

Christiane Lancelot

Université libre de Bruxelles  
Groupe de Microbiologie des  
Milieux Aquatiques  
Campus de la Plaine, CP 221,  
Boulevard du Triomphe,  
B-1050 Bruxelles.

## Action de Recherche Concertée en Océanologie

**Etude des processus de base qui gouvernent la circulation de la  
matière organique en milieux marin et estuarien.**

Rapport final 1984-1990

Gilles BILLEN  
Christiane LANCELOT  
Pierre SERVAIS  
Véronique ROUSSEAU  
Sylvie BECQUEVORT  
Sylvie MATHOT

Etude financée par la Communauté Française (Administration de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique).

## 1. Objectifs de la Recherche

Le fonctionnement des milieux aquatiques (marins, estuariens ou dulcicoles) est largement déterminé par l'activité des micro-organismes (phytoplancton, bactéries, protozoaires), qui, aux premiers niveaux du réseau trophique, détermine les principaux flux de matière à travers l'écosystème.

L'étude des mécanismes de régulation de ces flux de matière, et l'établissement de modèles mathématiques qui relient le fonctionnement des systèmes écologiques aux contraintes extérieures auxquelles ils sont soumis, constituent les objectifs des recherches que nous avons menées dans le cadre de notre Action de Recherche Concertée en Océanologie. La démarche, qui fait l'originalité de notre groupe à cet égard, se caractérise par la volonté de pousser jusqu'au niveau biochimique l'analyse des mécanismes de production et d'utilisation de la matière organique, et la mise en évidence des signaux qui les contrôlent, tout en reliant directement cette analyse de la physiologie des micro-organismes à l'étude du fonctionnement d'ensemble des milieux naturels. Si elle s'écarte des études de type auto-écologique qui s'attachent à décrire le seul comportement d'un groupe taxonomique isolé, notre démarche rompt, par ailleurs, totalement avec la pratique courante des "modèles boîte-noire" dominante en modélisation écologique, où la simplification abusive de la structure du système, et surtout de la cinétique des processus qui en déterminent le fonctionnement, aboutissent à priver ces modèles de tout pouvoir prédictif.

C'est donc une nouvelle voie en matière de modélisation des écosystèmes aquatiques que nous avons contribué à ouvrir. Sur base d'une connaissance précise des mécanismes microbiologiques impliqués et de leur contrôle, nous nous attachons à établir des outils de prévision suffisamment rigoureux pour fonder une gestion rationnelle de ces écosystèmes.

## 2. Thèmes de la Recherche

La démarche évoquée ci-dessus a été appliquée à l'étude du fonctionnement écologique des quatre grands groupes fonctionnels de micro-organismes que l'on peut distinguer dans tout écosystème aquatique :

- (i) Le **phytoplancton**, principal agent de la production primaire de matière organique.
- (ii) Le **bactérioplancton** hétérotrophe, qui reminéralise et convertit en particules la matière organique dissoute provenant de l'excrétion de la lyse ou de la digestion incomplète du phytoplancton.
- (iii) Le **microzooplancton**, prédateur de phytoplancton de petite taille ou de bactéries.
- (iv) Le **bactériobenthos**, responsable du recyclage de la matière organique particulaire sédimenté.

Les travaux que nous avons menés à ce sujet l'ont été dans une large diversité de milieux aquatiques, notamment :

- . des rivières, comme l'Escaut, la Meuse ou la Seine,
- . les estuaires de l'Escaut et de la Loire,
- . les zones côtières de la Mer du Nord et de la Manche,
- . l'Océan Antarctique.

Cette diversité de sites d'étude, par la multiplicité des situations environnementales qu'elle offre, et des comparaisons qu'elle permet, a constitué une des richesses de notre travail.

Pour chacun de ces milieux, des modèles plus ou moins élaborés du fonctionnement écologique d'ensemble ont été établis.

### 3. Méthodes et Techniques développées

Notre démarche repose, on l'a vu, sur l'étude expérimentale détaillée de l'activité des micro-organismes en milieu naturel. Des développements méthodologiques considérables ont dû être réalisés à cette fin. Les méthodes de mesure de l'activité des micro-organismes que nous avons développées sont à la fois très globales et très fines. Très globales, parce qu'elles s'appliquent à des assemblages complexes de micro-organismes tels qu'ils se rencontrent dans la nature; très fines, parce qu'elles visent à décrire les processus écologiques dans le détail de leur biochimie.

Parmi les **méthodes originales** que nous avons mises au point au cours de l'Action de Recherche Concertée en Océanologie, citons :

#### 3.1. Etude du phytoplancton :

. La mesure de la **synthèse des protéines** et de l'**utilisation des réserves cellulaires** par le phytoplancton (Lancelot & Mathot, 1985). De cette approche, découle une méthodologie d'estimation rigoureuse de la production primaire, distinguant le processus de photosynthèse (production primaire brute) du processus de croissance (production primaire nette) (Lancelot *et al.*, 1986).

. La mesure de la **biomasse phytoplanctonique**, dans le cas d'une contribution importante de matériel mucilagineux extracellulaire (Rousseau, *et al.*, 1990).

#### 3.2. Etude du bactérioplancton

. La mesure de la **vitesse d'hydrolyse exoenzymatique** des macromolécules par les bactéries planctoniques (Somville & Billen, 1983; Vives-Rego *et al.*, 1984; Fontigny *et al.*, 1987.; Billen, 1990).

. La mesure de la **production bactérienne**, soit par la détermination de la synthèse de DNA (Servais, 1986), soit par celle des protéines bactériennes (Servais, 1990)

. La mesure de la **mortalité** des bactéries planctoniques **autochtones** (Servais *et al.*, 1985; Servais *et al.*, 1989; Billen & Fontigny, 1988) ou **allochtones** (Garcia Lara *et al.*, in prep.)

. La mesure de la **fraction biodégradable** de la matière organique dissoute (Servais *et al.*, 1987, 1989).

### 3.3. Etude du microzooplancton

. Mesure du taux de grazing des bactéries par le nanozooplancton (Becquevort et al, subm.).

