VARIATIONS JOURNALIERES DE LA PRODUCTION DU PHYTOPLANKTON EN RIVIERE : MODELISATION D'UN BIEF DU LOT

par J. CAPBLANCO¹, A. DAUTA¹, B. CAUSSADE² et H. DÉCAMPS³

Un modèle numérique a été développé pour simuler l'évolution de la biomasse de phytoplancton dans une rivière. Ce modèle est testé sur des valeurs mesurées à l'amont et à l'aval d'un bief de la rivière Lot. L'analyse du comportement de ce modèle (sensibilité aux paramètres) et des résultats d'expériences montrent que le développement du phytoplancton est contrôlé 1) par les variations du rapport P/R liées à l'éclairement et à l'état nutritif des algues, 2) par les quantités de $PO_4\text{-P}$ disponibles et du phosphore préalablement stocké par les algues. Ces résultats révèlent également la nécessité d'inclure dans le modèle une représentation plus fine du rôle des bactéries dans les cycles du phosphore et de l'azote.

Daily variations in phytoplankton production in a river : a model for a reach of the River Lot.

A numerical model has been developed to simulate the changes in phytoplankton biomass in a river. This model was tested on actual estimates obtained down a reach of the River Lot. The analysis of the behaviour of the model (sensitivity to parameters) and the actual results show that the development of phytoplankton is controlled 1) by variations in the ratio P/R which is connected with illumination and the nutritive state of the algae, 2) by the quantities of available $PO_4\text{-P}$ and the phosphorus previously stored by the algae. These results clearly show the need to include in the model an acute representation of the role of bacteria in the phosphorus and nitrogen cycles.

1. — INTRODUCTION

L'eutrophisation des eaux courantes présente des aspects fondamentalement différents de celle des lacs. D'une part, l'écoulement permanent de l'eau au travers du système ne permettant pas, comme dans les lacs, l'accumulation et le recyclage des éléments nutritifs sur place, l'eutrophisation se manifeste davantage comme une réponse transitoire à l'apport de substances fertilisantes que comme un processus évoluant dans le temps. D'autre part, les effets de la fertilisation des eaux varient avec les conditions environnantes de l'amont vers l'aval des réseaux hydrographiques. Ainsi :

1. Laboratoire d'Hydrobiologie, ERA 702 du CNRS, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex F.

2. Institut de Mécanique des Fluides, LA CNRS, Laboratoire de Banlève, avenue du Professeur-Camille-Soula, 31071 Toulouse Cedex F.

3. CNRS, Centre d'Ecologie des Ressources Renouvelables, 29, rue Jeanne-Marvig, 31055 Toulouse Cedex F.

et *al.* 1978) et, pour cette raison, pouvait servir de base à une tentative de modélisation.

Un modèle simulant le développement du phytoplancton en rivière peut se résumer par un schéma de fonctionnement simplifié (*fig. 1*) dans lequel les éléments nutritifs (C, N, P) sont tour à tour en solution, inclus dans la biomasse d'algues, inclus dans la fraction détritique, le zooplancton étant absent ou peu développé dans une rivière telle que le Lot. Les transferts entre ces compartiments sont régis par les processus métaboliques (assimilation, excrétion et mortalité, minéralisation bactérienne) eux-mêmes contrôlés par des facteurs abiotiques (température, lumière) et biotiques (composition du phytoplancton, biomasses, état nutritionnel des algues). Les apports exogènes sont également pris en compte, soit sous forme de matières organiques dégradables, soit sous forme minérale.

Nous avons tenté de mettre au point un tel modèle en nous basant sur des campagnes de mesures réalisées à l'amont et à l'aval d'un bief de la rivière Lot. La présente étude vise :

- (1) à décrire l'évolution de la biomasse d'algues du plancton en même temps que celle des variables liées au métabolisme de ces algues,
- (2) à élaborer un modèle susceptible de rendre compte de cette évolution,
- (3) à résoudre numériquement le système d'équations de ce modèle et à tester son comportement (calibration et étude de la sensibilité aux paramètres).

2. — METHODES

Un secteur situé sur le cours moyen du Lot a été choisi à cause de la présence à ce niveau d'un phytoplancton abondant en été, d'apports nutritifs par rejets urbains quelques kilomètres en amont, d'une configuration ralentissant l'écoulement, ce qui, *a priori*, constitue une condition favorable à l'augmentation de la biomasse des algues entre l'amont et l'aval.

Cinq campagnes de mesures, numérotées de I à V, ont été réalisées entre juin et septembre, pour des débits variant de $15 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à $150 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

Les variables mesurées se réfèrent au modèle décrit précédemment.

(1) HYDRODYNAMIQUE

Le débit amont a été déterminé par enregistrements continus de la vitesse à l'entrée du bief au moyen d'un moulinet à génératrice A OTT C60, ainsi que par une courbe d'étalonnage débit-vitesse établie à partir d'une vingtaine de jaugeages. Un limnigraphe, calé sur les repères NGF, a permis d'enregistrer simultanément les variations du niveau de l'eau consécutives au fonctionnement de l'usine hydroélectrique située en aval du bief. Enfin, les renseignements fournis pour cette usine ont permis d'évaluer les débits à la sortie.

Ces données, complétées par un relevé morphométrique du bief, ont été utilisées pour caler le modèle hydrologique.

(2) LUMIÈRE ET TEMPÉRATURE

Le rayonnement solaire incident a été enregistré à partir d'un solarigraphe Kipp & Zonen. La fraction d'énergie utilisable pour la photosynthèse (400-700 nm) a été estimée à 46 % des radiations totales, les pertes par réflexion atteignant en moyenne 10 % (Vollenweider 1969). La pénétration de la lumière dans l'eau a été mesurée par une cellule photoélectrique immergeable équipée d'un filtre opalescent, de filtres colorés interchangeables BG 12, VG 9 et RG 630 (Schott), et reliée à un microampèremètre. Les centres optiques de ce montage atteignent à l'air, respectivement : 437, 530 et 637 nm (Capblancq 1972). Les résultats ont permis de calculer l'extinction de la lumière dans ces trois zones du spectre, étant admis que chacune représente 30 % du rayonnement visible (Vollenweider 1969). Les températures ont été mesurées à l'aide de couples thermo-électriques immergés à différentes profondeurs.

(3) VARIABLES BIOCHIMIQUES

Le gaz carbonique total, le phosphore et l'azote ont été dosés sur des échantillons d'eau prélevés à intervalles de temps réguliers (3 à 6 heures) sur trois verticales aux stations A et B. Les quantités de gaz carbonique total ont été calculées à partir des valeurs de pH et d'alcalinité. L'azote nitrique (méthode au salycilate de sodium modifiée de Rodier 1978) et le phosphore réactif soluble (méthode

FIG. 2. — Comparaison des taux de photosynthèse mesurés « in situ » avec la méthode du ¹⁴C et celle de l'oxygène.

de Stephens 1963) ont été dosés sur eau filtrée, le phosphore total sur eau brute après minéralisation acide à l'autoclave, l'oxygène dissous in situ à l'aide de sondes polarographiques (Ysi, Ponselle).

Les pigments photosynthétiques du phytoplancton ont été dosés sur extraits acétoniques d'algues préalablement concentrées par filtration sur filtres Watmann GFC. Les densités optiques de l'extrait avant et après acidification ont servi au calcul des quantités de chlorophylle *a* et de phéopigments (Lorenzen 1967). Parallèlement, des algues du phytoplancton ont été comptées au microscope inversé (Utermohl 1958) sur quelques échantillons et les nombres ainsi obtenus convertis en biomasses après détermination du biovolume moyen des espèces présentes, la densité étant supposée égale à 1.

