Modélisation du développement du phytoplancton dans une rivière canalisée eutrophe : le Lot (France)

A. Dauta¹

Mots clés : Dynamique du phytoplancton, modèle numérique, rivière.

Le modèle réalisé simule la dynamique d'une population phytoplanctonique composée de 8 espèces, sur le parcours inférieur (310 km) d'une rivière eutrophe, en réponse aux conditions de température, lumière et nutriments. L'utilisation d'un modèle de type catastrophe appliqué aux conditions d'apparition d'un bloom de cyanophycées, de sa disparition et de ses effets sur les autres espèces est testé : celui-ci génère des phases de développement et de décroissance identiques à celles observées sur le milieu naturel considéré. De même, l'évolution de la composition du phytoplancton (Diatomées, Cyanophycées, Chlorophycées) est reproduite. Ce modèle basé sur des mesures en laboratoire de constantes spécifiques de croissance des algues permet une approche des conditions de développement et de succession des algues.

Phytoplankton dynamics, numerical model, regulated river.

Keywords : Phytoplankton dynamics, numerical model, regulated river.

The model simulates the dynamics of a phytoplankton population with eight species in the lower course (310 km) of an eutrophic river in relation to temperature, light and nutrients. A catastrophe model was tested with the conditions for the appearance of a bloom of Cyanophyceae, its decline and its effects on other species ; the model generated phases of development and decline that were identical to those observed in the natural environment. Similarly, changes in the composition of the phytoplankton (diatoms, Cyanophyceae, Chlorophyceae) were reproduced. This model, based on laboratory estimates of specific growth rates of algae, provides a description of development conditions and succession for algae.

1. Introduction

L'aménagement des fleuves a pour effet d'augmenter simultanément la profondeur et le temps de rétention, ce qui permet l'établissement d'un phytoplancton. L'eutrophisation des eaux courantes est une variante de celle des lacs : l'écoulement permanent de l'eau à travers le système donne à l'eutrophisation un caractère transitoire différé vers l'aval, en réponse à des fertilisations variables au long de la rivière.

Une rivière étudiée depuis 10 ans par le Laboratoire d'Hydrobiologie a servi de support à un essai de modélisation du développement du phytoplancton sur la partie inférieure de son cours. Le modèle réalisé se base sur des études écophysologiques en laboratoire de la croissance des algues : il met en compétition 8 espèces, et utilise un sous-modèle de

type catastrophe pour simuler la formation de blooms de cyanophycées et leurs effets toxiques sur les autres espèces au moment de leur disparition.

Le modèle permet en particulier d'étudier l'influence du débit d'étiage sur l'évolution de la biomasse et la composition de la population phytoplanctonique.

2. Caractéristiques du milieu modélisé : le Lot

2.1. Base de données

La rivière Lot (fig. 1) a fait l'objet d'une étude approfondie au cours des dix dernières années : Dauta (1975), Dauta & al. (1975), Massio (1976), Denat (1977), Angelier & al. (1978), Capblancq et Dauta (1978), Tourenq & al. (1978). Plusieurs essais de modélisation ont déjà été proposés sur des fractions de son cours : Capblancq & Décamps (1978), Casanova-Batut (1977), Caussade & al. (1978), Delclaux (1980), Dauta & Capblancq (1985). En raison des bases de données existantes et de l'expérience

¹ Laboratoire d'hydrobiologie, UA CNRS 695, Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France.

Fig. 1 : Présentation du milieu modélisé : le Lot.

acquise, un essai de modélisation sur la totalité de la partie aval de la rivière (310 km) est réalisé ici.

2.2. Morphométrie et hydrodynamique

Après une portion de 50 km non canalisée, peu profonde et rapide, suivant le confluent du Lot avec son principal affluent la Truyère, le Lot se présente comme une succession de 62 biefs de caractéristiques très variables (fig. 1). Un modèle mathématique des écoulements (Sogreah 1975) permet de déterminer la vitesse moyenne par bief, pour un débit donné. Le tableau I donne les temps de séjours moyens pour 6 cas de débits régularisés.

2.3. Traceurs biologiques

La minéralisation des eaux augmente vers l'aval, avec des variations essentiellement déterminées par les fluctuations de débit de l'affluent principal et les apports des villes. Les teneurs minimales en nutriments (SiO_2 , NNO_3 , PP04), à la fin du printemps et en été, correspondent aux débits d'étiage et à la période de croissance du phytoplancton. Les apports diffus des régions agricoles sont tout aussi difficiles à évaluer que les rejets ponctuels des industries et des grandes villes.

Les biomasses d'algues observées dans la partie canalisée de la rivière donnent des profils longitudinaux irréguliers (fig. 2a), révélant des phases de

croissance et de déclin, liées à l'historique des masses d'eau.

Le phytoplancton est principalement représenté par trois groupes : Diatomées, Cyanophycées et Chlorophycées. La composition moyenne de la population d'un profil longitudinal au cours de l'été est donnée par la figure 2b.

Il faut noter que sur la plus grande partie du cours de la rivière le zooplancton ne prend jamais une grande importance.

