

LES FONDAMENTAUX

ÉCOSYSTÈMES AQUATIQUES

Christian LÉVÊQUE



HACHETTE
Supérieur

LES FONDAMENTAUX
LA BIBLIOTHÈQUE DE BASE DE L'ÉTUDIANT EN SCIENCES

— 1^{er} cycle —

*ÉCOSYSTÈMES
AQUATIQUES*

Christian LÉVÊQUE
Directeur de recherches
et délégué à l'environnement
à l'ORSTOM

HACHETTE

LES FONDAMENTAUX

LA BIBLIOTHÈQUE DE BASE DE L'ÉTUDIANT EN SCIENCES

— 1^{er} cycle —

Dans la même collection :

Algèbre linéaire (M.-C. Chatard-Moulin, J. Ezquerria, D. Fredon,
A. Salinier)

Algèbre pour économistes (M. Mérigot)

Analyse, tome 1 (M.-C. Chatard-Moulin, J. Ezquerria, D. Fredon,
A. Salinier)

Analyse, tome 2 (M.-C. Chatard-Moulin, J. Ezquerria, D. Fredon,
A. Salinier)

Éthologie comparée (D. Buican)

Évolution de la pensée biologique (D. Buican)

L'évolution aujourd'hui (D. Buican)

L'Univers des galaxies (D. Benest, A. Blanchard, L. Bottinelli,
S. Collin, C. Froeschlé, L. Gouguenheim, J. Lefèvre, L. Nottale)

Le cycle du carbone (H. Jupin)

Le cycle de l'eau (G. Jacques)

Le monde des étoiles (D. Benest et C. Froeschlé, E. Schatzman,
J.-P. Rozelot, L. Gouguenheim, M. Loulergue, C. Waelkens, J.-P. Zahn)

Les planètes et leur environnement (D. Benest et C. Froeschlé,
F. Barlier, M. Blanc, S. Maurice, J.-P. Peulvast, F. Suagher)

Pour comprendre les probabilités (J. Fourastié, M. Berrondo-Agrell)

Statistique descriptive (G. Chauvat, J.-P. Réau)

Les dessins ont été réalisés par Rémi Picard.

© HACHETTE Livre, 1996. 43, quai de Grenelle, 75905 Paris Cedex 15.

ISBN 2.01.14.5126.4

Tous droits de traduction, de reproduction et d'adaptation réservés pour tous pays.

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes des articles L. 122-4 et L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective », et, d'autre part, que « les analyses et les courtes citations » dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite ».

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français de l'exploitation du droit de copie (3, rue Hautefeuille, 75006 Paris), constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Avant-propos

Cet ouvrage ne prétend pas couvrir l'ensemble de l'écologie des eaux continentales. Son objectif est de donner un aperçu du fonctionnement des systèmes aquatiques en insistant sur les principaux facteurs qui permettent de comprendre comment ces systèmes se structurent dans le temps et dans l'espace. Les hydrosystèmes sont, en effet, des ensembles complexes, évoluant en permanence, dont les composantes physique, chimique, et biologique sont en interaction permanente, y compris avec le milieu terrestre qui les entoure. Dans cette perspective, on évoquera les principes de l'organisation des hydrosystèmes, tout en exposant les thèmes scientifiques qui animent actuellement la communauté des écologistes travaillant sur les milieux aquatiques.

Ces milieux sont soumis, partout dans le monde, à une forte pression des sociétés humaines pour l'usage des ressources ou l'utilisation de l'espace. Il devient difficile de trouver des hydrosystèmes continentaux qui ne soient pas modifiés, à des degrés divers, par les aménagements, les pollutions, l'exploitation des ressources en eau ou des ressources vivantes. C'est pourquoi beaucoup de recherches ont, en réalité, pour objectif de comprendre les conséquences des activités humaines sur le fonctionnement des milieux aquatiques continentaux. À terme, il s'agit de développer des principes de gestion qui permettent de limiter ces impacts. Mais la gestion des hydrosystèmes est nécessairement un compromis entre la protection des milieux et des enjeux économiques liés à des usages parfois conflictuels et concurrentiels. Bien gérer consiste ainsi à rechercher un équilibre acceptable sur le plan social et écologique entre ces différentes contraintes.

L'écologie des systèmes aquatiques continentaux s'inscrit donc dans une démarche de type « connaître pour mieux gérer », avec le souci permanent de mettre en évidence les lois qui régissent le fonctionnement et la dynamique de ces systèmes. La connaissance des processus fondamentaux sert à élaborer des modèles prédictifs ainsi que les outils utiles aux gestionnaires pour évaluer l'état des milieux aquatiques. Cette recherche, qui nécessite une approche le plus souvent multidisciplinaire, correspond aux préoccupations actuelles de protection de l'environnement et de développement durable.

Table des matières

Avant-propos	3
Introduction	9
L'origine des écosystèmes aquatiques : le cycle de l'eau	9
La diversité des milieux aquatiques	11
La notion d'écosystème	12
La notion d'hydrosystème	13
La limnologie ou science des milieux aquatiques continentaux	15
L'homme et les hydrosystèmes	15

PREMIÈRE PARTIE **Structure et organisation** **des systèmes aquatiques continentaux**

Chapitre 1 — Les systèmes fluviaux	19
I. Un fleuve dans sa vallée	19
II. Fonctionnement hydrologique des systèmes fluviaux	20
A/ Pluies-ruissellement-écoulement	21
B/ Les grands types de régimes fluviaux	22
C/ Variabilité des climats et des régimes hydrologiques	24
III. Érosion-transport-sédimentation et géomorphologie fluviale	25
A/ Érosion-transport-sédimentation	26
B/ Grands ensembles géomorphologiques	27
C/ Le profil idéal	29
IV. Une structure longitudinale	30
A/ Une structure hiérarchique : la règle des confluences	30
B/ Zonation biologique	31
C/ Le continuum fluvial	32
V. La plaine alluviale	34
A/ Une mosaïque de milieux	34
B/ Hydrologie et fonctionnement écologique de la plaine alluviale	35
VI. Le rôle de la végétation riveraine	37
VII. Les relations avec les eaux souterraines	39
Chapitre 2 — Les milieux lacustres	41
I. Caractéristiques morphologiques des lacs	42
II. Le bilan hydrique	43
A/ Principaux types de bilans hydriques	44
B/ Bilan hydrique et changements climatiques	46

III. Structuration des lacs en fonction de la profondeur	47
A/ Stratification verticale de l'éclairement	47
B/ Stratification thermique	48
C/ Stratification de la teneur en dioxygène	50
D/ Stratification des processus biologiques	51
IV. Les principaux types de communautés lacustres	52
A/ La communauté pélagique	53
B/ La communauté benthique	54
C/ La communauté littorale	55
Chapitre 3 — Les zones humides	57
I. Caractéristiques des zones humides	58
A/ Fonctionnement hydrologique	58
B/ La végétation	59
II. Les fonctions des zones humides	60
A/ Fonctions écologiques et fonctionnalités	60
B/ Rôle des zones humides dans le cycle hydrologique	61
C/ Les capacités épuratrices des zones humides	61
D/ Rôle écologique des zones humides	62
III. Des milieux menacés à protéger	63

DEUXIÈME PARTIE

Fonctionnement des systèmes biologiques

Chapitre 4 — Chimie des eaux et processus biologiques	67
I. Principales caractéristiques physiques et chimiques des eaux	67
II. Composition chimique des eaux	69
III. Chimie des eaux et processus biologiques	71
A/ Les gaz dissous : dioxygène et dioxyde de carbone	73
B/ Les éléments nutritifs	76
Chapitre 5 — Production biologique et flux d'énergie	81
I. La production primaire	83
A/ Facteurs de contrôle de la production primaire	84
B/ Notions de trophie	85
II. Production secondaire et cycle de la matière vivante	87
A/ Les réseaux et les guildes trophiques	87
B/ Principaux types de chaînes alimentaires	89
C/ Le rôle de la diversité biologique	92
III. Flux d'énergie	92
IV. Le contrôle des réseaux trophiques et les cascades trophiques ..	95

Chapitre 6 — Écologie des populations et des peuplements	97
I. Notions d'échelles spatiales et temporelles	98
A/ Des systèmes hiérarchiques emboîtés	99
B/ L'échelle du temps	99
C/ Les échelles spatio-temporelles dans les cours d'eau	101
II. Écologie des populations : niche et habitat	102
III. Composition et structure des peuplements	104
A/ Composition des peuplements à l'échelle du bassin versant	105
B/ Composition des peuplements à différentes échelles spatiales	106
C/ Les interactions biotiques	107
D/ La dérive	108
IV. Hétérogénéité spatiale et variabilité temporelle des peuplements	109
A/ Une distribution en agrégats	110
B/ Dynamique des mosaïques	110
C/ Connexions et connectivité	111
V. Rôle fonctionnel de la biodiversité	112
VI. Interactions entre milieux aquatiques continentaux et milieux voisins	113

TROISIÈME PARTIE

Conséquences des activités humaines sur les hydrosystèmes

I. Enjeux et usages de l'eau	115
II. Une histoire de l'homme et des hydrosystèmes	116
III. Quelles conséquences pour les hydrosystèmes ?	117
Chapitre 7 — Aménagements et utilisation du bassin versant	119
I. Occupation des sols : agriculture et urbanisation	119
II. Endiguements et rectifications du cours	120
A/ Le Rhin	122
B/ La Seine	123
C/ Le Mississippi	124
III. Construction de barrages	125
A/ Les divers types d'ouvrages	125
B/ Les conséquences écologiques des barrages	126
IV. Extractions de matériaux et prélèvements d'eau	127
A/ Exploitation des granulats	127
B/ Les prélèvements d'eau	128
Chapitre 8 — Les pollutions et leurs conséquences	131
I. Les différentes formes de pollution des hydrosystèmes	132
II. Bioaccumulation et bioamplification	134
III. Pollution par les matières organiques	134

Table des matières

IV. Pollution par les pesticides	136
V. Pollution par les métaux lourds et les substances à usage industriel	138
VI. Nitrates, phosphates et phénomène d'eutrophisation	140
A/ Le phénomène d'eutrophisation	141
B/ L'exemple du lac Léman	142
VII. Autres sources de pollution	145
Chapitre 9 — Indicateurs biologiques et état de santé des écosystèmes aquatiques	147
I. Les systèmes biologiques, indicateurs de qualité	147
II. Intégrité biotique et santé des écosystèmes	149
III. Indicateurs biologiques et objectifs de gestion	150
IV. Indicateurs socio-économiques et perception de l'environnement	152
V. L'esprit des lois	152
Conclusions	155
I. Des systèmes écologiques dynamiques	155
II. Les hydrosystèmes : un patrimoine écologique	158
III. Vers une gestion intégrée des hydrosystèmes	159
Bibliographie	160

Introduction

Toutes proportions gardées, l'eau douce est un élément plutôt rare à la surface de la Terre. En effet, l'hydrosphère, c'est-à-dire l'ensemble des eaux et des glaces du monde, est estimée à $1,46.10^{18}$ m³ et constituée d'environ 97,5% d'eau salée contre seulement 2,5% d'eau douce. Les réserves d'eau douce les plus importantes se trouvent à l'état solide (environ 73,4%) dans les calottes glaciaires, alors qu'environ 26% se trouvent dans le sol. Finalement, les eaux de surface, qui conditionnent l'existence des écosystèmes aquatiques superficiels, représentent seulement 0,6% des eaux douces. Pourtant, les écosystèmes aquatiques continentaux jouent un rôle déterminant dans la vie de nombreuses espèces végétales et animales, dont l'Homme.

I. L'ORIGINE DES ÉCOSYSTÈMES AQUATIQUES : LE CYCLE DE L'EAU

La compréhension du cycle de l'eau est assez récente et l'hydrologie, cette science du cycle de l'eau, n'a guère plus de trois siècles. Pendant longtemps en effet, en l'absence de bilans quantitatifs, l'origine des sources et des rivières fut l'objet de nombreuses spéculations. Pour les Grecs, l'eau des sources provenait des océans après une distillation due au feu intérieur. Platon enseignait ainsi que toutes les eaux des sources provenaient de l'immense réservoir du Tartare, creusé dans les entrailles de la Terre, et que les eaux des fleuves et des mers y retournaient. Aristote, quant à lui, tout en niant que les précipitations soient suffisantes pour entretenir sources et fleuves, pensait que l'eau de la mer se transformait en air, puis que cet air

redevient eau sous l'influence du froid dans des cavernes souterraines, où naissent les sources et les fleuves.

C'est seulement en 1674 que Pierre Perrault, le frère du conteur, mesurant la hauteur des pluies dans le bassin supérieur de la Seine, compris qu'elles représentaient six fois le débit du fleuve et démontra que les précipitations, à elles seules, alimentaient les nappes, les fontaines et les cours d'eau. En établissant le premier bilan hydrologique, il confirmait ainsi dans son traité intitulé *De l'origine des fontaines*, les hypothèses émises un siècle plus tôt par Bernard Palissy.

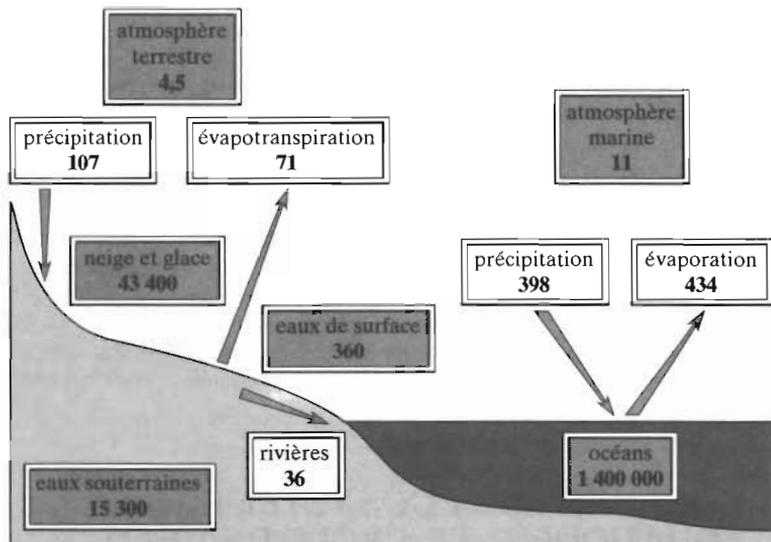


Figure 1. Cycle de l'eau à l'échelle du globe. Les volumes d'eau (cases grises) sont exprimés en 10^{12} m^3 . Les flux (cases blanches) sont exprimés en 10^{12} m^3 par an.

De fait, l'eau effectue un cycle sans fin à la surface de la Terre. Elle se transforme en vapeur, en s'évaporant à la surface des océans et des continents ou par transpiration des êtres vivants (on désigne sous le nom d'évapotranspiration l'ensemble de ces deux phénomènes). Cette vapeur d'eau s'élève dans l'atmosphère où elle se condense en nuages. Ces derniers se condensent à leur tour sous l'effet des basses températures et l'eau retombe à la surface de la Terre sous forme de pluie ou de neige, s'écoulant par gravité des régions les plus hautes vers les régions basses. Une partie ruisselle sur la surface du sol, formant les fleuves et rivières ; une autre s'infiltré et alimente les

nappes et réservoirs souterrains qui, à leur tour, viennent grossir les fleuves et les rivières. Une troisième s'évapore pour regagner l'atmosphère.

Le cycle de l'eau, c'est-à-dire l'ensemble des échanges sous sa forme liquide, solide ou gazeuse, entre les océans, les continents, l'atmosphère et les végétaux, mobilise seulement 5.10^{14} m³ chaque année, soit seulement 0,034% de la masse de l'hydrosphère, ce qui correspond à une précipitation moyenne, pour l'ensemble du globe, de l'ordre de 1 m par an. Les continents reçoivent plus de précipitations que les océans, et l'écoulement de surface par les fleuves qui retournent à la mer atteint 40.10^{12} m³.

La France reçoit annuellement 440.10^9 m³ d'eau en moyenne, soit 750 mm de pluie, mais seulement 330.10^9 m³ dans les années sèches. En moyenne, 180.10^9 m³ s'écoulent, s'infiltrent ou ruissellent chaque année dans près de 270 000 km de cours d'eau, ou dans les nappes souterraines. Environ 70% de ce volume d'eau sont transportés par quatre grands fleuves : Rhône, Loire, Garonne, Seine. La différence entre les apports pluviométriques et les eaux de ruissellement, soit près de 60% des pluies, retourne vers l'atmosphère sous forme de vapeur.

II. LA DIVERSITÉ DES MILIEUX AQUATIQUES

La circulation de l'eau à la surface de la Terre a donné naissance à une grande variété de systèmes aquatiques qui résultent de l'écoulement des eaux des terres vers la mer, ou de leur accumulation dans les dépressions et dans les couches sédimentaires superficielles. Cette diversité se traduit par une grande richesse du vocabulaire utilisé pour désigner ces milieux.

Parmi les eaux stagnantes, on distingue :

- les *lacs*, qui sont des nappes d'eau libre. Les lacs peuvent être très profonds, comme le Baikal (1 620 m) ou le Tanganyika (1 435 m), ou peu profonds, comme le lac Tchad qui, dans les années 1960, couvrait environ 25 000 km² pour une profondeur moyenne de 4 m ;
- les *marais*, qui sont des milieux peu profonds, sont colonisés par la végétation ;
- les *mares*, qui sont des petites nappes d'eau équivalentes à des lacs, mais le plus souvent de dimensions restreintes et de durée temporaire ;
- les milieux artificiels, comme les *lacs de barrage* ou *réservoirs*, y compris les étangs qui sont des petits lacs que l'homme peut vidanger en cas de besoin.

En outre, un certain nombre de milieux qualifiés de *zones humides* ont une nature très variée. Ce sont en général des milieux aquatiques peu profonds, envahis par la végétation, dans lesquels on distingue quelques grands types comme les tourbières, les marécages, les plaines et prairies inondables, les deltas, les estuaires, etc.

Les *lagunes* sont des milieux relativement fermés alimentés par des eaux douces, mais en liaison permanente ou épisodique avec la mer.

Par opposition aux milieux stagnants, ou lenticques, les milieux fluviaux, ou lotiques, sont caractérisés par un écoulement visible des eaux. La terminologie (ruisseaux, torrents, rivières, fleuves) est moins variée que pour les eaux stagnantes.

Il ne faut pas oublier non plus les eaux souterraines souvent liées aux eaux superficielles et dont l'étude a montré qu'elles étaient peuplées par des faunes endogées parfois très riches.

On assimile parfois un peu rapidement les écosystèmes aquatiques continentaux aux écosystèmes d'eau douce, par opposition aux eaux marines riches en chlorure de sodium. Si cela est vrai pour les rivières, dont la teneur moyenne des eaux en éléments majeurs dissous est d'environ 100 mg .L⁻¹, ce n'est pas le cas pour les lacs dont certains ont des eaux hypersalées dont la teneur en sels peut dépasser largement 100 g .L⁻¹. À titre d'exemple, la teneur moyenne de l'eau de mer est de 35 g de sels par litre, dont environ 30 g de chlorure de sodium, alors que les eaux de la mer Morte contiennent dix fois plus de sels.

III. LA NOTION D'ÉCOSYSTÈME

Le terme écosystème désigne tantôt un écosystème particulier (lac du Bourget, par exemple), tantôt un type d'écosystème (écosystème aquatique, par exemple). On définit généralement l'écosystème comme une unité fonctionnelle associant étroitement un environnement physique et chimique, encore appelé biotope, et une communauté vivante ou biocénose. En réalité, le terme écosystème fait référence à la fois à deux notions distinctes : la structure (les composantes biotiques et abiotiques physiques et chimiques) et les fonctions (comment les différentes composantes sont connectées et comment elles interagissent).

Sur le plan de la structure, l'écosystème est souvent considéré comme un des niveaux de la hiérarchie écologique ou biologique qui mène de la cellule

à la biosphère. L'approche des écosystèmes, sous l'angle de la composition des communautés, ou assemblages d'espèces, met l'accent sur les espèces, leurs populations et les interactions de nature physique avec le milieu ambiant, ou de nature biologique, telles la compétition entre espèces et la prédation. Ainsi, l'écosystème est formé de populations d'espèces constituant des communautés, de même qu'un organisme est constitué de cellules. Inversement, l'écosystème est un élément de la biosphère.

En ce qui concerne les fonctions, on les aborde en général par les cycles de matière et d'énergie, et les processus de transformation. Il en est ainsi, par exemple, de la production de biomasse et du cycle des éléments nutritifs. Sous cet aspect, les fonctions résultent souvent des structures, et un changement de structure peut altérer la fonction. C'est le cas notamment lorsque des espèces exotiques envahissent le système. Il existe également des mécanismes de résilience : les systèmes peuvent alors compenser les changements structuraux de façon à maintenir ou à restaurer les fonctions.

IV. LA NOTION D'HYDROSYSTÈME

La notion d'hydrosystème a été introduite récemment pour souligner la complexité des systèmes aquatiques lesquels dépendent étroitement des milieux terrestres qui les entourent.

Ainsi, le terme « hydrosystème fluvial », appliqué aux grands cours d'eau, peut être défini comme un système écologique complexe constitué par l'ensemble des biotopes et des biocénoses d'eau courante, d'eau stagnante, semi-aquatiques et terrestres, aussi bien superficiels que souterrains, établis dans la plaine alluviale et dont le fonctionnement dépend directement ou indirectement du cours actif du fleuve. Cet ensemble interactif de milieux naturels, artificiels ou aménagés, forme ce qu'on appelle également un écosystème caractérisé par des échanges multidirectionnels. En ce qui concerne les systèmes fluviaux, on a pris l'habitude de parler d'une manière imagée des quatre dimensions de l'hydrosystème :

- **la dimension longitudinale** : les rivières et les fleuves constituent des systèmes étirés dans l'espace, mais solidaires. L'eau s'écoulant de manière unidirectionnelle, selon un gradient continu amont-aval, la dynamique des zones situées en aval dépend étroitement des processus physico-chimiques et biologiques qui se déroulent en amont ;
- **la dimension verticale** : en général, des relations étroites unissent les eaux de surface et les eaux souterraines ; elles se manifestent, en particulier,

par des échanges en eau et en éléments dissous : sels minéraux, nitrates, polluants. Les nappes souterraines assurent le maintien du débit en période d'étiage, alors qu'en période de crue, les nappes se rechargent au niveau des zones d'inondation, par exemple. La nappe phréatique sert temporairement de zone refuge à de nombreux invertébrés benthiques lorsque les conditions deviennent défavorables en surface ;

- **la dimension transversale** : le fleuve fonctionne avec sa plaine alluviale, constituée d'une mosaïque d'écosystèmes. On a mis en évidence le rôle des plaines inondables et des annexes fluviales, tels les bras morts, dans le fonctionnement des eaux courantes, ainsi que l'influence des boisements riverains sur le recyclage, la rétention et le relargage de substances nutritives. Les zones riveraines fournissent aux eaux courantes l'essentiel de leur alimentation en matière organique sous forme de détritus. Pour l'ensemble du bassin versant, l'utilisation des terres (boisements, cultures, urbanisation) a des conséquences sur le ruissellement et le fonctionnement hydrologique ainsi que sur les apports en substances particulières et dissoutes ;

- **la dimension temporelle** : les systèmes aquatiques actuels sont un héritage, tant sur le plan géomorphologique que sur le plan écologique, des changements climatiques et tectoniques qui se sont produits dans le passé. Pour comprendre leur structure et leur fonctionnement, il est nécessaire de connaître cette histoire ainsi que les conditions de mise en place des flores et des faunes. Les événements majeurs les plus récents des zones tempérées européennes furent les glaciations pléistocènes. Celles-ci ont profondément modifié les réseaux hydrographiques, notamment au niveau des phénomènes d'érosion et de sédimentation, et des connexions entre bassins. Dans un passé plus récent, divers types d'aménagement (chenalisation, barrages, endiguements) ou d'activités (prélèvements de granulats) ont souvent modifié le lit des rivières.

En réalité, il faudrait ajouter une **cinquième dimension** aux hydrosystèmes, celle des échanges du fleuve et de son bassin versant avec l'atmosphère : évapotranspiration et pluviométrie, apports de substances dissoutes par les pluies, échanges gazeux (N_2 , CO_2 , O_2), retombées de poussières atmosphériques, etc.

La notion d'hydrosystème, développée pour les milieux fluviaux, est appliquée, par similitude, aux systèmes lacustres. La dimension longitudinale inclut le bassin versant des tributaires ainsi que l'exutoire. Dans leur dimension transversale il faut prendre en compte la zone de marnage. Cependant, par rapport aux rivières où la dimension longitudinale joue un rôle prépondérant,

c'est plutôt en fonction de la profondeur, et donc de la dimension verticale, que le milieu et les peuplements lacustres sont fortement structurés.

La plupart des éléments de l'hydrosystème sont en réalité des écosystèmes (une rivière, une forêt alluviale, une prairie, etc.). L'hydrosystème constitue donc un ensemble d'écosystèmes interactifs, soumis à un même régime de perturbations et parfois désigné sous le terme d'éco-complexe.

V. LA LIMNOLOGIE OU SCIENCE DES MILIEUX AQUATIQUES CONTINENTAUX

La *limnologie*, littéralement science des lacs, est née avec les travaux de Forel sur le lac Léman à la fin du XIX^e siècle. Ce terme est maintenant employé de manière large pour englober l'étude de toutes les eaux continentales, qu'elles soient stagnantes ou courantes. On utilise également le terme *hydrobiologie* pour désigner la science qui étudie plus spécifiquement la biologie et l'écologie des organismes aquatiques. Ce terme s'applique en principe aux milieux d'eau douce et marins, mais son usage se restreint le plus souvent à l'étude des milieux continentaux.

Jusque vers les années 1960, la limnologie s'est principalement intéressée aux milieux lacustres, à leurs caractéristiques physico-chimiques et au plancton. Récemment, depuis à peine deux décennies, l'écologie des eaux courantes a fait des progrès significatifs, au point que les recherches sur les fleuves et les rivières supplantent maintenant l'étude des lacs. De même, les limnologues s'intéressent de plus en plus aux poissons comme modèle biologique et comme élément des hydrosystèmes, alors que pendant longtemps ce groupe zoologique est resté le domaine réservé des gestionnaires de la pêche. Partie d'une approche essentiellement descriptive et typologique, la limnologie se préoccupe maintenant de connaître la dynamique des processus ainsi que les relations fonctionnelles entre les divers compartiments de l'écosystème. Cette évolution a pu s'effectuer en grande partie grâce au développement des outils de représentation des connaissances et du traitement de l'information.

VI. L'HOMME ET LES HYDROSYSTÈMES

Il est actuellement difficile de concevoir le fonctionnement écologique des hydrosystèmes indépendamment de leur utilisation par l'Homme. Cette empreinte des activités humaines est, pour un certain nombre d'entre eux,

ancienne et profonde. Les objectifs sectoriels, qui se sont développés en fonction des demandes qui ont le plus souvent évolué dans le temps, ont amené les techniciens à proposer de manière indépendante divers types d'aménagements afin d'optimiser l'exploitation des milieux et des ressources. Pendant longtemps, on a chenalisé les cours d'eau pour la navigation, construit des barrages pour la production d'énergie, introduit des espèces pour améliorer la pêche, etc., avec des succès variables. On a également voulu remédier aux risques éventuels liés aux crues en contrôlant la dynamique spatiale et temporelle de l'eau, ce qui a le plus souvent conduit à la disparition des plaines d'inondation et à la construction de grandes retenues. Il ne faudrait pas imaginer, pour autant, que toute intervention humaine est à bannir. Dans une perspective de développement durable, gérer les hydrosystèmes, c'est poursuivre plusieurs objectifs : essayer d'arbitrer les besoins de divers utilisateurs qui peuvent avoir des intérêts divergents, voire conflictuels; optimiser l'usage des ressources; prendre en compte les questions d'environnement et essayer de réduire les conséquences, à plus ou moins long terme, de l'usage des hydrosystèmes. Il faut pour cela intégrer les préoccupations écologiques dans les techniques d'aménagement et de production, dans les stratégies sociales et économiques des acteurs, dans les procédures de décision et de financement. Encore faut-il mettre les connaissances scientifiques à la disposition des gestionnaires, et que ces derniers les utilisent. La prise en compte de plus en plus importante des questions d'environnement dans les politiques publiques laisse penser que les grandes catastrophes écologiques, comme celles que nous avons connues avec la mer d'Aral par exemple, ne devraient plus se reproduire, pour peu que les politiques et les scientifiques consentent à agir en harmonie.

PREMIÈRE PARTIE

Structure et organisation des systèmes aquatiques continentaux

Étudier l'écologie des systèmes aquatiques continentaux consiste à rechercher les relations entre les organismes et leur environnement physique, chimique et biologique. Ces différentes composantes sont en interaction permanente, et ce que nous observons à un instant donné résulte d'équilibres dynamiques qui évoluent dans le temps.

Mais les hydrosystèmes sont également des systèmes hiérarchisés. En effet, la composition et la dynamique des peuplements aquatiques dépendent de la nature et de l'importance de facteurs écologiques comme la vitesse du courant, la température ou l'oxygénation des eaux. Ainsi, le contexte climatique et géomorphologique dans lequel se trouve un hydrosystème conditionne le fonctionnement hydrologique qui, à son tour, permet ou non l'établissement et le développement de certaines espèces animales ou végétales. Les limnologues ont entrepris depuis longtemps de rechercher des lois générales d'organisation du monde vivant, en relation avec les facteurs de l'environnement physico-chimique. Il s'agit, par exemple, d'étudier comment les peuplements évoluent et se structurent le long de gradients physico-chimiques, ou de rechercher, dans une démarche typologique et comparative, des ensembles plus ou moins homogènes d'espèces et de conditions écologiques.

Toute démarche écologique suppose donc, dans un premier temps, qu'on comprenne comment les hydrosystèmes s'organisent et se structurent physiquement, aussi bien dans l'espace que dans le temps. C'est dans ce cadre plus ou moins contraignant que les organismes vivants pourront éventuellement se développer.

Cette première partie sera donc consacrée à décrire le cadre physique et chimique dans lequel évoluent les organismes aquatiques et à présenter les principaux facteurs qui contribuent à structurer la vie en milieu aquatique continental.

Les systèmes fluviaux

Les cours d'eau ne sont pas de simples chenaux d'évacuation des eaux : leur fonctionnement dépend étroitement de l'environnement terrestre. La nature géologique du bassin et le mode d'occupation des sols (forêts ou cultures, prairies ou milieux urbanisés) ont en effet une grande influence sur la quantité et la qualité des eaux qui ruissellent et alimentent les rivières.

Le concept d'hydrosystème constitue un support de réflexion utile pour concevoir une approche intégrée du fonctionnement des fleuves et des milieux terrestres qui l'entourent. Dans un tel système, l'eau assure plusieurs fonctions :

- par son énergie cinétique, elle modèle la structure physique de l'écosystème;
- c'est un vecteur de matière et d'énergie entre les différentes composantes de l'hydrosystème;
- c'est un substrat de vie pour la composante biologique de l'hydrosystème.

I. UN FLEUVE DANS SA VALLÉE

Si les limnologues se sont toujours intéressés au fonctionnement physique des lacs, ce sont surtout les hydrologues et les géomorphologues qui ont étudié l'environnement physique des systèmes fluviaux. Or ces différentes disciplines se sont longtemps ignorées, alors que l'hydrodynamique fluviale est le véritable moteur du fonctionnement physique et biologique des hydrosystèmes. De même, on a longtemps sous-estimé les relations que pouvait entretenir un cours d'eau avec le milieu terrestre environnant. C'est avec beaucoup d'humour que le Canadien Hynes, dans un discours prononcé en 1972 devant la Société internationale de Limnologie, rappelait que l'existence

d'hydrologues, de pédologues et de forestiers, fut une véritable découverte pour les limnologues. De fait, la compréhension du fonctionnement écologique des systèmes fluviaux a beaucoup progressé, depuis le début des années soixante-dix, grâce au rapprochement de ces différentes disciplines et à la prise en compte des interactions entre les systèmes terrestres et aquatiques.