### 3.4. Etude du benthos

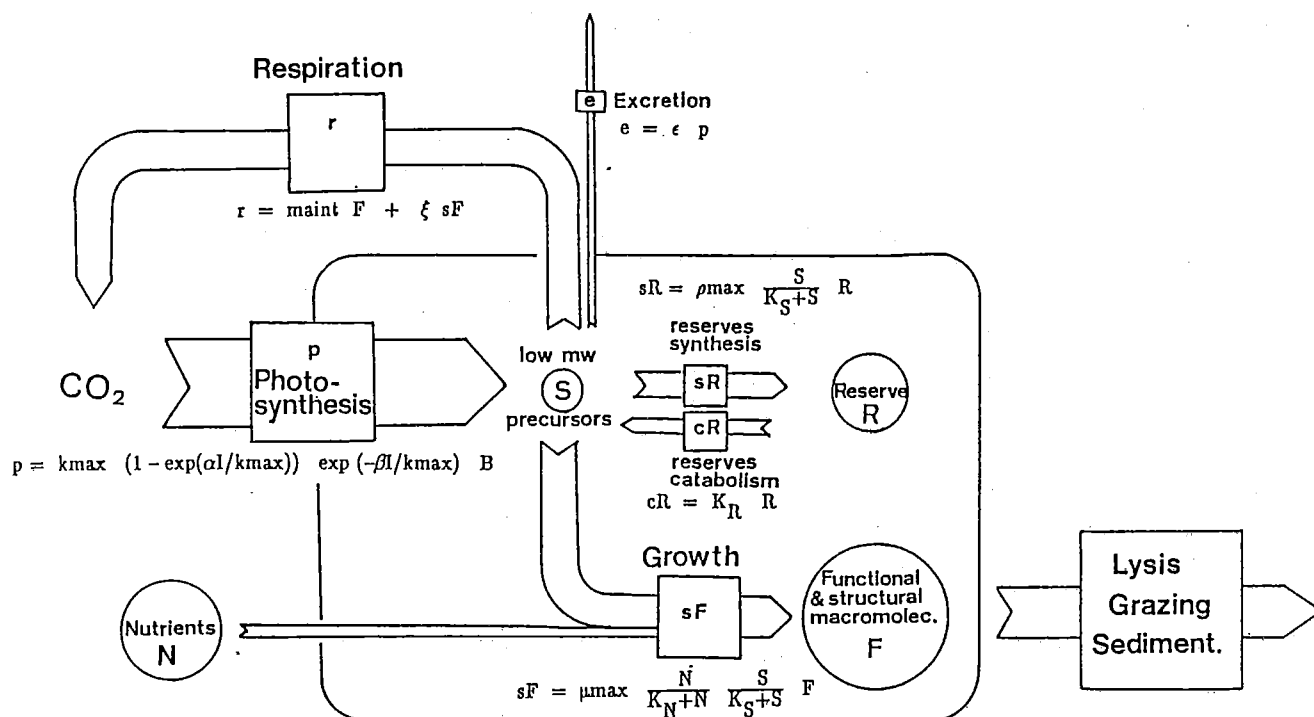
. Mesure des flux d'échange de nutriments à travers l'interface sédiment-eau à l'aide de cloches et interprétation à l'aide d'un modèle diagénétique original (Billen *et al.*, 1989, 1990).

## 4. Résultats des Recherches

Les travaux que nous avons effectués ont abouti à la formulation de **sous-modèles** tout à fait généraux basés sur une représentation simplifiée, mais biochimiquement réaliste, des processus cellulaires de base impliqués dans la dynamique des 4 compartiments microbiens principaux des écosystèmes aquatiques.

### 4.1. Modèle de la dynamique du phytoplancton

Le modèle AQUAPHY (Lancelot *et al.*, 1989; Lancelot, in prep.) constitue une formulation générale des processus de photosynthèse et de croissance phytoplanctoniques. La structure du modèle est représentée dans la Fig.1 où sont schématisés une cellule phytoplanctonique, son métabolisme interne et ses échanges avec le milieu extérieur.



**Figure 1 :** Représentation schématique des mécanismes de croissance du phytoplancton.

Les constituants cellulaires du phytoplancton ont été subdivisés en 3 compartiments définis sur base de leur fonction biochimique : le pool de petits métabolites  $S$  précurseurs de la synthèse des macromolécules et caractérisés par une grande vitesse de turnover, le pool des produits de réserve  $R$  constitués de polysaccharides et de lipides, le pool des macromolécules fonctionnelles (DNA, ATP, enzymes...) et structurales (membranes...)  $F$ . Ces dernières sont composées pour environ 80 % de protéines et contiennent l'essentiel des nutriments inorganiques dissous prélevés par la cellule. De par la fonction biochimique et la faible vitesse de turnover des macromolécules  $F$ , la synthèse de ces macromolécules constitue une mesure de la croissance cellulaire.

Le modèle de croissance est donc basé sur la description des mécanismes de la synthèse des macromolécules F. Elle est considérée comme dépendant de la disponibilité en nutriments inorganiques (dissous N dans le milieu ambiant ou présents sous forme de pools internes) et en précurseurs carbonés S. Ces derniers proviennent soit directement de la photosynthèse p, soit du catabolisme cr des produits de réserve R. Les besoins énergétiques, nécessaires au transfert des nutriments à l'intérieur de la cellule, à la biosynthèse des macromolécules et au maintien des structures cellulaires, sont assurés à la fois par le processus photosynthétique et le catabolisme des produits de réserve.

La croissance cellulaire peut se poursuivre pendant des périodes prolongées d'obscurité où le processus photosynthétique s'annule, pour autant que la quantité de produits de réserve précédemment synthétisés à la lumière soit suffisante pour assurer les besoins énergétiques et biosynthétiques. La relation entre la croissance et la photosynthèse ne dépend dès lors que des processus de formation temporaire des substrats énergétiques R et de leur catabolisme.

La cinétique de chacun des processus pris en compte dans le modèle et les paramètres correspondants ont été déterminés sur base d'expériences menées sur des populations phytoplanctoniques naturelles.

Le tableau 1 résume les paramètres impliqués qui, pour la plupart, ont fait l'objet de détermination expérimentale directe.