3. Structure du modèle

3.1. Caractéristiques du modèle

3.1.1. Hypothèses générales

Si l'on se réfère à la classification de Chahuneau et al. (1980), le modèle utilisé (diagramme fig. 3) est un modèle à niveaux trophiques subdivisés, dont la représentation s'inspire de ceux réalisés par Lehman & al. (1975) ou Bierman (1976). Le phytoplancton est représenté par 8 espèces (cf. Tableau VII) : 6 chlorophycées, 1 diatomée et une cyanophycée fixatrice d'azote.

La quasi totalité des processus sont reliés à la température soit par des fonctions complexes (VC_{max} , Ik , MU_{opt}), linéaires (dégradation) ou affines (V_{max} , Ks associés). La croissance et l'assimilation sont des phénomènes

Fig. 2 : Valeurs observées : (a) Profils longitudinaux de chlorophylle ($\mu\text{g/l}$). (b) Composition moyenne de la population.

Fig. 3 : Diagramme du modèle

Tableau I : Temps de séjour en fonction du débit sur le parcours considéré (310 km)

Débit en m ³ /s	10	20	30	40	50	100
Temps de séjour en jours	87	46	32	25	18	11

découplés. Le taux de croissance instantané est sous la dépendance des quotas en nutriments (Azote, Phosphore, Silice) selon une loi de réduction du minimum, et du quota en carbone. Défini par la stoechiométrie des cellules vis-à-vis des nutriments, l'état physiologique des cellules a une action sur la mortalité, la sédimentation et la teneur en chlorophylle (le bilan photosynthétique est calculé à chaque pas de temps en raison des variations de quota cellulaire en chlorophylle et de profondeur).

Du point de vue physique, la masse d'eau est supposée homogène : les apports sont réalisés sans loi de mélange et il n'est pas envisagé de stratification possible de la colonne d'eau, excepté dans le cas des Cyanophytes dont le comportement de croissance est interprété à l'aide d'un sous-modèle de type catastrophe (cf § 3.3).

3.1.2. Variables d'état

Pour 8 espèces et 3 nutriments, le modèle considère 15 variables d'état, dont 6 sont des variables de tableau indicées par rapport à l'élément de discrétisation (espèce considérée). Ces variables sont calculées par le système après initialisation au point km zéro :

Éléments nutritifs : SIO₂, NNO₃, NNH₄, PPO₄.

Fractions organiques d'origines exogènes et algues mortes.

Composition des cellules (réserves intracellulaires en nutriments, quota en carbone, teneur en chlorophylle).

Biomasse d'algues : nombre total de cellules, Chlorophylle.

3.1.3. Variables de forçage

Ces quantités variables sont définies par rapport au temps (Intensité lumineuse maximale journalière en surface) et à l'espace : apports en nutriments et rejets urbains ou industriels, hausse de température, vitesse de courant et profondeur des biefs traversés.

Tableau II : Constantes utilisées pour le calcul des paramètres ou processus relatifs aux 8 espèces d'algues. Chlorophycées (esp. 1 à 6), Cyanophycée (esp. 7), Diatomée (esp. 8).

Unités : Tj = Température en °C, VC max = mg C / mg chl.a/h. IK max = $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, AVj et

BVj = vitesse en $\mu\text{g-at de j} / 10^9\text{c} / \text{h}$, AKj et BKj = concentration en $\mu\text{g-at de j} / \text{litre}$,

Quotas en N et P en $\mu\text{g-at} / 10^9\text{c}$, Quotas en Carbone en mg C / 10^9c , $\mu\text{m} = j$

VSED = /m/j.

Constantes	esp 1	esp 2	esp 3	esp 4	esp 5	esp 6	esp 7	esp 8
VC MAX	12	13	14	8,5	8	13	3,1	9
TinfVC	10	12	13	14	12	16	7	5
ToptVC	30	30	29	31	32	35	30	32
TsupVC	40	40	40	40	40	40	40	40
IK MAX	120	100	240	181	190	245	66	245
TinfIK	0	4	6	4	8	12	0	5
ToptIK	30	30	30	30	30	30	30	30
TsupIK	40	40	40	40	40	40	40	40
AVN03	3,19	7,35	2,5	14,64	11,14	0,638	0,328	7,5
BVN03	-15,2	-85,5	-16	-109,4	-71	8,8	-1,47	46,4
AKN03	0,066	0,238	0,102	0,20	0,272	0,108	0,146	0,165
BKN03	1,22	-2,68	1,38	-2,25	-2	-0,17	-0,14	0,65
AVP04	0,97	1,08	2,26	2,24	1,74	0,39	0,36	0,6
BVN03	-5,7	6,8	-14,9	-10	5,6	0,6	2	5,9
AKP04	0,054	0,029	0,043	0,043	0,022	0,059	0,027	0,031
BKP04	-0,395	0,34	-0,225	-0,17	0,02	0,265	0,178	-0,165
QMP	8,33	11,63	6,06	41,41	46,87	30,62	3,18	67,8
QOP	1,24	1,9	0,87	7,33	7,56	1,73	0,54	12
QMN	393	196	126	378	260	93	132	531
QON	120	81	84	170	180	40	57	161
QMC	34	100	85	72	144	20	7,5	84
QOC	11,2	10,2	17	24	12	2	3	34
QChlmax	430	300	500	950	1120	114	120	900
QChlON	215	150	250	475	560	57	100	450
QChlOP	290	200	340	640	750	80	80	600
KQN	153	34	-42	38	-100	13	318	209
KQP	13,4	17,56	10,15	63,03	72,12	66,24	4,74	9,6
μm	1,8	1,75	1,85	1,8	1,3	1,95	0,75	1,22
Tinf	15	11	14	15	14	14	10	5
Topt	31	32	30	31	32	34	33	22
Tsup	45	40	40	40	42	45	45	32
VSEDmini	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05
VSEDmaxi	0,5	0,5	0,25	0,5	0,5	0,25	0,25	0,5
AVSI02								15,2
BVSI02								-44
AKSI02								0,27
BKSI02								-1,35
QMSI02								657
QOSI02								300