On considère maintenant qu'un système fluvial comprend un réseau hydrographique et son *bassin versant*, c'est-à-dire un espace géographique limité et isolé des autres bassins par une *ligne de partage des eaux* qui est le plus souvent une ligne de crête. À chaque rivière correspond un bassin versant, sachant que le bassin versant d'un grand cours d'eau est un système emboîté et hiérarchisé de bassins élémentaires de différentes tailles correspondant à chacun des affluents.

Un bassin versant est donc comparable à une cuvette qui collecte les eaux de pluies ruisselant sur le sol pour les diriger vers la rivière. La multitude de petits ruisseaux et de rivières qui alimentent le cours principal, constitue le réseau hydrographique. Une relation étroite unit les caractéristiques géomorphologiques du bassin versant et les variables hydrologiques et hydrauliques des cours d'eau. La nature des roches influence la chimie des eaux et leur charge en matière organique ou en sédiments en suspension. La nature de la couverture végétale du bassin, elle-même fonction du climat ou de pratiques agricoles, joue un rôle déterminant sur le mode de ruissellement des eaux et l'érosion des sols, ainsi que sur les apports en matière organique dans la rivière.

II. FONCTIONNEMENT HYDROLOGIQUE DES SYSTÈMES FLUVIAUX

Dans les rivières, l'eau est en mouvement continu par écoulement gravitaire. Ce flux unidirectionnel, variable dans le temps, caractérise les systèmes fluviaux. Il constitue également le moteur principal du fonctionnement écologique, car les paysages fluviaux changent d'aspect suivant les fluctuations du niveau de l'eau. Les alternances périodiques crues-étiages, par exemple, créent une grande diversité d'habitats qui, de plus ou moins longue durée, se succèdent dans le temps. Selon la période à laquelle se produisent les crues ou les étiages, selon leur périodicité, leur durée, leur intensité, le régime hydrologique exerce également une influence plus ou moins grande sur les cycles biologiques des espèces et la productivité des hydrosystèmes.

A/ Pluies, ruissellement, écoulement

Lorsque les pluies tombent à la surface d'un bassin versant, une partie est rapidement utilisée par la végétation ou s'évapore, une autre partie s'infiltrate dans le sol puis dans les nappes phréatiques, et une troisième partie ruisselle sur la surface pour gagner un exutoire (Fig. 1). La dynamique hydrologique des cours d'eau est donc fortement influencée par le volume des précipitations et le régime des pluies, c'est-à-dire leur répartition quantitative au cours de l'année.

La proportion des eaux qui s'infiltrate dans le sol et alimentent les nappes souterraines dépend de la nature des roches, qui constituent le bassin versant, et du couvert végétal. Elle peut varier fortement d'un point à l'autre du bassin, entre des zones quasiment imperméables et des zones où la presque totalité des eaux de pluies va, au contraire, s'infiltrate.

Les nappes phréatiques vont, à leur tour, contribuer à alimenter les sources et les rivières, mais avec du retard par rapport aux pluies. En effet, l'eau chemine beaucoup plus lentement dans le sol qu'en surface. C'est principalement en période de basses eaux, qui correspond le plus souvent à l'époque où les pluies sont rares, que les nappes phréatiques contribuent à maintenir un écoulement de base dans les cours d'eau. Grâce à cette alimentation d'origine phréatique, les cours d'eau n'arrêtent pas de couler. Dans les régions arides où les nappes de surface n'existent pas, l'écoulement des cours d'eau s'interrompt en l'absence de pluies, ce qui a, bien entendu, des conséquences importantes sur l'écologie de ces milieux.

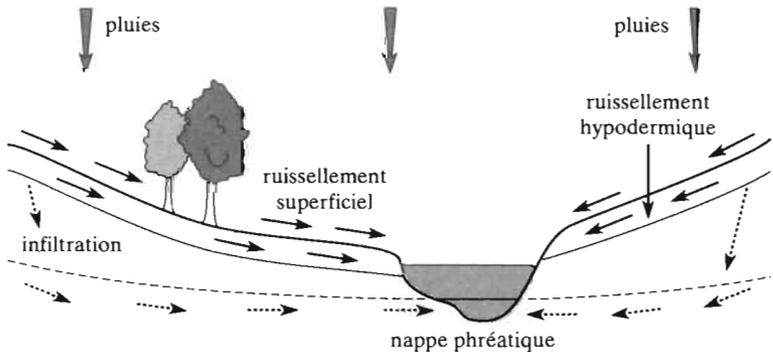


Figure 1. Cheminements de l'eau de pluie : ruissellement superficiel, ruissellement hypodermique et infiltration.

Le ruissellement de surface réagit rapidement aux apports par les pluies. Lors des averses, les eaux s'écoulent par un réseau dense de ravines et petits ruisseaux pour gagner rapidement les rivières. La forme de ce chevelu hydrographique dépend de la morphologie du bassin et surtout de la pente. On nomme *coefficient de ruissellement* le rapport de la hauteur d'eau ruisselée à la hauteur d'eau tombée au cours de l'averse qui a provoqué le ruissellement considéré. Ce coefficient dépend de la saturation des sols en eau. Ainsi, il est plus important en saison des pluies, lorsque les sols sont gorgés d'eau, qu'en saison sèche lorsque, au contraire, ils sont déshydratés et fonctionnent comme des éponges. Autrement dit, la pluie, caractérisée par sa durée, sa hauteur et son intensité, va déterminer le ruissellement potentiel. Mais ce dernier dépend également, comme l'ont montré des observations et des travaux expérimentaux, de la pente du bassin et surtout du couvert végétal. Le ruissellement est plus important sur des sols dépourvus de végétation que sur des sols couverts de végétation. Il est plus important sur des prairies que sur des sols couverts de forêts. Ces observations ont des conséquences opérationnelles au niveau de la gestion des bassins versants, car le déboisement provoque des crues plus rapides et plus importantes en facilitant le transfert des eaux de ruissellement.

B/ Les grands types de régimes fluviaux

Le régime hydrologique décrit, par des méthodes statistiques, les variations dans le temps de phénomènes physiques comme le débit des rivières, qui est le volume d'eau exprimé en $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, qui passe durant un temps donné à travers la section de la rivière. Le *débit moyen annuel* d'un fleuve est la moyenne annuelle des débits instantanés ou journaliers ; l'*abondance*, ou *volume annuel écoulé*, est la quantité d'eau qui coule annuellement dans le fleuve considéré. L'Amazone, le Congo, le Yangzikiang, l'Orénoque et le Brahmapoutre sont les fleuves qui ont le plus fort débit (Tableau 1). À eux cinq, ils représentent environ le quart de l'écoulement fluvial mondial.

Le débit est fortement influencé par les phénomènes météorologiques et le relief. Il est très variable mais difficilement prévisible à moyen et long terme puisqu'il dépend des variations du climat. L'*hydrogramme* est la courbe qui décrit les variations instantanées du débit mesuré à l'exutoire d'un bassin versant. Après une averse, le débit d'un cours d'eau augmente rapidement, atteint un maximum, puis décroît. C'est ce que l'on appelle une *crue*. Cependant, ce terme est également utilisé dans un sens un peu différent pour désigner simplement la période de hautes eaux, à la durée plus ou moins

longue, consécutive à de grosses averses exceptionnelles. Inversement, l'étiage est le niveau annuel le plus bas atteint par un cours d'eau. Étiages et crues, qui définissent en réalité les formes extrêmes de l'écoulement, se caractérisent par leur fréquence, leur durée et les valeurs des débits écoulés exceptionnellement faibles ou élevés.

fleuves	superficie du bassin	longueur du fleuve	débit moyen annuel	fleuves	superficie du bassin	longueur du fleuve	débit moyen annuel
Volga	1 360 000	3 690	7 900	Amazone	7 000 000	6 500	180 000
Danube	817 000	2 857	6 439	Nil	2 900 000	6 670	2 800
Rhin	220 000	1 320	2 250	Congo	3 700 000	4 700	41 000
Vistule	194 000	1 050	1 050	Yangzjij'			
Elbe	132 000	1 100	1 500	iang	1 800 000	5 800	22 000
Loire	121 000	1 020	850	Houang Ho	750 000	4 700	3 300
Rhône	99 000	810	1 700	Mississippi	3 200 000	3 780	18 000
Èbre	83 000	930	545	Mékong	800 000	4 200	11 000
Seine	73 700	776	420	Parana	2 300 000	4 200	15 000
Pô	70 100	673	1 500	Orénoque	880 000	2 160	17 000
Garonne	52 000	647	630	Gange	1 000 000	2 500	19 000
Tamise	13 400	324	65	Zambèze	1 300 000	2 500	7 000

Tableau 1. Surface du bassin versant, (km²) longueur du cours (km) et débit moyen annuel (en m³ .s⁻¹), de quelques fleuves européens et des plus grands fleuves mondiaux.

Les crues, saisonnières ou exceptionnelles, ont une violence d'autant plus grande que la pluie correspondante est abondante et de longue durée. En fonction de la fréquence à laquelle on les observe, on parlera de crue annuelle, décennale, centennale, etc. Les étiages, quant à eux, dépendent de l'irrégularité des précipitations et de la sévérité des sécheresses climatiques.

L'évolution saisonnière du débit d'une rivière est étroitement déterminée par des conditions climatiques locales et régionales. On distingue une ou des périodes de hautes eaux saisonnières, lorsque les débits sont les plus abondants, et une ou des périodes de basses eaux. Ces fluctuations saisonnières du débit reflètent la saisonnalité des précipitations.

On distingue quatre grands types de régimes en Europe (Fig. 2) :

- le régime *pluvio-océanique*, ou *atlantique*, caractérisé par un débit maximal en fin d'automne ou en hiver et des variations saisonnières relativement modérées. C'est le cas pour des fleuves comme la Seine, essentiellement alimentée par les eaux de pluies ;

- le régime *nival de montagne* pour les rivières, comme le cours supérieur du Rhin, qu'alimente la fonte des neiges. La période de hautes eaux se situe à la fin du printemps et au début de l'été ;

- le régime *glaciaire* caractérise les rivières fortement influencées par la fonte des glaciers, comme le cours supérieur du Rhône. Le débit est maximal en juillet-août et minimal en hiver ;

- le régime *nival de plaine*, ou *continental*, pour les rivières d'Europe continentale dont on observe les plus forts débits lors du dégel du printemps.

Dans les régions tropicales, notamment en Afrique, le régime *tropical* est un équivalent du régime atlantique : à une période des hautes eaux correspondant à une saison des pluies unique et estivale, succède une période d'étiage assez sévère. Le régime *équatorial*, en revanche, se caractérise par un débit assez fort toute l'année avec deux périodes de crues correspondant au régime des pluies.

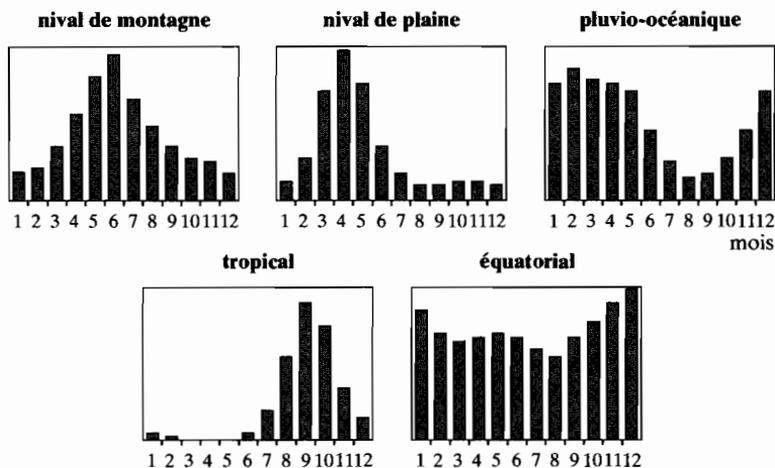


Figure 2. Quelques exemples de régimes hydrologiques.

C/ Variabilité des climats et des régimes hydrologiques

Les débits des fleuves varient d'une année sur l'autre, car ils dépendent des fluctuations climatiques. À l'échelle du siècle, on dispose de données qui montrent l'existence de périodes sèches ou humides. Ainsi, pour la Garonne, et différents fleuves français qui ont eu les mêmes variations interannuelles du débit, on observe une longue période de relative sécheresse entre 1941 et 1959, précédée et suivie d'une période humide (Fig. 3).

En Afrique tropicale, il y a eu également des changements importants du débit des fleuves sahéliens au xx^e siècle, à l'exemple du fleuve Niger (Fig. 3). La sécheresse des années 1970-1980 a été la plus importante du siècle. La diminution des débits du fleuve Chari a provoqué une forte réduction des apports en eau dans le lac Tchad, et l'assèchement de la majeure partie de ce lac qui occupait pourtant plus de 20 000 km² en 1965.

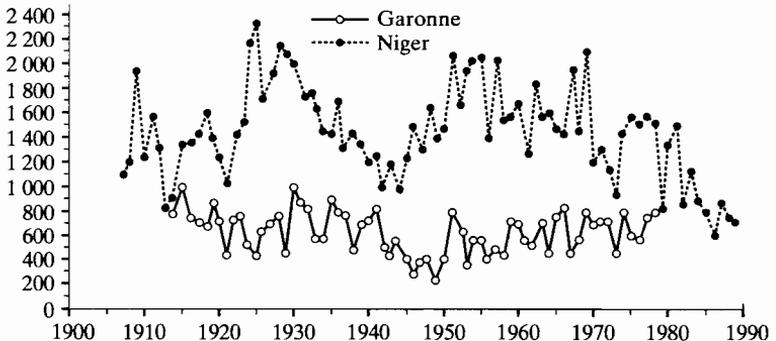


Figure 3. Variations interannuelles du débit (en $m^3 \cdot s^{-1}$) de la Garonne et du Niger, montrant l'alternance de périodes sèches et humides.

À l'échelle du millénaire, les fluctuations climatiques, et leurs répercussions sur les débits des fleuves, sont encore plus importantes. Ainsi, le bassin du fleuve Niger se réduit actuellement à environ la moitié de la superficie qu'il occupait il y a 5 à 6 000 ans, lorsque le climat était beaucoup plus humide qu'aujourd'hui sur l'Afrique de l'Ouest. Le Niger était alors alimenté par des fleuves venant de l'Aïr et du Tibesti dont on ne retrouve que des vallées fossiles. À cette époque, le Sahara était couvert de lacs et le paysage devait plutôt ressembler à celui du Mali actuel. Les peintures rupestres, retrouvées dans le Hoggar et l'Aïr, attestent en effet qu'une riche faune terrestre habitait cette région il y a 4 à 5 000 ans.

III. ÉROSION, TRANSPORT, SÉDIMENTATION ET GÉOMORPHOLOGIE FLUVIALE

Depuis longtemps, l'Homme utilise l'énergie cinétique de l'eau courante, proportionnelle à la masse et au carré de la vitesse, pour faire tourner les roues des moulins. Cette énergie peut, au contact d'un solide, exercer une

pression telle qu'elle en détache des éléments. C'est la raison pour laquelle l'eau est un agent important d'érosion des roches et des terres. Elle façonne sans cesse la surface du globe, s'attaquant aux reliefs par une double action mécanique (arrachement) et chimique (dissolution des roches).

A/ Érosion-transport-sédimentation

L'eau érode et dissout, puis transporte les éléments arrachés pour les déposer parfois très loin, là où son énergie cinétique diminue. On peut observer le cycle classique érosion-transport-sédimentation dans la plupart des systèmes fluviaux.

C'est grâce, ou à cause, du ruissellement superficiel, que se produit l'érosion chimique et mécanique dans les bassins versants. Sur le plan chimique, les eaux de ruissellement ont une double action : elles dissolvent certains éléments minéraux des sols et des roches, et, du fait de leur énergie, lessivent les sols en les érodant.

Les effets mécaniques, quant à eux, varient en fonction des débits et de la vitesse du courant. L'importance de la pente détermine la puissance avec laquelle les eaux courantes attaquent et transportent les matériaux rocheux. Les éléments fins sont transportés en suspension dans l'eau, alors que les éléments grossiers sont roulés ou charriés par sauts successifs, ou encore traînés sur le fond. Il en résulte que la taille des matériaux transportés et le mode de transport des sédiments évoluent sensiblement de l'amont vers l'aval parce que les conditions d'écoulement (turbulence, vitesse du courant) changent, ainsi que la pente et de la nature des roches. Les torrents ont le pouvoir d'érosion et de transport le plus important. Au contraire, dans le cours inférieur, où le courant est faible, le transport de matériel fin en suspension est dominant.

L'évolution dans le temps de la morphologie des chenaux fluviaux et de leur vallée résulte des processus d'érosion, de transport et de dépôt. Sur un tronçon de rivière, si l'érosion l'emporte sur la sédimentation, il se produit un enfoncement du lit, qualifié d'incision. Inversement, si le dépôt l'emporte sur l'érosion, l'altitude du lit fluvial augmente et ce processus est qualifié d'exhaussement, ou aggradation. Les capacités d'érosion des cours d'eau sont considérables, et les rivières au cours rapide jouent un rôle important dans l'évolution du paysage. Elles peuvent creuser des vallées profondes, parfois de véritables canyons bordés de falaises verticales, comme dans les gorges du Verdon où celles-ci atteignent 700 mètres de haut.

Les épisodes hydrologiques jouent un rôle déterminant dans l'évolution des processus d'érosion. En période pluvieuse, les eaux de ruissellement, qui participent à l'érosion du bassin versant par action mécanique, amènent des matières en suspension dans la rivière. La charge de matières en suspension transportée par les fleuves dépend de la nature des sols sur le bassin versant, et de leur mode d'occupation. Chaque année, le Rhône reçoit en moyenne près de 320 tonnes de matériaux pour chaque km² de son bassin fluvial et apporte plus de 30 millions de tonnes de matériaux dans la Méditerranée. Au contraire, la Seine ne reçoit en moyenne qu'une dizaine de tonnes par km² de bassin versant (Tableau 2). On observe des variations importantes dans les caractéristiques érosives des fleuves. Le Gange et le Brahmapoutre, qui descendent de l'Himalaya, arrachent chaque année 1 600 tonnes de terre par km² de leur bassin versant. L'Amazone n'érode que 79 tonnes de matériaux par km². À l'échelle mondiale les teneurs en suspension varient entre 2 et 2 150 tonnes annuelles par km² et on estime que l'érosion mécanique totale avoisine 15.10⁹ tonnes par an.

rivières	érosion	rivières	érosion
Loire	8	Congo	18
Garonne	21	Nil	39
Danube	83	Niger	32
Rhône	318	Mékong	435
Saint Laurent	3	Gange	591
Mississippi	94	Huang Ho	2 150
Amazone	79	Orénoque	91

Tableau 2 - Érosion des sols sur les bassins versants en t. km⁻² .an⁻¹.

B/ Grands ensembles géomorphologiques

Le long du cours d'un fleuve, on observe une évolution marquée des caractéristiques géomorphologiques (Fig. 4). Ainsi, dans la zone la plus en amont, les cours d'eau sont étroits et généralement de forte pente. Malgré le faible débit, les processus d'érosion sont intenses en raison d'un fort courant, et les fonds sont caillouteux. Cette partie, ou cours supérieur, est parfois appelée la *zone de production* ou *zone d'érosion*, car ce chevelu de petits cours d'eau alimente le système fluvial en eau et en sédiment.

Plus en aval, la pente et la vitesse diminuent alors que le débit et la largeur augmentent. Les fonds sont constitués de galets et de graviers, et, au fur et à

mesure que la pente diminue, les processus de sédimentation deviennent prépondérants par rapport à l'érosion. Cette partie du système fluvial, ou cours moyen, est également appelée *zone de transfert* de l'eau et des matériaux vers la plaine alluviale.

Enfin, dans les plaines, où la pente est faible, la vitesse du courant se réduit considérablement et une grande partie des matériaux transportés se dépose pour former de larges plaines alluviales, ou des deltas. C'est la *zone de stockage*, ou cours inférieur, dans laquelle s'accumulent les alluvions, résultat de la démolition et des transformations mécaniques et chimiques des roches de surface.

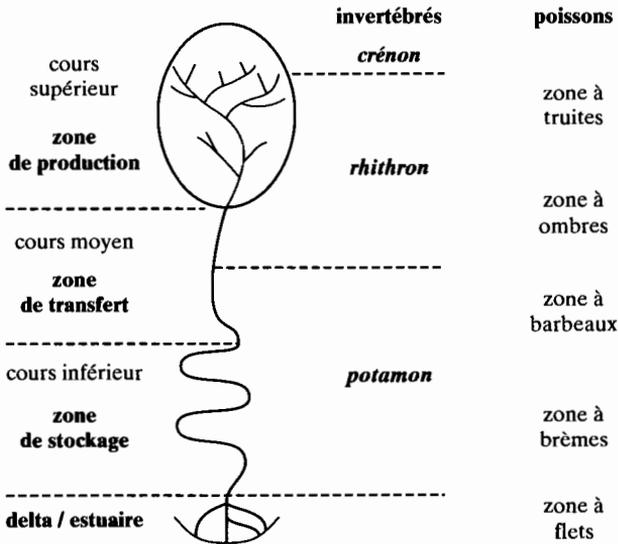


Figure 4. Grands ensembles géomorphologiques et zonation longitudinale schématisique des peuplements en invertébrés et en poissons.

De l'amont vers l'aval, on peut également distinguer des changements dans la morphologie des vallées fluviales. Dans le cours supérieur, où l'eau arrache des matériaux, on observe des vallées dites en V, au cours rectiligne. Quand la pente s'adoucit, dans la zone de transfert, le cours à chenal unique fait place à un cours à chenaux multiples, enserrant des îles caillouteuses dont la forte mobilité s'explique par un transport actif de matériaux. Ce sont les cours d'eau *en tresse*. Plus en aval, dans la plaine alluviale, les rivières au cours plus lent reprennent un cours unique mais sinueux, formant des

boucles plus ou moins prononcées. Ce sont les rivières à méandres dans lesquels on observe fréquemment des îles et des bras morts.

C/ Le profil idéal

Si toute la puissance d'une rivière n'est pas utilisée par les frottements et par le transport des matériaux, elle est consommée dans l'érosion du substrat et la rivière creuse son lit. Inversement, si la vitesse diminue et que la charge dépasse les possibilités de transport, la rivière va alluvionner. Les plus gros blocs sont déposés en premier, et le lit est théoriquement formé de matériaux d'autant plus fins qu'on se dirige vers l'aval. Entre le niveau de base qui est le point le plus bas du cours d'eau (celui où il débouche dans la mer ou rejoint un confluent) et sa source, la rivière travaille de manière à instaurer un équilibre, en chaque point de son lit, entre sa puissance et sa charge, entre l'ablation et le dépôt. Autrement dit, par creusement ou par dépôt de matériaux, un cours d'eau tend à atteindre un profil idéal, un profil d'équilibre, tel que l'énergie dont il dispose lui permette d'évacuer intégralement vers l'aval la charge de matériaux qui vient de l'amont, sans qu'il n'y ait ni érosion, ni accumulation. Ce profil d'équilibre est une pente continue, concave et décroissante de l'amont vers l'aval.

Dans la réalité cependant, un tel état d'équilibre n'est jamais atteint, car l'écoulement varie plus vite que l'ajustement géomorphologique, et les diverses composantes morphologiques du chenal ne réagissent pas toutes à la même vitesse. En effet, un cours d'eau consiste en une succession de secteurs où l'érosion est active et de secteurs d'accumulation. On désigne sous le nom d'*équilibre dynamique* cet ajustement permanent de la morphologie de la rivière en réponse aux variations de l'écoulement et du transport de sédiments.

Les variations du niveau de base peuvent entraîner des modifications du lit fluvial. Si le niveau de base s'abaisse par exemple, il y a augmentation du dénivelé et donc du courant, ce qui entraîne une reprise d'érosion qui se propage de l'aval vers l'amont. Inversement, lorsque le niveau de la mer monte, le fleuve perd de sa puissance et sédimente. Cette érosion régressive fut très active dans les cours d'eau durant les dernières glaciations, il y a 15 à 20 000 ans, lorsque le niveau de la mer était à 120 m environ au-dessous du niveau actuel. Cela explique l'existence des rias dans les fleuves bretons ; ces estuaires entaillés par l'érosion ont été envahis lors de la remontée du niveau de la mer.

IV. UNE STRUCTURE LONGITUDINALE

L'écoulement unidirectionnel de l'eau et des sédiments depuis l'amont vers l'aval crée un gradient longitudinal : débits, profondeur et largeur du cours augmentent vers l'aval, alors qu'à l'inverse, la pente, la vitesse du courant et la granulométrie des sédiments diminuent.

A/ Une structure hiérarchique: la règle des confluences

Alimentés par le ruissellement ou les sources, les cours d'eau s'organisent en réseaux hydrographiques hiérarchisés (Fig. 5). Hydrologues et géomorphologues ont établi une classification des cours d'eau en utilisant une règle simple : la rencontre de deux cours d'eau de même catégorie donne naissance à un cours d'eau de rang supérieur.

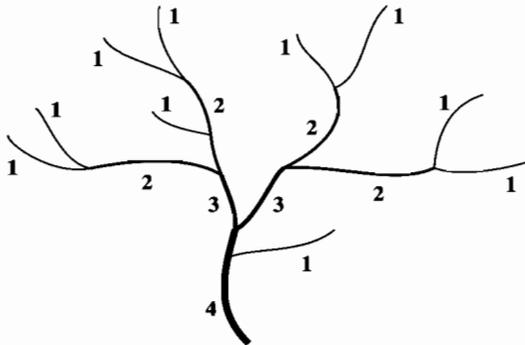


Figure 5. Classification hiérarchique des cours d'eau (classification de Strahler). On définit par convention les cours d'eau d'ordre 1 comme des cours d'eau sans affluents. La confluence de deux cours d'eau d'ordre 1 forme un cours d'eau d'ordre 2, et la confluence de deux cours d'eau d'ordre 2 donne un cours d'eau d'ordre 3 ... En revanche, un cours d'eau d'ordre 2 recevant un autre cours d'eau d'ordre 1, reste toujours d'ordre 2.

Ce système de classification a surtout été utilisé par les biologistes nord américains, de préférence à d'autres critères, par exemple la distance par rapport à la source. Il a le mérite d'être assez objectif et facilement applicable, mais, comme toute méthode simple, il connaît également des limites. En particulier, il n'est pas toujours facile d'identifier les cours d'ordre 1 lorsque les écoulements sont intermittents.

B/ Zonation biologique

Sur le plan biologique, le gradient de conditions physiques observé le long des cours d'eau, d'amont en aval, induit une réponse des communautés biologiques. Un changement progressif se manifeste en fonction des capacités d'adaptation des espèces aux contraintes du milieu et aux ressources alimentaires disponibles.

Pour les organismes aquatiques, de nombreux travaux ont essayé de mettre en évidence l'existence d'une zonation longitudinale des cours d'eau et d'établir des typologies généralisables. En ce qui concerne les invertébrés, on parle classiquement de trois ensembles faunistiques (Fig. 4) :

- le *crenon* correspond à la région des sources et des petits ruisseaux qui y prennent naissance;
- le *rhithron* correspond aux cours d'eau de la zone de production et d'une grande partie de la zone de transfert, avec des eaux turbulentes et une oxygénation élevée. Les organismes présentent des adaptations morphologiques à la vie en eau courante, le plancton est rare ou absent ;
- le *potamon* correspond, quant à lui, à la partie en aval de la zone de transfert et aux cours d'eau de plaine aux eaux lentes et turbides, où le plancton est présent.

Les deux dernières régions correspondent respectivement aux régions salmonicoles et cyprinicoles (voir classification ci-dessous), et aux cours d'eau de première et seconde catégorie selon la législation française sur la pêche en eau douce.

Plusieurs zonations écologiques des cours d'eau ont été proposées concernant les poissons. L'une des plus connues en Europe, proposée par Huet en 1949 et parfois appelée « règle des pentes », repose sur le principe suivant : dans un territoire biogéographique déterminé, des eaux courantes de même importance quant à la largeur et à la profondeur, et possédant des pentes comparables, ont des caractères biologiques analogues. En utilisant des paramètres simples comme la pente et la largeur des cours d'eau, on peut ainsi prédire quelles populations de poissons dominent.

En Europe occidentale, on distingue classiquement quatre zones piscicoles de l'amont vers l'aval :

- une région où les salmonidés dominent comprenant successivement une zone à truites (*Salmo trutta fario*) et une zone à ombres (*Thymallus thymallus*). Dans la zone à truites, la pente est de 4 à 8/1 000, le cours est rectiligne, le fond rocheux ou caillouteux, la profondeur moyenne comprise entre 0,6 m et 0,8 m, la température inférieure à 20 °C avec une faible amplitude thermique. Dans la zone à ombres, la pente est de 2,5 à 5/1 000, le fond

est constitué de graviers et de sables grossiers, la profondeur moyenne est de 1 m, la température avoisine 20 °C en été ;

- une région où les cyprinidés dominent comprenant successivement une zone à barbeaux (*Barbus barbus*) et une zone à brèmes (*Abramis brama*). Dans la zone à barbeaux, le cours est un peu sinueux, la pente de 0,8 à 3/1 000, la profondeur moyenne de 1,5 m et la végétation aquatique est parfois très développée. Dans la zone à brèmes, la pente n'est plus que de 0 à 1,5/1 000, les méandres sont nombreux, la profondeur moyenne est de 2 m, la température excède 20 °C en été, les eaux sont mal oxygénées, les fonds vaseux et la végétation aquatique souvent importante ;

- on identifie parfois une cinquième zone, la zone à flets (*Pleuronectes flesus*) qui correspond à l'estuaire.

La règle des pentes a le mérite de la simplicité, mais présente des limites et n'est pas généralisable. En particulier, on a constaté que d'autres facteurs écologiques, comme la température, sont également très importants. D'autre part, en fonction des aires biogéographiques, les espèces caractéristiques ne sont pas les mêmes. C'est ainsi que l'ombre (salmonidé) est remplacé par un cyprinidé : le blageon (*Leuciscus souffia*), dans le sud-est de la France.

C/ Le continuum fluvial

Dans un système où l'écoulement unidirectionnel des eaux rend l'aval solidaire de l'amont, il était logique de rechercher des relations déterministes éventuelles entre la structure physique, d'une part, et la composition et le fonctionnement des communautés vivantes, d'autre part. La théorie du continuum fluvial se donne pour objectif de présenter de manière cohérente diverses connaissances accumulées sur le fonctionnement écologique des réseaux hydrographiques en zone tempérée. Élaborée pour des petits cours d'eau forestiers, elle part de l'hypothèse que la distribution des différentes espèces d'invertébrés serait gouvernée par les stratégies qu'elles développent pour exploiter les ressources alimentaires disponibles (voir *guildes trophiques*, chapitre 5).

L'énergie nécessaire localement à la production biologique a trois origines possibles : apports externes au système provenant de la végétation des berges, production primaire autochtone dans la rivière et transport de matériel organique depuis l'amont. Or l'importance de ces trois sources d'énergie varie selon un continuum le long du cours d'eau. Ainsi, dans les ruisseaux et petits cours d'eau de l'amont, la végétation arbustive des berges intercepte la

lumière, ce qui contribue à limiter fortement la production primaire aquatique pendant la période estivale. L'écoulement turbulent des eaux constitue également un facteur défavorable à la production primaire. En revanche, de grandes quantités de débris végétaux (feuilles, brindilles, branches), ainsi que des animaux terrestres (insectes, en particulier) tombent dans le cours d'eau ou sont entraînés par le ruissellement. Le fonctionnement du système biologique et l'alimentation des organismes aquatiques dépendent donc essentiellement de l'apport en matière organique sous forme de particules grossières provenant du milieu extérieur (on parle alors de système hétérotrophe).