(4) PRODUCTION PHOTOSYNTHÉTIQUE

La photosynthèse a été mesurée quotidiennement par la méthode du carbone 14. Dans ce but, des flacons transparents et opaques de 125 ml, remplis d'eau enrichie avec 2 μ Ci de $^{14}\text{CO}_3\text{NaH}$ étaient exposés à différentes profondeurs de la zone euphotique pendant 3 à 4 heures au milieu de la journée. La radioactivité des algues, recueillies par filtration d'une fraction aliquote de l'échantillon sur filtres Millipores 0,45 μm , était ensuite mesurée à l'aide d'un compteur à scintillation liquide (Beckman LS 135). Puis, l'activité des flacons opaques était soustraite de celle des flacons clairs. Parallèlement, quelques profils de photosynthèse ont été établis à partir des variations d'oxygène dissous (dosé par la méthode de Winkler) dans des flacons transparents et opaques immergés à différentes profondeurs. La comparaison des résultats obtenus avec la méthode du ^{14}C et avec celle de l' O_2 (fig. 2) indique que les taux de photosynthèse mesurés correspondent à la production brute, avec un PQ voisin de 1.

3. — EVOLUTION DES VARIABLES MESUREES

Les résultats, présentés ci-après, s'appuient sur des mesures réalisées à l'entrée du bief (station A) et à une station située 8,4 kilomètres en aval (station B), en cinq périodes distinctes.

L'ensemble de ces données est résumé dans les figures 12 à 16.

3.1. — Hydrodynamique

En l'absence d'affluents sur le secteur étudié, le régime hydraulique est entièrement contrôlé par les débits de l'amont (Douelle) et de l'aval (Luzech) eux-mêmes déterminés par le fonctionnement de deux usines hydroélectriques. Par suite, les variations du débit d'entrée $Q_{(0,t)}$ et de la cote du plan d'eau (dH/dt) résultant de cette gestion hydraulique ont été utilisés pour calculer le champ de vitesse $U_{(x,t)}$:

$$U_{(x,t)} = \frac{1}{A_{(x,t)}} [Q_{(0,t)} - \int_0^x \frac{dH}{dt} \cdot B \cdot d\xi]$$

équation déduite du système d'équations de Saint-Venant, dans laquelle A est la surface de la section d'écoulement et B la largeur, toutes deux déterminées à partir de la morphométrie du bief.

Malgré une relative simplicité, ce modèle fournit des résultats suffisamment précis (fig. 3). On peut ainsi estimer qu'entre A et B la

FIG. 3. — Evolution des variables hydrodynamiques dans le bief de Luzech au cours de la campagne V (juillet 1979). Côte NGF = enregistrements limnimétriques, débit amont = mesuré, débit aval = évalué par EDF (.) et simulé (—).

FIG. 4. — Evolution comparée de la température, de l'oxygène dissous et du pH en surface et en profondeur (campagne V, juillet 1979).

vitesse moyenne varie entre 3 et 11 cm.s^{-1} (soit un temps de séjour de l'eau variant de 0,9 à 3,2 jours) pour des débits compris entre 15 $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ et 50 $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$.

Il faut cependant noter que ce modèle monodimensionnel ne décrit qu'imparfaitement l'hydrodynamique du bief. En effet, lors des périodes de faible débit et de fort ensoleillement apparaît une stratification verticale (*fig. 4*). L'existence de gradients surface-fond traduisent alors un affaiblissement de la production de turbulence et, par suite, une atténuation des échanges comme on peut l'observer sur les profils verticaux concernant les variables biochimiques. Il est alors nécessaire d'utiliser un modèle plus complexe, tenant compte des échanges de quantité de mouvement, de chaleur et de masse à l'interface (Delclaux 1980, Caussade et *al.* 1982).

TABLEAU I. — Coefficients d'atténuation verticale des radiations lumineuses et transmission moyenne des rayonnements visibles dans le bief de Luzech au cours des cinq campagnes de mesures. Moyennes et amplitudes.

N° Campagne	ε bleu m^{-1}	ε vert m^{-1}	ε rouge m^{-1}	% $T_{400-700}$ m^{-1}
I	$2,61 \pm 0,07$	$1,36 \pm 0,04$	$1,48 \pm 0,05$	$18,5 \pm 0,6$
II	$2,74 \pm 0,05$	$1,42 \pm 0,01$	$1,21 \pm 0,07$	$20,1 \pm 1,2$
III	$1,97 \pm 0,22$	$0,90 \pm 0,07$	$1,09 \pm 0,09$	$29,2 \pm 5,4$
IV	$2,16 \pm 0,01$	$1,03 \pm 0,03$	$1,05 \pm 0,01$	$26,4 \pm 0,9$
V	$3,11 \pm 0,35$	$1,36 \pm 0,11$	$1,38 \pm 0,04$	$18,6 \pm 1,4$

3.2. — Lumière

Dans les eaux du Lot, les rayonnements visibles sont atténués de 70 à 82 % par mètre en été (Tableau I). Le coefficient d'atténuation verticale (ε) est maximal dans la zone du bleu et minimal entre 530 et 630 nm. Le rapport moyen $\varepsilon_{\text{tot}}/\varepsilon_{\text{min}}$, du coefficient d'atténuation moyen des radiations visibles au coefficient minimum, peut être estimé à 1,25 (1,21 à 1,30). Les analyses réalisées dans ce bief au cours de l'été montrent que les algues planctoniques représentent rarement plus de 24 % du poids total des matières en suspension ($\bar{x} = 11$ %) et 50 % du poids des matières organiques ($\bar{x} = 27$ %). Par suite, le phytoplancton ne contribue que pour une faible part à l'atténuation de la lumière, même lors de son développement maximal.

3.3. — Éléments nutritifs

Les eaux du Lot sont relativement bien tamponnées (TAC compris entre 1 et 1,8 mél.l^{-1}) et présentent des pH généralement compris entre 7,8 et 8,6. Les bicarbonates constituent donc l'essentiel du gaz carbonique total qui, pour les cinq campagnes de mesures, atteint des

valeurs variant de 12 à 21 mg.l⁻¹ en fonction de la nature des eaux lâchées par les réservoirs de la partie supérieure du bassin.

Les teneurs en N des nitrates varient globalement de 300 à 600 µg.l⁻¹. Seule la première campagne de mesures a permis de mettre en évidence une chute de l'azote nitrique — entre 80 et 200 µg.l⁻¹ — ainsi que la présence, en profondeur, d'azote ammoniacal associé à un déficit en oxygène et à une stratification thermique.

Les quantités de phosphore réactif soluble (0,5 à 5 µg.l⁻¹) sont généralement très faibles par rapport à celles de phosphore total (dissous + particulaire), dont les teneurs varient de 30 à 60 µg.l⁻¹ en été. La fraction immédiatement assimilable par les micro-organismes (orthophosphates) représente généralement moins de 10 % de ce phosphore total. Durant les hautes eaux, l'activité biologique est réduite et les concentrations en orthophosphates dépassent 15 µg.l⁻¹ de P.

Concernant le phosphore particulaire, il est très difficile d'identifier quelles fractions sont liées aux bactéries, aux algues, aux particules inertes minérales ou organiques. Trois séries d'expériences complémentaires nous ont conduits à préciser la cinétique et l'importance des échanges de phosphore entre ces compartiments représentés dans la figure 1.