**Tableau 1 :** Paramètres du modèle mathématique de croissance du phytoplancton.

Paramètres	Symboles	Unités
Capacité photosynthétique	$\alpha$	$h^{-1}(\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1})^{-1}$
Vitesse spécifique maximale de photosynthèse	$K_{max}$	$h^{-1}$
Photoinhibition	$\beta$	$h^{-1}(\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1})^{-1}$
Taux d'excrétion phytoplanctonique	P.E.R.	sans dimension
Vitesse spécifique maximale de synthèse des produits de réserve R	$\ell_{max}$	$h^{-1}$
Constante de catabolisme des produits de réserve R	$K_{CR}$	$h^{-1}$
Vitesse spécifique de synthèse des macromolécules F	$\mu_{max}$	$h^{-1}$
Constante de Michaelis relative à l'assimilation de nutriments N	$K_N$	$\mu mole \cdot l^{-1}$
Constante de Michaelis relative à l'assimilation de précurseurs monomériques S	$K_S$	$\mu g C \cdot l^{-1}$
Constante de maintenance des structures cellulaires	MAINT	$h^{-1}$
Coût énergétique de la biosynthèse des macromolécules F	CESP	sans dimension.

## 4.2. Modèle de la dynamique du bactérioplancton

Un modèle de l'utilisation de la matière organique naturelle par les communautés bactériennes mixtes des milieux aquatiques a été élaboré et précisé par notre groupe depuis plusieurs années (voir, par exemple, Servais, 1986; Servais *et al.*, 1986; Billen & Servais, 1988), sous le nom de Modèle HSB (Fig. 2).

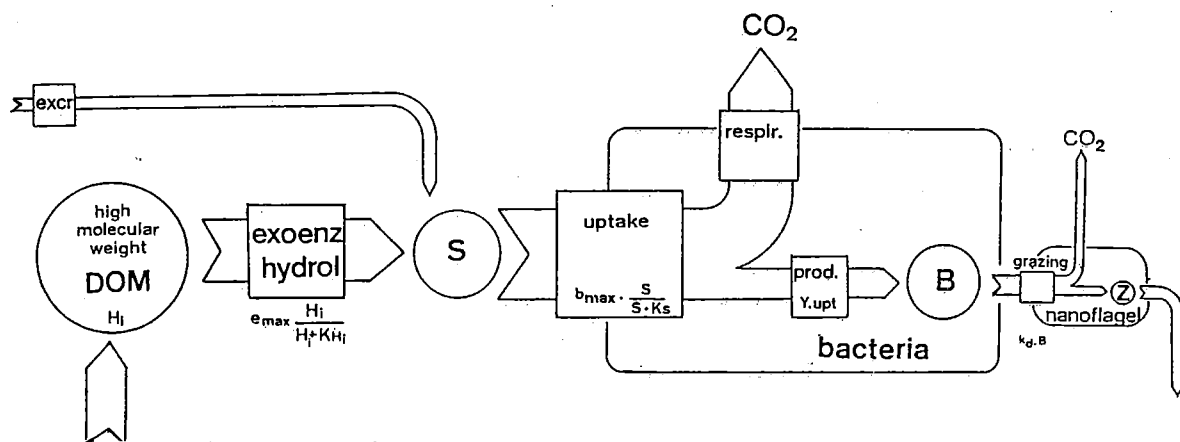


Figure 2. Représentation schématique des processus impliqués dans la dynamique des bactéries hétérotrophes et leur dégradation de la matière organique.

Nous avons montré que l'étape déterminante de l'utilisation de la matière organique naturelle, essentiellement présente sous forme de macromolécules, réside dans son hydrolyse exoenzymatique. En effet, seuls sont directement utilisables par les bactéries un certain nombre de petites molécules organiques (acides aminés libres, mono- et oligosaccharides, acides organiques), reconnues par les perméases et qui sont donc susceptibles, au contraire de la matière organique polymérique et des composés humiques, de pénétrer dans les cellules (Rogers, 1961). Ces petites molécules, que nous appelons **substrats directs** (S) forment donc le stock de matière organique directement utilisable qui contrôle effectivement la croissance bactérienne. Ils sont produits par **hydrolyse exoenzymatique** des composés organiques de haut poids moléculaires et utilisés rapidement selon une cinétique de Michaelis-Menten.

Seule une partie de la matière organique est susceptible d'être hydrolysée, c'est la matière organique biodégradable (H); l'autre fraction de la matière organique est réfractaire à l'hydrolyse et non biodégradable.

Une analyse plus précise de la matière organique biodégradable macromoléculaire a permis de montrer qu'elle pouvait être considérée comme formée de deux classes d'utilisabilité, respectivement rapidement ( $H_1$ ) et lentement ( $H_2$ ) biodégradable, hydrolysée chacune selon une cinétique de Michaelis-Menten, avec des paramètres propres.



La croissance, ou production de biomasse, des bactéries est généralement proportionnelle à l'utilisation des substrats directs.

Grâce à une méthode, qui consiste à suivre dans une culture mixte de bactéries de rivière, à la fois la production de biomasse bactérienne et le carbone organique utilisé, nous avons pu déterminer le rendement de croissance  $Y$  pour des bactéries en croissance sur du matériel organique naturel complexe. Cette méthode permet de proposer une valeur de 30 % en l'absence de limitation par les nutriments.

La dynamique des communautés microbiennes, dans la plupart des milieux naturels, dépend largement de l'équilibre entre le processus de croissance, d'une part, et les divers processus de mortalité, d'autre part. Contrairement à une idée ancienne, la mortalité bactérienne n'est pas limitée aux situations de starvation, mais est un phénomène permanent se produisant également en situation de croissance. Des méthodes sont maintenant disponibles pour évaluer la vitesse du processus de mortalité des communautés bactériennes planctoniques dans les milieux aquatiques naturels (Servais *et al.* 1985, 1989; Mc Manus & Fuhrman, 1988). Elles permettent de distinguer, entre la mortalité due au broutage par les prédateurs des bactéries (principalement les flagellés hétérotrophes) et une mortalité *résiduelle* due à d'autres causes, parmi lesquelles la lyse spontanée, l'attaque virale, etc...