En progressant vers l'aval, la largeur du cours d'eau augmente, permettant une meilleure pénétration de l'énergie solaire et le développement d'algues ou de végétaux fixés sur les plantes ou les pierres. La production primaire autochtone prenant de plus en plus d'importance avec l'accroissement de la taille des cours d'eau, les systèmes deviennent alors autotrophes, ce qui signifie que la plus grande part des ressources alimentaires sont produites dans le milieu aquatique lui-même, même si les débris organiques provenant de l'amont peuvent encore contribuer sensiblement à la production locale.

Dans les grandes rivières au cours relativement lent, la turbidité des eaux peut réduire la pénétration de l'énergie lumineuse, limitant ainsi le développement des plantes enracinées ou des algues fixées sur des supports. Le développement du phytoplancton peut compenser en partie cette réduction de la production primaire, mais les apports importants de matière organique particulaire fine provenant de l'amont créent de nouvelles conditions d'hétérotrophie comparables à celles des ruisseaux de l'amont.

En fonction du schéma précédent, on peut expliquer comment les communautés d'invertébrés s'ajustent aux conditions du milieu et se transforment de l'amont vers l'aval. Ainsi, on rencontrera en amont une dominance d'espèces adaptées à broyer et à déchiqueter les matériaux grossiers. Ces « broyeurs » morcellent la matière organique et produisent des particules plus fines qui seront collectées en aval par des invertébrés du groupe des « collecteurs », lesquels, pour se nourrir, filtrent ces particules et les bactéries qui leur sont associées. Avec l'apparition des algues fixées sur les rochers ou les végétaux enracinés, se développent les herbivores « racleurs » ou « brouteurs » qui dominent dans les rivières de taille moyenne. Des « prédateurs » sont associés à ces différents assemblages d'espèces. Il faut bien entendu moduler ce schéma théorique en fonction du contexte géographique et climatique.

Un corollaire du continuum fluvial est la notion de flux spiralé d'éléments nutritifs. En effet, ces derniers ne s'écoulent pas de manière continue vers l'aval, mais sont stockés périodiquement dans des systèmes biologiques

(organismes, détritus). Ils sont ensuite libérés lorsque ces systèmes se décomposent et deviennent ainsi disponibles pour la production biologique plus en aval, où ils seront stockés de nouveau. Cette combinaison du transport vers l'aval et du recyclage biologique fait penser à une spirale et donne une dimension spatiale et temporelle à la disponibilité en éléments nutritifs dans les rivières.

V. LA PLAINE ALLUVIALE

Le concept de continuum fluvial a stimulé beaucoup de recherches mais suscité également de nombreuses controverses. Selon divers auteurs, la notion de continuum fluvial développée sur des petites rivières s'adapte mal aux grands cours d'eau, notamment parce qu'elle ne prend pas en compte les relations avec le lit majeur. C'est le cas, en particulier, pour les fleuves dont les grandes plaines d'inondation constituent des milieux très productifs.

A/ Une mosaïque de milieux

Dans la plaine alluviale des grandes rivières, formée le plus souvent par l'accumulation de sédiments transportés puis déposés par le cours d'eau, d'autres types de flux que l'écoulement amont-aval prennent une importance particulière. Si en temps normal le fleuve coule dans son lit mineur, ce dernier ne suffit plus pour transporter les eaux en période de crue. Le surplus s'écoule alors dans les bras latéraux et dans les zones adjacentes qui constituent le lit majeur du fleuve, c'est-à-dire l'ensemble des terrains susceptibles d'être submergés lors des crues, que ces dernières soient habituelles ou exceptionnelles.

Selon les caractéristiques géomorphologiques locales, une section transversale du cours d'eau met en évidence l'existence de nombreux habitats dans le lit majeur (Fig. 6) : le chenal principal, ou lit mineur ; la zone rivulaire adjacente au chenal, avec des forêts de bois dur et des ripisylves ; la plaine d'inondation avec des plans d'eau plus ou moins importants et plus ou moins permanents, des marais, des bras morts, des bras secondaires, des formations herbacées, etc. Ces milieux, qui occupent une position intermédiaire entre les milieux terrestres et les milieux d'eau profonde, sont désignés sous le terme général d'*écotones*, mais on les appelle également les « annexes fluviales ».

Chacune de ces zones héberge des populations et des communautés animales ou végétales qui interagissent de manière passive ou active. Lors des

crues annuelles ou exceptionnelles, les eaux s'étalent transversalement dans la plaine d'inondation, en noyant temporairement certains milieux, ou en mettant en liaison avec le cours principal du fleuve les divers bras morts ou les zones humides qui subsistent dans le lit majeur, ce qui développe des échanges de substances nutritives et de matière organique.

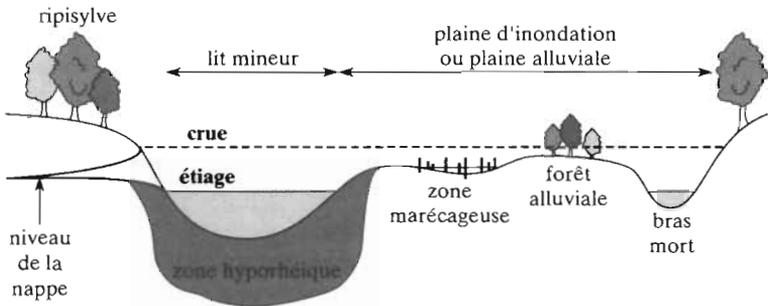


Figure 6. Coupe transversale d'une plaine alluviale.

Chacune des pièces de la mosaïque joue un rôle dans l'équilibre de l'ensemble. Ainsi, les marais, et les zones humides en général, constituent des milieux favorables à la percolation des eaux de surface et à la recharge des nappes souterraines. Les forêts alluviales produisent la matière organique qui sera décomposée dans la rivière et jouent un rôle de filtre naturel vis-à-vis des eaux de surface et des eaux souterraines qui transitent vers le lit mineur. Les bras morts, les bras secondaires et les lacs de la plaine d'inondation forment de véritables réservoirs biologiques, et des zones de frayères pour certaines espèces de poissons dont les alevins trouvent là des conditions plus favorables à leur développement (courant plus lent, nourriture plus riche et diversifiée).

B/ Hydrologie et fonctionnement écologique de la plaine alluviale

Dans les grands systèmes fluviaux comprenant des plaines d'inondation, les variations de débit du fleuve règlent l'intensité et la durée des échanges entre les différents éléments géographiques du système rivière-plaine alluviale. Quand le niveau monte, l'eau envahit une partie de la plaine alluviale, établissant ainsi des connexions et permettant des échanges avec le lit mineur

(Fig. 7). Quand le niveau baisse, au contraire, certains milieux de la plaine alluviale s'isolent du lit du fleuve.

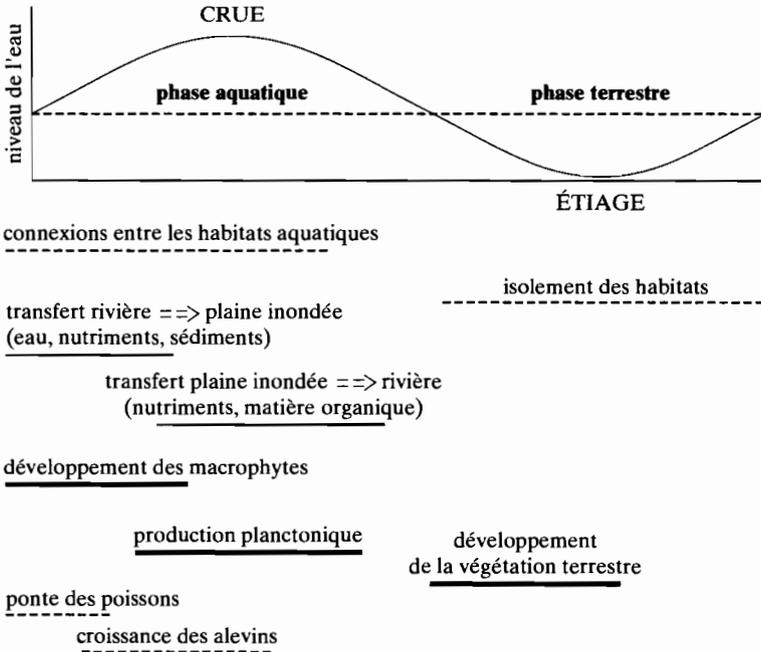


Figure 7. Relations entre la crue des fleuves et certains processus biologiques et écologiques.

Le système fonctionne par des pulsations (« flood pulse ») dont le rythme est réglé par les oscillations du régime hydrologique et dont l'impact dépend de l'amplitude, la durée, la fréquence et/ou la régularité des crues. En particulier, l'époque à laquelle s'établissent les connexions entre le fleuve et ses annexes a des conséquences importantes sur le fonctionnement du système et la biologie des espèces. Ces systèmes sont surtout représentés sous les tropiques, car les fleuves européens, aménagés par l'Homme, n'ont plus de plaines inondables.

Dans les rivières relativement larges, une crue prévisible et de longue durée favorise le développement, chez les organismes vivants, d'adaptations et de stratégies opportunistes qui leur permettent d'exploiter efficacement la zone de transition entre le milieu aquatique et le milieu terrestre, plutôt que de puiser seulement dans les ressources des milieux aquatiques permanents. Certains organismes comme les poissons quittent, en effet, le cours principal lors de la crue pour utiliser les habitats et les ressources disponibles de la plaine inondée ; ils regagnent le cours principal lors de la décrue. Si la crue est exceptionnellement trop brève, certains organismes ne peuvent accomplir leur cycle biologique.

Diverses recherches ont montré l'existence d'une corrélation entre la durée de la crue et l'importance des captures par pêche. Dans le Danube, par exemple, les captures annuelles s'élèvent à 500 tonnes quand les inondations ont une durée de 20 jours et peuvent atteindre 1 500 tonnes après 200 jours de crue.

VI. LE RÔLE DE LA VÉGÉTATION RIVERAINE

Une végétation abondante se développe en général le long des cours d'eau, formant un véritable corridor, très visible dans le paysage. En réalité, c'est une mosaïque complexe de formations herbacées, arbustives et arborées, à l'image de l'hétérogénéité spatiale du milieu, qui résulte des perturbations le plus souvent liées aux crues, et de la dynamique végétale qui lui est associée. On parle de végétation rivulaire ou de ripisylve (littéralement « forêt des rives ») pour la végétation proche de l'eau, et de forêt alluviale pour les formations spontanées liées à la présence d'une nappe alluviale superficielle.

La ripisylve comprend le plus souvent des saulaies, aulnaies, frênaies, essences dont l'existence dépend de conditions hydriques et hydrologiques particulières. Le long du Rhin et du Danube subsistent encore quelques îlots des remarquables forêts-galeries qui bordaient autrefois les grands fleuves européens. D'une exceptionnelle richesse en espèces ligneuses, elles sont le reflet simplifié de ce que furent les forêts paléotempérées chaudes qui ont couvert une grande partie de l'Europe à la fin du Tertiaire. On y trouve, en particulier, chênes pédonculés, ormes, frênes, peupliers, ainsi que des buissons et des lianes qui lui donnent l'aspect d'une forêt vierge comme dans certains îlots forestiers alsaciens.

La végétation rivulaire est située à l'interface entre les écosystèmes terrestres et fluviaux et joue un rôle particulièrement important dans le fonctionnement des hydrosystèmes.

◆ Une source de matière organique pour les hydrosystèmes

La première fonction de la végétation riveraine est de produire de la matière organique à partir des éléments nutritifs accumulés dans les sédiments. Elle constitue à ce titre une source importante de matière organique pour les hydrosystèmes sous forme de feuilles, de fruits et de divers débris organiques (végétaux et animaux) qui tombent dans l'eau où ils seront dégradés par les microorganismes décomposeurs. Ces derniers servent à leur tour de nourriture aux autres espèces aquatiques. Une saulaie de la Garonne peut apporter au fleuve six tonnes de litière par an et par kilomètre de cours. Dans les rivières où la production primaire d'algale est faible, cet apport de litières constitue la principale source d'énergie disponible pour les organismes et la base de la chaîne alimentaire.

◆ Une fonction d'abri et d'habitat

Une fonction majeure de la végétation riveraine est d'entretenir la stabilité des berges et de diminuer l'érosion grâce à son réseau racinaire qui forme un maillage biologique capable de retenir les particules minérales. Ce réseau racinaire joue également une fonction d'abri pour de nombreuses espèces animales. Les troncs et les grosses branches qui tombent dans l'eau (embâcles) créent, en outre, des petites retenues et contribuent à la diversification des habitats.

Dans les petits cours d'eau, la canopée, qui filtre la lumière incidente, contribue à rafraîchir la température de l'eau en été et réduit indirectement la croissance des végétaux aquatiques en limitant l'éclairement.

La végétation riveraine a également une fonction d'habitat, permanent ou temporaire, pour les espèces terrestres (oiseaux, mammifères, amphibiens) et peut favoriser leur propagation en raison de sa structure en corridor. On y trouve de nombreuses espèces d'oiseaux observées en forêt ou en prairie, et des espèces plus spécifiques comme le martin-pêcheur. Le corridor naturel de la vallée de l'Ain compte ainsi 180 espèces d'oiseaux dont 100 espèces nicheuses.

◆ Un filtre pour les éléments dissous

Par leur réseau racinaire, les forêts riveraines agissent comme des filtres qui éliminent partiellement les nutriments (notamment les nitrates) ou les substances toxiques véhiculées par les eaux souterraines transitant de la plaine vers la rivière. En période de croissance végétale, les plantes absorbent, en effet, les nutriments (azote et phosphore) qui leur servent d'engrais. Mais ces forêts alluviales ont également une capacité de filtration étonnamment élevée vis-à-vis des nitrates, imputable en période de hautes eaux aux conditions

d'anaérobiose des sols de la forêt alluviale qui favorisent la réduction de ces nitrates. Les bactéries vivant en milieu anoxique prélèvent en effet l'oxygène des nitrates (NO_3) pour leur synthèse carbonée et fabriquent de l'azote moléculaire gazeux (N_2) libéré dans l'atmosphère. Le carbone, abondant dans ces zones en raison de la décomposition du matériel végétal, fournit l'apport énergétique et nutritionnel nécessaire à l'activité des bactéries anaérobies. Ainsi le cycle hydrologique et le cycle de croissance végétale participent-ils, selon les saisons, à l'élimination des nitrates.

VII. LES RELATIONS AVEC LES EAUX SOUTERRAINES

L'hydrosystème fluvial inclut une composante souterraine. En effet, les eaux superficielles s'infiltrent dans les roches perméables, comme le sable, dont la structure est suffisamment lâche pour permettre le passage des molécules d'eau. Mais les roches plus structurées (calcaires, basaltes) présentent également des fissures qui permettent à l'eau de circuler. On estime que 1 m^3 de sable et graviers peut contenir 200 à 400 litres d'eau, alors que les calcaires fissurés n'en contiennent que de 10 à 100.

L'eau souterraine contenue dans les petits vides interstitiels des alluvions forme le réservoir aquifère ou nappe phréatique (du grec *phreatos*, « puits », car elles sont superficielles et directement accessibles par des puits forés à la surface).

Entre les rivières et les nappes souterraines se produisent des échanges d'eau en quantités variables selon un système assez complexe de relations. Pour une rivière qui coule sur des roches perméables, l'eau de surface est accompagnée d'un volume au moins aussi important qui s'écoule dans ses alluvions. En période de crue, la nappe est alimentée par le réseau superficiel et emmagasine l'eau. Inversement, en période d'étiage, les eaux souterraines sont libérées dans le réseau superficiel et assurent le maintien en eau des écosystèmes aquatiques. Le domaine aquatique souterrain présente des analogies avec le domaine superficiel : flux unidirectionnels et structurations longitudinale et transversale en réseaux. C'est le cas, en particulier, des réseaux karstiques dans les régions calcaires qui sont de véritables rivières souterraines. Dans ces régions, d'ailleurs, les rivières superficielles peuvent disparaître dans des gouffres pour réapparaître au niveau de résurgences.

Les flux hydriques transportent également des éléments dissous ou en suspension comme des polluants, des éléments nutritifs, des matières organiques particulaires ou en solution.

D'une manière générale, le domaine souterrain présente une plus grande pérennité et une plus grande stabilité que le domaine superficiel. Les temps de transfert sont beaucoup plus longs et les événements hydrologiques de surface s'y transmettent de façon très atténuée.

On a mis en évidence l'importance écologique de la zone dite hyporhéique, à l'interface entre les milieux superficiels et souterrains (Fig. 6). Cette zone épaisse de plus d'un mètre est un écotone fortement influencé par la dynamique hydrologique qui dépend, bien entendu, de la nature des dépôts sédimentaires et de leur porosité. On estime que les trois quarts du benthos fluvial peuvent vivre à l'intérieur des sédiments à l'état juvénile ou adulte. De jeunes larves de libellules ont été récoltées jusqu'à 2 m de profondeur dans les alluvions de la plaine du haut Rhône. Ce sont également des lieux de vie obligatoires pour certains organismes aquatiques, dits hypogés, qui sont adaptés à ces conditions particulières d'existence. C'est le cas, par exemple, des petits crustacés du genre *Niphargus* aveugles et dépigmentés.

Cet espace sous-fluvial est un lieu de colonisation temporaire par des organismes épigés qui y trouvent refuge lorsque les conditions deviennent défavorables en surface : crues de courte durée, arrivée subite de contaminants, etc. De même, de nombreux invertébrés de petite taille (mollusques, crustacés, larves d'insectes) se réfugient temporairement dans les eaux interstitielles pour résister à l'assèchement lors des étiages et recoloniser le cours d'eau dès la montée des eaux.

Les milieux lacustres

Nappes d'eau stagnante, les lacs occupent des dépressions naturelles ou aménagées. Leur taille, leur forme, leur fonctionnement écologique varient considérablement. Certains atteignent parfois des surfaces importantes (Tableau 1), alors que de nombreux lacs ne dépassent pas quelques hectares. Les lacs les plus profonds sont le Baikal et le Tanganyika, alors que le lac Tchad, qui couvre 25 000 km² dans sa phase d'extension maximale, est une pellicule d'eau dont l'épaisseur moyenne ne dépasse pas 3 à 4 m.

Divers par leurs dimensions, les lacs le sont également par leur origine, et de multiples classifications ont été proposées. On discerne habituellement quelques grands ensembles :

- une *origine tectonique*, comme pour le lac Baikal en Asie et les lacs Tanganyika et Malawi en Afrique de l'Est ; ces lacs se sont installés dans des fossés d'effondrement et sont souvent profonds et de volume important ;
- une *origine volcanique* pour les lacs de cratère qui se sont constitués dans les cavités formées lors de l'explosion de l'édifice volcanique, comme le lac Pavin en Auvergne ou le Crater Lake dans l'Oregon (États-Unis). Le volcanisme peut également barrer des vallées fluviales donnant naissance à des retenues naturelles comme le lac d'Aydat en France ou le lac Kivu en Afrique ;
- une *origine glaciaire* pour les lacs installés dans des bassins creusés par les glaciers. C'est le cas de très nombreux lacs d'Europe du Nord et d'Amérique du Nord, dont le socle rocheux a été modelé par l'érosion des glaciers lors des différentes périodes glaciaires. Les lacs sur bouclier cristallin, comme ceux de Finlande, sont très plats. Au contraire, beaucoup de lacs alpins et pyrénéens, qui ont également une origine glaciaire comme le lac Léman, les lacs Majeur, d'Annecy et du Bourget, sont installés dans des zones de surcreusement glaciaire dans des terrains sédimentaires et atteignent une assez grande profondeur ;

- une *origine fluviale* pour les lacs qui, associés à des cours d'eau, occupent des plaines alluviales. Le plus souvent peu profonds, ces lacs occupent des dépressions dans les plaines alluviales, comme les lacs de « varzea » bordant l'Amazone, le lac Tchad ou les lacs du delta central du Niger en Afrique;

- une *origine anthropique*, car les activités humaines ont également créé de nombreux plans d'eau artificiels. On reconnaît ainsi des lacs de barrage de dimensions variées, à usage hydroélectrique, comme la retenue de Serre-Ponçon sur la Durance ou le lac Nasser sur le Nil. Mais on assiste également à la prolifération des retenues collinaires destinées à l'irrigation ou à l'alimentation en eau dans de nombreuses régions du monde où l'homme doit se prémunir contre la sécheresse. L'exploitation des matériaux alluvionnaires dans les plaines alluviales a provoqué également la multiplication des carrières ou gravières qu'alimente en eau l'écoulement de la nappe phréatique.

lacs	pays	profondeur maximale (m)	surface (km ²)	volume (km ³)
Baikal	Sibérie	1 637	31 500	23 000
Tanganyika	Zaire-Tanzanie	1 470	32 600	18 900
Malawi	Malawi	780	31 000	8 400
Issyk-Koul	Kirghizistan	702	6 300	1 730
Lac des Esclaves	Canada	614	30 000	7 500
Crater Lake	USA	608	60	20
Supérieur	Canada/USA	406	82 400	12 200
Mer morte	Israël	397	940	
Victoria	Kenya/Ouganda	70	70 000	2 760
Léman	France/Suisse	309	584	89
Constance	Allemagne	252	538	
Majeur	Italie	370	213	

Tableau 1. Caractéristiques morphométriques de quelques lacs : profondeur maximale (m), surface (km²) et volume (km³). Le record connu est indiqué en gras.

I. CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES LACS

La morphométrie, c'est-à-dire la forme du lac caractérisée par ses dimensions, constitue un élément déterminant du fonctionnement physique, chimique et biologique des systèmes lacustres. C'est la raison pour laquelle les limnologues ont accordé beaucoup d'attention à la description morphologique de ces milieux.

La surface du lac (A_0), son volume (V), les cartes bathymétriques (cartes des profondeurs) sont des informations de base souvent complétées par la connaissance d'autres paramètres : le périmètre (L) qui est la longueur totale du rivage, la profondeur maximale (Z_{\max}) qui est la plus grande profondeur connue et la profondeur moyenne (Z) qui est le rapport du volume du lac à sa superficie.

La distribution des superficies d'un lac pour différentes profondeurs, ou courbe hypsométrique, et la distribution correspondante des volumes, procurent des informations utiles pour comprendre le fonctionnement des systèmes lacustres, car la forme de la courbe révèle la forme générale de la cuvette. Les courbes concaves signifient que le lac a des berges abruptes (lacs de cratères, lacs tectoniques), alors que la forme convexe caractérise au contraire les lacs très plats, avec un grand développement de la zone littorale.

Dans la superficie lacustre, on distingue une zone littorale qui va de la ligne de rivage jusqu'à une profondeur variable, laquelle correspond généralement à la limite d'action des vagues, ou, selon les auteurs, jusqu'à la limite à laquelle les macrophytes reçoivent encore suffisamment de lumière pour se développer. Au-delà de la zone littorale, souvent encombrée de macrophytes, s'étendent les eaux libres, ou *zone pélagique*. Les organismes qui y vivent sont adaptés à la nage ou à la flottaison. Sous la zone pélagique, au niveau du fond, on reconnaît la *zone benthique*, habitée par les organismes qui vivent sur ou dans le sédiment.

II. LE BILAN HYDRIQUE

Comme pour les fleuves, l'hydrologie joue un rôle primordial dans la vie d'un système d'eau stagnante. Plus précisément, les variations du volume lacustre jouent le rôle principal. En effet, l'existence et l'étendue d'un lac, masse d'eau occupant une dépression, résultent d'un équilibre dynamique entre les apports et les pertes en eau, encore appelé bilan hydrique. Ce bilan hydrique dépend étroitement du climat local et du climat qui règne sur le bassin d'alimentation des tributaires, ainsi que de la morphologie de la cuvette lacustre. À l'échelle annuelle, il peut se décomposer en plusieurs paramètres :

- le volume d'eau stocké dans le système aquatique (V) et les variations du volume d'eau dans la période considérée (ΔV) ;
- les apports en eau, qui proviennent des pluies (P), des tributaires superficiels (Se) et des entrées d'eau souterraines (Ne) ;

- des pertes qui sont dues à l'évapotranspiration (ETP), aux exutoires de surface (Ss) et aux sorties d'eau souterraines par infiltration (Ns).

Le bilan hydrique peut alors s'établir ainsi :

$$\Delta V = P + Se + Ne - ETP - Ss - Ns .$$

Si les flux totaux, entrants et sortants, sont équivalents pendant un cycle annuel, le volume et le niveau restent constants. Sinon, ils varient, entraînant l'inondation ou l'exondation de surfaces plus ou moins grandes. Alors que beaucoup de lacs sont de type ouvert, avec un ou plusieurs exutoires superficiels permettant d'évacuer les apports en eau trop importants, d'autres lacs, au contraire, sont de type endorhéique, se présentant comme des cuvettes fermées dépourvues d'exutoire. Ces lacs endorhéiques répondent aux fluctuations des apports en eau par des variations de surface plus importantes.

A/ Principaux types de bilans hydriques

Il existe une très grande variabilité des différentes composantes du bilan hydrologique en fonction des conditions climatiques, géologiques, etc. On peut distinguer de manière schématique (Fig. 1) :

- le *type atmosphérique*, dominé par le couple précipitation-évaporation. Le lac Victoria, qui reçoit 83% de ses apports par les pluies et en perd autant par évaporation, en est une bonne illustration. Ce type est caractéristique de nombreux plans d'eau en zone semi-aride, y compris les milieux temporaires. Ces lacs, dont l'alimentation dépend essentiellement de pluies, montrent une grande sensibilité aux fluctuations interannuelles de la pluviométrie ;

- le *type fluvial*, qui correspond à la prédominance des apports et des sorties par des tributaires et des émissaires de surface. C'est le cas, par exemple, du lac Léman (90% des apports par les tributaires) et du Baikal (80%) dont le temps de résidence est élevé. De nombreux lacs de faible profondeur sont également alimentés par les crues du système fluvial, à l'exemple des lacs de Varzea qui bordent l'Amazonie ou du lac Tchad (83% d'apports par le Chari) ;

- le *type phréatique*, dans lequel les apports en eaux souterraines jouent un rôle important, à l'exemple des lacs de type évaporatif qui sont souvent des milieux endorhéiques fonctionnant comme des cuvettes d'évaporation. C'est le cas du lac Assal (Djibouti) ou du lac Bogoria (Kenya), et des lacs de la région de Kanem (Tchad), dont les eaux sont très chargées en sels.

Le bilan hydrique conditionne les variations de volume et de superficie du lac, et l'importance des variations du niveau ou marnage. Ces variations de

niveau, souvent de l'ordre d'un mètre au cours de l'année, en découvrant puis en submergeant une partie de la zone littorale qui abrite de nombreuses espèces, ont une influence sur le fonctionnement écologique du lac. Dans les réservoirs construits pour la production d'énergie électrique, le marnage peut atteindre plusieurs mètres. Les variations du bilan hydrique sont particulièrement importantes pour les lacs endorhéiques ; ainsi, le lac Tchad subit des variations de surface importante en fonction des variations saisonnières et interannuelles des apports en eau par le Chari.

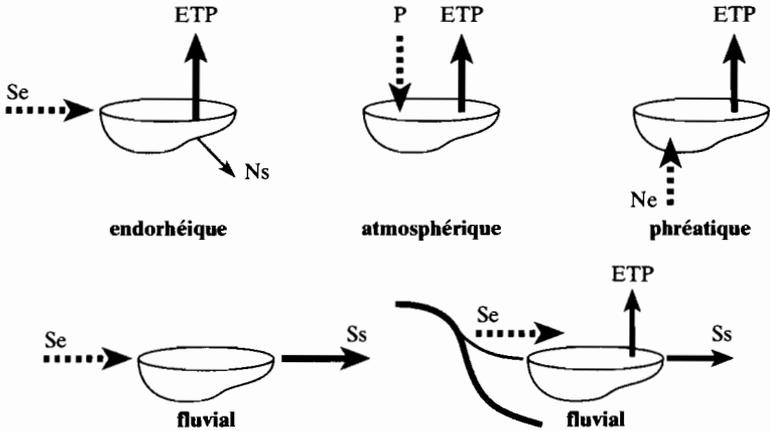


Figure 1. Principaux types de bilans hydriques. Entre ces types extrêmes, il existe de nombreux types intermédiaires et souvent plus complexes.

Le mode d'alimentation en eau d'un système aquatique va également influencer fortement sur la salinité du milieu, le recyclage des nutriments, le taux de sédimentation, etc. Les lacs de type fluvial recevront les eaux des fleuves qui ont lessivé les bassins versants et se sont chargées en éléments nutritifs mais aussi en polluants divers. Au contraire, les lacs de type atmosphérique ne recevront que les eaux de pluies faiblement minéralisées. Dans les lacs dont les pertes sont principalement dues aux exutoires superficiels, il y a exportation de matériaux, alors que, dans ceux dont les pertes sont dues essentiellement à l'évaporation, les matériaux s'accumulent et provoquent, par exemple, une hypersalinité des eaux.

C'est pourquoi le temps de résidence moyen des eaux constitue un élément important du bilan hydrique (Tableau 2). On le calcule en divisant le volume du lac par le volume des apports ou celui des pertes durant une période donnée. De ce bilan dépend le fonctionnement biogéochimique et biologique

d'un lac. Ce temps peut varier de quelques semaines à plusieurs siècles. Les temps de séjour longs correspondent le plus souvent à des lacs profonds alimentés principalement par les précipitations et par les émissaires superficiels. Au contraire, les lacs peu profonds alimentés par les fleuves ont des temps de séjour courts. D'une manière générale, les réservoirs ont des temps de résidence assez courts, car ils ont été construits de façon à utiliser au maximum l'énergie hydraulique.

	pays	temps de résidence		pays	temps de résidence
Lacs naturels			Réservoirs		
Tanganyika	Tanzanie/Zaïre	730	Volta	Ghana	4,3
Baikal	Russie	380	Kariba	Zambie	3
Supérieur	États-Unis	191	Tucurui	Brésil	0,14
Malawi	Malawi/ Tanzanie	140			
Victoria	Kenya/ Ouganda	23			
Léman	France/Suisse	12			
Anney	France	3,8			
Balaton	Hongrie	2			
Tchad	Tchad	1,4			

Tableau 2. Temps moyen de résidence de quelques lacs.

B/ Bilan hydrique et changements climatiques

Si à l'échelle annuelle les variations saisonnières de niveau ont en général une ampleur limitée pour les lacs d'origine naturelle, il n'en est pas de même à l'échelle historique ou géologique. Ainsi, les grands lacs profonds d'Afrique de l'Est ont connu des variations importantes : le niveau du lac Malawi était inférieur de 250 à 300 m il y a 25 000 ans. Il y a 15 000 ans, le lac Victoria n'était qu'un marécage, et, au milieu du Pleistocène, le lac Tanganyika, qui avait un niveau de - 600 m par rapport au niveau actuel, était subdivisé en trois lacs isolés.

Dans ce contexte des fluctuations climatiques, il faut rappeler que les lacs alpins étaient entièrement gelés lors des glaciations qui ont affecté l'Europe du Nord et dont la dernière s'est terminée il y a environ 15 000 ans. Aucune vie n'ayant pu subsister sous la glace, la flore et la faune actuelles ont dû recoloniser les lacs alpins après la fonte des glaces. Du fait de leur histoire, ces lacs sont donc relativement jeunes sur le plan biologique, ce qui expliquerait l'absence d'espèces endémiques, et plus généralement une faible

diversité biologique. En comparaison, la relative pérennité du milieu aquatique des lacs Tanganyika ou Baikal, qui existent sans discontinuer depuis plus de 10 millions d'années malgré des variations importantes, a permis aux espèces d'évoluer et de se diversifier.

