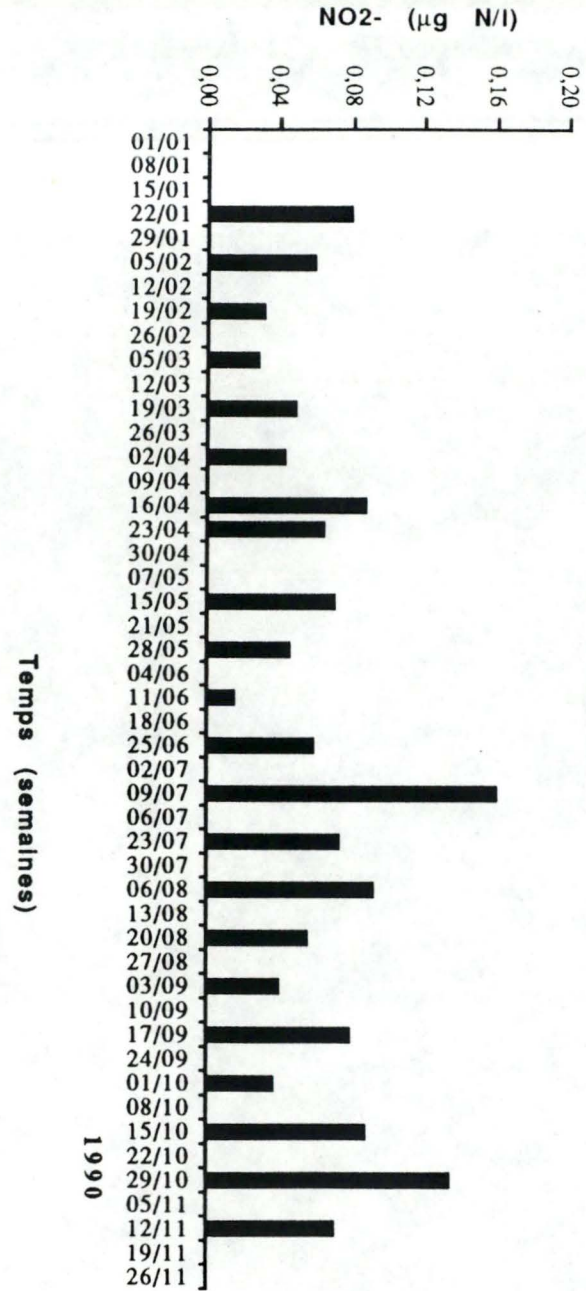


Fig.A2. Evolution saisonnière des nitrites de la Meuse à Namêche durant l'année 1990 (AWW).

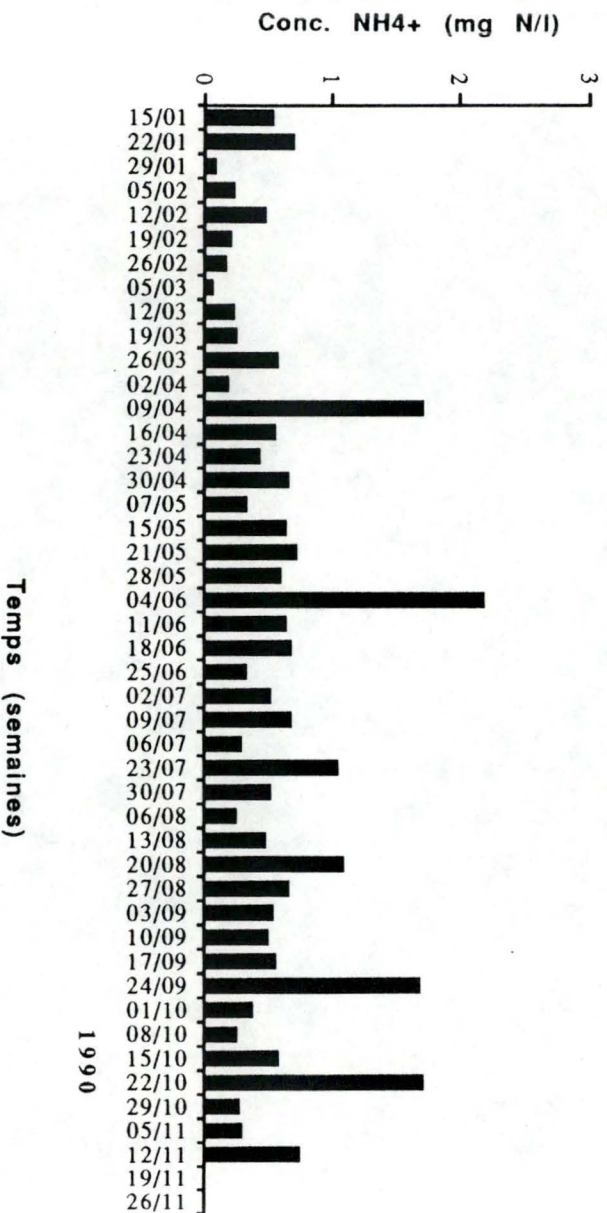


Fig.A3. Evolution saisonnière de l'ammoniacal de la Meuse à Namêche durant l'année 1990 (AWW).