Le processus global de mortalité peut généralement être valablement représenté par une cinétique du premier ordre (Servais *et al.*, 1985). La constante de premier ordre de mortalité *résiduelle* est généralement voisine de  $0.01 \text{ h}^{-1}$  (à  $20^\circ \text{ C}$ ) (Billen *et al.*, 1989).

Le taux de grazing, quant à lui, est plus variable : il est étroitement corrélé au nombre de flagellés hétérotrophes présents dont la consommation spécifique des bactéries se situe dans la gamme 10–250 bact/nanoflagellé/h (Servais *et al.*, 1989).

Le tableau 2 résume les paramètres impliqués dans la description des processus d'utilisation bactérienne de la matière organique selon le modèle HSB.

**Tableau 2 :** Paramètres impliqués dans la description des processus de dégradation de la matière organique et de la dynamique des bactéries hétérotrophes.

---

$e_1 \text{ max}$	Taux maximum d'hydrolyse de $H_1$	$\text{h}^{-1}$
$KH_1$	Constante de demi-saturation de $H_1$	$\text{mgC.l}^{-1}$
$e_2 \text{ max}$	Taux maximum d'hydrolyse de $H_2$	$\text{h}^{-1}$
$KH_2$	Constante de demi-saturation de $H_2$	$\text{mgC.l}^{-1}$
$b \text{ max}$	Taux maximum d'uptake de S	$\text{h}^{-1}$
$K_s$	Const. de $\frac{1}{2}$ saturation de l'uptake de S	$\text{mgC.l}^{-1}$
$Y$	Rendement de croissance	—
$k_d$	Taux global de mortalité	$\text{h}^{-1}$

---

#### 4.3. Modèle de la dynamique du nanozooplancton phagotrophe

Les recherches dans ce domaine, plus récentes que dans les deux précédents, n'ont pas encore abouti à une formulation générale de la dynamique de ce compartiment. Bien souvent, dans les modèles écologiques d'ensemble que nous avons réalisés, le terme de grazing phytoplanctonique ou bactérien est représenté par une cinétique de premier ordre, ne faisant pas apparaître explicitement la biomasse des protozoaires.

Nous avons cependant avancé dans l'étude des facteurs qui contrôlent le grazing par les protozoaires (Becquevort *et al.*, *subm.*). La dépendance, de type Michaelienne, du flux de grazing à la concentration en bactéries, a été clairement mise en évidence en milieu marin.

#### 4.4. Modèle du recyclage benthique des nutriments

Les processus de minéralisation de la matière organique dans les sédiments ont été étudiés dans notre laboratoire depuis de nombreuses années, tant en milieu marin (Billen, 1978) qu'en milieu d'eau douce (Billen *et al.*, 1989). Ces recherches ont abouti à la formulation d'un modèle général, appelé Modèle BENTHOS (Billen, 1982; Billen & Lancelot, 1988). La structure du modèle est décrite dans la figure 3.

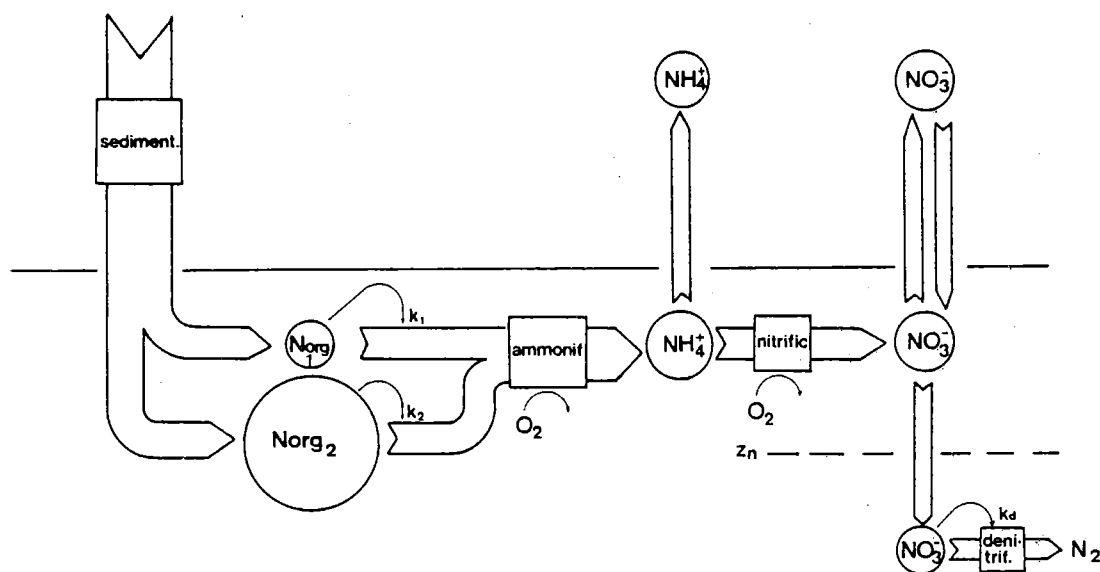


Figure 3. Représentation schématique des processus pris en compte dans le modèle des transformations benthiques de la matière organique et des nutriments associés.

La matière organique qui sédimente est supposée constituée de deux fractions, l'une rapidement et l'autre lentement biodégradable. Chacune de ces fractions est décomposée selon une cinétique de premier ordre avec sa constante propre ( $k_{sed_1}$ ,  $k_{sed_2}$ ). La dispersion des substances dissoutes dans l'eau interstitielle est caractérisée par un coefficient  $D_i$ . La phase solide du sédiment est sujette à un processus de bioturbation caractérisé par un coefficient de mélange  $D_s$ . Le profil de concentration en matière organique et celui de l'activité organotrophe qui en découle sont calculés en supposant qu'un équilibre est établi par rapport aux conditions instantanées en ce qui concerne la matière organique rapidement biodégradable, dont le flux d'apport présente d'importantes variations saisonnières, et par rapport aux conditions annuelles moyennes en ce qui concerne la matière organique lentement biodégradable dont le flux d'apport ne subit pas de fortes fluctuations saisonnières.

A partir du profil d'activité organotrophe dans le sédiment, on calcule alors la profondeur de la couche aérobie.