Tableau III : Valeurs des constantes communes à tous les processus.

Constante	Valeur	Unité	Définition
A	0,015	/ m	Coefficient d'extinction des algues
B	1,3	/ m	Coefficient d'extinction de l'eau
R	0,10		Quotient de respiration.
MORTAmax	0,1	/ j	Taux de mortalité maximal
MUmin	0,1		Contrôle du taux de mortalité
VSEDpart	0,5	/ m / j	Taux de sédimentation des matières organiques # algues
CHLABLOOM	80	µg / l	Concentration seuil de chlorophylle dOe aux cyanophycées, pour laquelle il y a bloom.
JANABIOSE	1	j	Délai après lequel la mort du bloom de cyanophycée exerce un effet toxique.
JBLOOMTOX	4	j	Nombre de jours de toxicité du bloom.
K1N	0,005	°C / j	Dégradation des matières organiques (-> NNH4)
K2N	0,008	°C / j	Taux de Nitrification (NNH4 -> NN03)
K3N	0,001	°C / j	Taux de Dénitrification
K1P	0,005	°C / j	Dégradation des matières organiques (-> PP04)

L'intensité maximale en surface (IO_2 au temps t) est calculée d'après le système d'équations suivant :

$$IO_h = I_{max_j} * \sin(3.14 * (h - HL) / \text{PHOTOPERIODE})$$

$$/ \text{PHOTOPERIODE} = 12.4 * \sin(3.14 * (J + 75) / 360)$$

$$HL = 12 - \text{PHOTOPERIODE} / 2$$

où h = heure à l'instant t et I_{max_j} l'intensité maximale de surface pour le jour J .

3.1.4. Paramètres

Ce modèle comporte plus de 200 paramètres, dont les principaux sont :

* pour les algues :

- + les vitesses d'assimilation des éléments nutritifs et les constantes de demi-saturation associées,
- + les valeurs maximales et minimales des quotas cellulaires en nutriments, en carbone, et en chlorophylle.

- + le coefficient d'extinction de la lumière, le taux maximal de photosynthèse et la valeur I_k associée.
- + le taux de croissance optimal,
- + et pour les pertes : le taux de mortalité, de respiration et de sédimentation.

* pour les fractions non algales : la biodégradation et les pertes par sédimentation.

Les tableaux II et III donnent les valeurs des constantes et des paramètres pour les divers processus.

3.2. Analyse du système

3.2.1. Formulation des processus (Tableau IV)

Le taux de croissance optimal (MU_{opt}) est défini comme une fonction de la température en utilisant la formulation de Lehman et al. (1975) :

$$MU_{opt} = \mu_m * \exp(-2.3 * (T - Topt)^2 / (Ts - Topt)^2) \text{ si } T > Topt$$

Tableau IV : Formulation des processus.

(1) RQP	=	(QMP - QP) / (QMP - QQP)
(2) VP04	=	VP04max * RQP * { PP04 / (PP04 + KP04) }
(3) Raz	=	NNH4 / (NNH4 + NN03)
(4) Fpref	=	NNH4 / (NNH4 + Kpref)
(5) RQN	=	(QMN - QN) / (QMN - QQN)
(6) VNO3	=	VNO3max * RQN * { NN03 / (NN03 + KN03) } * (1 - Raz) * (1 - Fpref)
(7) VNH4	=	VNH4max * RQN * { NNH4 / (NNH4 + KNH4) } * Raz * Fpref
(8) QChl	=	min. de { $\frac{QChlON + QChlmax * (QN - QQN) / (QN + KQN)}{QChlOP + QChlmax * (QP - QQP) / (QP + KQP)}$ }
(9) CHLA	=	$\sum_1^n QChl * NBCEL$
(10) COEFEXT	=	A + B * CHLA
(11a) VCarb	=	(1/COEFEXT * PROF) * VCmax * Log < SQR(1 + (I0/IK) ²) + I0/IK >
(11b)	=	(1/PROF) * $\sum_0^z \{ VCmax * (Iz/IK) / SQR(1 + (Iz/IK)^2) \}$ avec $Iz = I0 * e^{-COEFEXT * z}$
(12) RedQN	=	(QN - QQN) / (QMN - QQN)
(13) FRed	=	min. de (RedQN, RedQP, RedQSI)
(14) MUPHYT	=	MUopt * FRed * RedQC
(15) si MUPHYT < MUopt * MUMin	alors	SG = SG + dt/24 sinon SG=0
(16) MORTA	=	MORTAmax * exp(0.1 * SG)
(17) VSED	=	VSEDmini + VSEDmaxi * (1-FRed)

$\mu = \mu_m * \exp(-2.3 * (T - T_{opt})^2 / (T_i - T_{opt})^2)$ si $T > T_{opt}$

Où μ_m = taux maximal de croissance,
 T_{opt} = température correspondant à μ_m ,

T_s et T_i , respectivement les températures supérieures et inférieures à T_{opt} pour lesquelles $\mu = \mu_m / 10$,

(cette formulation est également employée pour Ik et VCmax),

Des fonctions affines permettent d'exprimer les vitesses d'assimilation et les Ks associés, ex.