(1) VITESSE DES ÉCHANGES ENTRE LES PHASES DISSOUTE ET PARTICULAIRE

La fixation du PO₄-P dissous par le seston a été mesurée par traceur radioactif (³²P) ajouté à des échantillons d'eau de la rivière avec des concentrations croissantes en PO₄-P. Les quantités de phosphore absorbé sont ensuite déduites de la radioactivité des particules recueillies sur un filtre après des temps d'incubation croissants. Cette radioactivité a été mesurée par compteur à scintillation liquide.

Les résultats de ces expériences sont regroupés dans la figure 5.

— Pour des concentrations initiales inférieures à 60 µg.l⁻¹ de PO₄-P, on atteint rapidement un équilibre entre la phase dissoute et la phase particulaire (fig. 5.1 et 5.3). Les courbes de la figure 5.3 montrant l'évolution du phosphore retenu par les particules (Q) en fonction du temps (t) s'ajustent parfaitement au modèle d'échange entre deux compartiments :

$$Q_t = \frac{K_1 S_0}{K_1 + K_2} [1 - e^{-(K_1 + K_2)t}]$$

avec K₁ : constante de transfert de la solution vers les particules ; K₂ : *id.* des particules vers la solution ; S₀ : concentration initiale en PO₄-P dans la solution. L'ajustement, pour des concentrations initiales comprises entre 2 et 60 µg PO₄-P.l⁻¹, conduit à évaluer K₂/K₁ à 0,13 en moyenne (0,10 à 0,15).

— Le flux net de phosphore de la solution vers le seston (U = dQ/dt)

FIG. 5. — Cinétiques d'assimilation du phosphore. 1. Evolution du ^{32}P dans la phase dissoute (S_t) et particulaire (Q_t) après un ajout initial de $30 \mu\text{g.l}^{-1}$ de $\text{PO}_4\text{-P}$. 2. Relation entre la vitesse d'assimilation et la concentration de $\text{PO}_4\text{-P}$ dans l'eau: points expérimentaux avec limites de confiance et courbe de Michaelis ajustée. 3. Courbes de fixation du $\text{PO}_4\text{-P}$ par le seston en fonction du temps d'incubation et de la concentration initiale: valeurs expérimentales (.) et courbes ajustées. 4 et 5. Incorporation du $\text{PO}_4\text{-P}$ et évolution de la biomasse de phytoplancton dans des échantillons d'eau du Lot incubés à 8 klux et à 25°C avec un cycle lumière/obscurité = 15/9 h.

décroît donc au cours du temps à mesure que la concentration de $\text{PO}_4\text{-P}$ dans la solution (S) diminue: entre U et S existe une relation de type courbe de saturation comparable à celle d'une cinétique de réaction enzymatique (fig. 5.2).

— Si on prolonge l'incubation (fig. 5.4) en présence de teneurs initiales $\geq 100 \mu\text{g.l}^{-1}$ de $\text{PO}_4\text{-P}$, on observe que le seston est capable de fixer des quantités de phosphore de l'ordre de $100 \mu\text{g.l}^{-1}$ en moins de 12 heures. Un nouvel ajout de phosphore à ces échantillons est assimilé très rapidement lorsque l'ajout précédent est épuisé (fig. 5.4), mais n'est assimilé qu'environ 10 fois moins vite lorsque l'ajout précédent n'est que partiellement assimilé (fig. 5.5).

Plusieurs conclusions peuvent être tirées de ces expériences.

— Le matériel particulaire en suspension possède une énorme capacité de stockage du phosphore. Par suite, les phosphates rejetés dans la rivière seront très rapidement fixés et éliminés de la phase dissoute.

- Le décalage observé entre les courbes de disparition du phosphore et celle de l'évolution de la biomasse d'algues traduisent bien la dissociation entre les processus d'assimilation du phosphore et la croissance du phytoplancton.
- La flore bactérienne joue probablement un rôle dominant dans ces processus d'assimilation : les courbes de la figure 5.4 montrant l'augmentation du taux d'assimilation du phosphore après un deuxième ajout ne peuvent être expliquées par le seul développement de biomasse végétale.
- L'assimilation cellulaire paraît se conformer à un système à deux compartiments Q_1 et Q_2

tel que les échanges entre la phase dissoute (S) et le compartiment Q_1 (diffusion) serait fonction du gradient transmembranaire, le transfert entre Q_1 et Q_2 (stockage) résultant d'un processus enzymatique contrôlé par le stock Q_2 .

Ce modèle, analogue à celui proposé par Cloern (1976) permettrait d'expliquer les résultats des figures 5.4 et 5.5, selon lesquelles le plancton issu d'un milieu pauvre en phosphore ($S \approx 0 \rightarrow Q_1 \approx 0$) assimile le phosphore environ 10 fois plus vite que celui provenant d'un milieu riche en phosphore ($S \approx 100 \mu\text{g.P.O}_4\text{-P.l}^{-1}$).

(2) DISPONIBILITÉ DU PHOSPHORE PARTICULAIRE POUR LA CROISSANCE DES ALGUES

TABLEAU II. — Protocole expérimental et résultats de l'analyse du phosphore associé aux matières en suspension dans le bief de Luzech.

Les particules en suspension dans le Lot comprennent un mélange de particules organiques (microorganismes et éléments détritiques) et minérales dont la nature est essentiellement siliceuse (frustules de diatomées, nodules de silice, argiles). Pour différencier les fractions de phosphore associés à ces matières en suspension, nous avons soumis le matériel particulaire à une technique de fractionnement inspirée de celle utilisée par Golterman et *al.* (1968) pour l'analyse des sédiments (Tableau II).

La fraction extraite à l'EDTA peut être interprétée comme la quantité de PO_4 adsorbée sur le matériel particulaire. La fraction extraite au Na OH correspond, dans les sédiments, à des phosphates ferriques et constitue, selon Golterman et *al.* (1968), une fraction bio-disponible. Dans notre cas, l'action de Na OH a vraisemblablement entraîné une lyse des cellules d'algues et de bactéries, libérant ainsi une partie du PO_4 des microorganismes dans le milieu.

On peut en conclure qu'une grande partie du phosphore particulaire — les deux tiers environ — est très facilement libérée sous forme d'ions PO_4 et donc susceptible de constituer une source de phosphore pour la croissance des algues. Ce résultat est confirmé par un bioessai pratiqué sur la même eau : en mesurant la biomasse produite par une algue-test (*Scenedesmus crassus*) au dépens du phosphore contenu dans des échantillons d'eau filtrée et non filtrée, (ce dernier étant chauffé à 80 °C pendant 5 minutes pour tuer les algues indigènes), on a pu estimer que 80 % du phosphore total et 72 % du phosphore particulaire sont utilisables à terme pour la croissance de l'algue-test.

(3) LE PHOSPHORE COMME ÉLÉMENT LIMITANT LA CROISSANCE DANS LES EAUX DU LOT

Des échantillons d'eau du Lot ont été mis en incubation dans une enceinte climatisée à 25 °C en flacons de 2 litres légèrement agités pour empêcher la sédimentation du seston. Une source lumineuse (tubes fluorescents Philips lumière du jour) assurait un éclairage de l'ordre de 8 000 lux, avec un cycle lumière/obscurité égal à 15 heures/9 heures.