La nitrification ne se déroule que dans cette couche aérobie et y est proportionnelle à l'ammonification (dont elle représente 80 %).

La dénitrification, restreinte à la couche anaérobie, est considérée du premier ordre par rapport à la concentration en nitrate, avec une constante calculée de telle sorte que la dénitrification, à saturation en nitrate, serait responsable de toute la dégradation de la matière organique.

Les paramètres caractérisant les cinétiques prises en compte dans le modèle sont regroupés dans le tableau 3.

**Tableau 3 :** Paramètres impliqués dans la description des processus benthiques :

$k_{1b}$ $k_{2b}$	[constantes de premier ordre de dégradation de la matière organique	$h^{-1}$
$C/N_1$ $C/N_2$	[rapport C/N de la matière organique déposée	-
$D_i$ $D_s$	constante de dispersion dans la phase interstitielle constante de dispersion dans la phase solide	$m^2sec^{-1}$

Ce modèle permet de calculer les flux d'échange d'oxygène, de nitrate et d'ammonium à travers l'interface sédiment-eau à partir des valeurs de flux de sédimentation du matériel organique particulaire.

## 5. Applications

Les travaux menés dans le cadre de l'Action de Recherche Concertée en Océanologie ont, dès à présent, pu être appliqués (ou sont en voie de l'être) dans de nombreuses situations concrètes.

Nous citons ici très brièvement une série d'études à caractère appliqué réalisées par notre groupe de recherche pour le développement desquelles les connaissances, acquises au cours de l'Action de Recherche Concertée en Océanologie, ont été essentielles.

Dans toutes ces études, les modules de bases décrits ci-dessus, sont essentiellement identiques. Seules changent les contraintes hydrodynamiques ou physico-chimiques auxquelles est soumis le système écologique.

### 5.1. Etude des floraisons de *Phaeocystis* dans les zones côtières enrichies en nutriments de la Manche et de la Mer du Nord

Etude financée par la Communauté Economique Européenne (contrat ENV/4V0102-B) et STEP, et par les Services de Programmation de la Recherche Scientifique (contrat ENV/2).

Les zones côtières continentales de la Manche et de la Mer du Nord sont parcourues par un courant résiduel longeant la côte, du SW au NE. Les masses d'eau qu'il entraîne sont donc soumises successivement et d'une façon cumulative aux apports terrigènes des grands fleuves de la façade NW de l'Europe, de la Seine à l'Elbe. Ces fleuves, qui drainent une des régions du monde les plus peuplées, les plus industrialisées et à l'agriculture la plus intensive, charrient des quantités d'éléments nutritifs tout à fait considérables. Il n'est donc pas étonnant que le fonctionnement écologique de ces zones soit particulièrement perturbé, et qu'en particulier on y assiste à des développements phytoplanctoniques très importants. Une algue, *Phaeocystis*, domine la communauté phytoplanctonique lors des floraisons printanières dans toute la Baie Sud de la Mer du Nord, et jusqu'au German Bight. Sa physiologie très particulière, caractérisée par la production d'une gangue muqueuse dans laquelle les cellules restent englobées et forment des colonies de plusieurs mm de diamètres, est responsable de dysfonctionnements considérables de l'écosystème, dont les plus manifestes sont l'accumulation de mousse sur les plages et l'exportation de matériel organique vers les côtes danoises, où les conditions de stratification de la colonne d'eau favorisent le développement de situations d'anaérobiose au niveau du benthos.

Notre équipe a été chargée par la CEE de la coordination d'une vaste étude de ce phénomène d'eutrophisation côtière. Il s'agit d'établir un modèle détaillé du fonctionnement écologique de la zone côtière continentale du nord-ouest de l'Europe pouvant servir d'outil de gestion pour :

- (i) prévoir l'importance et la durée des floraisons algales en fonction des facteurs météorologiques et hydrologiques et des rejets terrigènes de nutriments;
- (ii) faire le lien entre les actions préventives ou curatives qui pourraient être menées au niveau des bassins hydrographiques pour réduire les rejets en mer de nutriments;
- (iii) optimiser les mesures à prendre à la lumière d'une analyse comparée des coûts (économiques et sociaux) entraînés par ces mesures d'une part, de ceux résultant des dommages engendrés par la pollution d'autre part.

## 5.2. Evaluation du potentiel nutritif disponible pour le krill dans l'Océan Austral

(Etude financée par les Services de Programmation de la Recherche Scientifique  
(contrat ANTAR/05))

L'écosystème de l'Océan Austral est caractérisé par la présence, aux niveaux supérieurs de son réseau trophique, d'organismes de grande taille par rapport à celle des organismes occupant des positions semblables dans les écosystèmes tempérés ou tropicaux, effectuant de long déplacements, manifestant une longévité importante et un taux de reproduction très bas. Ces caractéristiques, qui correspondent typiquement à une stratégie "K" d'exploitation des ressources, font que la production biologique aux niveaux supérieurs du réseau trophique intègre à la fois dans le temps et dans l'espace la production biologique des niveaux inférieurs.

Tant pour évaluer le potentiel nutritif disponible pour les organismes supérieurs et gérer ainsi rationnellement leur exploitation ou leur protection, que pour évaluer le rôle de ce vaste écosystème dans les cycles biogéochimiques à l'échelle globale, c'est donc à grande échelle spatiale et temporelle qu'il importe de comprendre et de quantifier le fonctionnement du système Antarctique, tel qu'il est déterminé par la dynamique des premiers niveaux trophiques.

Mais ce caractère "intégrateur" des organismes supérieurs antarctiques constitue en fait une réponse adaptative à une extrême variabilité spatiale et temporelle de la production aux premiers niveaux du réseau trophique. Cette variabilité rend extrêmement difficile l'évaluation de la production primaire sur la seule base d'observations réalisées de façon ponctuelle. Même la multiplication de telles observations n'aboutira pas à une amélioration sensible de notre connaissance de l'écosystème marin antarctique si ces mesures ne peuvent être replacées dans un cadre théorique explicatif, permettant de faire le lien entre l'activité microbiologique aux premiers niveaux de la chaîne alimentaire et les facteurs physiques qui la conditionnent.