$VNO3max = AVNO3 * TEMP + BVNO3$
 $KNO3 = AKNO3 * TEMP + BKN03$

L'assimilation des nutriments est décrite par une loi de Michaelis-Menten contrôlée en retour par l'état nutritionnel des cellules (ex. RQP pour le Phosphore).

L'existence d'une consommation préférentielle (Fpref) de NNH4 est prise en compte (équations 3 à 7).

Les profils de photosynthèse sont calculés avec un pas de temps maximal de 1 heure. En fonction du

Tableau V : Expression des taux de variation des compartiments.

(18)	$dNBCEL/dt$	$= MUPHYT - MORTA - VSED/PROF$
(19a)	dQN/dt	$= (VN03 + VNH4) - MUPHYT * QN$
(19b)	dQP/dt	$= VP04 - MUPHYT * QP$
(19c)	dQC/dt	$= QCH * \{VCarb - QC * (MUPHYT - R * VCmax)\}$
(20)	$dNORGPHYT/dt$	$= NBCEL * QN * MORTA - NORGPHYT * (5 * K1N * TEMP + VSEDPART/PROF)$
(21)	$dPORGPHYT/dt$	$= NBCEL * QN * MORTA - PORGPHYT * (5 * K1P * TEMP + VSEDPART/PROF)$
(22)	$dNORG/dt$	$= -K1N * TEMP - VSEDPART/PROF$
(23)	$dPORG/dt$	$= -K1P * TEMP - VSEDPART/PROF$
(24)	$dNN03/dt$	$= NNH4 * K2N * TEMP - VN03 * NBCEL - K4 * NN03 / PROF$
	$K4$	$= K3N * \exp(0.158 + 0.065 * TEMP)$
(25)	$dNNH4/dt$	$= NORGPHYT * 5 * K1N * TEMP - K2N * TEMP * NNH4 + NORG * K1N * TEMP - VNH4 * NBCEL$
(26)	$dPP04/dt$	$= PORGPHYT * 5 * K1P * TEMP + PORG * K1P * TEMP - VP04 * NBCEL$

coefficient d'extinction de la lumière dans l'eau (COE-FEXT) et la profondeur (PROF) à l'instant t , le modèle calcule la lumière photosynthétique de la colonne d'eau soit :

- par utilisation de la solution numérique de l'intégration de la photosynthèse de Talling (1957) (eq. 11a)
- par cumulation de valeurs de photosynthèse par tranches d'eau (eq. 11b).

Le gain de biomasse est donné par le taux de croissance instantané $MUPHYT$ (eq. 14), exprimé comme le taux optimal de croissance pour la température du jour considéré, et affecté de facteurs de réduction dus à une éventuelle carence en nutriments (loi du minimum, ex. : RedQN, eq. 12), et au quota en carbone.

Les taux de perte sont étroitement liés à l'état physiologique des cellules :

* la mortalité (MORTA) prend en compte (Lehman & al., 1975) le nombre de jours (SG) passés en conditions défavorables ($MUopt * MUmin$)

* la sédimentation (VSED) s'accélère lorsque les réserves s'épuisent (FRED).

3.2.2. Expression des taux de variations

Les taux de variation des différentes variables d'état (Nombre de cellules, quotas cellulaires, nutriments,

et compartiments particuliers) sont exprimés tableau V.

Les taux de biodégradation ($K1N$, $K1P$) de la matière organique issue des algues mortes (NORGPHYT, PORGPHYT) sont majorés (eq.20 & 21) par rapport à ceux des substrats organiques exogènes (NORG, PORG). A l'exemple de la Tamise (Thomson 1979), un terme prend en compte le processus de dénitrification (eq. 24) proportionnel à la surface de contact sédiment-eau.

3.3. Variantes du sous-modèle traitant le cas de la Cyanophycée (Tableau VI)

L'assimilation de l'azote atmosphérique est décrite de façon implicite : lorsque la concentration ($NH_4-N + NO_3-N$) devient inférieure à $0,5 \mu g-at/litre$, il est considéré que l'algue fixe N_2 : son quota en azote tend alors vers le quota maximal. Les observations réalisées par Ogawa & Car (1969), Fogg (1971), Horne & al. (1979) ont servi de base à cette extrapolation.