Avec une eau naturelle (480 à 570 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de $\text{NO}_3\text{-N}$; 0,5 à 2,1 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de $\text{PO}_4\text{-P}$; 36 à 43 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de P total et 30 à 35 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de Chl. a en début d'expérience), la croissance de la biomasse de phytoplancton était très faible, de l'ordre de 8 à 10 % en 48 heures. Au contraire, l'enrichissement en $\text{PO}_4\text{-P}$ des échantillons d'eau (*fig. 6*) est suivie d'une incorporation très rapide et d'une stimulation de la croissance des algues dont la biomasse est multipliée par cinq en 48 heures. On note en même temps une consommation accrue de $\text{NO}_3\text{-N}$ dont le stock initial est épuisé en 48 heures. Inversement, l'ajout de NO_3 seul n'a aucun effet stimulant sur la croissance du phytoplancton.

FIG. 6. — Evolution comparée des teneurs en NO_3 , PO_4 et chlorophylle dans un échantillon d'eau du Lot enrichi en phosphore et incubé à 8 klux et à 25 °C avec un cycle lumière/obscurité = 15/9 h.

Les faibles teneurs en $\text{PO}_4\text{-P}$ paraissent donc constituer un facteur limitant pour le développement du phytoplancton du Lot.

Ces trois séries d'expériences conduisent aux conclusions suivantes :

(1) les échanges de $\text{PO}_4\text{-P}$ entre la phase dissoute et la phase particulaire sont très intenses dans les eaux du Lot en été, le seston fixant très rapidement les ions PO_4^{3-} ; (2) les bactéries contribuent apparemment pour une large part à ce stockage du phosphore par le seston, entrant ainsi en compétition avec le phytoplancton ; (3) la majeure partie du phosphore fixé par les microorganismes est très facilement libérée sous forme de PO_4 lors de la lyse des cellules et est alors directement réutilisable par les organismes planctoniques ; (4) néanmoins, les faibles quantités de phosphore minéral dissous présentes dans les eaux du Lot en été paraissent limiter la croissance du phytoplancton.

3.4. — Le phytoplancton : composition et biomasse

Les chlorophycées dominent dans le phytoplancton du Lot en été (fig. 7). Il s'agit essentiellement de chlorococcales de petite taille (volume $\leq 100 \mu^3$), parmi lesquelles dominent les genres *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, *Selenastrum*, *Dictyosphaerium*, *Micractinium*, ainsi que des microalgues d'un diamètre inférieur à 5 μm , mais dont la densité peut dépasser $10^5 \text{ cellules.ml}^{-1}$. L'importance relative des Dia-

Fig. 7. — Composition de la biomasse de phytoplancton (% du biovolume total) au cours des cinq campagnes de mesures.

tomées (*Fragillaria*) augmente lors des forts débits (campagne n° II) celle des *Cyanophycées* (*Pseudanabaena*) en période d'étiage prolongé (campagnes n° 1, III et IV).

La biomasse (B) de ce phytoplancton a été évaluée à partir de dosages de chlorophylle *a*. Cependant, les teneurs en chlorophylle des algues varient d'une espèce à l'autre et, au sein d'une même espèce, selon l'état physiologique des cellules et/ou selon les conditions d'éclair-

Fig. 8. — Histogramme montrant la distribution du rapport chlorophylle *a*/biomasse (—). L'histogramme établi à partir de 750 valeurs relevées dans la littérature (---) est donné à titre de comparaison. Le tableau donne les valeurs des rapports chlorophylle/biovolume et carbone/chlorophylle calculés pour chaque campagne de mesures (moyennes et limites de confiance à $P_{0,05}$).

rement lors de son développement. Le rapport poids organique/chlorophylle *a* des populations naturelles peut ainsi varier entre 20 et 200. Un étalonnage a donc été nécessaire : lors de chaque campagne de mesures, les quantités de chlorophylle *a* et les biovolumes de phytoplancton ont été déterminés simultanément sur une vingtaine d'échantillons (*fig. 8*).

3.5. — Photosynthèse, respiration et croissance

(1) L'ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE DU PHYTOPLANCTON du Lot (A) est fonction de la lumière (I), selon l'équation classique de Talling (1957) :

$$A = B \cdot P_{opt} \cdot \frac{I/I_k}{\sqrt{1 + (I/I_k)^2}} \quad (1)$$

Les profils verticaux de photosynthèse établis au cours des différentes campagnes de mesures s'ajustent parfaitement à ce modèle si on néglige l'inhibition de surface (*fig. 9*). Cette inhibition provient en effet du maintien des flacons à de fortes intensités lumineuses, alors que dans les conditions naturelles la turbulence assure un mouvement permanent des algues.

Les profils verticaux de photosynthèse résultent de l'influence de la profondeur sur l'intensité lumineuse, elle-même influençant la photosynthèse. Cette relation entre la photosynthèse et l'intensité lumineuse est définie par les deux paramètres de l'équation (1) : P_{opt} (capacité photosynthétique en lumière saturante) et I_k (intensité au seuil de saturation).

FIG. 9. — Variations du taux de photosynthèse relatif (P_x/P_{opt} en %) avec la profondeur et comparaison des valeurs de ΣA obtenues par planimétrie et calculées à l'aide de la relation (3) (cf. texte). Les profils verticaux (---) représentent l'équation (1) ajustée.

La capacité photosynthétique en lumière saturante (P_{opt}) atteint des valeurs élevées dans le Lot à cause, d'une part des conditions de température (20 à 25 °C) lors des mesures, et d'autre part de la dominance d'algues de très petite taille (biovolume < 100 μm^3). Les variations observées pour P_{opt} entre les différentes campagnes de mesures (Tableau III) sont essentiellement déterminées par la taille des algues du phytoplancton (*fig. 10*).

TABLEAU III. — Valeurs prises par les paramètres du modèle photosynthèse lumière au cours des cinq campagnes de mesures.

N° Campagne	$P_{opt}(\text{mg C.mg Chl}_a^{-1}.\text{h}^{-1})$			$I_k(\text{cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1})$		
	min.	max.	$\bar{X}$	min.	max.	$\bar{X}$
I	8,9	12,3	11,0	0,07	0,105	0,085
II	5,1	6,25	5,6	0,055	0,07	0,060
III	5,43	7,08	6,2	0,085	0,12	0,099
IV	14,5	18,8	16,6	0,075	0,11	0,098
V	8,3	9,6	9,0	0,055	0,072	0,068

L'intensité lumineuse au seuil de saturation (I_k) est elle aussi élevée (Tableau III). Dans un milieu turbulent tel qu'une rivière, les algues sont constamment brassées dans la zone euphotique et, par suite, fréquemment soumises aux fortes intensités de surface. Cette adaptation à la lumière, associée à une intense activité photosynthétique, explique sans doute les valeurs atteintes par I_k .

FIG. 10. — Relations entre la capacité photosynthétique du phytoplancton en lumière saturante (P_{opt}) et le volume moyen des algues.