III. STRUCTURATION DES LACS EN FONCTION DE LA PROFONDEUR

Alors que les fleuves et rivières sont caractérisés par une structure longitudinale marquée, la structuration des lacs en fonction de la profondeur constitue un élément déterminant de leur fonctionnement écologique.

La profondeur de pénétration de la lumière et de l'action du vent ainsi que la stratification de la température et de l'oxygène de l'eau contribuent à cette structuration verticale des milieux stagnants.

A/ Stratification verticale de l'éclairement

En arrivant à la surface de l'eau, une partie de l'énergie lumineuse est réfléchie dans l'atmosphère. La fraction pénétrant dans l'eau est progressivement absorbée par l'eau et/ou réfractée et dispersée par les particules en suspension. La lumière s'atténue donc rapidement avec la profondeur, et dans l'eau pure elle est réduite de moitié environ dans le premier mètre. La pénétration de la lumière en profondeur dans la couche d'eau dépend, en outre, de la teneur des eaux en particules en suspension (inertes ou vivantes) et en substances dissoutes.

On mesure l'absorption de la lumière dans la colonne d'eau avec un instrument appelé disque de Secchi, qui est un disque de 25 à 30 cm de diamètre coloré alternativement de quartiers blancs et noirs. Ce disque lesté et pendu à un fil est immergé dans l'eau. Par convention, on appelle *transparence* la profondeur à laquelle le disque de Secchi ne devient plus visible lorsqu'on l'immerge dans l'eau. Cette mesure correspond à la profondeur à laquelle l'éclairement résiduel est de 16 à 20 % de celui de la surface. La profondeur à laquelle la lumière résiduelle est égale à 1% de la lumière incidente correspond à environ 2,7 fois la transparence évaluée grâce au disque de Secchi.

La pénétration de la lumière dans l'eau ne se fait pas uniformément selon les fréquences lumineuses. Pour les végétaux, seule importe la lumière visible comprise entre 400 et 700 nm et appelée « rayonnement photosynthétiquement actif » qui correspond aux longueurs d'onde allant du violet au

rouge. Dans l'eau pure, les grandes longueurs d'onde (rouge et infrarouge) sont absorbées très vite dans le premier mètre de la colonne d'eau, alors que l'absorption est minimale pour les longueurs d'onde courtes (bleu et violet). C'est la raison pour laquelle l'eau pure apparaît bleue en profondeur. C'est le cas également pour les lacs oligotrophes de montagne aux eaux très pures. Mais dans les lacs contenant des matières organiques dissoutes, l'absorption des longueurs d'onde courtes est plus importante que dans l'eau pure et les radiations ultraviolettes et bleues sont vite absorbées, Les radiations les mieux transmises sont le vert et le jaune pour les lacs dont les eaux sont assez pauvres ou moyennement chargées en matière organique dissoute. Dans les lacs très riches en matière organique, c'est le rouge qui pénètre le mieux.

Étant donné la stratification verticale de la luminosité, les limnologues distinguent une couche supérieure, dite *euphotique*, dans laquelle la production photosynthétique est possible. Elle s'étend, par convention, jusqu'à une profondeur à laquelle on peut encore mesurer 1% de la lumière incidente. La profondeur de la zone euphotique varie beaucoup selon les situations. Elle est de 50 mètres environ dans le lac Baikal et de seulement quelques centimètres dans les lacs très turbides comme le lac Tchad. Au-delà de cette couche euphotique, on entre dans la zone *aphotique*, où la lumière n'est plus suffisante pour la photosynthèse.

B/ Stratification thermique

L'eau a une densité différente suivant la température ; c'est à 4 °C qu'elle est la plus dense. Une colonne d'eau a donc naturellement tendance à se stratifier, en l'absence de turbulence, selon un gradient vertical de température. Cette stratification dépend de la forme du bassin, notamment de sa profondeur.

L'absorption des radiations lumineuses constitue le principal facteur de réchauffement des eaux, mais, compte tenu de la faible pénétration des radiations, c'est seulement dans les premiers mètres que le réchauffement est significatif. En période estivale, on distingue typiquement trois zones principales dans les lacs suffisamment profonds : (i) la couche superficielle chaude et plus légère, ou *épilimnion* ; (ii) une zone intermédiaire où la température décroît rapidement avec la profondeur, ou *métalimnion* ; (iii) la zone profonde où la température reste basse et relativement homogène avec la profondeur, ou *hypolimnion*. Dans les lacs profonds, la température de l'hypolimnion avoisine 4 °C.

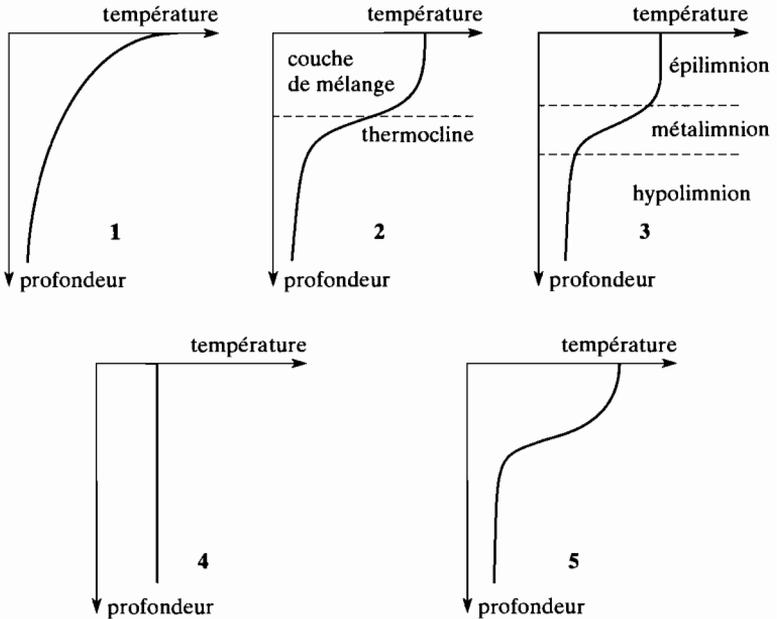


Figure 2. Formation et disparition d'une thermocline.

1 - profil de température théorique d'un lac parfaitement stagnant;

2 - formation d'une zone de mélange et d'une thermocline dues à l'action du vent en surface;

3 - réduction du gradient de température résultant du refroidissement en surface;

4 - distribution homogène de la température dans la colonne d'eau après mélange complet des eaux de surface et de fond;

5 - reconstitution d'une thermocline après un réchauffement des eaux de surface.

Tout, ou une partie, l'épilimnion peut être mélangé par l'action du vent, ce qui permet une homogénéisation thermique, entretenue également par des courants de convection liés aux variations de température de la couche d'eau superficielle, qui se refroidit la nuit et devient ainsi un peu plus dense. Lorsque la turbulence de l'eau devient insuffisante pour assurer le mélange, c'est-à-dire lorsque la profondeur est trop importante pour que l'action du vent se fasse encore sentir, les échanges thermiques diminuent et la température décroît rapidement avec la profondeur au niveau du métalimnion. La *thermocline*, dans le métalimnion, est la zone où l'on observe le plus fort gradient de température. Dans les lacs tempérés, ce gradient peut atteindre 10 à 15 °C en quelques mètres durant l'été, alors que dans les lacs tropicaux, où

les variations saisonnières sont moins marquées, la thermocline n'est souvent que de quelques degrés. Cette thermocline joue un rôle majeur dans le fonctionnement des systèmes lacustres, car elle constitue une barrière au transfert vertical entre l'épilimnion et l'hypolimnion.

En été, la différence importante de température, et donc de densité, des eaux entre l'épilimnion et l'hypolimnion entretient la stratification verticale de la colonne d'eau. Néanmoins, la position verticale de la thermocline varie au cours des saisons en fonction de l'échauffement et de l'agitation de l'épilimnion. En automne, lorsque les radiations ne sont plus suffisantes pour compenser les pertes de chaleur entre l'air plus froid et l'épilimnion, ce dernier se refroidit. Avec le refroidissement hivernal, les eaux de l'épilimnion deviennent plus denses et peuvent avoir la même température que l'hypolimnion, le vent facilitant le mélange des eaux des deux strates. Ce mélange permet un brassage de la colonne d'eau en raison de la disparition de la thermocline qui faisait, en particulier, office de barrière aux échanges d'éléments nutritifs (voir chapitre 4). Ces périodes sont donc des événements essentiels dans la vie d'un lac.

Selon la fréquence du mélange des eaux superficielles et profondes, on distingue des lacs *monomictiques* (une seule période annuelle de déstratification), *dimictiques* (les eaux se mélangent au printemps et en automne) et *polymictiques* (plusieurs successions de phases de stratification et de mélange). Les lacs polymictiques sont surtout des lacs peu profonds très sensibles à l'action du vent, comme le lac George en Ouganda, alors que les lacs monomictiques sont au contraire des lacs profonds, comme le lac Léman, le lac Majeur, mais aussi le lac Malawi. Les lacs dimictiques sont les lacs des régions tempérées qui gèlent en hiver. Dans certains lacs très profonds, comme le Baikal, la circulation annuelle est incomplète et les eaux de surface ne se mélangent pas, en général, avec les eaux profondes, qui restent anoxiques. Ces lacs sont appelés lac *méromictiques*.

C/ Stratification de la teneur en dioxygène

La teneur en dioxygène des eaux résulte d'un d'équilibre dynamique entre les échanges gazeux avec l'atmosphère, la production de dioxygène par les organismes autotrophes lors de la photosynthèse et la consommation de dioxygène par les organismes hétérotrophes ainsi que par la matière organique en décomposition. Elle peut varier considérablement dans le temps et dans l'espace, avec des conséquences importantes sur la distribution des organismes.

Dans la couche euphotique, la production de dioxygène est importante et l'on peut observer des sursaturations temporaires, notamment durant le jour en l'absence de brassage par le vent. Dans les zones plus profondes, au contraire, la teneur en dioxygène est souvent plus faible, car les processus respiratoires l'emportent sur la photosynthèse, et l'on peut même atteindre des conditions anaérobiques (absence totale de dioxygène dissous).

Les scientifiques distinguent plusieurs types de distribution verticale du dioxygène dans les lacs, mais on en retiendra surtout deux. Dans le premier cas, la valeur de saturation est à peu près la même sur toute la colonne d'eau. Ce type de profil se rencontre dans les lacs oligotrophes profonds, mais également dans des lacs très productifs et peu profonds dont la colonne d'eau est brassée régulièrement par l'action du vent. Dans le second type, on constate une forte saturation dans l'épilimnion, et, inversement une forte dédioxygénation dans l'hypolimnion. De nombreux lacs eutrophes présentent ce profil, quelle que soit la profondeur, si le brassage des eaux est peu important. Cette stratification peut être permanente au cours de l'année, ou temporaire, suivant que le lac est monomictique ou non. Dans ce dernier cas, il peut se produire, lors du brassage des eaux à certaines périodes de l'année, une remontée en surface d'eaux dédioxygénées et riches en éléments nutritifs.

Les conséquences de la stratification en dioxygène sur la faune aquatique sont importantes : les espèces à respiration aérobie ne peuvent survivre que dans la zone bien dioxygénée de l'épilimnion si le lac est stratifié. L'hypolimnion constitue le domaine des organismes anaérobies.

D/ Stratification des processus biologiques

À la stratification des facteurs abiotiques correspond une stratification des processus biologiques dans la colonne d'eau (Fig. 3). C'est dans l'épilimnion, chaud et éclairé, que s'effectue la production primaire en période estivale. La production de dioxygène l'emporte sur la consommation due à la respiration des organismes aquatiques et à la dégradation de la matière organique, et l'épilimnion, bien dioxygéné, est donc favorable à la vie animale. Au contraire, sous la thermocline, dans l'hypolimnion froid et peu éclairé, les processus de décomposition et de minéralisation prédominent. La dégradation du matériel organique sédimentant depuis l'épilimnion provoque une forte consommation de dioxygène que ne compense pas une production équivalente. Les eaux sont donc dédioxygénées et peu favorables aux espèces animales aérobies.

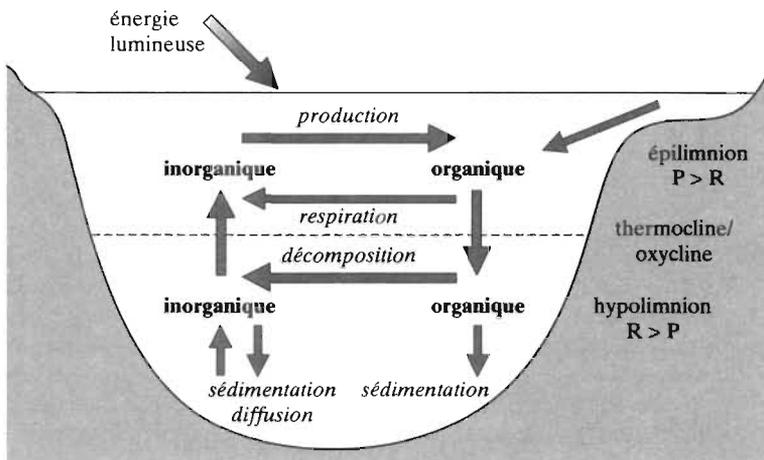


Figure 3. Stratification des processus biologiques en fonction de la profondeur dans un milieu lacustre ($P = \text{production}$, $R = \text{respiration}$).

IV. LES PRINCIPAUX TYPES DE COMMUNAUTÉS LACUSTRES

Dans presque tous les lacs et réservoirs, on distingue trois grands types de communautés.

A/ La communauté pélagique

La communauté pélagique, dans les eaux suffisamment profondes pour être dépourvues de végétation émergée, comprend deux composantes principales :

◆ **Le plancton**, constitué d'algues et d'animaux de petite taille qui vivent en suspension relativement passive dans la colonne d'eau dans laquelle ils ne peuvent effectuer que des déplacements de faible ampleur et très lents. On distingue le **phytoplancton**, constitué d'organismes végétaux libres, en suspension dans la colonne d'eau. Il se développe principalement dans les milieux stagnants comme les lacs et le **zooplancton** des eaux douces qui regroupe des animaux dont la taille ne dépasse pas en général quelques millimètres.

Selon la taille des organismes planctoniques et quel que soit le niveau trophique qu'ils occupent, on reconnaît quatre grandes catégories de plancton :

- le *picoplancton*, constitué d'organismes mesurant de 0,2 à 2 μm : très nombreuses bactéries et quelques autres organismes. Les techniques récentes ont permis d'évaluer entre 10^5 et 10^8 le nombre de cellules bactériennes par mL dans les eaux lacustres ;

- le *nanoplancton*, de taille comprise entre 2 et 20 μm , inclut de nombreux organismes dont des stades jeunes de zooplancton de plus grande taille ;

- le *microplancton*, de taille comprise entre 20 et 200 μm , correspond aux organismes classés habituellement dans le phytoplancton (diatomées, flagellés, ciliés, etc.) ainsi que dans le zooplancton (copépodes, cladocères, rotifères, etc.) ;

- le *mésoplancton*, de taille supérieure à 200 μm , comprend des organismes de plus grande taille, comme les crevettes, les grands copépodes, les larves de poissons, etc.

- Le **phytoplancton** comprend une grande variété de groupes et d'espèces. En eau continentale, dominant le plus souvent :

- des organismes procaryotes (sans noyau cellulaire) comme les cyanobactéries photosynthétiques dont certaines espèces prolifèrent dans les systèmes eutrophes ;

- des eucaryotes (cellules avec noyau) dont les plus abondants sont les algues vertes (chlorophycées), les diatomées (bacillariophycées), les euglènes (euglénacées). Ces algues sont des cellules isolées ou peuvent constituer des colonies visibles à l'oeil nu dans certains cas.

Le phytoplancton comprend également des bactéries.

- Le **zooplancton** est formé de trois grands groupes. Les protozoaires sont des organismes unicellulaires parmi lesquels on rencontre surtout les ciliés et les flagellés. Les rotifères, organismes non segmentés proches des vers, sont également de petite taille, le plus souvent inférieure à 0,5 mm. Ils sont représentés par de nombreuses espèces et très abondants dans les milieux stagnants. Ils se nourrissent d'algues planctoniques, de détritus, de bactéries, de protozoaires. Les crustacés sont représentés par deux groupes majeurs dans les eaux continentales : les cladocères, dont le corps est recouvert d'une carapace bivalve et dont les espèces les plus communes sont les daphnies et les bosmines, essentiellement herbivores et détritivores ; les copépodes, au corps segmenté, munis de grandes antennes, sont herbivores ou prédateurs. Les rotifères et les cladocères peuplent presque exclusivement le milieu aquatique continental, alors que les copépodes vivent également en milieu marin.

Le zooplancton comprend également des représentants d'autres groupes, notamment des larves d'insectes comme les *Chaoborus* ou les crevettes.

♦ **Le necton** comprend des animaux qui nagent librement et se déplacent activement. Ainsi les poissons sont les vertébrés aquatiques les plus abondants ; on leur confère en général un statut particulier en raison de leur rôle important de prédateur dans l'écosystème, mais également en tant que ressource naturelle pour l'Homme. Il ne faut pas oublier de mentionner également les amphibiens.

B/ La communauté benthique

La communauté benthique comprend les organismes vivant sur, ou à proximité, du fond. Ils peuvent vivre en surface ou s'enfoncer dans le sédiment meuble ou encore utiliser les irrégularités du substrat pour se protéger.

- Le *zoobenthos* se compose de plusieurs groupes animaux. Les insectes aquatiques et les larves d'insectes qui vivent en milieu aérien à l'état adulte constituent l'essentiel des macro-invertébrés dans les eaux continentales, alors qu'ils sont quasiment absents des milieux marins. Ils se divisent en hémimétaboles et holométaboles.

Chez les premiers, les larves ressemblent à des adultes en miniature privés d'ailes. Les éphéméroptères, les plécoptères, les odonates, les hétéroptères et les hémiptères appartiennent à cette catégorie.

Chez les holométaboles, les larves sont très différentes des adultes et les insectes passent par une phase de nymphose au cours de laquelle ils se transforment. Les tricoptères, les coléoptères et les diptères sont dans ce cas. Chez les diptères il faut mentionner les chironomes, qui dominent souvent les peuplements benthiques dans les eaux stagnantes.

- Les *mollusques* constituent également un groupe bien représenté dans le milieu benthique. On distingue les lamellibranches, ou bivalves, dont le corps est protégé par une coquille à deux valves, et les gastéropodes, dont la coquille comprend une seule pièce, le plus souvent enroulée.

Les gastéropodes comprennent notamment les planorbes et les limnées qui sont des pulmonés vivant en eau calme, et les prosobranches, surtout abondants dans les eaux courantes.

Parmi les lamellibranches, il faut mentionner les unios et les anodontes, des animaux libres de grande taille vivant enfouis dans le sédiment, et les dreissènes (moules d'eau douce) qui vivent fixées au substrat par un byssus.

- Les *vers annélides* sont également nombreux et représentés par des espèces appartenant au groupe des oligochètes et à celui des hirudinées, ou sangsues.
- Enfin, les *crustacés* sont surtout représentés dans le benthos par les mala-costracés, qui comprennent des aselles, des gammarès et des écrevisses, ainsi que des décapodes.

C/ La communauté littorale

La communauté littorale peuple les zones de bordure, peu profondes, des systèmes aquatiques. Il s'agit le plus souvent de végétaux de grande taille, ou macrophytes.

Le terme macrophyte désigne l'ensemble des végétaux visibles à l'oeil nu et inféodés aux milieux aquatiques. Cela inclut les *hydrophytes*, ou « plantes de l'eau », qui comprennent des végétaux enracinés immergés et des végétaux flottants, et les *hélophytes*, ou « plantes de la vase » végétaux émergés supportant une immersion partielle. Ces végétaux correspondent à des groupes taxinomiques très divers : plantes à fleurs, mousses, fougères, etc. On les trouve aussi bien dans la zone littorale des lacs que le long des rivières et dans les zones humides.

Les algues fixées sur divers types de supports, qui reçoivent de la lumière, forment le *périphyton*.

Il existe une succession bien marquée des formations végétales depuis la berge vers les eaux plus profondes (Fig. 4). Au bord de l'eau, mais les pieds dans l'eau, on trouve des plantes de grande taille comme les roseaux (*Phragmites*). Puis viennent les massettes (*Typha*) et les joncs des tonneliers (*Scirpus*) jusqu'à environ 1,5 m de profondeur. Dans les milieux tropicaux africains, les *Papyrus* qui se développent dans les zones littorales occupent des surfaces importantes.

Au-delà, c'est le domaine des hydrophytes, avec les potamots (*Potamogeton*) et les nénuphars (*Nymphaea*). Ces plantes peuvent s'enraciner jusqu'à 5 m de profondeur. Le nénuphar géant de l'Amazone (*Victoria*) appartient à cette catégorie. Puis viennent les prairies aquatiques submergées de miriophylles (*Myriophyllum*), d'élodées (*Elodea*), de cératophylles (*Ceratophyllum*) dont les fleurs sont fécondées sous l'eau. Des mousses (*Fontinalis*) et des algues (*Chara*) marquent la limite de la zone littorale. Cette limite correspond à un éclaircissement réduit qui correspond à environ 2% de la luminosité de surface.

Il y a relativement peu de plantes flottantes. Les plus connues dans les milieux tempérés sont les lentilles d'eau (*Lemna*). Dans les milieux tropicaux,

il faut mentionner les laitues d'eau (*Pistia*) et surtout les jacinthes d'eau (*Eichhornia*), véritables « pestes » qui envahissent les plans d'eau nouvellement colonisés.

On a souvent utilisé les espèces et les groupements végétaux pour définir une typologie des zones humides. La végétation présente l'avantage, en effet, d'être bien visible et stable à court terme, tout en intégrant divers facteurs du milieu susceptibles de fluctuer à moyen terme. Les ornithologues ont largement utilisé une telle typologie pour définir les habitats des oiseaux aquatiques.

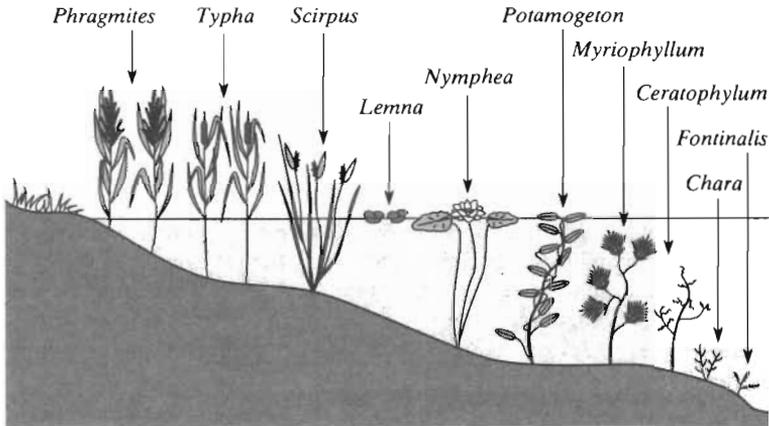


Figure 4. Succession de la végétation en fonction de la profondeur de l'eau sur le littoral des lacs.

Les communautés littorales abritent divers groupes d'animaux aquatiques dont beaucoup appartiennent également à la communauté pélagique : protozoaires, rotifères, crustacés. De même, le milieu littoral est riche en formes benthiques : insectes, mollusques, oligochètes. Si on exclut le fait que l'on ne rencontre pas de macrophytes dans les zones pélagiques et benthiques profondes, le littoral constitue une zone où se mélangent la faune et la flore des différentes zones.

Les zones humides

Le terme « zones humides », traduction peu satisfaisante du mot anglais « *wetlands* », désigne des systèmes intermédiaires, encore appelés *écotones*, entre les milieux terrestres bien drainés et les milieux d'eaux profondes comme les lacs ou les rivières.

Ce sont des milieux peu profonds, aux sols gorgés d'eau, envahis par une végétation adaptée à l'humidité des sols ou à des inondations périodiques. Au sens large, les zones humides sont des étendues soit de marais, de fagnes, de tourbières, soit d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est statique ou courante, douce, saumâtre ou salée ; font partie de cette catégorie des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres. En France, la loi sur l'eau de 1992 entend par zone humide les terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre, de façon permanente ou temporaire.

Dans cet ensemble vaste et hétérogène, on peut opérer une classification en fonction de la salinité, de l'emplacement géographique et de la végétation dominante :

- les eaux salées et saumâtres, avec les estuaires des fleuves, ainsi que les lagunes et marais saumâtres côtiers, les marais salants, les vasières, les mangroves ;
- les milieux palustres d'eau douce, comme les marais et les marécages d'eau douce alimentés par les eaux de surface ou les nappes phréatiques, les tourbières qui sont des milieux acides formés par la décomposition de végétaux, etc. ;
- les annexes fluviales comprenant des forêts inondables et alluviales, les prairies inondées, les *plaines inondables* des rivières qui peuvent constituer de véritables deltas intérieurs comme le delta central du Niger au Mali ;
- les zones littorales des milieux lacustres et les lacs peu profonds ;

– les zones humides artificielles aux destinations diverses : agriculture (riziculture, terres irriguées), exploitation du sel (salins), exploitation des matériaux alluviaux (gravières), pisciculture (étangs), stockage des eaux à des fins d'irrigation ou de production hydroélectrique (réservoirs, retenues, etc.).

Les zones humides intéressent les scientifiques et les aménageurs, car les activités humaines les menacent, alors qu'elles abritent des flores et des faunes riches en espèces parfois endémiques. Elles remplissent également diverses fonctions écologiques et constituent des lieux privilégiés de vie pour de nombreuses espèces d'oiseaux mais également de mammifères, de reptiles et d'amphibiens. Les traditions et aspects culturels associés à l'exploitation de ces zones humides expliquent également combien la société s'intéresse à la connaissance et à la protection de ces milieux.

En réalité, l'histoire des zones humides est plus étroitement liée aux activités humaines, à l'agriculture en particulier, que celle des lacs et des rivières. Leurs fonctionnements, le plus souvent artificiels dans les régions européennes, ainsi que leur devenir, dépendent des choix que l'on effectuera dans la gestion et l'aménagement de l'espace rural.

I. CARACTÉRISTIQUES DES ZONES HUMIDES

A/ Fonctionnement hydrologique

Le calcul du bilan hydrologique des zones humides ne diffère pas de celui des lacs. Le point un peu original est le faible volume d'eau stocké par rapport aux flux (faible temps de résidence). Il en résulte des variations importantes de surface consécutives aux variations des apports et des pertes ; ainsi, certains milieux peuvent subir des assèchements périodiques. C'est pourquoi la nature des zones humides est étroitement liée au type de fonctionnement hydrologique, et notamment aux modes d'alimentation en eau, qui conditionnent la dynamique spatiale et temporelle, ainsi que les apports en éléments nutritifs.

Certaines zones humides sont alimentées essentiellement par les précipitations : lorsque celles-ci sont excédentaires par rapport à l'évaporation et que le drainage est réduit sur des zones au relief peu marqué, on voit se développer des formations de type tourbière, faiblement approvisionnées en éléments minéraux.

Dans certaines dépressions principalement alimentées par ruissellement, les apports en éléments nutritifs ont une plus grande importance. C'est le cas des marais et marécages d'eau douce munis, ou non, d'un exutoire superficiel. D'autres zones humides, au contraire, dépendent des apports souterrains. C'est le cas des prairies humides, des gravières et des sablières, où transitent des écoulements souterrains.

La situation est plus complexe pour les zones riveraines des cours d'eau dont le fonctionnement hydrologique comporte une alimentation par les pluies, les nappes souterraines, le ruissellement et les eaux de débordement du cours d'eau en période de crue. La distribution de la végétation est associée à l'extension des zones inondables, ainsi qu'à la fréquence et à la durée des périodes de submersion. C'est le cas pour les plaines d'inondation, les anciens méandres, et, d'une manière générale, toutes les annexes des fleuves.

Enfin, dans les zones côtières et estuariennes, le régime des marées et les mélanges avec l'eau de mer s'ajoutent aux divers modes d'alimentation en eau douce.

B/ La végétation

La végétation des zones humides est une végétation hygrophile (du grec *hugros*, humide, et *philein*, aimer). Cette végétation, pour la partie aquatique, ne diffère guère de celle qui peuple les zones littorales des lacs. Néanmoins, les zones humides sont particulièrement riches en espèces végétales : on y trouve un cinquième du millier d'espèces composant la flore française.

Les roselières sont un des éléments caractéristiques des zones humides. En Europe, elles comprennent souvent des formations monospécifiques de roseaux (*Phragmites*) ou de massettes (*Typha*). En Afrique tropicale, les papyrus (*Cyperus papyrus*) occupent des surfaces très importantes dans les zones marécageuses.

Sur les sols humides mais non inondés en permanence, on trouve des cypéracées (*Cladium*) et surtout diverses espèces de carex. La forêt humide constitue souvent la lisière des zones humides. On y trouve le saule cendré, qui tend à coloniser les marais, l'aulne glutineux, le saule blanc, le peuplier tremble et le peuplier blanc.

Les plantes caractéristiques des tourbières sont les sphaignes (*Sphagnum*), bryophytes pouvant emmagasiner jusqu'à quarante fois leur poids en eau.

II. LES FONCTIONS DES ZONES HUMIDES

Les zones humides jouent un rôle important dans le fonctionnement des bassins versants : régulation des ressources en eau, auto-épuration des eaux, productions biologiques, etc. L'importance de ces fonctions écologiques dépend des caractéristiques des zones humides et de leur position dans le bassin versant (Tableau 1).

	estuaire	plaines inon- dables	marais d'eau douce	tour- bières
fonctions				
alimentation des eaux souterraines		••	••	•
prévention des inondations		••	••	•
rétenion de sédiments	••	••	••	••
rétenion de nutriments	•	••	••	••
maintien de la qualité des eaux		••	••	••
rôle de nurserie	••	••	•	
activités récréatives/tourisme	•	•	••	•
voie de communication	•	•		
produits				
ressources forestières		•	•	
ressources espèces sauvages	••	••	••	•
ressources halieutiques	••	••	••	
ressources fourragères	•	••	••	
ressources agricoles		••	•	•
alimentation en eau		•	•	•

Tableau 1. Valeurs associées à quelques grands types de zones humides.
• ou •• : importance de la valeur pour le type de zone humide considéré.

A/ Fonctions écologiques et « fonctionnalités »

Le terme fonction est utilisé dans un double sens. D'une part, une fonction écologique correspond à un ensemble de processus physiques, chimiques et biologiques, et les propriétés qui en découlent, participant au « fonctionnement » des hydrosystèmes. Ces fonctions peuvent être la productivité, le recyclage des éléments nutritifs, la recharge des nappes, etc. Si on les considère du point de vue de leur utilité pour l'Homme, elles peuvent être positives (amélioration de la qualité des eaux, soutien d'étiage, régulation des crues, habitat pour le gibier) ou négatives (saturation permanente des sols en

eau les rendant impropres à l'agriculture, source de nuisances). Le terme fonction implique également l'idée que les zones humides rendent des « services » sous la forme de processus naturels utiles aux besoins de l'Homme, ou fournissent des produits (végétaux, poissons, gibier). Le terme « fonctionnalité » est de plus en plus utilisé pour distinguer les fonctions liées aux services que l'on attend des zones humides et les fonctions correspondant aux processus naturels. Cela signifie que l'on est en mesure de donner une certaine « valeur » à ces usages (fonctions, produits) dont on attend des avantages pour l'Homme.

B/ Rôle des zones humides dans le cycle hydrologique

La recharge des nappes et leur drainage constitue un des rôles reconnus aux zones humides. L'importance des échanges par infiltration entre les eaux superficielles et la nappe dépend de la nature des sols et de leur colmatage éventuel par des éléments fins.