Tel est l'objectif de l'étude qui nous a été confiée: établir un modèle de calcul de la production de la base de la chaîne trophique constituant le potentiel nutritif pour les organismes supérieurs, à l'échelle du système marin antarctique tout entier. Ce modèle sera basé d'une part, sur la connaissance de la physiologie des microorganismes constitutifs du réseau phytoplancton/bactéries/microprédateurs, et d'autre part, sur des modèles physiques permettant de caractériser la dynamique de la colonne d'eau et du système eau-glace.

### 5.3. Etablissement d'un algorithme fournissant les conditions limites amont du modèle de dégradation de la matière organique dans l'estuaire de l'Escaut

(Etude financée par l'Unité de Gestion du Modèle Mathématique de la Mer du Nord et de l'Estuaire de l'Escaut)

Des plus petits ruisseaux jusqu'à l'embouchure des estuaires, les milieux aquatiques continentaux forment un continuum d'écosystèmes interdépendants. Ces écosystèmes sont le siège de processus biologiques et physico-chimiques extrêmement intenses qui transforment, immobilisent ou éliminent dans une large mesure avant qu'elles n'atteignent la mer les substances organiques et les nutriments rejetés par l'activité humaine.

Le réseau hydrographique et les zones estuariennes peuvent donc être vus comme une série de "filtres" placés entre l'activité humaine et les zones côtières marines. Certains bilans de matière effectués précédemment (Billen, 1988) montrent ainsi que du total de l'azote rejeté dans le réseau hydrographique des grandes rivières NW européennes, plus d'un tiers est éliminé avant d'atteindre l'embouchure. Des observations similaires ont été faites en ce qui concerne le phosphore.

Pour maîtriser le problème de l'eutrophisation des zones côtières et optimiser les mesures à prendre pour réduire les apports de nutriments en mer, il est donc essentiel de considérer le fonctionnement d'ensemble des milieux aquatiques continentaux par lesquels transitent nécessairement la plus grande partie des rejets anthropiques.

On ne disposait pas jusqu'ici d'outil généraux permettant de simuler le comportement de substances nutritives dans l'ensemble d'un réseau hydrographique. Pourtant d'excellents modèles de tronçons de rivières ou d'estuaires ont été développés. Mais leur handicap majeur, dans l'optique développée ici, réside dans la nécessaire connaissance des conditions limites amont: ces modèles requièrent comme donnée d'entrée les valeurs à leur frontière amont des principales variables d'état (biomasse phytoplanctonique et bactérienne, concentration en nutriments et en matière organique, état rédox...) et leurs variations saisonnières. Des données observées (forcément relatives à la situation actuelle) doivent donc être injectées dans ces modèles pour le calcul des scénarios que l'on désire simuler. Comme, en outre, la réponse de ces modèles est généralement très sensible aux conditions aux limites, leur pouvoir prédictif se trouve fortement limité par cette exigence qui rend ces modèles incapables d'évaluer correctement l'impact de perturbations intervenant en amont dans le réseau hydrographique.

Il n'est évidemment possible de s'affranchir de la contrainte d'une condition limite empirique que par le recours à un modèle complet du réseau hydrographique englobant tout le bassin versant. On pourrait penser qu'un tel modèle, couvrant depuis leur source tous les tributaires du réseau, serait si lourd et exigerait tant de données d'entrée qu'il serait très difficilement opérationnel. Les travaux récents de notre équipe nous ont cependant conduits à développer des outils de prédiction efficaces traitant l'ensemble d'un réseau hydrographique sans pour autant rentrer dans le détail des situations particulières qui le caractérisent sur le terrain, ni sans recourir à des mesures systématiques sur tous ses tributaires. Cette démarche est rendue possible tout d'abord par la reconnaissance de ce que les processus impliqués dans la transformation, l'élimination ou l'immobilisation de la matière organique et des nutriments, et qui déterminent largement la qualité de l'eau, sont fondamentalement les mêmes tout au long du continuum rivière-estuaire.

Le couplage de sous-modèles hydrologiques, basés sur l'analyse geomorphologique de Horton avec les sous-modèles biologiques décrits plus haut dans ce rapport, permet le calcul de la qualité de l'eau et de la charge en nutriments dans l'ensemble du réseau hydrographique et de l'estuaire, connaissant un certain nombre de fonctions de forçage, liées :

- . aux conditions météorologiques (température, pluviosité);
- . à la géomorphologie du bassin et éventuellement à son aménagement hydraulique;
- . aux rejets agricoles, domestiques et industriels, à leur répartition spatiale dans le bassin et à leur traitement éventuel.

Cette démarche a été développée pour le cas particulier du bassin de l'Escaut et de sa zone estuarienne. Elle aboutit à la mise au point d'un modèle permettant le calcul de la qualité de l'eau de l'estuaire de l'Escaut et de la charge en substances nutritives qu'il apporte aux zones côtières marines, en fonction des conditions météorologiques et des rejets anthropiques dans le bassin versant. Il permet ainsi la simulation de divers scénarios relatifs à la politique d'épuration des rejets domestiques et industriels.

#### 5.4. Modélisation du fonctionnement de l'écosystème Seine

(Participation au programme PIREN SEINE du CNRS)

Le programme PIREN-SEINE du CNRS a pour objectif final une modélisation d'ensemble du bassin versant de la Seine permettant de tester les conséquences de divers scénarios relatifs à l'aménagement de l'activité humaine dans le bassin.

Notre équipe est impliquée dans ce programme à deux niveaux :

- . Mesure et étude de la cinétique des processus bactériens hétérotrophes, plus particulièrement en relation avec les rejets de la station d'épuration d'Achères, qui traite les deux tiers des effluents de la région parisienne. Ce travail aboutira à la modélisation de la qualité de l'eau dans la partie la plus aval de la Seine.

- . Mesure et étude de la cinétique des processus phytoplanctoniques dans l'ensemble du réseau hydrographique. Etablissement de modèles généraux du développement algal. Ce modèle permettra de définir l'importance et les variations saisonnières du développement phytoplanctonique dans les tributaires de différents ordres, en fonction des conditions climatiques. Il pourra être utilisé pour quantifier globalement l'impact de certaines mesures préventives (réduction des apports de nutriments, plantations de rives, aménagement et entretien des cours d'eau...).