(2) LA PRODUCTION PHOTOSYNTHÉTIQUE INSTANTANÉE par unité de surface de plan d'eau (ΣA) a été calculée en intégrant les profils verticaux

de photosynthèse. La solution numérique de cette intégration (Talling 1957, Vollenweider 1965, 1971) est donnée par :

$$\Sigma A = \frac{B P_{opt}}{\varepsilon} \cdot f(I_o') \quad (2)$$

dont une solution est :

$$\Sigma A = \frac{B P_{opt}}{\varepsilon} \cdot \text{Log} (2 I_o' / I_k) \quad (3)$$

Si on admet que cette relation s'applique à chaque instant de la journée c'est-à-dire que P_{opt} et I_k restent constants, ΣA est proportionnel au terme $(\text{Log } I_o' - \text{Log } 0,5 I_k)$: ce terme correspond au rayonnement effectivement disponible pour la photosynthèse. On peut alors utiliser l'équation (3) pour calculer la production journalière :

$$\Sigma \Sigma A = \int \Sigma A = \frac{B \cdot P_{opt}}{\varepsilon} \cdot \text{Log} (2 \bar{I}_o / I_k) \cdot \Delta t \cdot 0,9 \quad (4)$$

(avec $\bar{I}_o$: intensité journalière moyenne du rayonnement lumineux immédiatement sous la surface ; Δt : durée du jour en heures ; 0,9 : facteur empirique dû au fait que P_{opt} n'est atteint que lorsque I_o' dépasse un certain seuil).

(3) POUR ÉVALUER LES TAUX DE CROISSANCE DE LA BIOMASSE D'ALGUES à partir des taux de production photosynthétique calculés ci-dessus, il faut donc connaître (a) le contenu cellulaire en carbone et ses variations, (b) les pertes en carbone par respiration et excrétion.

(a) Nous avons estimé l'équivalent en carbone du phytoplancton à partir des dosages de chlorophylle *a* et du biovolume des algues (fig 8). En admettant que P_{opt} ($\text{mg C} \cdot \text{mg chl a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) représente, aux pertes par respiration près, l'accroissement horaire du stock de carbone du phytoplancton, on peut calculer un taux de croissance potentiel du phytoplancton en lumière saturante :

$$\mu_{opt} \text{ en h}^{-1} = \text{Log} \left(1 + \frac{P_{opt}}{C/\text{Chl a}} \right)$$

Les valeurs ainsi calculées (Tableau IV) s'apparentent aux taux de croissance maximum observés en culture monospécifique de Chlorophycées entre 20 et 25 °C. Elles excèdent largement les taux d'accroissement observés sur des échantillons d'eau naturelle maintenus à une intensité lumineuse optimale (§ 3.3), ce qui indique une limitation probable de la croissance par un facteur nutritif et/ou des pertes importantes par respiration.

(b) La contribution des microorganismes hétérotrophes à la respiration est élevée dans les eaux du Lot : c'est ce qu'indiquent les taux de consommation d'O₂ mesurés et l'absence de relation entre ces taux

TABLEAU IV. — Taux de croissance spécifique du phytoplancton à saturation par la lumière déduits des valeurs P_{opt} et du rapport carbone cellulaire/chlorophylle a .

N° Campagne	T °C	P_{opt} mg C.mg Chl $_a$ ⁻¹ .h ⁻¹	C/Chl $_a$	μ_{opt} h ⁻¹
I	25	11	50	0,2
II	17	5,6	48,3	0,11
III	22	6,2	34	0,17
IV	23	16,6	57	0,25
V	23	9,0	31,2	0,25

Fig. 11. — Relations entre le taux horaire de consommation d'oxygène et la biomasse de phytoplancton.

et la biomasse de phytoplancton (fig. 11). Si on admet, en s'appuyant sur les données bibliographiques, qu'un rapport moyen $r = R/P_{opt}$ (taux de respiration spécifique/capacité photosynthétique en lumière saturante) égal à 0,1 s'applique au phytoplancton du lot en été, on arrive aux conclusions suivantes :

- le taux de respiration spécifique du phytoplancton, avec des valeurs comprises entre 1,5 et 4,4 mg O₂ . mg chl a⁻¹ . h⁻¹, correspond aux valeurs les plus élevées connues pour le phytoplancton lacustre,
- la contribution des algues à la consommation d'oxygène varie, selon les campagnes de mesures, entre 25 % et 94 %.

(4) IMPORTANCE DE LA RESPIRATION EN TANT QUE FACTEUR DE CONTRÔLE DE LA CROISSANCE DU PHYTOPLANCTON

En nous inspirant du raisonnement fait par Talling (1971), nous avons tenté de définir un taux de respiration critique pour lequel, les pertes par respiration compensant les gains par photosynthèse, la production nette devient nulle.

Si Z_m est la profondeur moyenne du tronçon de rivière, la respiration journalière dans la colonne d'eau est :

$$\Sigma \Sigma R = B \cdot P_{opt} \cdot r \cdot Z_m \cdot 24$$

Par ailleurs, en désignant par E le terme $[Ln(2 \bar{I}_0/I_k) \cdot 0,9 \Delta t]$ de l'équation (4), on obtient

$$\Sigma \Sigma A = \frac{1}{\varepsilon} \cdot B \cdot P_{opt} \cdot E$$

Par suite :

$$\Sigma \Sigma R / \Sigma \Sigma A = \frac{1}{E} \cdot r \cdot Z_m \cdot 24 \cdot \varepsilon$$

Par définition, la profondeur de la zone euphotique est $Z_{eu} = 4,6/\varepsilon$. Lorsque $\Sigma \Sigma R = \Sigma \Sigma A$ on a donc :

$$E = r (110,4 Z_m / Z_{eu})$$

Pour une profondeur Z_m donnée, à chaque valeur de E et de Z_{eu} , correspond donc un taux de respiration critique $r_c = R/P_{opt}$ pour lequel la production nette journalière s'annule. Les valeurs de r_c suivantes ont ainsi été estimées pour les différentes campagnes de mesures.

	I	II	III	IV	V
min	0,14	0,14	0,12	0,15	0,14
max	0,15	0,15	0,13	0,17	0,16

Ces valeurs sont voisines du rapport $R/P_{opt} = 0,1$ mentionné précédemment. Quelques données bibliographiques montrent que ce rapport peut varier de 0,02 à 0,11 (Talling 1957), de 0,07 à 0,50 (Bindloss 1974), de 0,05 à 0,5 (Humphrey 1975), de 0,03 à 0,18 (Jewson 1976). La comparaison de ces plages de variation aux valeurs estimées pour r_c montrent clairement l'importance de la respiration en tant que facteur de contrôle du développement du phytoplancton dans le secteur de rivière étudié.

4. — MODELISATION

Le modèle élaboré pour prendre en compte simultanément l'ensemble des variables intervenant sur l'évolution de la biomasse de phytoplancton repose sur des bilans amont-aval. Un sous-modèle hydrodynamique sert de support à un sous-modèle écologique. Pour le sous-

modèle hydrodynamique, le système simplifié des équations de Saint-Venant (voir § 1) permet de déterminer le champ de vitesse $U(x, t)$ le long du tronçon de rivière. En négligeant la dispersion longitudinale, l'évolution des concentrations C_a des divers constituants impliqués dans le sous-modèle écologique peut être décrite par :

$$\frac{dC_a}{dt} + U \frac{dC_a}{dx} = \tau_a$$

(τ_a : taux de variation — sources et puits — des biomasses et des concentrations en éléments nutritifs).