Une deuxième particularité réside dans la modélisation de la vitesse de sédimentation. On a souvent cherché à relier la dominance des Cyanophycées en surface à leur flottabilité (Knoechel & Kalff 1975). L'importance du dioxyde de carbone, pressentie par Kuentzel (1969), a été mise en évidence par Booker &

Tableau VI : Equations spécifiques au sous-modèle traitant du bloom de Cyanophycées et de ses conséquences.

(27)	CYANOconc	=	NBCEL * QCHL * PROF / 0.3	
(28)	si CYANOconc > CHLABLOOM alors les conditions de bloom sont réalisées, et les équations 29 à 31 sont appliquées.			
(29)	MORTA(cyano)	=	0.2	
(30)	JBLOOM	=	JBLOOM + dt/24, {BLOOMDUR = JANABIOSE + JBLOOMTOX}	
	si JBLOOM > BLOOMDUR alors fin des effets du sous-modèle			
(31)	BLOOMEFF	=	sin { 3.14 * (JBLOOM - JANABIOSE) / JBLOOMTOX }	
	si BLOOMEFF < 0 alors BLOOMEFF = 0			
(32)	MORTA(#cyano)	=	MORTAmax * exp(0.1 * SG) + 2 * MORTAmax * BLOOMEFF	

Walsby (1981) et Klemer & al. (1982), avec un lien évident quant à l'intensité lumineuse (Konopka & al. 1978, Walsby & Booker 1980). Ces diverses modalités du comportement des Cyanophycées ont été modélisées ainsi : si la valeur du quota cellulaire en carbone s'abaisse au dessous d'un seuil (fixé arbitrairement à 1.25 du quota minimal), alors la vitesse de chute est considérée comme nulle (ce test ayant priorité sur les carences éventuelles en azote ou phosphore). Ces deux contraintes de la modélisation tendent à favoriser la croissance d'une cyanophycée fixatrice d'azote.

En se basant sur les études réalisées par Duckstein & al. (1979), il est possible d'écrire un modèle donnant un scénario de type catastrophe : à partir d'une concentration seuil (CHLABLOOM) fixée et atteinte par les cyanophycées concentrées dans la couche supérieure de la masse d'eau, on considère que le bloom de cyanophycées meurt (taux de croissance et processus sont nuls, la mortalité est constante = 0.2 / jour). Dans le même temps, un effet toxique est appliqué aux autres espèces et s'ajoute à la mortalité naturelle. La phase de disparition du bloom dont les jours sont comptabilisés (JBLOOM), prend fin lorsque celui-ci atteint la valeur totale de jours fixée (BLOOMDUR). A cet instant, tous les effets dus à la mort du bloom sont annulés, et des cyanophycées peuvent éventuellement reprendre leur croissance.

3.4. Conditions d'initialisation et de forçage

La population phytoplanctonique initiale (point Km zéro) représente une biomasse de 5 µg / litre de chlorophylle, dont la composition est identique à celle observée pendant la période estivale (Dauta 1975) : une loi de distribution du type Motomura où la diatomée occupe le rang 1 a été appliquée pour déterminer l'abondance relative des 8 espèces présentes.

Les teneurs en nutriments correspondent aux valeurs moyennes enregistrées sur ce point de la rivière ; ces valeurs initiales étant relativement élevées, les divers quotas cellulaires des algues sont fixés aux valeurs maximales.

Le débit est supposé constant pendant toute la durée du déplacement de l'eau : à chaque pas de temps, le point km calculé définit ainsi la profondeur, la vitesse de déplacement et les apports éventuels par unité de volume.

4. — Résultats

Compte-tenu des conditions de modélisation qui évoquent des situations fictives (débit régularisé sur tout le temps de parcours) et qui s'appuient sur des moyennes saisonnières, et en l'absence de données de terrains correspondantes, il s'agit surtout de vérifier que les phénomènes simulés restituent globalement les événements enregistrés sur le terrain.

Fig. 4 : Simulation pour un débit de 10 m³/s. Date de départ = 1er juin. Ensemble des variables : Chlorophylle (µg/l) Nutriments (µg-at/l), Nombre de cellules (10⁶/l).

Fig. 5 : Variation de la composition phytoplanctonique en fonction de la période de modélisation (débit 10 m³/s). Dates de départ, A : 1er juillet, B : 1er août, C : 1er septembre, D : 1er octobre. (b = conditions de bloom).

La figure 4 donne l'évolution des variables d'état les plus intéressantes dans le cas d'un débit régularisé de 10 m³/s. Il faut noter que les fluctuations des variables simulées présentent de fortes analogies avec les phénomènes observés, soit :

- le déphasage entre les concentrations de nutriments et les valeurs maximales de biomasse, avec un épuisement temporaire de la silice ou des nitrates (Dauta 1975), le maintien de faibles teneurs en PO₄-P et l'apparition de NH₄-N lorsque le bloom disparaît.

- le profil instable de chlorophylle, avec la production de fortes biomasses suivies de phases de déclin.

- une composition du phytoplancton où le développement des cyanophycées prend de l'importance à mi-parcours, avec une prédominance Chlorophycées-Cyanophycées vers l'aval.

- l'épuisement des nitrates favorise un bloom de cyanophycées au niveau des plus grands barrages (Luzech, Villeneuve, Le Temple). La mortalité qui accompagne la disparition du bloom libère les

triments qui permettent aux autres espèces de reprendre la croissance.