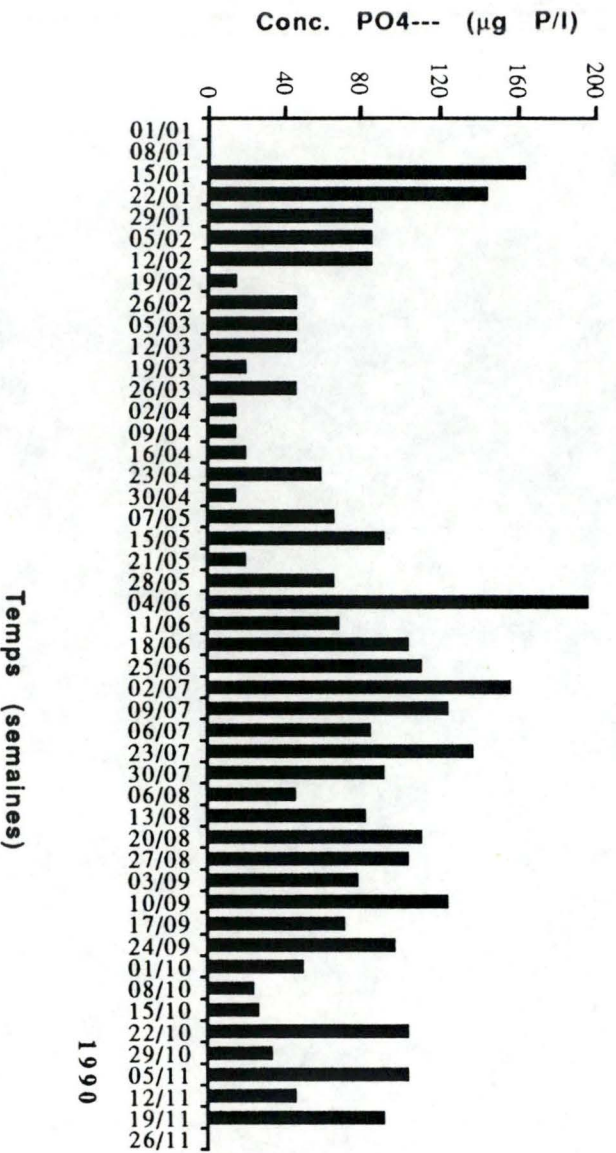


Fig.A4. Evolution saisonnière du phosphore dissous de la Meuse à Namêche durant l'année 1990 (AWW).

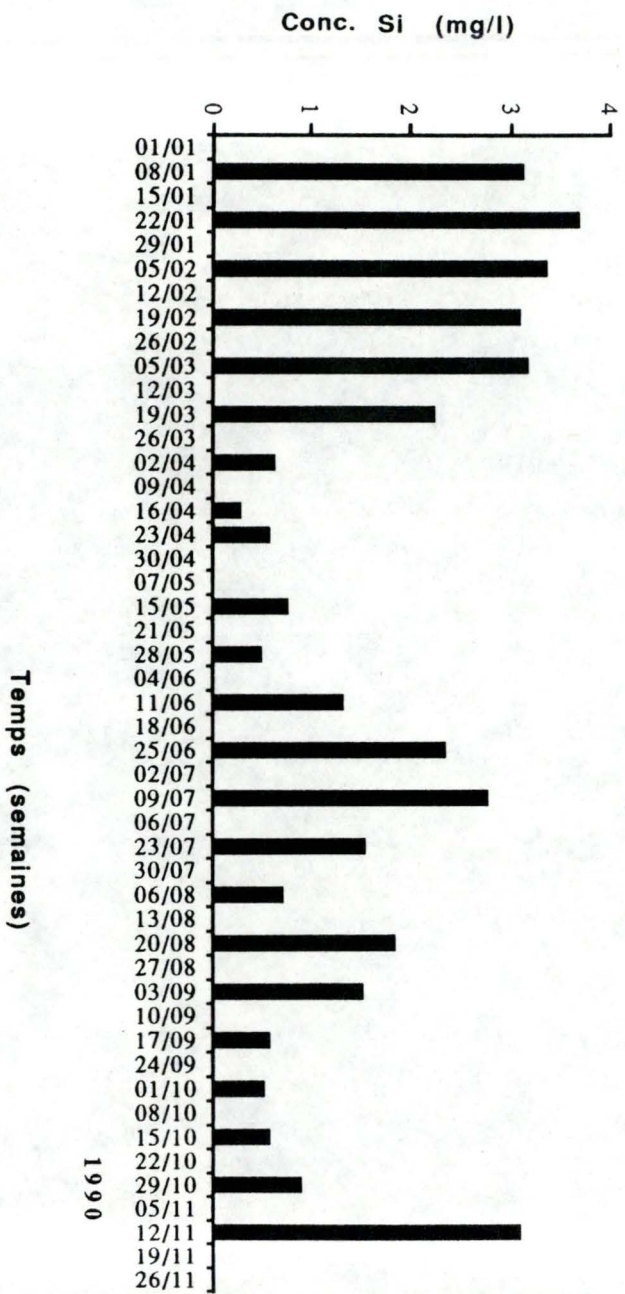


Fig.A5. Evolution saisonnière de la silice à Namêche durant l'année 1990 (AWW).