Les variables d'état (C_a) considérées sont :

Chl a : biomasse de phytoplancton en mg.m^{-3} de chlorophylle a

N_s et P_s : concentration en azote et en phosphore minéral dissous (mg.m^{-3})

N_{or} et P_{or} : concentration en azote organique et en phosphore total (mg.m^{-3})

CC, NC et PC : quantités de carbone, d'azote et de phosphore du phytoplancton (mg.m^{-3})

Par ailleurs :

V_c , V_N et V_P sont les vitesses d'assimilation du carbone, de l'azote et du phosphore par le phytoplancton ($\text{mg.mg Chl}^{-1}.\text{t}^{-1}$)

Q_c , Q_N et Q_P sont les teneurs des algues en carbone, en azote et en phosphore (mg.mg Chl^{-1})

Les équations du sous-modèle écologique s'écrivent :

$$\tau_{\text{Chl } a} = (\mu - M) \cdot \text{Chl } a$$

$$\tau_{\text{CC}} = V_c \cdot \text{Chl } a - M \cdot \text{CC}$$

$$\tau_{\text{NC}} = V_N \cdot \text{Chl } a - M \cdot \text{NC}$$

$$\tau_{\text{PC}} = V_P \cdot \text{Chl } a - M \cdot \text{PC}$$

$$\tau_{N_s} = -V_N \cdot \text{Chl } a + d_N \cdot N_{or}$$

$$\tau_{P_s} = -V_P \cdot \text{Chl } a + d_P \cdot P_{or}$$

$$\tau_{N_{or}} = -d_N \cdot N_{or} + M \cdot \text{NC}$$

$$\tau_{P_{or}} = -d_P \cdot P_{or} + M \cdot \text{PC}$$

avec :

$$\mu = \mu_{\max} \cdot f(T^\circ) \cdot \left(1 - \frac{Q_{Co} \cdot \text{Chl} a}{\text{CC}}\right) \cdot \left(1 - \frac{Q_{No} \cdot \text{Chl} a}{\text{NC}}\right) \cdot \left(1 - \frac{Q_{Po} \cdot \text{Chl} a}{\text{PC}}\right)$$

$$V_c = P_{opt} \cdot \frac{1}{\varepsilon \cdot Z} \cdot f(I'_o) \cdot \frac{Q_{Cm} - \text{CC}/\text{Chl} a}{Q_{Cm} - Q_{Co}} - r \cdot P_{opt}$$

$$V_N = V_{N \max} \cdot \frac{N_s}{N_s + K_N} \cdot \frac{Q_{Nm} - \text{NC}/\text{Chl} a}{Q_{Nm} - Q_{No}}$$

$$V_P = V_{P \max} \cdot \frac{P_s}{P_s + K_P} \cdot \frac{Q_{Pm} - PC/Chla}{Q_{Pm} - Q_{Po}}$$

En accord avec les observations faites sur l'assimilation du phosphore (§ 3.3), les taux d'assimilation des éléments nutritifs V_O , V_N et V_P ont été décrits indépendamment des taux de croissance de la biomasse μ . Le couplage entre ces deux processus est assuré par un effet en retour dans lequel interviennent les teneurs des cellules (ou quota internes) en éléments nutritifs Q_a . Les valeurs de Q_a peuvent varier entre un minimum (Q_{a0}) correspondant à des cellules carencées et un maximum (Q_{am}) correspondant à une consommation de luxe dont les valeurs sont déduites des mesures faites sur des cultures d'algues.

La mortalité naturelle des algues est déduite de l'évolution moyenne dans le temps du rapport Phéophytine/chlorophylle. La dégradation des matières carbonées n'est pas prise en compte car elle influe peu sur l'évolution du carbone minéral dissous, lequel est toujours en excès par rapport aux besoins de la photosynthèse. Enfin, la dégradation des matières azotées et la reminéralisation du phosphore organique sont assimilées à des cinétiques du premier ordre.

Les paramètres du modèle, l'origine des valeurs et les symboles utilisés sont donnés dans le tableau V.

Les figures 12 à 16 reproduisent l'évolution des variables mesurées à l'amont et à l'aval du bief ainsi que les résultats des simulations. Les courbes simulées à l'aval ont été obtenues en affectant différentes valeurs aux paramètres respiration (r), taux de minéralisation de l'azote (d_N) et du phosphore (d_P) ainsi qu'aux réserves initiales des algues en azote (Q_N) et en phosphore (Q_P). Le modèle simule également l'évolution de Q_N et de Q_P à partir de ces valeurs initiales.

Les tendances ainsi obtenues reconstituent, globalement, l'évolution de la biomasse de phytoplancton et celle des concentrations en NO_3-N et en PO_4-P observées à l'aval du bief. Il existe cependant de nombreuses divergences entre les courbes simulées et les valeurs mesurées. Ces différences s'expliquent sans doute par les simplifications introduites dans le sous-modèle hydrodynamique (écoulement supposé homogène selon la hauteur et la largeur) et dans le sous-modèle écologique (non prise en compte de la sédimentation, des échanges avec le fond et de la compétition algues-bactéries vis-à-vis du phosphore). Elles s'expliquent aussi par l'utilisation de la chlorophylle comme critère d'évaluation de la biomasse, le rapport chlorophylle/poids organique variant avec les conditions de milieu (cf. § 3.4).

Symboles	Définition	Unités et valeurs	Origine
ε	: coefficient d'extinction de la lumière	m^{-1} (cf. Tableau I)	mesuré
I_k	: intensité seuil de saturation par la lumière	$cal.cm^{-2}.min^{-1}$ (cf. Tableau III)	mesuré
μ_{max}	: taux de croissance optimal du phytoplancton	$(24\ h)^{-1}$	calculé d'après Tableau IV pour $P/R = 25$
M	: taux de mortalité	$0,05/24\ h$	estimé d'après rapport phé- ophytine/chlorophylle
K_N	: constante de Michaelis pour l'assimilation de NO_3	$28\ mg\ N.m^{-3}$	{ mesurés sur des cultures d'algues
K_P	: constante de Michaelis pour l'assimilation de PO_4	$15\ mg\ P.m^{-3}$	
V_{Nmax}	: vitesse maximale d'assimilation du NO_3	$30\ mg\ N.mg\ Chl_a^{-1}.(24\ h)^{-1}$	
V_{Pmax}	: vitesse maximale d'assimilation du PO_4	$19\ mg\ P.mg\ Chl_a^{-1}.(24\ h)^{-1}$	
P_{ont}	: taux de photosynthèse en lumière saturante	$mg\ C.mg\ Chl_a^{-1}.h^{-1}$ (cf. Tableau III)	mesuré
r	: taux de respiration des algues	$\% P_{ont}$	calibration
Q_{Nm}	: teneur maximale en N des algues	$8\ } mg\ N.mg\ Chl_a^{-1}$	{ mesurés sur des cultures d'algues
Q_{No}	: teneur minimale en N des algues	$2,5\ }$	
Q_{Pm}	: teneur maximale en P des algues	$4\ } mg\ P.mg\ Chl_a^{-1}$	
Q_{Po}	: teneur minimale en P des algues	$0,4\ }$	
Q_{Cm}	: teneur maximale en C des algues	$120\ }$	{ calibration
Q_{Co}	: teneur minimale en C des algues	$25\ } mg\ C.mg\ Chl_a^{-1}$	
d_N	: taux de minéralisation de l'azote organique	$0,03/24\ h$	calibration
d_P	: taux de transformation du phosphore total en PO_4-P	$0,1\ /24\ h$	calibration

TABEAU V. — Paramètres utilisés dans le modèle.