Un autre rôle concerne la prévention des inondations. En effet, les plaines inondables, et les zones humides en général, stockent une partie des eaux en période de crue et les restituent progressivement avec un certain décalage dans le temps. Elles participent ainsi, en se comportant comme des réservoirs, à la régulation des écoulements fluviaux, car elles limitent l'amplitude de l'onde de crue et réduisent ses effets dévastateurs en aval.

C/ Les capacités épuratrices des zones humides

Les zones humides constituent de véritables filtres biologiques, notamment grâce à la végétation aquatique et à une faune diversifiée, qui améliorent la qualité des eaux en transit en assurant l'interception, la rétention et la transformation des apports solides ou dissous.

Tout d'abord, les zones humides interceptent et piègent une grande partie des particules mobilisées par l'érosion et transportées par les eaux superficielles, simplement en modifiant les conditions de transfert. Ce sont donc des milieux dans lesquels les particules minérales ou organiques s'accumulent, soit par sédimentation, soit par floculation aux interfaces eaux douces-eaux salées par exemple. En particulier, les plaines inondables sont des zones de décantation. Les paysans des bords du Nil connaissaient la vertu fertilisatrice des eaux de crue déposant des sédiments fins et des éléments nutritifs qui bénéficiaient à l'agriculture. Depuis la construction du barrage d'Assouan, ils en sont privés et doivent importer des engrais.

Mais les zones humides ont également des capacités considérables de réduction des flux polluants. On parle à ce sujet de pouvoir épurateur, d'effet de filtre ou de pouvoir tampon. Ainsi, trois processus interviennent dans la rétention et l'élimination des différentes formes de l'azote au niveau des zones humides :

- la sédimentation et le stockage dans les sols (car les sols hydromorphes et les sédiments des milieux submergés constituent le principal réservoir d'azote organique) qui n'évoluent que très lentement ;
- l'absorption et le stockage par les végétaux ; ainsi, les ripisylves prélèvent entre 20 et 50 kg d'azote ha⁻¹.an⁻¹ ;
- la dénitrification, qui constitue un véritable processus d'épuration puisqu'elle élimine des nitrates sous forme d'azote gazeux. Les résultats acquis jusqu'ici montrent que les capacités dénitrifiantes des zones humides, particulièrement élevées, peuvent atteindre de 500 kg à 1 tonne ha⁻¹.an⁻¹.

Les zones humides, notamment celles où prévalent des conditions réductrices, jouent également un rôle de piège vis-à-vis des éléments métalliques particuliers et dissous. En outre, elles contribuent fortement à l'élimination des micropolluants organiques, comme l'atrazine, grâce à la biodégradation par des bactéries et des champignons. Cette fonction de filtre des zones humides a été utilisée pour l'épuration des eaux résiduaires.

D/ Rôle écologique des zones humides

En France, on reconnaît la grande richesse écologique des zones humides : la moitié de l'avifaune en dépend. En outre, elles produisent des ressources naturelles comme le bois, les poissons, les coquillages, les crustacés, le gibier, etc.

◆ Habitat pour les poissons

L'une des fonctions écologiques les plus importantes des zones humides concerne leur rôle en tant que zone d'abri et d'alimentation pour les poissons et les oiseaux. Ce sont des lieux de **reproduction** pour de nombreuses espèces de poissons : bras morts connectés ou non en permanence avec la rivière pour de nombreuses espèces de cyprinidés, prairies inondées pour les brochets. Ce sont des lieux de croissance pour les alevins et les individus juvéniles dont les exigences alimentaires diffèrent de celles des adultes. Ils y trouvent une nourriture planctonique adaptée à leur taille, sous forme de protozoaires, de rotifères, de microcrustacés planctoniques, dont les biomasses

sont bien supérieures dans les annexes à celles du chenal principal. Ces milieux jouent également un rôle d'abri et de protection pour les alevins grâce à la végétation aquatique et à la faible profondeur qui limitent l'action et la présence des prédateurs. Ce rôle de protection s'étend aux adultes qui s'y réfugient durant la crue, lorsque le courant est trop violent pour qu'ils se maintiennent dans le cours principal.

◆ **Rôle des zones humides pour les oiseaux**

Les zones humides constituent des lieux d'alimentation, de repos et de nidification pour de nombreuses espèces d'oiseaux. C'est une des raisons pour lesquelles la protection des zones humides suscite autant d'intérêt sur le plan mondial et a donné lieu à plusieurs conventions internationales. Les zones humides peuvent être :

- des **sites de nidification**. De nombreuses espèces nidifient dans certains types de zone humide. Ainsi 50% des limicoles européens nichent dans les prairies humides et les marais salés. Les étangs sont des lieux privilégiés pour les canards, alors que les laridés (mouettes) préfèrent les milieux salins ;

- des **zones d'hivernage**. Beaucoup d'oiseaux ont besoin sur leurs lieux d'hivernage de deux types de zones humides : l'une pour se nourrir (lieu de « gagnage » utilisé la nuit le plus souvent), et l'autre pour se reposer (« remise »). Ainsi, de nombreux anatidés (canards) trouvent des aires de repos dans l'estuaire de la Loire et vont se nourrir en arrière du littoral, notamment en Brière ;

- des **lieux de migration**. L'ensemble des zones humides qui va de l'Arctique à l'Afrique constitue un réseau de haltes potentielles pour les migrateurs en transit, qui vont s'y reposer et reconstituer leurs forces.

III. DES MILIEUX MENACÉS À PROTÉGER

Malgré les diverses fonctions écologiques qu'elles remplissent, les zones humides sont menacées de disparition, car on les considère souvent comme des milieux insalubres. Ce sont, en effet, des lieux de prévalence de maladies comme la malaria, qui provoquèrent des fièvres paludéennes jusqu'au milieu du XX^e siècle en Europe. C'est également dans les milieux humides que vivent et se transmettent des parasitoses humaines ou animales, comme la bilharziose ou la douve. La destruction de nombreux marais fut motivée par des préoccupations de santé et de salubrité publiques.

Pour toutes ces raisons, on a longtemps considéré les zones humides comme des zones à reconquérir, et dans le passé, on a fait de gros efforts pour les aménager, voire pour les assécher. Nombre de zones humides continentales sont en réalité des milieux artificiels. Ainsi, des régions comme la Brenne, les Dombes et la Sologne, célèbres pour leurs étangs, sont d'anciennes zones marécageuses aménagées par les moines à la fin du Moyen Âge pour produire du poisson. En 1850, on comptait 2 000 étangs dans les Dombes, couvrant une superficie de près de 20 000 ha. Ce système, bien que complètement artificiel, restait néanmoins biologiquement riche. Récemment, le milieu a été de nouveau transformé par l'assèchement et la mise en culture de près de 60% des anciens étangs. L'évolution des pratiques agricoles après la Seconde Guerre mondiale a entraîné une disparition massive des prairies humides et des marais d'eau douce (10 000 ha par an au cours des années 1970), car des opérations de drainage ont conduit à leur assèchement.

La politique d'assainissement est également à l'origine d'une régression spectaculaire des zones humides. En France, le marais poitevin a perdu plus de la moitié de ses prairies humides depuis les années 1970 et la Camargue près de 40% de ses milieux naturels depuis les années 1950. Ce phénomène, général dans le monde, a suscité la signature de conventions internationales, comme la convention de Ramsar, destinées à la protection de ces milieux, de leur flore et de leur faune.

Les zones humides ont ainsi retrouvé droit de cité au cours de ces dernières années. On a mis l'accent sur le fait qu'elles assument une fonction de régulation hydrologique et qu'elles interviennent, à ce titre, dans la réduction des risques naturels (inondation, sécheresse, érosion, évolution du climat) et dans le fonctionnement général du cycle de l'eau, en particulier le stockage de cette ressource et le maintien de sa qualité. On a souligné la valeur « d'équipement » de ces milieux : ils constituent les premières « infrastructures naturelles », linéaires et en réseaux, qui soient continues sur l'ensemble du territoire. Étant donné que les zones humides produisent gratuitement des services, par ailleurs coûteux lorsqu'il faut construire et entretenir des infrastructures qui assument des fonctions similaires (stations d'épuration par exemple), la société a intérêt sur le plan économique à les protéger.

DEUXIÈME PARTIE

Fonctionnement des systèmes biologiques

L'écologie des systèmes biologiques, en milieu aquatique, s'est longtemps limitée aux milieux lacustres et aux peuplements planctoniques. La question centrale de nombreuses recherches concernait le cycle de la matière et le flux d'énergie à l'intérieur des hydrosystèmes. Elles ont porté, en premier lieu, sur les conditions d'élaboration de la matière vivante par les organismes végétaux. La photosynthèse, base de la chaîne alimentaire, nécessite la présence de sels nutritifs et de lumière en quantité suffisante. On s'est appliqué à quantifier ces besoins et à modéliser les processus intervenant dans la production primaire. En consommant du dioxyde de carbone et en libérant du dioxygène, la photosynthèse va, en retour, exercer une forte influence sur la physico-chimie des eaux. Il en est de même des processus de dégradation de la matière vivante. Au cours des années 1960 et 1970, de nombreuses études ont porté sur les interactions entre les processus biologiques liés à l'élaboration et à la dégradation de la matière, et l'environnement physico-chimique.

Simultanément, les limnologues se sont appliqués à quantifier le cheminement de la matière organique et de l'énergie accumulée, dans les chaînes trophiques. De nombreux travaux concernent les relations trophiques au sein des écosystèmes, afin de déterminer les capacités de production biologique des hydrosystèmes. Mais on a également mis en évidence l'importance des apports allochtones dans les réseaux trophiques, notamment en milieu fluvial, ainsi que le rôle de la boucle microbienne en milieu lacustre. Plus récemment, les écologistes se sont interrogés sur le rôle de la diversité biologique dans le contrôle du fonctionnement des réseaux trophiques. Cette dernière question va probablement susciter de nombreuses recherches dans les années à venir.

Un autre grand type de questions qui préoccupe les limnologues, concerne la structure et la dynamique des peuplements aquatiques. Comment s'organisent-ils dans le temps et dans l'espace ? Quels sont les principaux facteurs qui nous permettent d'expliquer quelles espèces et combien d'espèces sont présentes simultanément dans un milieu donné, quelles espèces sont rares ou communes ? Une question récurrente concerne l'importance relative des facteurs abiotiques (physico-chimiques) et biotiques (interactions entre espèces) dans cette organisation.

Lorsqu'on cherche à déterminer la structure des peuplements, l'idée sous-jacente est que ces derniers ne sont pas des collections aléatoires d'espèces vivant dans un même système. On doit s'attendre à ce qu'une espèce présente la même abondance si elle se trouve dans des conditions de milieu identiques. Il en est de même pour la composition des peuplements, si les situations écologiques sont comparables. Cependant, les interactions entre facteurs abiotiques et biotiques demeurent complexes. En outre, il ne faut pas négliger la variabilité de l'environnement, et notamment les situations extrêmes. D'une approche, autrefois essentiellement descriptive, des cycles annuels d'abondance, l'écologie aquatique s'est donc engagée dans une voie beaucoup plus dynamique, avec un objectif assez précis : prévoir comment vont évoluer les peuplements si les conditions sont modifiées, notamment sous l'effet des activités humaines. Pour y parvenir, il a fallu formaliser de plus en plus la réflexion en s'attachant aux notions d'échelles spatiales et temporelles. Au cours des dernières années, on s'est également rendu compte que l'histoire des hydrosystèmes, dans un contexte biogéographique donné, était un facteur explicatif important de la structure actuelle des peuplements. Cette écologie « historique » donne actuellement une nouvelle impulsion aux recherches sur les peuplements.

Chimie des eaux et processus biologiques

Les eaux des lacs et des rivières contiennent des substances minérales et organiques dissoutes et des particules en suspension, en quantité très variable. Si l'eau des torrents et des lacs de montagne est relativement pure et transparente, celle des cours inférieurs des rivières est souvent turbide et plus ou moins chargée en différents sels, alors que les eaux de certains lacs ou de certaines sources ont des salinités bien supérieures à l'eau de mer.

La composition chimique d'une eau résulte de divers processus : érosion des roches et transport sous forme dissoute ou particulaire de leurs divers éléments ; lessivage des sols ; apports par les précipitations et par les poussières atmosphériques ; réactions chimiques dans la masse d'eau et influence des processus biologiques sur la dynamique des éléments ; apports d'origine anthropiques par des déversoirs d'eaux usées, des rejets de déchets, le lessivage des sols, etc.

I. PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES ET CHIMIQUES DES EAUX

- La *densité* de l'eau change avec la température. Mais, alors que de nombreux corps deviennent plus denses lorsque la température diminue, l'eau présente la particularité d'avoir la densité la plus grande à 4 °C (densité 1,0), puis de se dilater progressivement entre 4 et 0 °C, température à laquelle l'eau gèle et se transforme en glace ; plus légère que l'eau, celle-ci flotte (densité 0,917). Il en résulte que l'eau à 4 °C est plus lourde que l'eau au-dessus de 4°C, ou entre 4 et 0°C, et a donc tendance à s'enfoncer. Ces propriétés de

l'eau expliquent qu'un lac gèle de la surface vers le fond et non de bas en haut, auquel cas les organismes vivants ne pourraient survivre.

- Le **pH** est la mesure de l'acidité ou de l'alcalinité de l'eau. C'est une mesure de la concentration en ions H_3O^+ provenant de la dissociation de quelques molécules d' H_2O en protons H^+ et ions hydroxydes OH^- , puis de la réaction d'une molécule d' H_2O avec un proton H^+ pour former un ion hydronium, H_3O^+ .

Les ions OH^- et H_3O^+ ont une très faible concentration dans l'eau : 10^{-7} mol.L⁻¹ de H_3O^+ à 25°C. Le pH est le logarithme de l'inverse de cette concentration. Ainsi, le pH est de 7 pour une eau neutre. Lorsque la concentration en H_3O^+ augmente, entre 10^{-1} et 10^{-6} mol.L⁻¹, l'eau est acide et le pH compris entre 1 et 6. À l'inverse, une eau basique (ou alcaline) a une concentration en ions H_3O^+ moins élevée et un pH compris entre 8 et 14.

Les eaux continentales des régions tempérées ont un pH variable et compris entre 7 et 9. Elles sont donc légèrement alcalines. Les «eaux blanches» de l'Amazone ont un pH de 6,5 à 7, tandis que celui des «eaux noires» du rio Negro, un affluent de l'Amazone, ne dépasse pas 4,5 à 5, en raison de leur sursaturation en CO_2 et de l'abondance des acides humiques et organiques. Le pH peut même être inférieur à 4 dans certains ruisseaux forestiers, ainsi que dans certains milieux comme les tourbières. Inversement, dans des eaux chargées en sels, comme dans les lacs Kivu (Zaïre) et Turkana (Kenya), le pH peut atteindre 9 ou 10.

- La **chaleur spécifique** est la quantité de chaleur nécessaire pour élever de 1°C la température de 1 g de liquide à 15 °C de température ambiante. Celle de l'eau a été utilisée comme unité calorique de référence (la calorie). Elle est très élevée, ce qui confère à l'eau une grande inertie thermique, environ quatre fois plus forte que celle de l'air. En conséquence, l'eau réagit plus lentement que l'air au réchauffement ainsi qu'au refroidissement, et l'amplitude des variations thermiques est donc plus faible dans l'eau que dans l'air.

- La **salinité** d'une eau est sa concentration en électrolytes, c'est-à-dire la somme des anions (ions chargés négativement) et des cations (ions chargés positivement) dissous dans l'eau. On parle également de SDT (sels dissous totaux) pour désigner la somme des ions majeurs. Un moyen simple de mesurer la concentration en SDT est d'évaporer une quantité d'eau préalablement filtrée et de peser le résidu, alors exprimé en mg.L⁻¹. Les géochimistes préfèrent le plus souvent utiliser comme unité les milliéquivalents par litre (meq.L⁻¹) qu'on obtient pour chacun des ions à partir des mg.L⁻¹ en divisant par le poids équivalent de l'ion (son poids ionique divisé par la charge ionique), ou encore les mmol.L⁻¹ en divisant par le poids moléculaire de l'ion considéré.

Si la salinité de l'eau de mer avoisine 35 mg.L^{-1} , celle des eaux douces est inférieure à $0,5 \text{ g.L}^{-1}$. Néanmoins, certains milieux aquatiques continentaux, comme la Mer morte, ont une salinité plus importante que l'eau de mer.

Une méthode plus simple pour mesurer la concentration en SDT est de mesurer la conductivité électrique de l'eau (K). Elle est plus ou moins proportionnelle à la teneur en sels dissous totaux et s'exprime en micro-siemens par centimètre ($\mu\text{S.cm}^{-1}$). La conductivité de l'eau de mer est d'environ $32\,000 \mu\text{S.cm}^{-1}$, mais pour de nombreuses eaux de rivières, qui proviennent principalement des pluies, la conductivité avoisine $20 \mu\text{S.cm}^{-1}$.

II. COMPOSITION CHIMIQUE DES EAUX

L'eau, en raison de ses propriétés électriques et de sa constitution moléculaire, se comporte comme un solvant puissant. C'est pourquoi la composition chimique d'une eau dépend de la composition des roches et des sols du bassin versant dans lequel elle a ruisselé ou percolé. C'est également la raison pour laquelle l'eau contient une grande variété d'éléments dissous. Cependant, la composition chimique des eaux naturelles varie considérablement dans le temps et dans l'espace selon la nature et l'abondance des sources en éléments dissous ou en suspension, et en fonction du cycle hydrologique.

L'analyse quantitative des divers éléments entrant dans la composition chimique de l'eau n'est pas toujours facile et suppose parfois la mise en œuvre de méthodes d'analyse très sophistiquées.

On distingue généralement :

- **Les ions majeurs dissous** comme le calcium (Ca^{++}), le sodium (Na^+), le magnésium (Mg^{++}), le potassium (K^+), les carbonates (CO_3^-) et bicarbonates (HCO_3^-), les sulfates (SO_4^{--}) et les chlorures (Cl^-). Ils sont généralement présents en quantité appréciable, allant du mg.L^{-1} au g.L^{-1} dans certains milieux particulièrement salés.

La composition chimique des eaux dépend de la nature des roches du bassin versant, car les ions majeurs proviennent, pour l'essentiel, de processus d'altération consistant en réactions de dissolution des roches les plus abondantes. Dans les bassins versants riches en roches carbonatées (calcaires, dolomies), le calcaire et le magnésium dominent. Le calcium est d'ailleurs le cation le plus abondant dans les eaux continentales et plus de 97% des eaux de rivière sont de type bicarbonaté calcique. Les bassins cristallins (gneiss,

granites, basaltes, etc.) fournissent des eaux peu minéralisées, mais plus chargées en acide silicique. Les lacs qui occupent un cratère volcanique actif ont des pH très acides et des concentrations en chlorures et sulfates très élevées. De même, dans les zones tectoniquement actives, les apports hydrothermaux contribuent à une concentration plus importante de magnésium, de potassium et de chlorures. Pour les lacs salés alimentés par les eaux souterraines et situés dans des zones où l'évaporation est importante, la composition chimique est souvent dominée par les chlorures de sodium, mais on trouve également des carbonates de sodium, des sulfates de sodium, de magnésium et de calcium, ou encore des chlorures de magnésium.

en mg .L ⁻¹	SDT	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ⁻	HCO ₃	SiO ₂ ⁻
fleuves (eaux naturelles)									
moyenne mondiale	100	13,4	3,4	5,2	1,3	5,8	8,3	52	10,4
moyenne Europe	140	24,2	5,2	3,2	1,1	4,7	15,1	80	6,8
moyenne Afrique	57,8	5,3	2,2	3,8	1,4	3,4	3,2	26,7	12
lacs									
Tanganyika		9,8	43,3	57	35	26,5	7,2	409	
Nakuru (Kenya)		10	30	38 000	1 312	13 000	1 800	1 440	730
Tchad		10	4,8	11,5	5,1	1		45	
Ontario		42,9	6,4	12,2	1,4	26,7	27,1	115	
eau de mer		412	1290	10 770	399	19 354	2 712	140	

Tableau 1. Quelques exemples de la composition en éléments majeurs des eaux naturelles (en mg.L⁻¹).

Dans les eaux naturelles peu chargées en sels, l'ordre d'abondance de ces éléments est généralement le suivant :

cations : Ca⁺⁺ > Mg⁺⁺ > Na⁺ > K⁺

anions : HCO₃⁻ > SO₄⁻ — > Cl⁻

• **Les éléments nutritifs** dissous ou particuliers : azote (sous forme d'ammoniac, nitrites, nitrates), phosphore (sous forme de phosphates) et silice (SiO₂ ou H₄SiO₄), sont indispensables à la production végétale. Il faut ajouter le fer et le manganèse. Leur concentration est, en général, plus faible que celle des ions majeurs, comprise entre le µg.L⁻¹ et le mg.L⁻¹.

• **Les gaz dissous** : azote (N₂), dioxyde de carbone (CO₂), dioxygène (O₂), mais également méthane (CH₄). La concentration d'un gaz dans l'eau est proportionnelle à la pression partielle de ce gaz et décroît avec la température. Les différents gaz ont également des solubilités différentes, et la proportion relative de dioxyde de carbone, par exemple, est plus élevée dans l'eau

que dans l'air. Mais les processus biologiques jouent également un rôle très important dans la dynamique de ces éléments (Fig. 1).

- **Les matières minérales** en suspension, y compris des ions majeurs (Ca^{++} , Mg^{++} , K^+ , Na^+) et des éléments comme l'aluminium (Al), le fer (Fe), la silice (Si).
- **Les matières colloïdales** comprenant des substances minérales et organiques (hydroxydes, matériaux argileux, etc.).
- **De la matière organique** sous forme *dissoute* (MOD) constituée de carbohydrates, d'acides humiques, de pigments, ainsi que de nombreux composés pas toujours bien identifiés, et sous forme *particulaire* (MOP) constituée de cellules vivantes ou mortes. La principale source de matière organique dissoute est la dégradation de la matière organique autochtone, à laquelle vient s'ajouter le matériel allochtone lessivé dans les sols par les pluies. Depuis quelques décennies, à cette étude s'ajoute celle des composés organiques synthétiques (micropolluants). Certaines substances comme les acides humiques provenant du lessivage des sols se décomposent lentement et donnent aux eaux leur couleur brune («eaux noires»).
- **Des éléments traces**, dissous ou en suspension, comme l'arsenic (As), le cuivre (Cu), le cadmium (Cd), le manganèse (Mn), le fer (Fe), le zinc (Zn), le cobalt (Co), le molybdène (Mo), etc. Leur concentration est faible, de l'ordre du $\text{ng} \cdot \text{L}^{-1}$ au $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$. Dans les eaux naturelles, la source principale est l'érosion des roches, mais dans certains endroits les activités industrielles et domestiques constituent maintenant la source principale de beaucoup de ces éléments. Leur rôle écologique est encore mal défini, car ils sont habituellement en très faible concentration et difficiles à doser. Cependant, beaucoup d'entre eux (oligoéléments) sont apparemment nécessaires, à faible dose, pour la vie et la croissance des plantes et des animaux. Inversement, ils sont toxiques à forte concentration.

III. CHIMIE DES EAUX ET PROCESSUS BIOLOGIQUES

La composition chimique des eaux ne dépend pas seulement de réactions physico-chimiques. Ainsi, les dynamiques du dioxygène, du dioxyde de carbone et des sels nutritifs subissent-elles le contrôle des systèmes biologiques, qui modifient en permanence la teneur, voire la nature, des composés inorganiques.

En effet, deux grandes fonctions biologiques coexistent dans les milieux aquatiques (Fig. 1) :

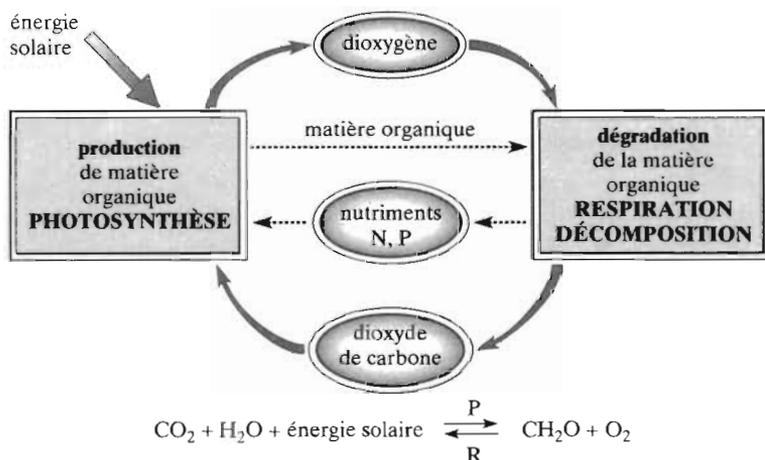


Figure 1. Principaux processus biologiques (production photosynthétique de matière organique et dégradation par la respiration) et relations avec le cycle des éléments inorganiques dissous.

- **La production de matière organique** par des organismes dits autotrophes qui utilisent la lumière comme source d'énergie, ainsi que des éléments inorganiques dissous comme le phosphore, l'azote, et le dioxyde de carbone, pour synthétiser de la matière organique vivante. La photosynthèse qui consomme du dioxyde de carbone en solution dans l'eau s'accompagne simultanément d'une production de dioxygène dissous ;

- **La dégradation de la matière organique**, consommée par les organismes hétérotrophes et dégradée lors de la respiration pour fournir l'énergie nécessaire aux fonctions vitales. En outre, la matière organique des organismes morts est également dégradée, sous forme de composés organiques ou inorganiques, solubles ou particuliers. Ces processus consomment du dioxygène dissous et aboutissent à la reminéralisation des éléments nutritifs, que pourront de nouveau absorber les organismes autotrophes.

Liée à l'énergie lumineuse, la photosynthèse constitue un processus cyclique qui ne se produit que dans les zones où l'éclairement est suffisant pendant le jour. La respiration et la dégradation, au contraire, ont un caractère permanent. À tout instant, la teneur des eaux, pour les différents éléments

minéraux impliqués dans la production de matière vivante, résulte donc de la dynamique temporelle des processus de production-dégradation de la matière organique, qui libèrent et réutilisent simultanément ces éléments nutritifs. La production des organismes autotrophes est souvent limitée par la rareté d'un élément nutritif, qui joue alors le rôle de facteur limitant. Mais, inversement, la dégradation de la matière organique conduisant à la reminéralisation des éléments nutritifs peut être bloquée, elle aussi, par l'absence de dioxygène. Il importe donc de connaître les équilibres complexes et évolutifs qui interviennent dans la dynamique des éléments nutritifs si l'on veut interpréter correctement les mesures ponctuelles que l'on effectue.

A/ Les gaz dissous : dioxygène et dioxyde de carbone

L'eau contient un certain nombre de gaz en solution, mais seuls le dioxygène, le dioxyde de carbone et l'azote sont présents en quantité significative. Leur concentration maximale dans l'eau pure, qui sert de référence (appelée également teneur à saturation dans l'eau), dépend de la température et de la pression de l'air. Alors que ce dernier contient 78% d'azote, 21 % de dioxygène, et 0,03% de dioxyde de carbone, la proportion est différente dans l'eau. Le dioxygène est, par exemple, 31 fois moins soluble que le dioxyde de carbone, mais deux fois plus soluble que l'azote. Le rapport dioxygène/dioxyde de carbone, d'environ 635 dans l'air, n'est plus que de 20 dans l'eau.

◆ Dioxygène

La teneur des eaux en dioxygène constitue un paramètre fondamental de l'écologie des milieux aquatiques, car cet élément est indispensable à la respiration des organismes hétérotrophes. La quasi-totalité du dioxygène atmosphérique provient de l'activité photosynthétique des organismes vivants. Dans les milieux aquatiques, le dioxygène a deux origines : la production de dioxygène par les végétaux aquatiques et une dissolution du dioxygène atmosphérique.

Le dioxygène est soluble dans l'eau, mais sa solubilité dépend beaucoup de la température. Elle est de 14,5 mg.L⁻¹ à 0°C, de 10 mg.L⁻¹ à 15°C, et de seulement 7,5 mg.L⁻¹ à 30°C. Cette différence de solubilité explique, en partie, qu'il y ait des variations saisonnières dans la teneur en dioxygène des eaux, et que les eaux tropicales, plus chaudes, soient globalement moins dioxygénées que les eaux tempérées. Les échanges gazeux avec l'atmosphère dépendent de la turbulence des eaux et du degré de saturation. Dans les eaux stagnantes, ces échanges sont limités à la couche superficielle, alors que dans

les eaux turbulentes le brassage assure de bons échanges entre l'atmosphère et l'ensemble de la masse d'eau. C'est pourquoi une eau de torrent fraîche et cascadante est mieux dioxygénée que celle d'un bras mort, calme et plus chaude. C'est pourquoi également un lac soumis à l'action du vent, qui brasse les eaux de fond et de surface, a des eaux mieux dioxygénées qu'un lac complètement stagnant.

Mais la principale source de dioxygène dans les milieux stagnants est en réalité la photosynthèse, qui permet aux végétaux de synthétiser leur matière organique sous forme de glucides à partir du dioxyde de carbone et de l'eau en libérant du dioxygène, selon une formule simplifiée :



L'énergie est fournie par la lumière, d'où le nom de *photosynthèse*. La production de dioxygène n'a lieu que dans la couche d'eau qui reçoit suffisamment de lumière pour entretenir la photosynthèse, c'est-à-dire la couche *euphotique*.

Autre caractéristique importante, la production de dioxygène liée à l'énergie lumineuse n'est pas continue et suit le rythme d'éclairement, lui-même variable selon les périodes de l'année. La teneur en dioxygène de la couche euphotique dépend donc de l'équilibre entre la production de dioxygène par la photosynthèse (P), essentiellement diurne, et de la consommation de dioxygène (R) par tous les organismes vivants, y compris ceux qui minéralisent la matière organique en décomposition, laquelle se produit en permanence. Tous ces processus dépendent bien entendu de la température. À tout moment, et en tout point de l'écosystème, la teneur en dioxygène résultera donc du bilan des activités biologiques et des échanges atmosphériques.

◆ **Dioxyde de carbone et effet tampon**

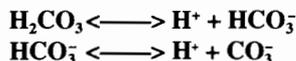
La synthèse de la matière organique par les organismes autotrophes utilise du dioxyde de carbone et libère du dioxygène. En effet, le carbone sous forme de dioxyde de carbone (CO₂) dissous, est réduit par les organismes photosynthétiques ou chimiosynthétiques pour donner divers composés organiques. Il est ensuite restitué, plus ou moins rapidement, au travers des processus de dégradation de la matière organique.

Les concentrations en dioxyde de carbone et en dioxygène suivent donc, en principe, des évolutions inverses : consommation de dioxyde de carbone dans l'épilimnion lors de la photosynthèse et libération dans l'hypolimnion par décomposition aérobie des détritits. Mais, à la différence du dioxygène, l'évolution des concentrations en dioxyde de carbone suit des règles

complexes qui résultent de l'existence de plusieurs formes chimiques. En effet, le dioxyde de carbone peut s'hydrater et former de l'acide carbonique selon une réaction réversible :



On appelle généralement dioxyde de carbone libre la somme des concentrations en dioxyde de carbone dissous et en acide carbonique, ce dernier ne représentant en général qu'un faible pourcentage du total. L'acide carbonique se dissocie ensuite en ions bicarbonate (HCO_3^-) et carbonate (CO_3^{2-}) en fonction du pH, c'est-à-dire de l'acidité des eaux :



Mais, en raison des lois de la chimie, les concentrations relatives en dioxyde de carbone libre, carbonate et bicarbonate, reposent sur un état d'équilibre subtil entre le pH, la teneur en dioxyde de carbone dissous et les formes dérivées de l'acide carbonique.