### **5.5 Etablissement d'un modèle du fonctionnement des filtres biologiques utilisés pour la production d'eau potable**

(Etude réalisée pour le compte du Syndicat des Eaux d'Ile de France)

Dans le traitement de l'eau potable, la filtration biologique – notamment sur charbon actif en grain – constitue actuellement le meilleur moyen d'éliminer les teneurs en matière organique biodégradable, souvent élevées dans les eaux brutes, lorsque celles-ci proviennent d'eaux de surface de qualité médiocre.

L'application du modèle HSB aux conditions d'un filtre biologique a permis de développer le modèle CHABROL, qui est utilisé maintenant pour l'optimisation de la conception et de la gestion du fonctionnement des filtres des usines de production d'eau potable de la Banlieue Parisienne.

### **5.6. Etude des processus de réviviscence bactérienne dans les réseaux de distribution d'eau potable**

(Etude réalisée pour le compte du Syndicat des Eaux d'Ile de France)

La prolifération de bactéries, dans l'eau libre et sur les parois des canalisations dans les grands réseaux urbains de distribution d'eau potable, entraîne des désagréments et des risques considérables. La chloration de l'eau, pratique préventive largement utilisée dans le passé, est maintenant reconnue comme dangereuse. La mise au point d'une stratégie alternative, basée sur la réduction de la matière organique dans l'eau refoulée, nécessite de disposer d'un modèle de la dynamique des bactéries hétérotrophes dans les conditions d'un réseau de distribution. L'application du modèle HSB à ce problème est actuellement en cours.



### 5.7. Etude du devenir des bactéries allochtones dans les milieux aquatiques naturels

La gestion des eaux de baignade ou des eaux destinées à la production d'eau potable et leur protection vis-à-vis des contaminations par les *bactéries fécales*, d'une part, le contrôle des risques de contamination de l'environnement par les *souches bactériennes génétiquement manipulées* en usage en biotechnologie, d'autre part, posent le problème du devenir des *bactéries allochtones* introduites dans les milieux naturels.

Pour aborder cette problématique, les approches classiques en usage actuellement, notamment pour le contrôle de qualité bactériologique des eaux, sont largement insuffisantes.

Elles sont insuffisantes sur le plan *méthodologique*. La technique de base reste, en effet, le comptage par croissance sur milieu gélosé spécifique. Il a été montré cependant que nombre de bactéries pathogènes rejetées dans l'environnement perdent la capacité de croître sur ces milieux, tout en conservant leur pathogénicité potentielle (*viable but non culturable bacteria* (Colwell *et al.*)).

Elles sont insuffisantes sur le plan *conceptuel* : les approches classiques ignorent, en effet, totalement les interactions des bactéries allochtones avec l'ensemble des communautés microbiennes autochtones des milieux aquatiques.

Les techniques et les concepts que nous avons développés pour l'étude de la dynamique des populations microbiennes autochtones semblent parfaitement transposables à l'étude du devenir des populations allochtones.

En particulier, la mise au point d'une méthode de mesures de la *mortalité* des bactéries allochtones en milieu aquatique naturel, inspirée de la procédure proposée par Servais *et al.* (1985, 1989), offre un outil très puissant dans ce domaine.

Avec cette méthode, il nous est maintenant possible d'aborder les questions suivantes :

Dans quelle mesure des bactéries allochtones, rejetées dans un milieu où elles sont incapables de croître, sont-elles soumises aux mêmes processus de mortalité (lyse, prédation, ....) que les bactéries autochtones ?

Quels mécanismes, actifs ou passifs, leur permettent d'échapper aux processus *normaux* de mortalité ?

Cette recherche est poursuivie sur deux sites pour lesquels des informations abondantes existent ou seront rassemblées par ailleurs concernant la dynamique des bactéries autochtones : la Seine en aval de Paris et les zones marines côtières de la Mer du Nord.

## 6. Liste des Publications

Publications du Groupe de Microbiologie des Milieux Aquatiques relatives aux travaux effectués dans le cadre de l'Action Concertée en Océanologie durant la période 1984-1990:

- Billen, G. (1982a). An idealized model of nitrogen recycling in marine sediments. *American J. Sci.* 282 : 512-541.
- Billen, G. (1982b). Modelling the processes of organic matter degradation and nutrient recycling in sedimentary system. In : *Sediment Microbiology*, Nedwell, D.B., Brown, C.M. (eds). pp. 15-52. Academic Press, London.
- Billen, G. (1984). *Heterotrophic utilization and regeneration of nitrogen*. In : Hobbie, J.E., Williams, P.J. LeB (eds), Plenum Press, N.Y., p. 313-356.
- Billen, G., Cavelier, C., Dessery, S., Lancelot, C., Meybeck, M., Somville, M. (1984). Evolution de la qualité de la rivière Oise lors de sa rétention dans le bassin de storage de Mery. *Ver. Int. Verein. Limnol.* 22 : 1510-1515.
- Billen, G., Somville, M., De Becker, E., Servais, P. (1985). A nitrogen budget of the Scheldt hydrographical basin. *Neth. J. Sea Res.* 19 : 223-230.
- Billen, G., Cauwet, G., Dessery, S., Meybeck, M., Somville, M. (1986). Origines et comportement du carbone organique dans l'estuaire de la Loire. *Rapport P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 186 : 375-391.
- Billen, G., Lancelot, C., De Becker, E., Servais, P. (1986). The terrestrial-marine interface : Modelling nitrogen transformation during its transfer through the Scheldt river system and its estuarine zone. In : *Marine Interface Ecodynamics*. Nihoul, J.C.J. (ed.), Elsevier Oceanographic Series. 42 : 429-452.
- Billen, G., Fontigny, A. (1987). Dynamics of a *Phaeocystis*-dominated spring bloom in Belgian coastal water. 2. Bacterioplankton dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37 : 249-257.
- Billen, G., Lancelot, C., De Becker, E. & Servais, P. (1988). Modelling microbial processes (phyto- and bacterioplankton) in the Scheldt estuary. *Hydrobiol. Bull.* 22 : 43-55.
- Billen, G., Servais, P. (1988). Modélisation des processus de dégradation bactérienne de la matière organique en milieu aquatique. In : *Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques*. Masson, Bianchi, M. (ed.), pp. 219-245.
- Billen, G., Servais, P., Fontigny, A. (1988). Growth and mortality in bacterial populations dynamics of aquatic environments. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 31 : 173-183.
- Billen, G., Lancelot, C. & Mathot, S. (1988). Ecophysiology of phyto- and bacterioplankton growth in the Prydz Bay area during the Austral Summer 1987. II. Bacterioplankton activity. *Proceedings of the Belgian National Colloquium on Antarctic Research*. Prime Minister's Services. Science Policy Office. pp 134-146.