Le développement propre à chaque espèce représentée dans le modèle peut être suivi : si certaines périodes correspondent à des phases communes d'essor ou de mortalité, le plus souvent chaque espèce montre un comportement typique de croissance.

Pour un débit de 10 m³/s, le temps de transfert de l'eau à travers le système atteint presque 3 mois (Tableau I). La figure 4 donne une simulation pour une masse d'eau partant du km zéro au 1er juin, et la figure 5 indique les résultats obtenus pour des parcours débutant à un mois d'intervalle (du 1er juillet au 1er octobre).

Pour ces simulations à débit constant (10 m³/s) correspondant à l'été et à l'automne, la même évolution amont-aval est retrouvée, avec des situations de bloom variables dans l'espace, et qui finissent par disparaître en automne (fig. 5d) où le déclin de la biomasse est dû aux conditions héliothermiques.

Fig. 6 : Evolution de la composition de la biomasse exprimée en chlorophylle, en fonction du débit.
A : 10, B : 20, C : 30, D : 40, E : 50, F : 100 m³/s.

Fig. 7 : Comparaison de simulation réalisées avec 1(A), 3(B) et 8(C) espèces d'algues. (b = conditions de bloom).

Tableau VII : Espèces d'algues composant la population phytoplanctonique modélisée, et composition initiale au km zéro : nombre de cellules par ml.

N° espèce	Nom	Nombre de c
1	<i>Scenedesmus crassus</i>	2000
2	<i>Cælastrum microsporium</i>	10
3	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	20
4	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	800
5	<i>Pediastrum boryanum</i>	50
6	<i>Monoraphidium minutum</i>	300
7	<i>Anabaena cylindrica</i>	100
8	<i>Fragillaria bidens</i>	5000

L'augmentation du débit (fig. 6) a pour effet de modifier la composition de la population phytoplanctonique avec :

- une réduction notable du développement des cyanophycées dont le rôle devient très faible pour un débit supérieur à 20 m³/s.
- un déplacement vers l'aval du maximum de biomasse algale et de la croissance des chlorophycées.

D'autre part, les conditions de bloom qui sont plusieurs fois réunies pour un débit de 10 m³/s n'apparaissent plus pour les débits supérieurs.

La figure 7 compare des simulations réalisées respectivement avec 1, 3 et 8 espèces d'algues, et pour un même débit, soit :

- 1 chlorophycée (esp. 1), fig. 7a
- 1 chlorophycée (esp. 2), diatomée (esp. 8), 1 cyanophycée (esp. 7), fig. 7b
- le cas normal (fig. 7c) prenant en compte les 8 espèces.

L'allure générale des profils longitudinaux est relativement semblable, et le cas comprenant 3 espèces est très proche du modèle le plus complexe. La simplification du nombre d'espèces apporte une réponse d'autant plus marquée (croissance ou mortalité) que le nombre d'espèces est réduit, avec à la limite (fig. 7a) une réponse typiquement liée aux caractères de l'espèce utilisée. Par contre, l'utilisation d'un modèle plurispécifique semble apporter une plus grande souplesse dans l'évolution de la population, et donne sans doute une meilleure approximation de la variation totale de biomasse : il est rare que les conditions soient simultanément défavorables pour toutes les espèces, de sorte que ce modèle est capable de générer des successions d'espèces proches de celles observées sur le terrain, chacune d'elles montrant un cycle de développement particulier en réponse aux facteurs environnementaux instantanés et antérieurs.

5. — Discussion

Elaboré à partir de résultats expérimentaux déterminés in vitro ou in situ, ce modèle produit des simulations de dynamiques du phytoplancton qui présentent une forte analogie avec l'évolution longitudinale observée. En période estivale, les variations continues de débit (entre 5 et 50 m³/s) créent un grand nombre de situations dont témoignent les profils longitudinaux enregistrés sur la rivière. Bien que les situations traitées par ce modèle soient purement fictives, et à cause de ceci une calibration était sans objet, la comparaison des résultats simulés et des phénomènes observés amène les remarques suivantes :

- l'évolution longitudinale du phytoplancton est marquée par une succession de phases de multiplication et de déclin, en relation plus ou moins directe avec les apports en éléments nutritifs.

- la prédiction de l'épuisement des nutriments ($\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{PO}_4\text{-P}$, SiO_2) concorde avec nos observations sur le terrain.

- la possibilité d'épuisement d'un ou plusieurs éléments nutritifs justifie le schéma d'un modèle comprenant trois principaux nutriments. Forsberg (1977) signale en effet que de plus en plus, dans les eaux eutrophes où il y a rejet d'effluents, $\text{NO}_3\text{-N}$ semble devenir le facteur limitant le plus important.

- la prise en compte des réserves intracellulaires permet de prévoir la disparition quasi immédiate d'un apport dans le milieu, et d'autre part la prolifération différée du phytoplancton alors que le substrat est épuisé.

- l'utilisation d'un sous-modèle de type catastrophe déterminant les conditions de bloom de Cyanophycées semble qualitativement satisfaisante. Cependant, la calibration et la validation de ce type de formulation restent à faire plus précisément.