En particulier, le calcium, abondant dans de nombreux milieux aquatiques, joue un rôle clé dans ces processus d'équilibre des formes dérivées du CO_2 . En effet, la présence d'acide carbonique accroît considérablement le pouvoir de dissolution de l'eau, qui est alors capable d'attaquer le carbonate de calcium, ou calcite (CaCO_3), peu soluble dans l'eau. Cette calcite se transforme en bicarbonate de calcium ($\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$) beaucoup plus soluble dans l'eau, selon une réaction réversible :



Les réactions chimiques, réversibles, tendent à s'opposer aux variations du milieu. Lorsque la libération de CO_2 prédomine, il y a dissolution de la calcite et formation de carbonates et bicarbonates. Les eaux sont alors dites «agressives». Au contraire, lorsque la photosynthèse prédomine, il y a consommation du CO_2 dissous et transformation du bicarbonate de calcium soluble en carbonate de calcium qui précipite.

L'ensemble dioxyde de carbone, acide carbonique, ions carbonates et bicarbonates, forme donc un ensemble interactif qui permet aux systèmes aquatiques de s'adapter au milieu en résistant aux effets des variations du pH. C'est ce que l'on appelle l'effet tampon. Pour un $\text{pH} < 4,5$, seuls le CO_2 et l'acide carbonique sont présents. Lorsque le pH augmente, l'acide carbonique se dissocie et la concentration relative en bicarbonates augmente pour atteindre 100% à pH 8,3, quand l'acide carbonique a disparu. Au-delà du pH

8,3, la proportion de bicarbonates diminue et des carbonates apparaissent, largement dominants à pH 12. Il s'agit là de valeurs applicables à l'eau pure que peuvent modifier la teneur en éléments minéraux et, également, la température.

Le cycle journalier du CO_2 dans les eaux de surface est sous le contrôle direct de l'activité biologique. La photosynthèse n'a lieu que le jour et consomme du dioxyde de carbone de sorte que l'acidité des eaux diminue et que le pH augmente pour atteindre un maximum lors de l'activité photosynthétique maximale. La nuit, au contraire, la respiration des organismes prédomine, libérant du dioxyde de carbone, ce qui acidifie les eaux dont le pH diminue.

B/ Les éléments nutritifs

La photosynthèse est le processus par lequel les organismes autotrophes synthétisent la matière vivante à partir de l'énergie lumineuse et de divers composés chimiques que l'on appelle éléments nutritifs, ou encore nutriments. Les plus importants sont l'azote et le phosphore, ainsi que la silice, constituant essentiel de la frustule des diatomées, par exemple. La production biologique d'un milieu aquatique dépend de la disponibilité quantitative et qualitative de ces éléments minéraux qui circulent en permanence, car ils sont remis en solution lors de la décomposition de la matière vivante et peuvent être utilisés de nouveau pour la photosynthèse (Figure 1). Les cycles du phosphore et de l'azote dans les milieux aquatiques peuvent se résumer, d'une manière simplifiée en trois grands types de processus : l'apport, le stockage et le recyclage.

Les nutriments se présentent sous des formes chimiques variées ainsi que sous forme libre, ou complexés avec d'autres substances, ou encore adsorbés à la surface de particules. Le cycle de ces nutriments est en réalité un processus complexe dans lequel les conditions physico-chimiques ambiantes (dioxygénation des eaux, pH, température, etc.) jouent un rôle important.

Les cycles de l'azote et du phosphore ont donné lieu à de nombreux travaux, visant à déterminer les mécanismes en cause, et continuent à susciter de nombreuses recherches dans la mesure où le fonctionnement des systèmes aquatiques est fortement perturbé par les apports en éléments nutritifs provenant des eaux usées domestiques et industrielles, ainsi que du lessivage des sols agricoles enrichis en fertilisants. On ne donnera ici qu'une présentation très simplifiée des principales caractéristiques du cycle des nutriments qui est en réalité beaucoup plus complexe.

◆ L'azote

L'azote minéral est présent dans les eaux sous forme d'ions nitrates (NO_3^-), d'ions nitrites (NO_2^-) et d'ions ammonium (NH_4^+). Il existe également dans de nombreux composés organiques, dissous ou particuliers, dont la décomposition libère les formes minérales qui peuvent être assimilées par les végétaux. Le phytoplancton, les bactéries autotrophes et les champignons assimilent de préférence l'azote minéral sous forme d'ions ammonium, alors que les macrophytes utilisent plutôt les nitrates et les nitrites.

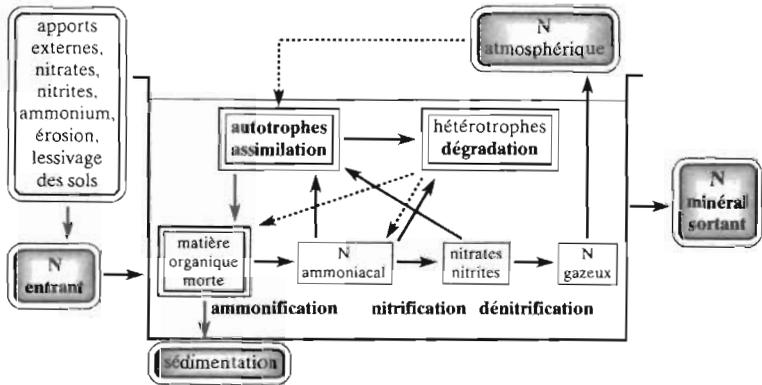


Figure 2. Représentation simplifiée des principales composantes du cycle de l'azote en milieu aquatique.

L'ammoniac est le principal produit d'excrétion des animaux aquatiques, mais il provient également de la décomposition de la matière organique par les bactéries et les champignons. Le processus de décomposition de l'azote organique qui libère l'ion ammonium s'appelle l'*ammonification*. Cet ion est toujours présent en faible quantité dans les eaux, car les organismes autotrophes le résorbent rapidement. Certains hétérotrophes, comme les bactéries, utilisent directement l'ammoniac. Mais une fraction plus ou moins importante est oxydée en milieu aérobie pour donner des nitrates (*nitrification*), et des microorganismes autotrophes spécialisés (bactéries nitrifiantes) utilisent l'énergie que dégage cette réaction. Cependant, une part importante des nitrates provient également des eaux de ruissellement ou de lessivage des sols agricoles. La *dénitrification*, qui boucle le cycle de l'azote, est la transformation des nitrates en azote moléculaire atmosphérique (N_2) par des bactéries dénitrifiantes anaérobies ou facultatives.

Les apports en ions ammonium et en nitrates par les eaux de pluies peuvent être importants dans les zones proches d'activités industrielles. Certains microorganismes, dont quelques cyanobactéries, sont également capables de fixer l'azote atmosphérique, qui constitue la source la plus abondante d'azote, et de le transformer en ion ammonium.

◆ Le phosphore

Dans les écosystèmes aquatiques continentaux, on considère généralement le phosphore comme le principal facteur limitant la production de la biomasse végétale. Il est, en effet, essentiel à la vie des organismes, car c'est un élément structurant du matériel génétique (ADN, ARN) et de la membrane cellulaire.

Le cycle du phosphore débute dans le bassin versant où les cours d'eau altèrent et érodent les roches et transportent le phosphore sous forme dissoute (5 à 10%), mais surtout sous forme de phosphate particulaire (90 à 95%). Ce transport intervient surtout lors des crues. Dans les régions agricoles et industrialisées, ces proportions sont considérablement modifiées par les apports en phosphore soluble provenant des engrais, des eaux usées et des excréments.

Dans les milieux lacustres, le phosphore est présent dans l'eau sous différentes formes : une forme minérale dissoute (orthophosphates) qui provient en majeure partie du phosphore minéral apporté par les eaux de ruissellement du bassin versant ; une forme organique soluble qui provient des excréments ou de la décomposition des organismes vivants ; une forme particulaire, minérale ou organique. Ces différentes formes constituent ce que l'on appelle le phosphore total. D'une manière générale, les teneurs en phosphore dissous sont faibles dans les eaux naturelles, de l'ordre de 0,01 mg.L⁻¹ pour les orthophosphates (PO₄³⁻) et de 0,025 mg.L⁻¹ pour le phosphore dissous incluant les formes organiques.

Les végétaux utilisent uniquement la forme minérale dissoute du phosphore. La quantité de phosphore disponible pour la production végétale, dans les milieux aquatiques, dépend donc des apports directs, sous forme minérale, et de la vitesse de transformation, sous forme minérale soluble, du phosphore organique soluble ou particulaire. Ce phosphore minéral est rapidement assimilé par les végétaux, de telle sorte que les concentrations dans les eaux non polluées sont généralement très faibles. Cela ne signifie pas qu'il n'existe pas de phosphore minéral mais qu'il est rapidement recyclé. La notion de *biodisponibilité* du phosphore traduit l'aptitude plus ou moins grande de cet élément à quitter la phase particulaire, pour la phase soluble, sous une forme

assimilable par les végétaux. Elle constitue l'expression d'une dynamique globale du système et de l'ensemble des processus physico-chimiques et biologiques impliqués dans le cycle du phosphore.

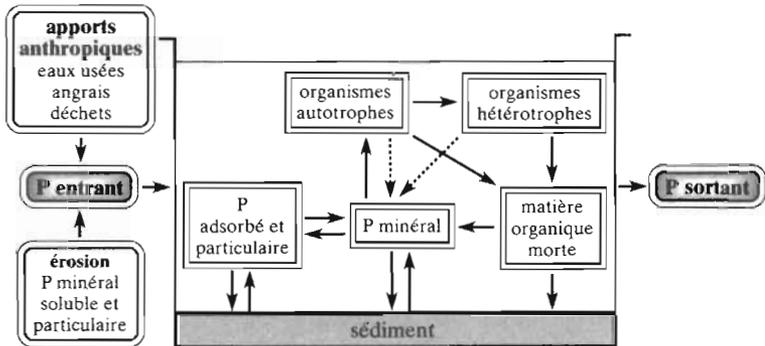


Figure 3. Représentation simplifiée des principales composantes du cycle du phosphore en milieu aquatique.

Dans la zone pélagique des milieux lacustres ou dans les zones humides, une part importante du phosphore soluble est constituée par le phosphore organique dissous, sous la forme de nombreux composés, en particulier divers types d'acides nucléiques comme l'ADN et l'ARN. Mais l'essentiel du phosphore total est présent sous forme particulaire, c'est-à-dire stocké dans les organismes (bactéries, plantes, animaux) vivants ou morts, ou dans les particules argileuses et minérales, ou encore adsorbé sur les particules en suspension. La majorité du phosphore est contenue dans le matériel organique. Le phosphore est essentiellement recyclé par des processus d'excrétion du phosphore soluble et organique par les organismes vivants, et par la décomposition bactérienne de la matière organique. Le zooplancton et les poissons excrètent de grandes quantités de phosphore utilisable par les végétaux. Ainsi, le zooplancton peut excréter chaque jour environ 10% de la quantité de phosphore stockée dans sa biomasse, sous forme de phosphate et de phosphore organique en quantités équivalentes. Cette excrétion varie, bien entendu, selon la température, le taux de consommation, la composition du plancton, etc. Les poissons contiennent une grande proportion du phosphore total d'un système aquatique, et leurs excrétions contribuent également à l'enrichissement du milieu en phosphore minéral dans une proportion généralement inférieure à celle du zooplancton, car le taux de renouvellement de la biomasse est beaucoup plus faible.

Toutefois, une certaine quantité de phosphore est perdue pour la production biologique. En effet, une partie de la matière organique sédimente sur le fond où, dans les milieux aquatiques bien oxygénés, le phosphore se combine à d'autres éléments (fer, aluminium, calcium) pour former des composés insolubles qui précipitent au niveau du sédiment. Ce dernier fonctionne alors comme un piège à phosphore qui emmagasine le phosphore particulaire. Il se produit également des phénomènes d'absorption des ions phosphate sur des argiles, sur des constituants organiques et surtout sur des hydroxydes et oxydes métalliques (fer, manganèse, aluminium).

Ce piégeage n'est pas toujours définitif : l'immobilisation du phosphore dissous sous des formes insolubles et le devenir du phosphore particulaire piégé dans le sédiment dépendent essentiellement de l'oxygénation et du pH de ces milieux. Dans des conditions réductrices, c'est-à-dire dans une période de déficit en dioxygène, par exemple, il y a solubilisation d'une partie du phosphore immobilisé, notamment par réduction et solubilisation des formes oxydées du manganèse et du fer, et par hydrolyse des phosphates de fer et d'aluminium conduisant au relargage du phosphore absorbé. Ces phénomènes interviennent dans les sédiments anaérobies de l'hypolimnion, riche en phosphore minéral dissous. Dans les lacs, en période de déstratification, les eaux de l'hypolimnion se mélangent à celles de l'épilimnion et les enrichissent en phosphore minéral. Le phosphore précédemment piégé dans le sédiment, et reminéralisé en condition anaérobie, devient ainsi disponible pour la production primaire.

Production biologique et flux d'énergie

Pour vivre et se reproduire, les êtres vivants ont besoin d'une source d'énergie. Certains, à savoir les organismes *autotrophes*, puisent dans le milieu les matières minérales qui leur sont nécessaires pour synthétiser leur propre substance organique, grâce à l'énergie lumineuse fournie par les radiations solaires. Ce sont de manière générale tous les végétaux (algues, macrophytes), ainsi que des bactéries et des protistes. Ces organismes servent de nourriture à des herbivores qui transforment la matière organique végétale, composée d'hydrates de carbone, en matières animales relativement plus riches en substances organiques azotées. Les herbivores servent eux-mêmes de proie à des carnivores. Tous les animaux, ainsi que des champignons et des bactéries qui se nourrissent de matière organique détritique, sont des organismes *hétérotrophes* qui obtiennent leur énergie en consommant de la matière organique vivante ou détritique. Enfin, les *décomposeurs* sont les organismes qui minéralisent la matière organique morte pour la transformer en éléments simples, de nouveau assimilables par les végétaux.

Dans un hydrosystème, la matière et l'énergie sont stockées dans la biomasse, c'est-à-dire la quantité de matière organique vivante présente à un moment donné, rapportée à une unité de surface (m^2 ou ha) ou de volume (m^3). On peut l'exprimer en poids frais, ou en poids sec, ou on utilise diverses unités comme la valeur calorique, la teneur en carbone, la teneur en chlorophylle, etc. La biomasse est généralement évaluée par espèce, ou par niveau trophique.

Entre les divers types d'êtres vivants, il existe des relations de dépendance sur le plan nutritionnel. La matière et l'énergie circulent en permanence des producteurs primaires vers les herbivores, puis les carnivores. En schématisant ces liens de dépendance, on obtient ce que l'on appelle une *chaîne ali-*

mentaire, ou *chaîne trophique*, qui décrit de manière très simplifiée le flux de la matière ou de l'énergie entre différents niveaux trophiques, depuis les producteurs autotrophes jusqu'aux consommateurs terminaux. Pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème il faut évaluer la nature, l'intensité et la complexité de ces relations. C'est la raison pour laquelle la production biologique et son devenir constituent l'un des domaines de recherche privilégiés des limnologues.

La *production* est le processus d'élaboration d'une matière organique nouvelle qui assure le renouvellement de la biomasse consommée ou morte. Elle dépend de la vitesse de croissance des individus qui composent la biomasse. C'est la quantité totale de matière organique nouvellement synthétisée produite par une biomasse donnée durant une période de temps donnée. La production biologique correspond, en réalité, à l'accroissement de la biomasse pendant la période de temps considérée, auquel il faut ajouter les pertes par les excréments, la respiration, la mortalité et la prédation qui se sont produites durant cette période.

La *productivité* est un taux de production qui correspond à la quantité de matière produite par unité de biomasse et par unité de temps. On utilise le rapport P/B (rapport production sur biomasse, exprimé en unités de temps) pour évaluer la productivité des divers constituants biotiques des écosystèmes.

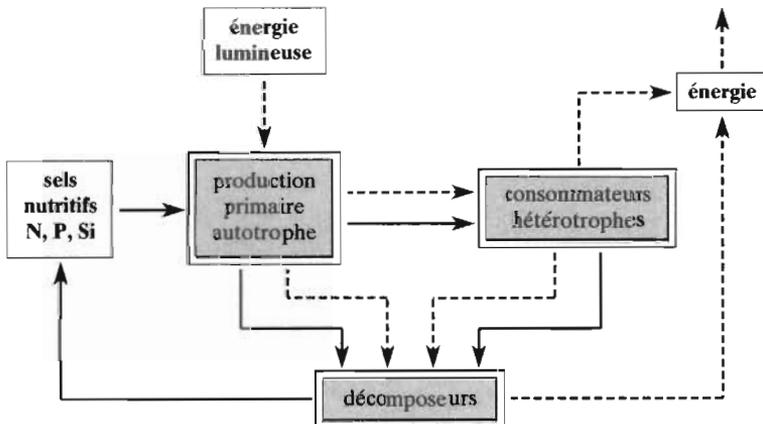


Figure 1. Interactions entre le cycle de la matière (traits pleins) et le flux d'énergie (traits pointillés) dans les chaînes alimentaires en milieu aquatique.

Les éléments minéraux impliqués dans la production de matière vivante sont virtuellement indestructibles, et recyclés en permanence dans les eaux,

même si une certaine fraction peut être stockée temporairement dans les sédiments. En revanche, l'énergie nécessaire pour produire la matière vivante circule dans l'écosystème où elle se dissipe sous forme de chaleur afin d'entretenir le métabolisme et d'assurer la production des organismes hétérotrophes. C'est la raison pour laquelle on parle de cycle pour la matière, et de flux pour l'énergie. Les limnologues, depuis de nombreuses décennies, essaient d'en quantifier les différentes étapes.

I. LA PRODUCTION PRIMAIRE

La photosynthèse est la synthèse de matière organique par les végétaux. Les cellules végétales utilisent à cet effet des pigments photorécepteurs tels que les chlorophylles ou les carotènes pour capter les photons. Chaque pigment a un spectre d'absorption spécifique pour certaines longueurs d'onde. Les glucides fournis par la photosynthèse sont utilisés pour édifier une biomasse nouvelle (la biosynthèse) qui mobilise une vingtaine d'autres éléments minéraux.

type d'écosystème	production primaire nette annuelle	limites
Phytoplancton lacustre	2	1 à 9
Phytoplancton marin	2	1 à 5
Macrophytes submergés		
tempérés	6	1 à 7
tropicaux	17	12 à 20
Macrophytes émergés		
tempérés	38	30 à 45
tropicaux	75	65 à 85
Forêts tempérées décidues	12	9 à 15
Forêt tropicale humide	50	40 à 60

Tableau 1. Estimation de la production annuelle, en tonnes, de matière sèche, par hectare et par an, dans diverses formations végétales de la biosphère.

Activité photosynthétique et respiration sont deux réactions inverses qui se produisent simultanément (voir chapitre 4). La production primaire brute est la quantité totale de matière organique (exprimée, par exemple, en quantité de carbone ou en équivalent énergétique) produite par les organismes auto-

trophes dans un laps de temps donné, et la production primaire nette correspond à la production brute, déduction faite de la respiration :

$$\text{production brute} = \text{production nette} + \text{respiration}$$

La production primaire des milieux aquatiques est assurée principalement par les algues du plancton (phytoplancton) dans les lacs, et par les algues fixées sur des substrats (phytobenthos) dans les lacs et les cours d'eau.

Dans les milieux peu profonds, les végétaux supérieurs, ou macrophytes, peuvent coloniser des surfaces importantes et assurer la majeure partie de la production primaire. Celle-ci est importante dans les zones littorales et les zones humides. Les biomasses peuvent atteindre des valeurs élevées, jusqu'à 180 tonnes de matière sèche par hectare pour les papyrus.

Le tableau 1 propose des estimations moyennes de la production des macrophytes, comparée à celle du phytoplancton ou de formations végétales terrestres. La production par hectare des macrophytes est similaire à celle des formations végétales les plus productives.

Dans les systèmes aquatiques qui sont une mosaïque de milieux pélagiques et littoraux, la contribution des macrophytes à la production totale du système peut être au moins équivalente à celle du phytoplancton. Elle prédomine sans aucun doute dans les zones humides peu profondes comme les marais et les marécages. Dans ce cas, c'est la chaîne détritique qui prend le relais de la chaîne planctonique.

A/ Facteurs de contrôle de la production primaire

La production primaire dépend principalement de la disponibilité en éléments nutritifs et en énergie, ainsi que de la température. Cette dernière agit le plus souvent comme un facteur de contrôle des processus biochimiques et règle la vitesse à laquelle les végétaux peuvent synthétiser la matière organique. C'est pourquoi il existe, dans les milieux tempérés, un cycle saisonnier de production primaire ; l'activité photosynthétique atteint son maximum pendant la période chaude.

La disponibilité en éléments nutritifs constitue l'un des principaux facteurs de contrôle. La composition élémentaire du phytoplancton, par exemple, indique que les besoins de transfert de la phase minérale vers la phase organique sont proportionnellement les suivants : carbone, 40 ; azote, 10 ; phosphore, 1 (en masse). En réalité, l'azote et, surtout, le phosphore biodisponibles constituent des facteurs limitants, c'est-à-dire des éléments susceptibles de limiter la production lorsqu'ils ne sont pas présents en quantité suffisante.

Selon la loi du minimum, l'élément dont la disponibilité est la plus faible contrôle la production. Cette quantité dépend à la fois des apports externes et de la vitesse de recyclage de l'élément (voir chapitre 4). Dans les milieux européens, le rapport azote/phosphore est très souvent supérieur à 10, de telle sorte que le phosphore constitue le facteur limitant la photosynthèse.

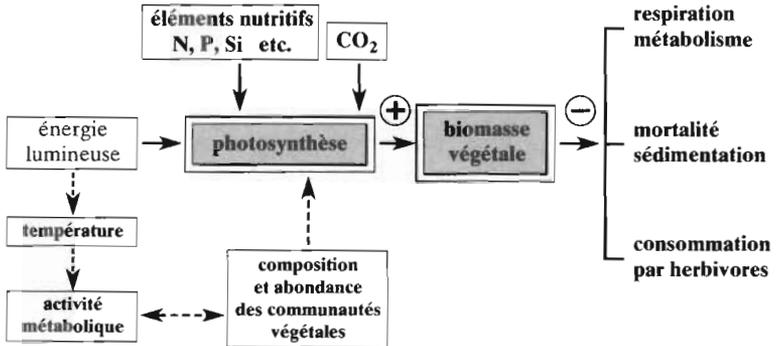


Figure 2. Mécanismes de contrôle de la croissance et du devenir du phytoplancton dans les milieux pélagiques. La photosynthèse, qui provoque l'accroissement de la biomasse et l'alimentation en énergie, est contrôlée par la disponibilité en lumière et en éléments nutritifs, ainsi que par la température et la composition spécifique du phytoplancton. Les pertes correspondent à la respiration, à la mortalité naturelle et à la consommation par les herbivores. La biomasse fluctue en fonction de la prépondérance de l'un ou l'autre facteur.

Le second facteur de contrôle, la lumière, agit à deux niveaux. D'une part, elle peut avoir un effet inhibiteur à la surface de l'eau, lorsque l'intensité est trop forte. D'autre part, son intensité varie selon des cycles journaliers et saisonniers. Enfin, elle s'atténue avec la profondeur. Il en résulte qu'en période d'éclairement maximal, dans une colonne d'eau homogène du point de vue des caractéristiques physico-chimiques et phytoplanctoniques, l'activité photosynthétique atteint son maximum à une profondeur de quelques mètres et diminue avec l'atténuation de la lumière (Fig. 3).

B/ Notions de trophie

Les valeurs de la production planctonique sont très variables selon les milieux et les latitudes, puisqu'elles dépendent de l'éclairement et de la température, mais également des apports d'éléments nutritifs dans les milieux

aquatiques. Sur la base de leur productivité, ces derniers peuvent être classés comme *oligotrophes* (du grec «peu nourris») ou *eutrophes* («bien nourris»), ou encore *mésotrophes* lorsqu'on parle de systèmes intermédiaires. Ces degrés de trophie sont couramment utilisés pour désigner le potentiel trophique d'un plan d'eau.

Les milieux oligotrophes se caractérisent par la faiblesse de la biomasse et de la production biologique, dues à leur pauvreté en substances nutritives. Dans le cas des lacs, ce sont en général des milieux profonds aux eaux transparentes, bien oxygénées jusqu'au fond. Inversement, les milieux eutrophes, riches en éléments nutritifs ont une biomasse et une production élevées. Ce sont plutôt des milieux peu profonds, aux eaux turbides, dans lesquels les eaux du fond sont mal oxygénées, car les processus de décomposition de la matière organique utilisent une quantité importante d'oxygène.

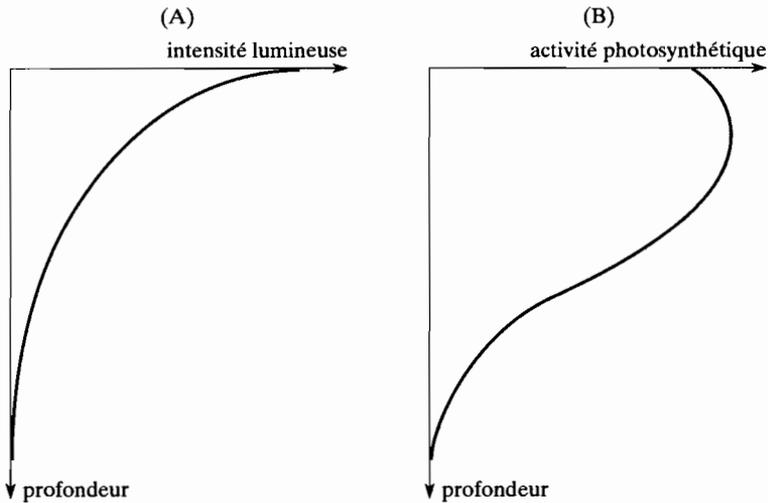


Figure 3. Extinction de la lumière en fonction de la profondeur (A) et activité photosynthétique par unité de biomasse phytoplanctonique à différentes profondeurs (B).

Un système aquatique évolue le plus souvent d'un stade oligotrophe vers un stade eutrophe. À l'origine, le terme *eutrophisation* désigne un processus naturel de vieillissement d'un lac sous l'effet de l'accumulation de matériaux exogènes véhiculés par le ruissellement des eaux de surface ; on parle d'« atterrissement » (les matières solides l'emportent sur l'eau). Avec le temps, en effet, un lac peut se combler graduellement et devenir un marais ou

un marécage, puis un écosystème terrestre. Parallèlement, la flore littorale se développe et la production primaire s'accroît dans la zone euphotique. Une partie de cette matière produite sédimente, ce qui accélère le processus de comblement.

Cependant, le terme eutrophisation a été employé de plus en plus fréquemment, depuis les années 1970, pour décrire l'enrichissement des plans d'eau par l'apport artificiel et indésirable de substances nutritives (composés phosphorés et azotés) qui favorisent le développement végétal. Cette prolifération d'algues et de macrophytes, qui s'accumulent de manière excessive, altère la qualité des eaux et modifie les communautés biologiques (voir chapitre 8).

II. PRODUCTION SECONDAIRE ET CYCLE DE LA MATIÈRE VIVANTE

On entend par production secondaire la production des organismes hétérotrophes (herbivores, carnivores, détritivores, décomposeurs) qui utilisent l'énergie accumulée par les organismes autotrophes. La mesure de la production secondaire est plus difficile que celle de la production primaire à cause de la complexité des chaînes trophiques.

A/ Les réseaux et les guildes trophiques

Les interactions les plus importantes au sein des communautés animales et végétales sont les relations trophiques qui s'établissent entre les différentes composantes de ces communautés. La notion de chaîne alimentaire simplifie une réalité très complexe, afin de faciliter la compréhension du fonctionnement biologique des écosystèmes aquatiques. Une proie peut, en effet, être consommée par des prédateurs appartenant à différents niveaux trophiques, et une même espèce peut consommer plusieurs types de proies. En outre, une espèce peut changer de niveau trophique au cours de sa vie. C'est le cas, par exemple, de certains poissons dont les juvéniles sont planctophages tandis que les adultes consomment des poissons (ichtyophages). Cette diversité des interactions s'illustre par des diagrammes montrant comment les différentes espèces d'une communauté interagissent au niveau de leurs relations prédateurs-proies. Ces diagrammes, dits *réseaux trophiques*, eux aussi des caricatures de la nature, cependant plus complexes que les chaînes trophiques, ils

indiquent de manière simplifiée qui mange qui. Si l'on peut comparer une communauté biologique à une ville, un réseau trophique serait un plan de cette ville qui nous montre quelles routes emprunte le trafic.

Dans la mesure où il est difficile, voire impossible, de prendre en compte l'ensemble des composantes biologiques du système dans un schéma illustrant les réseaux trophiques, les écologistes identifient habituellement des *guildes*, ou groupes fonctionnels, qui sont des ensembles d'espèces apparentées, consommant le même type de proies et/ou se nourrissant de la même manière.

gilde trophique	type de nourriture	mécanismes	principaux groupes concernés
déchiqueteurs ou broyeur	matière organique détritique grossière ; champignons	mastication et creusement	plusieurs familles de trichoptères, crustacés, mollusques, diptères
collecteurs-filtreurs	matière organique particulaire fine ; bactéries	appareils de filtration, filets, sécrétions, etc.	trichoptères, similies, diptères, éphéméroptères
collecteurs-raclers	matière organique particulaire fine ; pellicule superficielle	raclage des dépôts de surface	beaucoup d'éphéméroptères, de chironomides, de ceratopogonides
brouteurs	périphyton (notamment diatomées) et pellicule organique	grattage, raclage et broutage	plusieurs familles de trichoptères et d'éphéméroptères
prédateurs	proies animales	morsure et percement	odonate, et quelques diptères, trichoptères, coléoptères

Tableau 2. Principales guildes trophiques dans les cours d'eau.

Selon leurs fonctions écologiques, les organismes peuvent être rangés dans quelques grandes catégories :

- les *producteurs* (autotrophes) qui sont essentiellement les végétaux photosynthétiques ;
- les *consommateurs* (hétérotrophes) qui dépendent des producteurs pour leur nourriture qu'elle soit végétale (consommateurs primaires ou herbivores) ou animale (consommateurs secondaires ou carnivores) ;
- les *détritivores* qui s'alimentent en ingérant de la matière organique morte provenant des producteurs primaires ou des consommateurs ;

- les *décomposeurs* comme les champignons, les bactéries et autres micro-organismes hétérotrophes qui utilisent pour se nourrir la matière organique morte dont ils assurent la minéralisation.

Dans les systèmes lacustres, on définit généralement les guildes en fonction de la nature des proies ingérées. On distingue ainsi les phytoplanctophages (mangeurs de phytoplancton), les zooplanctophages (mangeurs de zooplancton), les insectivores (mangeurs d'insectes), les ichtyophages (mangeurs de poissons), etc.

Dans les systèmes d'eau courante, les guildes trophiques sont définies plutôt à partir du comportement trophique (filtreurs, broyeurs, etc.), que de la nature des proies (Tableau 2). Leur proportion varie en fonction de la taille et de la nature de la rivière.

B/ Principaux types de chaînes alimentaires

Dans tous les écosystèmes aquatiques, on distingue schématiquement deux grands types de chaînes alimentaires. Ces deux types ne s'excluent pas mais cohabitent dans des proportions variables selon la nature du milieu aquatique.

Le premier type de chaîne trophique a pour origine les producteurs primaires, c'est-à-dire les végétaux aquatiques qui synthétisent la matière organique et sont consommés vivants par des herbivores. Ces chaînes alimentaires sont courtes le plus souvent (par exemple : phytoplancton-zooplancton-poisson) et ne dépassent pas en général 4 à 6 niveaux trophiques.