- Lancelot, C., Mathot, S. (1985). Biochemical fractionation of primary production by phytoplankton in Belgian coastal waters during short- and long-term incubations with  $^{14}\text{C}$ -bicarbonate. II. *Phaeocystis poucheti* colonial population. *Mar. Biol.* 86 : 227-232.
- Lancelot, C., Billen, G., Sournia, A., Weisse, T., Colijn, F., Veldhuis, M., Davies, A. and Wassman, P. (1987). *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. *Ambio*, 16(1) : 38-46.
- Lancelot, C. & Mathot, S. (1987). Dynamics of a *Phaeocystis*-dominated spring bloom in Belgian coastal waters. I. Phytoplanktonic activities and related parameters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37(2-3) : 239-248.
- Lancelot, C., Mathot, S. Owens, N.J.P. (1986). Modelling protein synthesis, a step to an accurate estimate of net primary production : *Phaeocystis pouchetii* colonies in Belgian coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32 : 192-202.
- Lancelot, C., Billen, G. & Mathot, S. (1988). Ecophysiology of phyto- and bacterioplankton growth in the Prydz Bay area during the Austral Summer 1987. II. Modelling phytoplankton growth. *Proceedings of the Belgian National Colloquium on Antarctic Research*. Prime Minister's Services. Science Policy Office. pp 116-132.
- Lancelot, C., Billen, G. & Mathot, S. (1989). Ecophysiology of phyto- and bacterioplankton growth in the Southern Ocean. *In* Belgian Scientific Research Programme on Antarctica. Vol 1: Plankton Ecology. S./ Caschetto, ed. Prime Minister's Services. Science Policy Office. pp 1-97.
- Mariotti, A., Lancelot, C., Billen, G. (1984). Natural isotopic composition of nitrogen as a tracer of origin for suspended organic matter in the Scheldt Estuary. *Geochimica Cosmochimica Acta.* 48 : 549-555.
- Meybeck, M., Cauwet, G., Dessery, S., Somville, M. Goulean, D., Billen, G. (1988). Nutrients (organic C, P, N, Si) in the eutrophic River Loire (France) and its estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 27 : 595-624.
- Relexans, J.C., Meybeck, Billen, G., Brugeaille, M., Etcheber, H., Somville, M. (1988). Algal and microbial processes involved in particulate organic matter dynamics in the Loire estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 27 : 625-644.
- Rousseau, V., Mathot, S. & Lancelot, C. (1990). Calculating carbon biomass of *Phaeocystis* sp. from microscopic observations. *Mar. Biol.* submitted.
- Saliot, A., *et al.* (GRECO I.C.O.) (1984). Biogéochimie de la matière organique en milieu estuarien : Stratégies d'échantillonnage et de recherche élaborées en Loire (France). *Oceanologica Acta.* 7 : 191-207.
- Servais, P. (1986). *Etude de la dégradation de la matière organique par les bactéries hétérotrophes en rivière*. Ph. D. Thesis. Université Libre de Bruxelles.
- Servais, P. (1988). Mesure de la production bactérienne par incorporation de thymidine tritiée. *Rev. Fr. Sci. Eau.* 1 : 217-237.
- Servais, P. (1989). Modélisation de la biomasse et de l'activité bactérienne dans la Meuse belge. *Rev. Fr. Sci. Eau* 2 : 543-563.
- Servais, P. (1989). Bacterioplankton biomass and production in the river Meuse (Belgium). *Hydrobiologia.* 174 : 99-110.

- Servais, P., Billen, G. (1989). Impact of a nuclear power plant on primary production and bacterial heterotrophic activity in the river Meuse at Tihange (Belgium). *Arch. Hydrobiol.* 3 : 415-430.
- Servais, P., Billen, G., Vives-Rego, J. (1985). Rate of bacterial mortality in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.* 49 : 1448-1455.
- Servais, P., Billen, G., Hascoët, M.C. (1987). Determination of the biodegradable fraction of dissolved organic matters in waters. *Water Res.* 21 : 445-450.
- Servais, P., Billen, G., Martinez, J., Vives-Rego, J. (1989). Estimating bacterial mortality by disappearance of  $^3\text{H}$ -labelled intracellular DNA. *FEMS Microbiol. Ecol.* 62 : 119-126.
- Servais, P., Martinez, J., Billen, G., Vives-Rego, J. (1987). Determining  $^3\text{H}$ -thymidine incorporation into bacterioplankton DNA : Improvement of the method by means of DNase treatment. *Appl. Environ. Microbiol.* 53 : 1977-1979
- Servais, P., Anzil, A. & Ventresque, C. (1989). Simple Method for Determination of Biodegradable Dissolved Organic Carbon in Water. *Appl. Environ. Microbiol.* 55: 2732-2734
- Servais, P., Billen, G., Ventresque, C. & Bablon, G. (1990). Microbial activity in granular activated carbon filters at the Choisy-le-Roi drinking water treatment plant. *J. Am. Wat. Works Ass.* in press.
- Servais, P. & Billen, G. (1990). Le contrôle de la qualité bactériologique des eaux de baignade. *La Tribune de L'eau.* 43 : 24-30.
- Somville, M. (1984). Measurement and study of substrate specificity of exoglucosidase activity in eutrophic water. *Appl. Environ. Microbiol.* 48 : 1181-1185.
- Vives-Rego, J, Billen, G., Fontigny, A. & Somville, M. (1984). Free and attached proteolytic activity in water environments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 21 : 245-249.