Ce type de modèle permet donc de traiter la coexistence de plusieurs compétiteurs pour une même ressource, spécialement lorsque la croissance est de type logistique, et en donnant une connaissance analytique de la structure des communautés. La résolution d'un modèle basé sur une population plurispécifique confère au système une plus grande malléabilité, vraisemblablement plus proche de la réalité écologique, en offrant un plus grand nombre de « degrés de liberté » au développement d'une biomasse. Dans le modèle présenté, les Chlorophycées sont représentées par 6 espèces, contre 1 espèce pour les Diatomées et les Cyanophycées. Compte tenu de l'optimum thermique de la diatomée (20°C), celle-ci est pénalisée lorsque la température s'élève (température moyenne estivale sur le cours inférieur comprise entre 24 et 29°C), l'espèce disparaît progressivement vers l'aval de la rivière sans être remplacée, et la composition de la population diffère alors nettement des observations : une solution évidente consisterait à ajouter dans le modèle une diatomée comme *Fragillaria crotonensis* qui se développe en été.

Une des simplifications du modèle réside dans le fait que l'on considère la masse d'eau comme verticalement homogène. Or, pour les faibles débits d'étiage, il existe un gradient thermique vertical de plusieurs degrés correspondant à une stratification de l'oxygène dissous (Caussade & al. 1978, Delclaux 1980). La prise en compte de ce phénomène modifierait notablement le rendement photosynthétique de la colonne d'eau. Nous avons pu montrer (Capblancq & al. 1982) que le développement du phytoplancton est souvent limité par les

conditions lumineuses : en raison de la turbidité, la production nette est nulle pour un quotient R/Popt compris entre 0,12 et 0,17.

Cette dernière remarque introduit le problème des paramètres encore mal connus, et remplacés par des sous-modèles approximatifs ou des constantes. Il s'agit principalement de la respiration, de la vitesse de sédimentation, de la biodégradation, des conditions d'apparition et de déclin de bloom de cyanophycées et des effets d'anabiose qui en résultent.

- A l'aide d'une analyse de sensibilité Simmons & Lam (1980) notent à ce sujet que l'incertitude relative à la formulation de la sédimentation et de la régénération des nutriments amoindrit la capacité prédictive de leur modèle. La chute des cellules, couplée avec le taux de croissance (Scavia 1980) ou mise en relation avec l'état nutritionnel (Smayda 1970, 1974) ne peut être séparée des mouvements de circulation de l'eau. Titman et Kilham (1976) montrent que sur un lac stratifié, grâce aux cellules de Langmuir, il est possible d'expliquer le fait que les algues retrouvent un taux de croissance optimal tout en ayant une vitesse de chute élevée. Ce phénomène n'est pas mieux défini dans le cas d'un milieu lotique où la production de turbulences par le fond n'est pas toujours une garantie d'homogénéité du milieu à cause d'un gradient sol-fond (Caussade & al. 1982).

- Les taux de reminéralisation de l'azote et du phosphore, exprimés par des cinétiques du premier ordre reliées à la température (Scavia 1980) révèlent notre méconnaissance actuelle des effets réels du bactérioplancton : des tests de sensibilité (Capblancq & al. 1982) montrent que l'évolution simulée des concentrations en nutriments est grandement influencée par ces taux. Une remise à disposition rapide et permanente explique la possibilité d'avoir un phytoplancton proche d'un taux optimal de croissance malgré des concentrations non détectables en nutriments (McCarthy & Goldman 1979).

Le modèle présenté permet d'aborder l'impact des apports à la rivière et de tester diverses hypothèses de gestion au niveau des rejets ou de l'hydraulique. Néanmoins, pour qu'un tel modèle soit réellement utilisable, une amélioration de la quantification des apports doit être développée. L'interconnexion de sous-modèles d'érosion et de lessivage de bassin versant avec un modèle biologique de ce type constitue l'une des prochaines étapes vers l'élaboration de modèles prévisionnels des impacts des activités humaines sur la qualité des eaux de surface.