Pour le second type de chaîne trophique, la source d'énergie principale est le matériel détritique. Par exemple, dans les rivières de petite taille, les apports détritiques allochtones (retombées de bois, de feuilles ou d'insectes terrestres) jouent un rôle important dans la chaîne trophique. Cette matière organique particulière grossière (MOPG) est dégradée en matière organique particulière fine (MOPF), à la fois sous l'effet de microorganismes (bactéries, champignons) et d'invertébrés broyeurs et déchetueurs. Cette MOPF va être utilisée par les invertébrés de la guilda des collecteurs. Invertébrés broyeurs et collecteurs vont servir de proies à des prédateurs invertébrés ou à des poissons. Parallèlement, une autre chaîne trophique s'organise à partir de producteurs primaires ; ainsi, les algues épiphytes, sont consommées par des brouteurs (invertébrés ou poissons), qui eux-mêmes servent de proie aux prédateurs (Fig. 4).

Dans les zones littorales des lacs riches en macrophytes, le matériel détritique provenant des rives peut également constituer la base principale des

chaînes trophiques. Ces systèmes, dont la chaîne trophique repose sur des apports externes, sont parfois qualifiés de systèmes hétérotrophes.

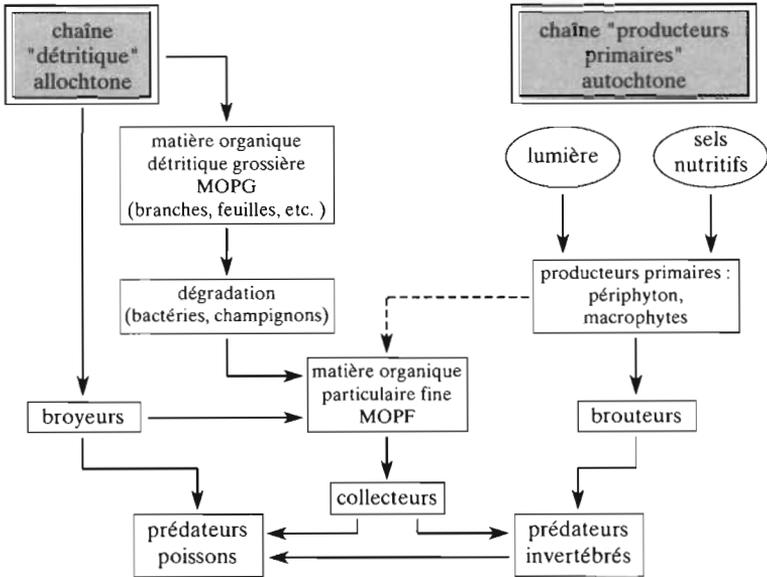


Figure 4. Les chaînes trophiques d'origine autotrophe ou détritique dans un cours d'eau.

En réalité, plus les travaux progressent et plus on remet en cause les schémas simplistes proposés dans les années 1950. Les recherches mettent en évidence l'existence d'un ensemble particulièrement complexe d'interactions entre les organismes et leurs milieux, et entre les organismes eux-mêmes. C'est le cas, par exemple, de la «boucle microbienne» (Fig. 5) dont l'existence a été découverte au cours des années 1980 dans les systèmes pélagiques. On peut la résumer ainsi : si la prédation du phytoplancton constitue classiquement la base des réseaux trophiques aquatiques, l'utilisation du carbone provenant de l'excrétion des organismes vivants et/ou des produits de dégradation *post mortem* du phytoplancton par les bactéries génère un réseau trophique microbien appelé *boucle microbienne*. En milieu pélagique, en effet, les bactéries sont abondantes et peuvent être consommées par le zooplancton, mais leurs principaux prédateurs sont des protistes hétérotrophes (ciliés, flagellés, amibes) eux-mêmes consommés plus facilement par le zooplancton.

Ce transfert de la matière et de l'énergie accumulées dans les bactéries, via les organismes bactériivores, assure un meilleur recyclage de la matière organique qui n'est pas directement utilisable par le zooplancton. La boucle microbienne intervient donc à la fois dans la prédation et la régulation des peuplements bactériens et picoplanctoniques autotrophes, et dans le recyclage plus rapide des nutriments qui limitent la croissance des algues.

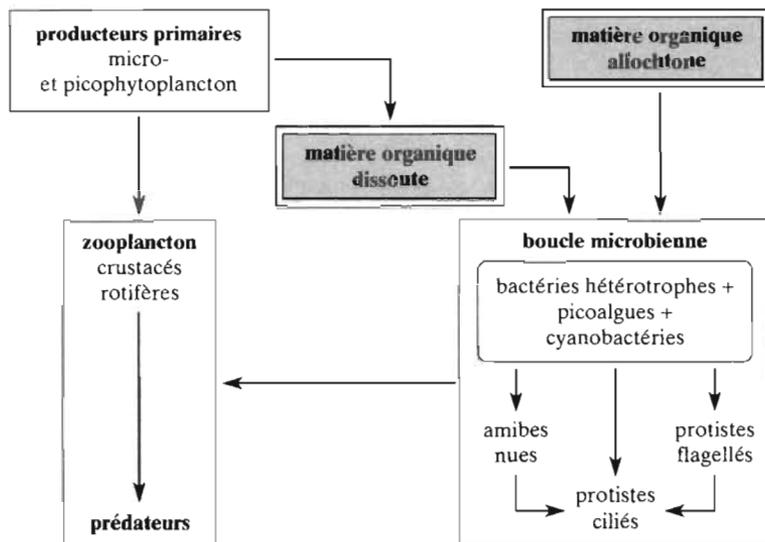


Figure 5. La boucle microbienne en milieu lacustre.

Les recherches récentes ont mis en évidence l'influence du compartiment bactérien sur le fonctionnement écologique des milieux aquatiques, grâce au développement de méthodologies qui ont permis de quantifier correctement la biomasse et l'activité des bactéries en milieu aquatique. L'abondance des bactéries dans les milieux aquatiques varie entre 10^5 et 10^8 cellules par millilitre, les valeurs les plus faibles étant mesurées dans les cours d'eau près de leur source. La production bactérienne estimée sur divers lacs varie entre 20 et 600 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$, ce qui a le même ordre de grandeur que la production phytoplanctonique. Dans le lac Léman, la production bactérienne, de l'ordre de 75 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$, correspond au quart de la production primaire nette du lac.

C/ Le rôle de la diversité biologique

Si les notions de chaînes trophiques et de pyramides écologiques permettent de comprendre la structure d'un système aquatique, elles constituent cependant une schématisation trop simpliste pour favoriser le développement des recherches en écologie aquatique.

En effet, les scientifiques s'interrogent actuellement sur le rôle relatif des différentes espèces présentes dans les écosystèmes. Toutes ces espèces ont-elles un rôle fonctionnel équivalent ou certaines, appelées «espèces clé de voûte», ont-elles des rôles plus importants que d'autres ? Présentée d'une autre manière, la question est de savoir si toutes les espèces sont indispensables au bon fonctionnement des systèmes ou si la disparition de certaines d'entre elles n'aura aucun effet ? Par exemple, est-il indispensable que quelques centaines d'espèces phytoplanctoniques soient présentes dans un lac, alors que quelques-unes seulement participent de manière significative à la production phytoplanctonique ?

Cette question du rôle fonctionnel de la diversité biologique devrait renouveler la réflexion sur le fonctionnement des systèmes aquatiques dans les années à venir, sachant cependant qu'elle pose des problèmes particulièrement difficiles. Au fur et à mesure que les techniques et les connaissances progressent, les scientifiques sont néanmoins amenés à prendre en compte d'autres critères. Par exemple, la diversité fonctionnelle des communautés de microorganismes est encore accrue par la flexibilité métabolique de ces microorganismes. Ainsi, de nombreuses espèces de microalgues habituellement autotrophes peuvent assimiler directement le carbone organique dissous ou particulaire. Inversement, on a constaté que les protozoaires, considérés comme des hétérotrophes stricts, peuvent bénéficier de l'activité photosynthétique d'organismes symbiotiques présents dans leur cytoplasme. L'adaptation rapide du métabolisme de certains organismes pour optimiser momentanément l'utilisation des ressources s'inscrit dans cette conception générale du rôle fonctionnel de la biodiversité.

III. FLUX D'ÉNERGIE

La photosynthèse ne constitue pas la seule voie possible pour produire de la matière vivante. On a découvert, par exemple, que des bactéries sulforéductrices effectuaient une production chimiosynthétique dans les grands fonds marins. Néanmoins, et jusqu'à preuve du contraire, on considère toujours

l'énergie lumineuse comme la base unique de la production de matière organique vivante par les organismes autotrophes dans les écosystèmes aquatiques superficiels. En réalité, cette énergie lumineuse, qui sert à la photosynthèse, est stockée temporairement sous forme de liaisons chimiques riches en énergie dans des molécules organiques spécialisées des organismes autotrophes. Elle est ensuite transmise, sous cette forme, du producteur primaire aux consommateurs successifs, le long d'une chaîne au cours de laquelle elle va être dissipée progressivement par oxydation des molécules où elle est stockée.

Le transfert d'énergie le long de la chaîne trophique suit deux voies principales. D'abord, une partie seulement de la biomasse et de l'énergie accumulées dans les organismes d'un niveau trophique donné va être consommée par les espèces du niveau trophique supérieur. Autrement dit, une part variable, mais souvent non négligeable, de l'énergie va quitter la chaîne trophique par mortalité des organismes non consommés. Cette matière organique pourra néanmoins servir à l'alimentation d'organismes détritiques ou décomposeurs.

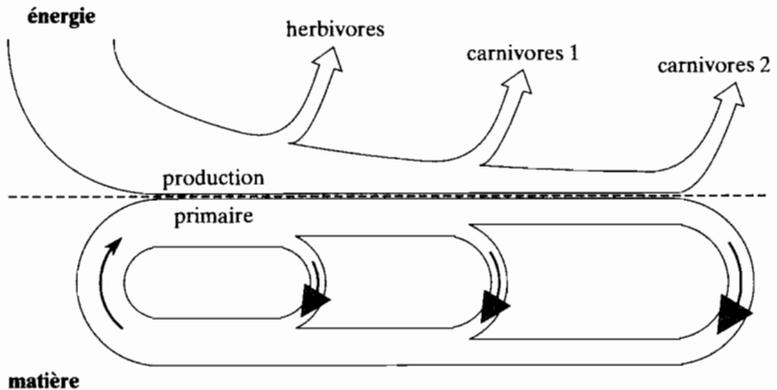


Figure 6. Représentation schématique du flux d'énergie et du cycle de la matière dans les chaînes alimentaires.

D'autre part, au niveau individuel, l'énergie ingérée par un consommateur va connaître plusieurs destinées que l'on peut évaluer en établissant un budget énergétique : une partie n'est pas assimilée et sera rejetée sous forme détritique ; une autre partie sera utilisée pour la croissance tissulaire et stockée dans la biomasse du consommateur ; enfin, une troisième partie sera dissipée par la respiration et servira ainsi à l'entretien du métabolisme.

En remontant la chaîne alimentaire, la quantité d'énergie accumulée par les producteurs primaires se dissipe donc rapidement, car, à chaque changement de niveau trophique, une part considérable de l'énergie est soit perdue (non consommée, non assimilée), soit consommée par le métabolisme. Cette perte en énergie est estimée à environ 80-90% lors du transfert d'un niveau trophique à un autre. L'efficacité écologique, c'est-à-dire le rapport entre la production du consommateur et la production de la biomasse consommée (production exprimées en unités énergétiques), varie selon les espèces et les périodes. Elle est donc difficile à évaluer globalement. Néanmoins, on estime que dans un lac l'énergie lumineuse assimilée sous forme chimique par les algues ne représente que 0,1 % à 1 % de l'énergie incidente. La production de zooplancton herbivore, quant à elle, excède légèrement, en moyenne, 10% de la production primaire planctonique. Cette efficacité est meilleure pour les espèces zooplanctophages et serait d'environ 20% pour le zooplancton carnivore.

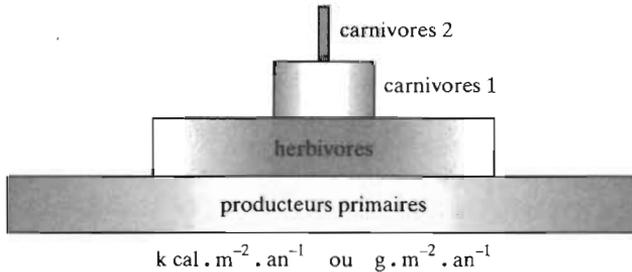


Figure 7. Principe de la construction des pyramides écologiques.

Le principe du transfert et de la dissipation de l'énergie et des biomasses à travers divers niveaux trophiques successifs a donné naissance au concept déjà ancien de pyramide écologique (Fig. 7). La base de la pyramide est constituée par les producteurs primaires, alors que les carnivores constituent son sommet. Construite par superposition de rectangles dont la surface est proportionnelle à l'importance du paramètre mesuré, la pyramide permet de donner une représentation graphique de la structure trophique d'un écosystème. On peut parler de pyramide des nombres (abondance numérique des individus d'un niveau trophique), des biomasses et/ou des énergies.

IV. LE CONTRÔLE DES RÉSEAUX TROPHIQUES ET LES CASCADES TROPHIQUES

On peut envisager de deux manières le contrôle du fonctionnement écologique des systèmes aquatiques au travers des chaînes trophiques. Dans un premier temps, fortement influencés par l'hypothèse que la compétition interspécifique jouait un rôle primordial dans le fonctionnement biologique des écosystèmes, les limnologues ont considéré que, dans un environnement physico-chimique, la compétition entre producteurs primaires pour l'utilisation des éléments nutritifs allait conditionner la suite de la chaîne alimentaire. C'est la théorie du contrôle des communautés par les ressources (*bottom-up control*). Dans cet esprit, on a pu montrer qu'un niveau trophique donné était fortement contraint et limité par l'abondance du niveau trophique inférieur. Le rôle majeur du phosphore à la fois comme élément limitant et dans les processus d'eutrophisation conforte cette hypothèse.

Plus récemment, on s'est tout particulièrement intéressé aux différentes manières par lesquelles la prédation par les poissons pouvait influencer sur la structure et le fonctionnement des hydrosystèmes. Cette approche, qui privilégie le contrôle par les niveaux supérieurs (*top-down*), se préoccupe en particulier des conséquences des cascades trophiques dans l'écosystème.

Ce concept de cascade trophique repose sur un principe connu des gestionnaires des pêches en milieu lacustre : dans un système à quatre niveaux trophiques (poissons piscivores - poissons zooplanctophages - zooplancton herbivore - phytoplancton), une augmentation de la biomasse des piscivores aura des répercussions sur tous les niveaux inférieurs de la chaîne trophique. L'augmentation de la prédation par les piscivores entraînera, en effet, une diminution de la biomasse de poissons zooplanctophages, qui à son tour suscitera une augmentation de la biomasse de zooplancton soumis à une moindre prédation. En dernier lieu, cette biomasse plus importante de zooplancton herbivore aura pour conséquence directe une diminution de la biomasse de phytoplancton.

Ce concept a donné naissance à l'idée de biomanipulation des milieux aquatiques : s'il est possible de modifier les chaînes trophiques en contrôlant la biomasse des consommateurs, on peut envisager de modifier la dynamique des algues en introduisant des espèces ou en effectuant des pêches sélectives. Dans la pratique cependant, les interactions entre niveaux trophiques sont beaucoup plus complexes que ne le suggère le schéma simplifié de la figure 7. On a découvert notamment que l'une des raisons pour lesquelles le principe de la cascade trophique ne se vérifiait pas toujours était due au fait que

certaines prédateurs consomment des proies qui utilisent le même type de ressources alimentaires qu'eux. On appelle «prédation intraguille» cette situation, plus répandue qu'on ne l'avait imaginé jusqu'alors. Ainsi, un poisson filtreur omnivore peut consommer à la fois du zooplancton herbivore et du phytoplancton brouté par ces herbivores. Mais certaines espèces sont également susceptibles de changer de régime alimentaire suivant les ressources disponibles, et la plupart des espèces de poissons changent de régime alimentaire au cours de leur croissance. On distingue alors des écophases correspondant, par exemple, aux alevins zooplanctophages, aux juvéniles mangeant des crevettes et aux adultes ichtyophages. L'existence de cette prédation intraguille et la plasticité des régimes alimentaires expliquent les difficultés rencontrées pour vérifier les prédictions des cascades trophiques.

L'influence des poissons sur la structure et la dynamique des écosystèmes aquatiques a longtemps été sous-estimée, mais les recherches menées depuis les années 1980 ont montré qu'ils avaient une influence importante sur les autres niveaux trophiques ainsi que sur le recyclage des éléments nutritifs.

En particulier, la prédation des poissons a un impact considérable sur la taille et donc sur la composition spécifique du zooplancton. En effet, la filtration passive du zooplancton par les branchies a pour résultat d'éliminer sélectivement les organismes planctoniques de grande taille. De même, la prédation par les poissons a un impact important sur la dynamique démographique du zoobenthos en sélectionnant des espèces ou certaines tailles de proies. Les conséquences écologiques d'introduction d'espèces étrangères dans des milieux aquatiques ont permis de mettre en évidence que les niveaux supérieurs exercent un contrôle important sur le fonctionnement des systèmes aquatiques.

En réalité, les deux systèmes de contrôle, par les producteurs et par les consommateurs, cohabitent dans un même écosystème et influent simultanément sur l'organisation générale des réseaux trophiques.

Écologie des populations et des peuplements

Un des objectifs principaux de l'écologie des peuplements consiste à identifier les facteurs responsables de la composition, de la structuration et de la dynamique, dans le temps et dans l'espace, des communautés végétales et animales. Les limnologues ont l'ambition de rechercher des lois générales qui leur permettraient de prévoir l'évolution des peuplements, sous l'effet de contraintes d'origine naturelle et/ou anthropique.

Le terme *peuplement* désigne un ensemble d'individus appartenant à différentes espèces d'un même groupe systématique et vivant dans un même hydrosystème. On parle, par exemple, des peuplements de poissons ou de crustacés planctoniques. On utilise également les termes *communauté* et *assemblage* dans un sens très similaire. La *population* a le sens plus restrictif d'un ensemble d'individus appartenant à une seule et même espèce. Quant à la *biocénose* (du grec *bios*, vie, et *koinos*, commun), elle constitue l'ensemble des populations animales et végétales vivant dans un écosystème ; c'est la composante vivante de l'hydrosystème par rapport au *biotope*, qui correspond à l'environnement physico-chimique.

L'identification des facteurs responsables de la structuration des peuplements fait l'objet d'un vieux débat parmi les écologistes. Les peuplements constituent-ils un ensemble d'espèces ayant de fortes interactions entre elles ou, au contraire, une simple collection d'espèces dont le seul point commun est de s'être adaptées aux conditions de l'environnement qui prévalent localement ? Dans le premier cas, on met l'accent sur le rôle des facteurs biotiques en tant qu'éléments structurants, alors que dans le second cas, on estime que les facteurs abiotiques, éminemment variables et parfois imprévisibles, prédominent.

Au-delà de cette conception un peu caricaturale, les écologistes ont proposé de nombreux modèles théoriques qui prennent en compte les interactions, de nature complexe, entre les différents facteurs biotiques et abiotiques. Pour certains, par exemple, les facteurs abiotiques exercent une plus grande influence sur le long terme et à l'échelle de l'hydrosystème dans son ensemble, alors que localement les interactions biotiques jouent un rôle prépondérant, en particulier lorsque le milieu ne subit pas de fortes perturbations.

La composition actuelle résulte d'un équilibre dynamique qui fait intervenir de nombreux facteurs :

- *des phénomènes historiques*, sachant que la biogéographie cherche à comprendre et à expliquer l'histoire de la distribution des espèces et de la spéciation, à la lumière de changements climatiques ou géomorphologiques ;

- *des contraintes physiques* (hydrologiques, géomorphologiques, physico-chimiques) qui fixent le cadre dans lequel on a de fortes chances de trouver un ensemble d'espèces en fonction de leurs exigences écologiques. Ce contrôle de la composition et de la structure des peuplements par les caractéristiques du milieu constitue une des voies privilégiée par les limnologues pour développer des modèles déterministes ;

- *des interactions biologiques*, qui s'expriment notamment dans le cadre des compétitions interspécifiques (prédation, compétition trophique, compétition pour l'espace, etc.). On observe souvent ce type d'interactions lors d'introductions d'espèces étrangères dans de nouveaux milieux, dont la conséquence est parfois l'élimination d'espèces autochtones.

I. NOTIONS D'ÉCHELLES SPATIALES ET TEMPORELLES

Les hydrosystèmes fluviaux constituent un ensemble interactif entre le lit mineur, le lit majeur et ses milieux annexes comme les plaines d'inondation. Les scientifiques se réfèrent de plus en plus fréquemment aux notions d'échelles spatiales et temporelles pour démêler la complexité de ces systèmes écologiques morcelés, hétérogènes et changeants. Par exemple, certains processus peuvent conduire localement à la disparition d'une espèce, alors que celle-ci est en pleine expansion dans d'autres endroits.

D'une manière plus générale, la richesse spécifique d'un peuplement et sa structure à une échelle donnée dépendent de plusieurs facteurs qui interagis-

sent sur différentes échelles de temps et d'espace. En changeant d'échelle, la nature des facteurs explicatifs change également ; il existe donc une relation étroite entre les échelles d'observation, les types de phénomènes qu'on observera et les niveaux de compréhension et d'explication que l'on pourra atteindre. Ces notions d'échelles conduisent à nous interroger sur l'adéquation entre les phénomènes observés et l'échelle à laquelle on les observe.

A/ Des systèmes hiérarchiques emboîtés

Les systèmes fluviaux sont des collections d'entités écologiques et de processus emboîtés les uns dans les autres, un peu à la manière des poupées russes, formant un continuum sur les échelles spatiales et temporelles. Selon la théorie des hiérarchies, dans de telles structures constituées de différents niveaux successifs d'organisation, les niveaux supérieurs « contraignent » le comportement des niveaux inférieurs. Ainsi, la géomorphologie du bassin ou le régime hydrologique vont déterminer, en grande partie, les conditions écologiques que l'on rencontrera au niveau d'un bief, alors que l'inverse n'est pas vrai.

De nombreux écologistes ont tenté d'appliquer cette méthode hiérarchique aux écosystèmes aquatiques pour mettre en évidence les relations de cause à effet existant, par exemple, entre des facteurs qui agissent à grande échelle spatiale et temporelle, comme le climat et la géologie, et des facteurs qui agissent à plus petite échelle sur des périodes relativement courtes, comme les caractéristiques de l'habitat fluvial au niveau d'un bief. Ces divers facteurs subissent eux aussi l'influence d'une large gamme de perturbations anthropiques agissant à des échelles différentes.

B/ L'échelle du temps

Les organismes vivants sont sensibles aux variations des facteurs physiques de l'environnement (Tabl. 1). Ainsi, en ce qui concerne le rythme nyctéméral, certaines espèces sont actives le jour et inactives la nuit, ou inversement, de telle sorte qu'elles n'occupent certains habitats qu'à des moments précis de la journée. De même, les espèces adaptent leur comportement biologique aux variations saisonnières de la température et de l'hydrologie (*cf.* chapitre 1). Il en résulte que, pendant la période des crues, elles occupent différents habitats en fonction du niveau des eaux. À moyen terme (10-100 ans), il est possible également d'observer des changements dans les processus de ruisselle-

ment et d'écoulement fluvial liés à des causes climatiques (sécheresses, par exemple) ou à des interventions humaines. Enfin, à long terme, les changements climatiques de grande ampleur et les processus tectoniques peuvent modifier considérablement la physionomie d'un milieu aquatique, et donc les conditions écologiques qu'ils offrent aux espèces aquatiques. Ainsi, l'existence de peuplements pauvres en espèces, dans certains écosystèmes aquatiques, s'explique parfois par l'histoire : des périodes de récession, voire d'assèchement, ont pu faire disparaître la plus grande partie des espèces vivantes.

temps (années)	érosion	événements physiques	phénomènes biologiques
100 000	100 millénaires	Grands mouvements tectoniques glaciations	Phénomènes de spéciation
10 000	10 millénaires	Changements climatiques	Extinction des espèces
1 000	millénaire	Sécheresse-périodes humides communications entre bassins	Échanges de faunes et de flores entre bassins Évolution des peuplements
100	siècle		
10	décade	Impacts des activités humaines	Durée de vie des poissons
1	année	Cycle hydrologique	Cycle de reproduction maturation des gonades
0.1	« mois »	Cycle lunaire	
0.01	« jour »	Cycle nyctéméral	Cycle journalier d'alimentation
0.001	« heure »	Changements de température	Processus physiologiques

Tableau 1. Relation théorique entre les échelles temporelles, les événements physiques et les processus et phénomènes biologiques chez les poissons.

Les processus écologiques et socio-économiques, qui contrôlent la dynamique des hydrosystèmes, se déroulent sur des échelles de temps souvent bien supérieures à celles qui caractérisent la plupart des études. Si la décennie est la période de temps correspondant à la durée de vie de nombreuses espèces de poissons, la difficulté majeure est d'obtenir l'information de base et d'interpréter les relations de cause à effet pour les changements s'étalant sur plusieurs décennies. À cette échelle, les hommes imaginent que le monde est statique et ils ont de grandes difficultés à appréhender des changements très lents. C'est le monde du « présent invisible » : l'absence d'observations à long terme peut conduire à des interprétations erronées.

Une autre difficulté pour interpréter les observations réside dans les décalages temporels, ou effets retard, qui existent parfois dans les relations entre

- l'échelle *stationnelle* où la variabilité annuelle et la moyenne des conditions hydrauliques, physico-chimiques et biotiques sont globalement comparables d'un point à un autre. La dynamique des communautés suit ici un rythme saisonnier ;
- l'échelle du *microhabitat* (de l'ordre du mètre) où l'on étudie les relations des organismes avec leur habitat.

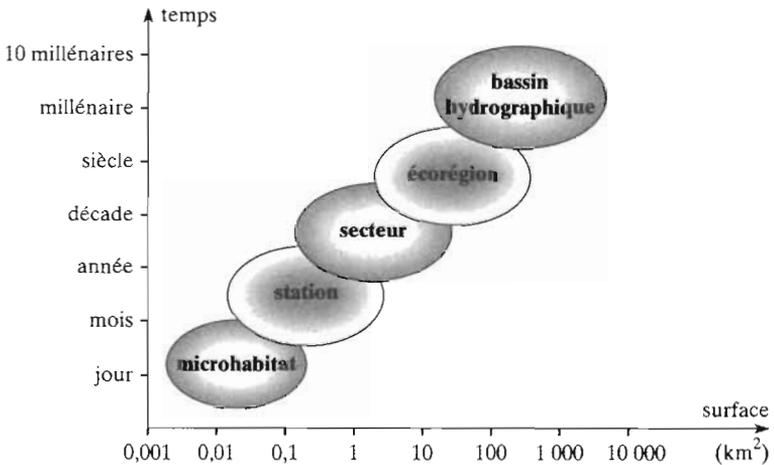


Figure 1. Échelles spatiales et temporelles, hiérarchies dans les écosystèmes d'eau courante.

II. ÉCOLOGIE DES POPULATIONS : NICHE ET HABITAT

Chaque espèce participant à la composition d'un peuplement aquatique vit en théorie dans un environnement déterminé. Mais, selon l'époque de l'année et son stade de développement, un individu peut avoir des exigences écologiques très différentes. Les recherches d'auto-écologie ont pour objectif de préciser ces exigences, afin de mieux comprendre quels facteurs jouent un rôle structurant dans la composition des peuplements. La notion d'habitat, en particulier, commence à susciter l'intérêt des écologistes qui cherchent à développer des modèles prévisionnels.

une perturbation et la réponse de l'écosystème. Le temps de réaction dépend de la durée du cycle biologique des organismes. Il peut être de quelques semaines pour les communautés planctoniques, ou de quelques années pour des peuplements piscicoles, alors que l'on percevra les effets des perturbations sur les arbres seulement au bout de quelques dizaines d'années. En raison de l'existence fréquente de ces effets retard dans les hydrosystèmes, il est parfois difficile de séparer les causes et les effets, ce qui complique l'interprétation des phénomènes observés et la recherche de lois écologiques.

Pour interpréter correctement les observations faites dans un site, il faut donc les resituer dans un contexte spatial et temporel élargi de manière à avoir une vision dynamique des principaux facteurs de perturbation.

C/ Les échelles spatio-temporelles dans les cours d'eau

Les caractéristiques écologiques d'un hydrosystème peuvent être étudiées à différentes échelles spatiales, depuis la particule jusqu'au bassin versant, ainsi qu'à différentes échelles de temps, de l'instant présent jusqu'à plusieurs millions d'années. Dans un milieu fluvial, la forme du chenal ne varie pas à court terme, mais les fluctuations de débit peuvent entraîner des modifications de la largeur et de la profondeur du lit ou de la charge en sédiments. En revanche, à moyen terme, la forme du chenal résulte d'un équilibre dynamique entre les phénomènes d'érosion et de sédimentation. À long terme, enfin, la forme du chenal peut varier sous l'effet de changements climatiques (variations du débit) ou d'une modification du niveau de base liée aux variations du niveau marin, provoquant, par exemple, une reprise d'érosion.

Dans cette logique des échelles spatio-temporelles, on distinguera plusieurs niveaux d'organisation dans une rivière (Fig. 1) :

- l'échelle du bassin correspond au bassin hydrographique dans son ensemble et rend compte des caractéristiques géologiques et climatiques, mais également de l'histoire biogéographique ;

- l'échelle écorégionale, ou sous-régionale, liée à l'hétérogénéité topographique, géologique et climatique du bassin. Elle correspond également à des zones plus ou moins homogènes en terme de couvert végétal et d'utilisation des sols ;

- l'échelle du secteur (la dizaine de kilomètres) où les caractéristiques physiques majeures (pente, largeur du lit, dynamique fluviale) sont comparables. Les observations faunistiques prennent en compte un pas de temps de l'ordre de la décennie, qui constitue le temps moyen de retour des perturbations majeures ;

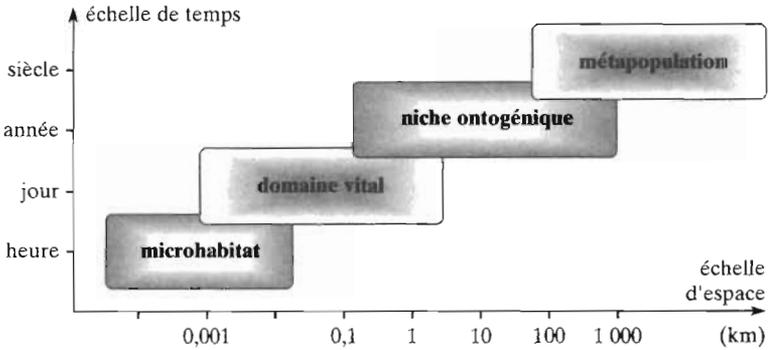


Figure 2. Les quatre principales catégories d'échelles spatio-temporelles en relation avec l'habitat, chez les poissons.

La notion de niche diffère peu de celle d'habitat. Elle désigne la place et le rôle d'une espèce dans le fonctionnement d'un écosystème. Elle ne fait pas référence à la localisation spatiale de l'espèce, mais à sa fonction dans l'écosystème. L'écologiste américain Odum disait : «L'habitat d'une espèce est son adresse, sa niche est sa profession». Dans le langage moderne, on dirait que l'espèce occupe un « créneau ». En fait, la niche prend en compte à la fois l'habitat de l'espèce, sa position trophique dans le système et les rythmes d'activité qui lui permettent d'utiliser au mieux l'espace et la nourriture en fonction du temps.

III. COMPOSITION ET STRUCTURE DES PEUPEMENTS

La richesse spécifique (S) d'un peuplement est le nombre d'espèces composant ce peuplement. On utilise le terme diversité pour désigner l'abondance relative de ces différentes espèces au sein d'un peuplement. Pour exprimer cette diversité, on utilise divers indices, dont le plus connu est l'indice de Shannon :

$$H' = \sum \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N},$$

où n_i est le nombre d'individus de l'espèce i et N le nombre total d'individus.