FIG. 12. — Campagne de mesures n° I. En haut : courbes d'évolution de l'éclairement (rayonnement visible en surface) et des variables hydrodynamiques (débit, hauteur), chimiques (nitrates et phosphates) et biologiques (chlorophylle) à l'amont du bief. Les figures du bas représentent les valeurs mesurées à l'aval (.) et les courbes de simulation obtenues avec différentes valeurs de r (0,1; 0,15; 0,2), de la composition initiale du phytoplancton ($Q_0:Q_N:Q_P = 45:8:1$; $45:8:4$; $45:2,5:0,4$) et du taux de reminéralisation (d_N et $d_P = 0$; $d_N = 0,03$ et $d_P = 0,1$; $d_N = 0,06$ et $d_P = 0,2$).

FIG. 13. — Campagne de mesures n° II. Légende : voir fig. 12.

FIG. 14. — Campagne de mesures n° III. Légende : voir fig. 12.

FIG. 15. — Campagne de mesures n° IV. Légende : voir fig. 12.

FIG. 16. — Campagne de mesures n° V. Légende : voir fig. 12.

En dépit de ces divergences, que nous n'avons pas tenté de réduire par l'introduction ou le calage arbitraire de paramètres, les résultats de ces simulations permettent de dégager les points suivants :

1. Les pertes par respiration apparaissent comme le facteur essentiel de contrôle du développement du phytoplancton dans ce bief du Lot. Cet effet de la respiration résulte de la profondeur relativement élevée associée à une faible transparence de l'eau ($Z_m/Z_{eu} \neq 2$) et aux fortes valeurs du paramètre I_k . Selon les valeurs attribuées au paramètre r (10 %, 15 % et 20 % de P_{opt}), les courbes simulées indiquent une croissance plus ou moins importante qui entraîne une baisse plus ou moins prononcée des concentrations de nitrates et du contenu des algues en phosphore (Q_P).

2. L'influence de l'état nutritionnel des algues à l'entrée du bief apparaît dans les courbes de simulations obtenues en supposant que la composition initiale du phytoplancton a) est égale à la composition moyenne du matériel végétal ($C/N/P = 45/8/1$), b) résulte d'une consommation de luxe du phosphore dans le cours amont ($C/N/P = 45/8/4$), c) correspond à un état de carence ($C/N/P = 45/2,5/0,4$).

Ces trois situations déterminent des réponses d'autant plus différentes que les quantités de $PO_4\text{-P}$ disponibles dans le milieu sont faibles. Dans ces conditions, le développement du phytoplancton dépend davantage des quantités de phosphore stocké par les algues dans les zones d'amont que des concentrations en phosphore réactif soluble dans l'eau. Sur ce plan le comportement du modèle est conforme aux résultats expérimentaux représentés dans la figure 6.

3. La sensibilité du modèle au taux de minéralisation de l'azote organique (d_N) et au taux de libération du PO_4 à partir du P total (d_P) a été testée en considérant successivement d_N et $d_P = 0$, $d_N = 0,03$ et $d_P = 0,1$, $d_N = 0,06$ et $d_P = 0,2$. L'évolution simulée des concentrations de nitrates et de phosphates est évidemment influencée par ces taux, la variation du PO_4 disponible agissant par le biais de Q_P sur l'évolution de la biomasse. Cependant, les concentrations de $PO_4\text{-P}$ simulées restent, en général, inférieures aux valeurs mesurées. Ce résultat souligne la nécessité d'une représentation plus fine des échanges de phosphore entre l'eau, les matières en suspension et les sédiments déposés, définissant en particulier le rôle respectif des algues et des bactéries dans les cinétiques d'assimilation et de relargage du PO_4 .

5. — DISCUSSION

Les bilans amont-aval établis sur le bief de Luzech au cours de cinq séries de mesures représentant un total de 35 jours d'observation révèlent que, quel que soit le débit, la croissance du phytoplancton dans ce secteur de la rivière Lot est peu importante. Ce résultat est en contradiction apparente avec les fortes valeurs de production photosynthétique mesurées sur ce bief en été (Capblancq et Dauta 1978, Decamps et *al.* 1982).

Un modèle de simulation numérique a été élaboré pour analyser simultanément le rôle des facteurs susceptibles d'expliquer cette évolution. La structure de ce modèle est inspirée des formulations établies par Lehman et *al.* 1975 ; la plupart des paramètres ont été mesurés soit sur le terrain, soit sur des cultures d'algues (Guerri et *al.* 1981, Brunel et *al.* 1982, Dauta et *al.* 1982, Dauta, sous presse). Malgré les imprécisions qui subsistent dans la représentation fine des mécanismes simulés, ce modèle reproduit assez bien les tendances expérimentales.

Le développement du phytoplancton dans ce secteur de rivière est essentiellement limité par les conditions moyennes d'éclairement qui résultent de la profondeur relativement élevée et d'une turbidité permanente. L'application d'un simple modèle d'interaction entre la lumière incidente, son atténuation dans l'eau, la photosynthèse et la respiration indique une production nette nulle pour un rapport R/P_{opt} compris entre 0,12 et 0,17.

Les mesures pratiquées sur les milieux naturels ne donnent malheureusement qu'une estimation très grossière de la respiration du phytoplancton. Un travail antérieur (Capblancq et Décamps 1978) avait permis de montrer que, dans la rivière Lot, la respiration des algues planctoniques représente sans doute moins de 50 % de l'oxygène consommé. La contribution du métabolisme bactérien à la demande en oxygène, que confirme l'absence de relation entre biomasse d'algues et activité respiratoire, est apparemment très variable et difficile à évaluer. Les mesures réalisées sur des communautés naturelles et sur des cultures d'algues (Ryther et Guillard 1962, Kowalczewski et Lack 1971, Bindloss 1974, Ganf 1974, Humphrey 1975, Jewson 1976, Jones 1977) indiquent des taux de respiration à 20 °C le plus souvent compris entre 0,6 et 1,5 mg O_2 .mg $Chl_a^{-1}.h^{-1}$. La calibration du modèle suggère que les taux de respiration du phytoplancton dépassent certainement ces valeurs dans le secteur de rivière étudié. On peut attribuer cette forte activité respiratoire 1) à la très faible taille des éléments qui composent ce phytoplancton (cf. Banse 1976), 2) à l'état nutritionnel des algues : on sait en effet que dans des cultures d'algues limitées en

phosphore (ou en azote), le contenu des cellules en chlorophylle diminue tandis que le carbone assimilé par photosynthèse est stocké sous forme d'hydrates de carbone (Healey et Hendzel 1979). La diminution des teneurs en chlorophylle entraîne une augmentation apparente de la respiration lorsque, comme c'est souvent le cas, la biomasse est évaluée par son contenu en pigments. Le stockage des hydrates de carbone entraîne pour sa part une augmentation de la respiration (Gibson 1975) et de l'excrétion. Il provoque également une augmentation du volume des cellules et de leur densité (Lehman 1976, Rhee 1978), ces facteurs favorisant la sédimentation.

On peut donc concevoir que les faibles quantités de $\text{PO}_4\text{-P}$ disponibles dans ce milieu limitent le développement du phytoplancton en augmentant les pertes par respiration, excrétion et sédimentation. Les concentrations de phosphore réactif soluble mesurées excèdent rarement $2\ \mu\text{g.l}^{-1}$. Ces teneurs représentent une situation résiduelle liée à la très forte capacité d'assimilation et de stockage du PO_4 par la fraction vivante du seston. Quelques travaux récents (Fedorov et Sorokin 1977, Friebele et al. 1978) montrent que les bactéries jouent, en raison de leur petite taille, un rôle dominant dans l'absorption du PO_4 par les organismes planctoniques. En présence de quantités limitées de PO_4 , les apports dans la rivière de matières organiques biodégradables qui favorisent le développement d'un bactérioplancton réduisent en même temps les quantités de phosphore biodisponible pour les algues.