Travaux cités

- Angelier (E.), Bordes (J.-M.), Luchetta (J.-C.) & Rochard (M.) 1978. Analyse statistique des paramètres physicochimiques de la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14 (1-2): 39-57.
- Bierman (V.-J.) 1976. Mathematical model of the selective enhancement of blue-green algae by nutrient enrichment. In R.P. Canale (Ed.), *Modelling Biochemical Processes in Aquatic Ecosystems*. Ann Arbor Sciences Pub.: 1-31.
- Booker (M.-J.) & Walsby (A.-E.) 1981. Bloom formation and stratification by planktonic blue-green algae in an experimental water column. *Br. Phycol. J.*, 16: 411-421.
- Capblancq (J.) & Dauta (A.) 1978. Phytoplankton et production primaire de la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14 (1-2): 85-112.
- Capblancq (J.), Dauta (A.), Caussade (B.) & Decamps (H.) 1982. Variations journalières de la production du phytoplankton en rivière: modélisation d'un bief du Lot. *Annls Limnol.*, 18(2): 101-132.
- Capblancq (H.) & Decamps (H.) 1978. Dynamics of the phytoplankton in the river Lot. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 1479-1484.
- Casanova-Batut (T.) 1977. Etude préliminaire en vue de la modélisation de l'écosystème Lot. Thèse 3ème Cycle, Toulouse, 109 p.
- Caussade (B.), Chaussavoine (C.), Dalmayrac (S.) & Masbarnat (L.) 1978. Modélisation d'écosystèmes rivières: application à un bief du Lot. *Annls Limnol.*, 14 (1-2): 139-162.
- Chahuneau (F.), Des Clers (S.) & Meyer (J.-A.) 1980. Les modèles de simulation en écologie lacustre. Présentation des différentes approches et analyse des modèles existants. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 1(1): 27-50.
- Delclaux (F.) 1980. Production primaire en milieu thermiquement stratifié. Modélisation et application à la rivière Lot. Thèse Doct. Ingénieur INP Toulouse, 177 p.
- Dauta (A.) 1975. Etude du phytoplankton du Lot. *Annls Limnol.*, 11: 219-238.
- Dauta (A.) & Capblancq (J.) 1985. Simulation numérique de la dynamique du phytoplankton dans une succession de réservoirs à faible temps de rétention sur la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 21 (3): 203-212.
- Dauta (A.), Decamps (H.), Denat (D.), Galharague (J.), Giot (D.), Massio (J.-C.) & Trollet (J.-L.) 1975. Etude de la turbidité et des matières en suspension dans les eaux du Lot et de leurs relations avec les écoulements. 3. Evolution des matières en suspension et de la turbidité dans une masse d'eau marquée. Rapport BRGM, 75 S.G.N. 388 M.P.Y., 31 p.
- Duckstein (L.), Casti (J.) & Kempf (J.) 1979. Modeling phytoplankton dynamics using catastrophe theory. *Water Resour. Res.*, 15 (5): 1189-1194.
- Fogg (G.-E.) 1971. Nitrogen fixation in lakes. *Plant Soil (spec. vol.)*: 393-401.
- Forsberg (C.) 1977. Nitrogen as a growth factor in freshwater. *Prog. Water Technol.*, 8 (4-5): 275-290.
- Horne (A.-J.), Sandusky (J.-C.) & Carmiggelt (C.J.W.) 1979. Nitrogen fixation in Clear Lake, California. 3. Repetitive synoptic sampling of the Spring *Aphanizomenon* blooms. *Limnol. Oceanogr.*, 24 (2): 316-318.
- Klemer (A.-R.), Feuillade (J.) & Feuillade (M.) 1982. Cyanobacteria blooms: carbon and nitrogen limitation have opposite effects on the buoyancy of *Oscillatoria*. *Science*, 215: 1629-1631.
- Knoechel (R.) & Kalf (J.) 1975. Algal sedimentation: the cause of diatom blue-green succession. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 (1): 745-754.
- Konopka (A.), Brock (T.-D.) & Walsby (A.-E.) 1978. Buoyancy regulation by planktonic blue-green algae in Lake Mendota. *Arch. Hydrobiol.*, 83(4): 524-537.
- Kuentzel (L.-E.) 1969. Bacteria, carbon dioxide and algal blooms. *J. Water Pollut. Control Fed.*, 41: 1737-1747.
- Lehman (J.-T.), Botkin (D.-B.) & Likens (G.-E.) 1975. The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, 20(3): 343-363.
- Massio (J.-C.) 1976. Facteurs d'évolution des matières en suspension minérales et organiques dans les eaux du Lot. Thèse 3ème cycle, Toulouse: 146 p.
- McCarthy (J.-J.) & Goldman (J.C.) 1979. Nitrogenous nutrition of marine phytoplankton in nutrient depleted waters. *Science*, 203 (4381): 670-672.
- Ogawa (R.-E.) & Carr (J.-F.) 1969. The influence of nitrogen on heterocyst production in blue-green algae. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 342-351.
- Scavia (D.) 1980. An ecological model of lake Ontario. *Ecol. Model. ling.*, 9(3): 233-245.
- Simmons (J.-J.) & Lam (D.-C.) 1980. Some limitations of water quality models of large lakes: a case study of lake Ontario. *Water Resour. Res.*, 16(1): 105-116.
- Smayda (T.-J.) 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 8: 353-414.
- Smayda (T.-J.) 1974. Some experiments on sinking characteristics of two freshwater diatoms. *Limnol. Oceanogr.*, 19: 628-365.
- S.O.G.R.E.A.H. 1975. Etiages du Lot, étude sur modèle mathématique de l'exploitation des usines. Document n° 11792.
- Thomson (G.-D.) 1979. A model for nitrate-nitrogen transport and denitrification in the river Thames. *Water Res.*, 13(9): 855-863.
- Titman (D.) & Kilham (P.) 1976. Sinking in freshwater phytoplankton: some ecological implications of cell nutrient status and physical mixing processes. *Limnol. Oceanogr.*, 21(3): 409-417.
- Tourenq (J.-N.), Capblancq (J.) & Casanova (H.) 1978. Bassin versant et hydrobiologie de la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14(1-2): 9-24.
- Walsby (A.-E.) & Booker (M.-J.) 1980. Changes in buoyancy of planktonic blue-green algae in response to light intensity. *Br. Phycol. J.*, 15: 311-319.