TRAVAUX CITÉS

- BANSE (K.). 1976. — Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size. A review. *J. Phycol.*, 12, 135-140.
- BINDLOSS (M.). 1974. — Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross. *Proc. Roy. Soc. Edimb. B.*, 74, 157-181.
- BRUNEL (L.), DAUTA (A.), GUERRI (M.M.). 1982. — Croissance algale : validation d'un modèle à stock à l'aide de données expérimentales. *Annls. Limnol.*, 18 : 91-100.
- CAPBLANCO (J.). 1972. — Phytoplancton et productivité primaire de quelques lacs d'altitude dans les Pyrénées. *Annls Limnol.*, 8, 231-321.
- CAPBLANCO (J.) et DAUTA (A.). 1978. — Phytoplancton et production primaire de la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14, 85-112.
- CAPBLANCO (J.) et DECAMPS (H.). 1978. — Dynamics of the phytoplankton in the river Lot. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 20, 1479-1484.
- CAPBLANCO (J.) et TOURENQ (J.N.). 1978. — Hydrochimie de la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14, 25-37.

- CAUSSADE (B.), CHAUSSEVOINE (C.) et MASBERNAT (L.). 1982. Modelling of turbulent fluxes in water surface ecosystems studies. *Mathematics and computers in simulation*, 24, 224-229.
- CLOERN (J. E.). 1976. — Population dynamics of *Cryptomonas ovata*. A laboratory, field and computer simulation study. *Thèse PHD, Washington State Univ.*, 102 pages.
- DAUTA (A.). 1975. — Etude du phytoplancton du Lot. *Annls Limnol.*, 11, 219-238.
- DAUTA (A.). 1982. — Conditions de développement du phytoplancton : étude comparative du comportement de huit espèces en cultures. *Annls Limnol.*, 18, sous presse.
- DAUTA (A.), BRUNEL (L.) et GUERRI (M. M.). 1982. — Détermination expérimentale des paramètres liés à l'assimilation de l'azote et du phosphore par *Scenedesmus crassus*. *Annls Limnol.*, 18, 33-40.
- DECAMPS (H.). 1978. — Qualité des eaux et développement de la vallée du Lot. *Annls Limnol.*, 14, 163-179.
- DECAMPS (H.), CAPBLANCO (J.) et TOURENQ (J. N.). 1982. — Ecology of the Lot, a regulated river. In WHITTON (ed.) : « Ecology of European Rivers » ; Blackwell Scientific Publications, sous presse.
- DELCLAUX (F.). 1980. — Production primaire en milieu thermiquement stratifié. Modélisation et application à la rivière Lot. *Thèse Docteur-Ingénieur INP Toulouse*, 177 pages.
- FEDOROV (V. K.) et SOROKIN (Y. I.). 1977. — Assimilation of mineral phosphate by phytoplankton and bacteria in the waters of eastern Pacific ocean as measured with ^{32}P . *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 24 (suppl.), 261-267.
- FRIEBELE (E. S.), CORRELL (D. L.) et FAUST (M. A.). 1978. — Relationship between phytoplankton cell size and the rate of orthophosphate uptake : in situ observations of an estuarine population. *Mar. Biol.*, 45, 39-52.
- GANF (G. G.). 1974. — Rates of oxygen uptake by the planktonic community of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Oecologia*, 15, 17-32.
- GIBSON (C. E.). 1975. — A field and laboratory study of oxygen uptake by planktonic blue-green algae. *J. Ecol.*, 63, 867-880.
- GOLTERMAN (H. L.), BAKELS (C. C.) et JAKOBS-MOGLIN (J.). 1969. — Availability of mud phosphates for the growth of algae. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 17, 467-479.
- GUERRI (M. M.), BRUNEL (L.) et DAUTA (A.). 1981. — Interaction de la lumière et de la température sur le taux de croissance de *Scenedesmus crassus*. *Annls Limnol.*, 17, 97-104.
- HEALEY (F. P.) et HENDZEL (L. L.). 1979. — Indicators of phosphorus and nitrogen deficiency in five algae in culture. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36, 1364-1369.
- HUMPHREY (G. F.). 1975. — The photosynthesis : respiration ratio in some unicellular marine algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 18, 111-119.
- JEWSON (D. H.). 1976. — The interaction of components controlling net phytoplankton photosynthesis in a well-mixed lake (Lough Neagh, Northern Ireland). *Freshwat. Biol.*, 6, 551-576.
- JONES (R. I.). 1977. — The importance of temperature conditioning to the respiration of natural phytoplankton communities. *Br. Phycol. J.*, 12, 277-285.
- KOWALCZEWSKI (A.) et LACK (T. J.). 1971. — Primary production and respiration of the phytoplankton of the rivers Thames and Kennet at Reading. *Freshwat. Biol.*, 1, 197-212.

- LEHMAN (J. T.). 1976. — Photosynthetic capacity and luxury uptake of carbon during phosphate limitation in *Pediastrum duplex* (Chlorophyceae). *J. Phycol.*, 12, 190-193.
- LEHMAN (J. T.), BOTKIN (D. B.) et LIKENS (G. E.). 1975. — The assumption and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 343-364.
- LORENZEN (C. J.). 1967. — Determination of chlorophyll and pheopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 343-346.
- MARGALEF (R.). 1967. — Laboratory analogues of estuarine plankton systems. *Estuaries*, AAAS, Washington publ., 83, 515-521.
- RHEE (G. Y.). 1978. — Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 10-25.
- RODIER (J.). 1978. — L'analyse de l'eau. Dunod, 6^e édition, 1 136 pages.
- RYTHER (J. H.) et GUILLARD (R. R. L.). 1962. Studies of marine planktonic Diatoms. III. Some effects of temperature on respiration of five species. *Can. J. Microbiol.*, 8, 447-453.
- STEPHENS (K.). 1963. — Determination of low phosphate concentration in lake and marine waters. *Limnol. Oceanogr.*, 8 : 361-362.
- TALLING (J. F.). 1957. — The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.*, 56, 29-50.
- TOURENQ (J. N.), CAPBLANCO (J.) et CASANOVA (H.). 1978. — Bassin versant et hydrologie de la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14, 9-23.
- UHLMANN (D.). 1975. — Hydrobiologie. Ein Grundriss für Ingenieure und Naturwissenschaftler. Gustav Fischer, Jena, 345 pages.
- UTERMOHL (H.). 1958. — Zur vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton methodik. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 9, 1-38.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1965. — Calculation models of photosynthesis-deph curves and some implications regarding day rates estimates in primary production measurements. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* (Suppl.), 18, 425-457.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1969. — A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. IBP n° 12, Blackwell, Oxford, 213 p.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1970. — Models for calculating integral photosynthesis and some implications regarding structural properties of the community metabolism of aquatic systems. Proceed. IBP/PF Technical Meeting, Trebon, 455-473.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été accompli dans le cadre d'une action concertée DGRST (convention n° 78 7 2543)et de l'ASP PIREN-CNRS « Ressources en Eau ». Nous remercions M. Leblanc qui a assuré le travail de programmation et de traitement informatique des données, M^{lle} Mur qui a effectué les analyses chimiques et M. Tourenq pour son aide apportée sur le terrain.