De nombreux facteurs influencent la composition et la structure des peuplements, et il ne peut être question ici d'en dresser un inventaire exhaustif.

Tout endroit donné d'un hydrosystème subit des fluctuations journalières ou saisonnières. Dans cet environnement variable, une espèce va rechercher, en permanence, des compromis, de manière à optimiser ses trois fonctions biologiques principales : s'alimenter, se reproduire et se protéger des prédateurs. Son *habitat* (le milieu géographique propre à la vie d'une espèce animale et végétale) résultera de cette recherche de compromis. Pour un poisson, les compromis peuvent consister à quitter l'abri pour se nourrir en s'exposant aux prédateurs, ou à migrer pour se reproduire dans des zones pauvres en ressources alimentaires, mais favorables au développement des œufs et des larves. Au cours de sa vie, et en fonction de son activité journalière ou saisonnière, une même espèce pourra ainsi occuper successivement plusieurs types d'habitats.

Chez les poissons, la mise en évidence de relations entre les échelles de l'habitat et celles nécessaires à l'accomplissement des processus biologiques est fondamentale pour comprendre la dynamique des peuplements. On peut distinguer quatre grands ensembles d'échelles spatio-temporelles correspondant à quatre grands types d'activité comportementale (Fig. 2) :

- la *microhabitat* est la plus petite échelle à laquelle le poisson répond à un ensemble de stimuli biotiques et abiotiques, en montrant une préférence pour un milieu qui lui sert notamment d'abri vis-à-vis des contraintes de son environnement ;

- l'échelle du *domaine vital* est la zone où le poisson exerce son activité trophique au cours du cycle journalier ou saisonnier. Il s'agit du territoire pour les poissons territoriaux, ou de l'étendue dans laquelle le poisson effectue des migrations de faible amplitude entre des zones refuges (*microhabitat*) et des zones d'alimentation ;

- l'échelle *ontogénique* (de ontogenèse : développement) qui est l'espace-temps dans lequel le poisson accomplit l'ensemble de son cycle biologique, de la reproduction à l'âge adulte. Pour les poissons qui effectuent des migrations de reproduction, il peut s'agir d'une zone relativement vaste incluant les aires de reproduction, les biotopes occupés par les adultes et les différents biotopes indispensables au développement des phases larvaires et juvéniles. L'échelle de temps concernée est le plus souvent le temps de génération ;

- l'échelle de la *métapopulation* comprend l'ensemble des populations, géographiquement isolées ou non, et correspond à la distribution biogéographique de l'espèce. C'est, par exemple, l'ensemble des bassins hydrographiques, actuellement isolés, dans lesquels une espèce est présente. Sur le plan temporel, c'est l'échelle de l'évolution et de la mise en place des faunes, en fonction des événements climatiques et géologiques.

On se contentera de mettre l'accent sur quelques aspects qui suscitent à l'heure actuelle l'intérêt des limnologues.

A/ Composition des peuplements à l'échelle du bassin versant

Les hydrosystèmes continentaux sont comparables à des îles pour un certain nombre d'organismes, comme les poissons, pour lesquels les milieux terrestres séparant deux bassins versants constituent des barrières infranchissables. Aussi a-t-on imaginé d'appliquer aux bassins versants les théories mises au point sur les îles véritables. En particulier, selon le modèle de biogéographie insulaire développé par Mac Arthur et Wilson, les peuplements actuels résultent d'un équilibre dynamique entre des phénomènes d'immigration, de colonisation et de dispersion d'espèces qui ont pu se produire à différentes échelles de temps, y compris l'époque actuelle, et des phénomènes d'extinction qui leur sont éventuellement associés.

Cette théorie des équilibres dynamiques ne s'applique que si des espèces sont susceptibles de coloniser plus ou moins régulièrement le milieu insulaire considéré. Pour certaines espèces, comme les insectes aquatiques, des migrations plus ou moins régulières peuvent effectivement se produire d'un bassin vers un autre. Pour d'autres, en revanche, il faut supposer que des connexions ont existé, à certaines époques, entre des bassins maintenant isolés les uns des autres. Les poissons, par exemple, ne peuvent coloniser d'autres bassins qu'à l'occasion d'événements exceptionnels, climatiques ou orogéniques, qui établissent des connexions physiques permettant une dispersion. L'objet de la biogéographie est de reconstituer les conditions de mise en place des faunes et de contribuer ainsi à expliquer leur composition actuelle. La prise en compte de cette dimension historique permet de comprendre la faible richesse spécifique des lacs alpins qui ont été pris par les glaces il y a seulement 18 000 ans, alors que le lac Baïkal, qui existe depuis 10 millions d'années, héberge une faune riche et diversifiée, et comprend de nombreuses espèces endémiques dans divers groupes zoologiques.

Une autre caractéristique liée à l'insularité concerne la richesse en espèces, proportionnelle à la surface de l'hydrosystème. Pour les poissons, il existe ainsi une relation entre la surface du bassin hydrographique, ou le débit annuel, et le nombre d'espèces observées dans le bassin (Fig. 3). Pour justifier l'existence d'une telle relation, on rappelle souvent que la diversité des habitats est généralement plus grande dans les grandes rivières que dans les petites rivières, de sorte que l'on y rencontre une plus grande variété d'espèces.

Il existe cependant des différences entre les diverses zones biogéographiques. Ainsi la richesse en poissons, à surface égale, est plus importante dans les fleuves africains que dans les fleuves européens (Fig. 3). Cette différence entre les richesses spécifiques tient en partie à l'existence de nombreuses espèces de petite taille en Afrique, alors que ce n'est pas le cas en Europe.

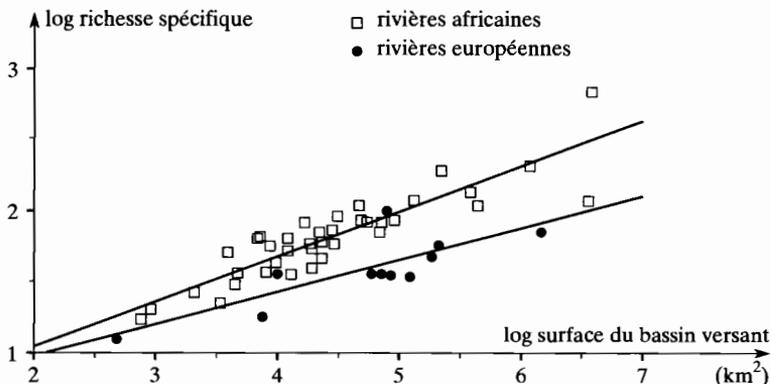


Figure 3. Relation entre le logarithme de la surface des bassins hydrographiques et le logarithme de la richesse en espèces de poissons pour les rivières européennes et africaines.

B/ Composition des peuplements à différentes échelles spatiales

Pour expliquer la composition actuelle des peuplements de poissons, on a développé un modèle conceptuel à partir des notions d'échelles spatiales et temporelles (Fig. 4). Partant d'un ensemble potentiel d'espèces (toutes les espèces connues de poissons d'eau douce), on les passe successivement au travers d'une série de filtres qui réduisent progressivement le nombre d'espèces susceptible d'être présentes dans le milieu étudié. Il s'agit en particulier d'un filtre continental, qui fait appel essentiellement aux processus tectoniques et historiques, d'un filtre régional qui correspond aux conditions de mise en place et d'échange des faunes sur les continents, d'un filtre au niveau du bassin qui tient compte plus précisément des caractéristiques des milieux (surface, relief, etc.), et enfin d'un filtre au niveau local, en fonction des potentialités d'habitats et des interactions biologiques.

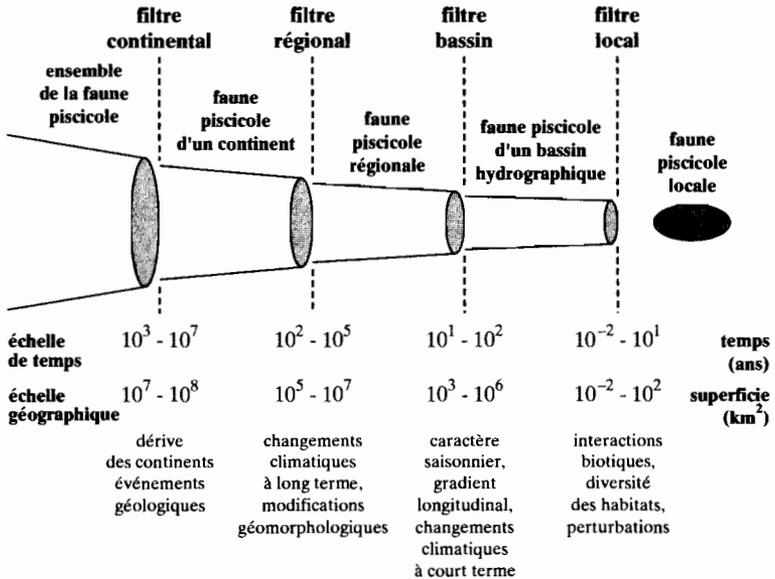


Figure 4. Représentation schématisée des divers facteurs intervenant sur la structure et la composition des peuplements de poissons. Ces facteurs s'inscrivent dans un ensemble d'échelles spatiales et temporelles.

Ce modèle conceptuel permet de mieux appréhender l'état actuel des peuplements, qui résulte non seulement d'événements aléatoires, mais également d'une plus ou moins longue évolution conjointe des espèces et des milieux.

C/ Les interactions biotiques

Si l'organisation d'un peuplement dépend en grande partie des probabilités de colonisation du milieu considéré et des facteurs physiques qui constituent le cadre écologique dans lequel les espèces vont pouvoir ou non prospérer, les phénomènes biotiques jouent également un rôle important dans deux domaines principaux : la compétition interspécifique et la spéciation.

On reconnaît classiquement l'existence d'une compétition entre espèces pour les ressources, qui peuvent être aussi bien des ressources alimentaires que des milieux favorables à la reproduction. De nombreuses recherches portent sur une question essentielle : quelles stratégies biologiques les espèces

sont-elles capables de mettre en œuvre afin de cohabiter dans un même milieu tout en partageant les mêmes ressources alimentaires ? Ainsi, deux prédateurs d'une même proie peuvent être actifs à des périodes différentes de la journée. Il peut y avoir également ségrégation spatiale : différentes espèces se nourrissent des mêmes proies, mais occupent des aires géographiques ou des profondeurs différentes.

La prédation est une forme de compétition entre espèces, et les prédateurs exercent parfois un rôle important sur la composition des peuplements proies. Ainsi, la prédation par les poissons zooplanctophages peut expliquer, dans certains lacs, l'absence de crustacés planctoniques de grande taille qui constituent leur proie favorite. Les observations effectuées après des introductions volontaires d'espèces dans des systèmes aquatiques fournissent également de nombreux exemples du rôle de la prédation sur la composition des peuplements aquatiques, sachant que les introductions de prédateurs provoquent souvent la disparition d'espèces indigènes.

La spéciation, qui peut donner naissance à des espèces endémiques, constitue un autre aspect des facteurs biotiques intervenant dans la structure des peuplements. On désigne par radiation adaptative le phénomène de spéciation résultant de la colonisation de plusieurs niches d'un même système écologique par une population ancestrale. Les colonisateurs développent des adaptations morphologiques et comportementales spécifiques à leur nouveau mode de vie. Un exemple célèbre de radiation adaptative chez les poissons est celui des cichlidés du lac Victoria : ils paraissent descendre d'une seule espèce d'origine fluviale qui a colonisé le lac et donné naissance aux quelque 300 espèces vivantes qui occupent actuellement toutes les niches écologiques disponibles. On appelle «foule d'espèces» ces groupes monophylétiques d'espèces très proches, issues d'un ancêtre commun et coexistant dans un même milieu. Dans le lac Baïkal, par exemple, il en existe dans divers groupes zoologiques : ostracodes, copépodes, amphipodes, tubellariés, gastéropodes, poissons, etc.

D/ La dérive

On désigne sous le terme de dérive le déplacement vers l'aval des organismes d'un cours d'eau. Chez les invertébrés benthiques, cette dérive affecte soit des individus arrachés par le courant lors de leurs déplacements et entraînés vers l'aval (dérive passive), soit des individus qui se laissent volontairement entraîner pour trouver de nouveaux habitats plus favorables (dérive active).

La dérive suit un cycle journalier assez marqué ; elle connaît un maximum pendant la nuit, qui correspond à l'activité maximale des organismes. Bien qu'elle ait été évaluée à plusieurs dizaines de millions d'individus par 24 heures dans les grands fleuves, la dérive ne concerne qu'une faible proportion des populations benthiques en dehors de situations catastrophiques. La dérive constitue néanmoins une forme de comportement propre aux organismes aquatiques qui permet la colonisation ou la recolonisation des habitats situés en aval, notamment lorsqu'ils ont été nouvellement créés par la montée des eaux. Chez certaines espèces de poissons qui effectuent des migrations de reproduction dans la partie amont du bassin, on a observé une dérive des larves et des juvéniles qu'on peut interpréter également comme un moyen de recoloniser les habitats de l'aval.

IV. HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE ET VARIABILITÉ TEMPORELLE DES PEUPEMENTS

Pendant longtemps, l'écologie a postulé la stabilité des écosystèmes, leurs peuplements évoluant vers un «état d'équilibre», ou *climax*. Dans ce contexte, les perturbations déstabilisent cet équilibre vers lequel tendent tous les écosystèmes. En outre, pour des raisons de commodité, les écologistes ont longtemps privilégié l'étude d'ensembles, plus ou moins homogènes, à l'intérieur desquels on pouvait évaluer les transferts de matière et d'énergie en terme de flux entre les différentes composantes biologiques.

L'écologie moderne, grâce aux nouveaux outils de traitement des données et de l'information, ouvre d'autres voies. D'une part, elle reconnaît que les écosystèmes naturels sont en réalité des mosaïques de conditions écologiques et tient compte de cette hétérogénéité pour développer des théories générales sur le fonctionnement des écosystèmes. D'autre part, elle s'intéresse également à la dynamique temporelle de cette hétérogénéité et tente d'expliquer comment les organismes, en fonction de leur stade de développement, utilisent au mieux les habitats disponibles temporairement et leurs ressources. Au-delà d'une description relativement statique des peuplements aquatiques, les écologistes tentent maintenant de comprendre la dynamique de systèmes hétérogènes soumis à des fluctuations cycliques ou aléatoires, dans lesquels des organismes développent des stratégies vitales qui leur permettent d'accomplir, malgré les obstacles, leur cycle biologique.

A/ Une distribution en agrégats

Dans un environnement naturellement hétérogène, les peuplements ne se répartissent pas de manière homogène. Dans la mesure où une espèce occupe seulement les habitats qui lui sont favorables, sa distribution n'est pas continue mais en agrégats. Dans les cours d'eau, par exemple, où le courant joue un rôle prépondérant dans la structuration de l'habitat, et donc dans la répartition des organismes, il existe une succession de zones rapides et calmes, hébergeant chacune des peuplements de nature différente. L'hétérogénéité des berges et des fonds crée également, à une échelle plus réduite, une mosaïque d'habitats. La plaine alluviale elle-même comporte une mosaïque d'écosystèmes plus ou moins bien individualisés, qui ne sont en contact physique les uns avec les autres qu'au moment des crues.

Autrement dit, l'ensemble des individus appartenant à une même population se subdivise en sous-populations, réparties de manière discontinue dans l'espace. On appelle *métapopulation* l'ensemble de ces sous-populations isolées spatialement, mais qui se connectent occasionnellement. Ce concept de métapopulation s'applique également aux communautés constituées de plusieurs espèces. Il s'agit alors de *métacommunautés* dans lesquelles les agrégats consistent en plusieurs espèces qui peuvent être elles-mêmes en compétition.

B/ Dynamique des mosaïques

La distribution spatiale d'une espèce est parfois profondément modifiée par des changements des facteurs de l'environnement. L'augmentation du débit, par exemple, provoque une augmentation du niveau de l'eau, ce qui crée en certains endroits de nouveaux habitats favorables à cette espèce, alors qu'en d'autres endroits les conditions lui deviennent défavorables, de sorte qu'elle disparaît. Chaque sous-population présente donc sa propre dynamique spatiale et temporelle qui résulte de l'hétérogénéité spatiale du milieu et de sa variabilité temporelle. Ce fait permet d'expliquer pourquoi on peut observer dans un bief des sous-populations d'une espèce d'invertébrés constituées seulement d'individus âgés, alors que d'autres sous-populations ne comprennent que des individus jeunes. C'est le résultat de l'étalement dans le temps de la création d'habitats favorables, dont la colonisation par de jeunes individus s'est faite à des époques différentes.

Cette dynamique des mosaïques est entretenue par la variabilité des phénomènes saisonniers, mais également par les perturbations.

Ces dernières (les crues d'orage, par exemple, dont la fréquence et l'intensité varient à l'extrême) constituent des événements imprévisibles qui bouleversent plus ou moins profondément le cours saisonnier, ou cyclique, de la dynamique des mosaïques. Les recherches théoriques montrent que les perturbations contribuent à maintenir une grande richesse spécifique dans la mesure où elles éliminent localement les espèces dominantes et permettent aux espèces pionnières de se réinstaller.

C/ Connexions et connectivité

Dans les systèmes écologiques en mosaïque, les possibilités d'échanges de matière et d'énergie entre les différentes unités de l'hydrosystème dépendent de la dynamique fluviale. Agent de liaison entre les différentes pièces de la mosaïque, l'eau assure cette connexion structurale qui est la condition nécessaire pour que se produisent des échanges de matières dissoutes et particulaires entre des sous-populations.

Le concept de *connectivité* traduit les processus suivant lesquels les différents éléments morcelés d'un paysage s'intègrent fonctionnellement dans l'ensemble de l'hydrosystème. La connectivité dépend à la fois des structures, de la nature des flux et des vecteurs, et du comportement des espèces.

Les interconnexions peuvent être plus ou moins permanentes, comme dans le cas des bras secondaires ou des bras morts en liaison avec le cours du fleuve par une confluence. Elles peuvent aussi se produire seulement lors des crues ou d'inondations exceptionnelles. Ainsi, les plaines inondées ou les bras morts isolés du fleuve en période d'étiage peuvent être recolonisés lors des crues par les organismes entraînés par le courant. Pour de nombreuses espèces de poissons, l'existence de connexions entre le cours du fleuve et les annexes fluviales se révèle indispensable à l'accomplissement de leur cycle biologique. Les brochets ont, par exemple, besoin de prairies inondées pour se reproduire et leur disparition des eaux françaises résulte beaucoup plus de la disparition des prairies inondables, due à l'aménagement des fleuves, que d'une pêche excessive.

V - RÔLE FONCTIONNEL DE LA BIODIVERSITÉ

La biodiversité peut être définie comme la diversité du monde vivant, ou selon une formule généralement admise, comme la variété et la variabilité des organismes vivants et des complexes écologiques dont ils font partie.

La notion de biodiversité couvre les différents niveaux de l'organisation biologique (les niveaux des gènes, des espèces, des peuplements, des écosystèmes), tels qu'ils forment un ensemble interactif. L'étude de la composition des peuplements et de leur rôle dans le fonctionnement des hydrosystèmes s'inscrit donc dans cette démarche.

Le rôle de la diversité biologique dans le fonctionnement des écosystèmes est encore mal connu. C'est pourtant une question tout à fait d'actualité, à une époque où les activités humaines provoquent la disparition de nombreuses espèces végétales et animales. Quelles conséquences aura la diminution de la biodiversité sur le fonctionnement des systèmes écologiques, et notamment des hydrosystèmes qui sont particulièrement sollicités par les opérations de développement ? Cette interrogation suscite de nouvelles questions, qui constituent autant de pistes de recherche pour les années à venir.

- Existe-t-il des espèces qui exercent une plus grande influence sur la structure et le fonctionnement des systèmes biologiques (espèces dominantes ou espèces clés), et dont la perte serait particulièrement préjudiciable, ou toutes les espèces ont-elles un rôle équivalent, voire redondant ? Dans le même ordre d'idées, la composition spécifique joue-t-elle un rôle important vis-à-vis de certaines caractéristiques écologiques des hydrosystèmes ?

- Quel rôle joue la diversité biologique dans les phénomènes de résilience et de stabilité des systèmes écologiques, notamment à la suite de perturbations d'origine externe ? Un débat, qui n'a pas encore reçu de réponse bien argumentée, concerne la question suivante : les systèmes les plus diversifiés sont-ils plus résilients ou au contraire plus fragiles que les systèmes relativement simples ?

- Quel rôle jouent les espèces rares dans les écosystèmes ? Sont-elles une alternative, comme certains le pensent, une forme d'assurance, dans la mesure où elles pourraient remplacer des espèces actuellement abondantes, si les conditions écologiques venaient à changer ?

- Quelles relations unissent la diversité biologique et la biomasse ou la productivité des systèmes ? Un certain nombre de résultats préliminaires semblent montrer qu'il n'existe pas de corrélation directe entre la richesse spécifique et la productivité des milieux (estimées par les résultats de la pêche, notamment).

Autant de questions dont la formulation relativement nouvelle suscite un regain d'intérêt pour l'étude des peuplements.

VI. INTERACTIONS ENTRE MILIEUX AQUATIQUES CONTINENTAUX ET MILIEUX VOISINS

Les écosystèmes aquatiques continentaux présentent la particularité d'être des milieux ouverts sur les autres types d'écosystèmes qui les entourent. Tout d'abord, plusieurs espèces partagent leur cycle biologique entre le milieu continental et le milieu marin. Il s'agit en particulier d'espèces *anadromes* qui naissent en eau douce, vont grossir en mer et remontent ensuite les cours d'eau pour s'y reproduire (cas du saumon, de l'alose, de l'esturgeon, de la lamproie). Inversement, des espèces *catadromes*, comme l'anguille, naissent en mer, grossissent en eau douce, puis regagnent la mer quand la période de reproduction est venue. Il existe également de nombreuses espèces marines côtières qui, à des degrés divers, utilisent les eaux douces ou saumâtres au cours de leur vie.

Les insectes, un des principaux groupes représentés en milieu aquatique par de nombreuses familles et espèces, partagent également leur vie entre les eaux douces et les milieux terrestres. Beaucoup d'espèces, en effet, ont une phase larvaire aquatique et des stades adultes terrestres.

De nombreux vertébrés, autres que les poissons, interviennent également dans le fonctionnement biologique des hydrosystèmes. Ainsi, les oiseaux aquatiques ont un rôle particulièrement important par la prédation qu'ils exercent sur divers groupes d'invertébrés et sur les poissons. Ils participent à l'exportation de matière organique, mais assurent également, par leurs excréments, un apport parfois significatif en éléments nutritifs. Ils contribuent, en outre, au transport et à la dispersion de quelques espèces d'invertébrés aquatiques qui s'accrochent, par exemple, sur leur plumage. Le rôle des hippopotames, dont les déjections créent une abondance d'éléments nutritifs est bien connu en Afrique, de même que l'influence des castors, dont l'activité modifie fortement le lit des rivières et leur écoulement. Enfin, de nombreux reptiles et amphibiens dépendent également des milieux aquatiques dans tout ou une partie de leur cycle biologique.

L'étude des peuplements des milieux aquatiques continentaux ne se limite donc pas aux seules espèces d'invertébrés et de poissons, comme ce fut le cas si longtemps. Les hydrosystèmes constituent des milieux de vie pour beaucoup d'autres espèces dont, bien souvent, on connaît encore mal l'écologie et l'influence sur le fonctionnement général. L'intérêt porté actuellement aux zones humides, tant sur le plan national qu'international, tient en grande partie au fait que ce sont des zones indispensables à la survie de nombreuses espèces de mammifères et d'oiseaux. Il faudra veiller dans le futur à prendre

mieux en compte le rôle et l'influence des peuplements d'origine marine ou terrestre dans les recherches sur le fonctionnement des eaux continentales.

Cette mise en évidence des interactions entre les systèmes aquatiques continentaux et les systèmes écologiques voisins, notamment en étudiant les espèces qui partagent leur cycle biologique entre ces différents milieux, illustre bien la nécessité d'une approche écologique intégrée des peuplements.

TROISIÈME PARTIE

Conséquences des activités humaines sur les hydrosystèmes

De nos jours, la plupart des systèmes aquatiques continentaux subissent les conséquences des activités humaines et du développement industriel. En ce qui concerne les processus fondamentaux, comme les apports en éléments nutritifs, le cycle hydrologique, la variabilité et l'hétérogénéité de l'habitat, la composition des peuplements, l'Homme modifie parfois profondément les conditions originelles. C'est pourquoi l'écologie des hydrosystèmes continentaux fait souvent l'objet de recherches finalisées, dans la perspective d'une meilleure gestion du milieu et de ses ressources. Un objectif de ces recherches consiste à évaluer les conséquences qualitatives et quantitatives des activités humaines sur le fonctionnement des hydrosystèmes, afin de prendre les mesures nécessaires pour en minimiser les impacts. L'ingénierie écologique peut tirer profit de l'expérience acquise pour d'autres projets d'aménagement, ou pour la restauration et la réhabilitation des milieux dégradés. Une autre attitude voit dans ces impacts des expériences en grandeur réelle qui permettent de tester certaines hypothèses écologiques.

I. ENJEUX ET USAGES DE L'EAU

À la différence de l'eau de mer, l'eau douce, indispensable à la vie des organismes, est l'objet de nombreux enjeux pour des usages parfois conflictuels. Elle sert en priorité aux usages domestiques et à l'agriculture. Mais l'eau constitue également une source d'énergie utilisée sous des formes diverses (moulins, barrages, etc.), et elle est nécessaire à diverses activités industrielles. D'autre part, les fleuves et rivières ont longtemps servi au transport

des hommes et des marchandises et on les a souvent utilisés abusivement pour évacuer des déchets et des substances indésirables. L'eau douce est, en outre, un milieu de vie, support d'une flore et d'une faune aquatiques qui constituent un réservoir de ressources vivantes. C'est enfin un élément essentiel de la structuration du paysage et du cadre de vie. Le public, en effet, aspire à une «qualité» des hydrosystèmes, qui servent par ailleurs de cadre à de nombreuses activités de loisir.

II. L'HISTOIRE DE L'HOMME ET DES HYDROSYSTÈMES

De nombreuses découvertes archéologiques attestent que depuis bien longtemps les cours d'eau ont fait l'objet d'utilisations et d'aménagements. Alors que l'Homme se contentait autrefois de prélever un peu d'eau ou quelques ressources vivantes, au cours de l'ère industrielle il a aménagé les hydrosystèmes afin de développer diverses activités agricoles et industrielles (Fig. 1).

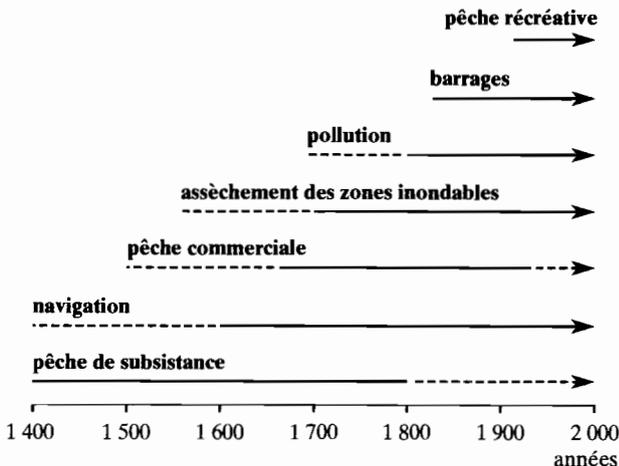


Figure 1. *Représentation schématique de l'utilisation des rivières européennes au cours des temps.*

On peut distinguer deux grandes phases de civilisations hydrauliques :

- l'utilisation de l'eau, des temps préhistoriques jusqu'à l'apparition du machinisme, est caractérisée par de faibles moyens techniques compensés

par une main-d'œuvre abondante. Les sociétés rurales tirent partie des possibilités offertes par la configuration de l'espace naturel pour créer des étangs, installer des moulins, améliorer la flottabilité, irriguer des versants montagneux. Elles élèvent des digues contre les crues pour protéger les terres et les villages, dérivent des cours d'eau à des fins défensives pour ceinturer les villes du Moyen Âge ou pour distribuer l'eau aux citoyens et aux artisans ;

- vers 1750, au tout début de l'ère industrielle, les progrès techniques favorisent la science hydraulique. Les conséquences se font sentir dans de nombreux domaines :

- l'assèchement des marais à des fins agricoles et pour améliorer l'hygiène. Les édits de Henri IV, entre 1599 et 1607, sont les premières dispositions connues du pouvoir central sur le dessèchement des marais ;

- la navigation. On crée un réseau navigable, notamment en construisant des canaux pour répondre aux besoins accrus des cités industrielles. L'aménagement de la Seine et la coordination de canaux de jonction entre les rivières convergeant vers Paris s'échelonnent depuis le début du XIX^e siècle jusqu'au milieu du XX^e siècle ;

- la production d'énergie hydroélectrique, domaine dans lequel la France se montre pionnier. L'hydroélectricité se limitera d'abord aux vallées montagneuses qui se prêtent à l'utilisation directe des cours d'eau. Le transport d'électricité, techniquement possible à partir de 1895, ouvre la voie à la construction de réservoirs. L'ère des grands barrages modernes commence avec le barrage d'Egerzon qui date de 1926 ;

- l'assainissement urbain et l'hygiène. On transforma les cours d'eau en canaux d'évacuation des eaux domestiques et industrielles, y compris leurs pollutions organiques et chimiques.

III. QUELLES CONSÉQUENCES POUR LES HYDROSYSTÈMES ?

Les interventions humaines ont eu longtemps une nature sectorielle, visant à améliorer, par exemple, l'utilisation des fleuves pour la navigation ou la pêche, ou à limiter les conséquences de phénomènes naturels comme les crues. Quel bilan peut-on en tirer ?

- Toute intervention humaine sur une des composantes des hydrosystèmes déclenche des conséquences en chaîne sur les autres composantes du système,

en raison des nombreuses liaisons qui caractérisent le fonctionnement de ces systèmes complexes.

- Les différentes interventions ont un effet cumulatif sur le fonctionnement des hydrosystèmes. Une intervention de faible importance peut ainsi conduire à des catastrophes écologiques sur des milieux déjà fragilisés par des aménagements antérieurs.

- Les effets des interventions peuvent aussi interférer avec des évolutions naturelles à long terme, qu'elles soient d'ordre climatique ou géomorphologique.

- Les effets retard des aménagements sont trop souvent sous-estimés, car ils concernent le plus souvent plusieurs échelles spatiales et temporelles (cf. chapitre 6). Au fil des siècles, les actions entreprises pour aménager les fleuves ont eu généralement pour effet d'atténuer, voire de supprimer la variabilité spatiale et temporelle des crues, au fur et à mesure que les fleuves ont perdu la possibilité d'évoluer librement dans leur plaine alluviale.

Les activités humaines qui perturbent le fonctionnement des hydrosystèmes appartiennent à trois grandes catégories :

- les interventions sur le bassin versant, qui modifient principalement le fonctionnement hydrologique et les apports en éléments dissous ou particuliers ;

- les pollutions organiques et chimiques ;

- les introductions d'espèces qui modifient les équilibres biologiques au sein d'écosystèmes qui sont équivalents à des îles pour certains types d'organismes.

Pour répondre aux préoccupations des gestionnaires, on a mis en place des systèmes de surveillance. Ils nécessitent l'utilisation de critères physico-chimiques et biologiques, dont l'élaboration profite des progrès réalisés dans la connaissance du fonctionnement écologique des hydrosystèmes. Nous examinerons brièvement ces différents points dans les chapitres suivants.

Aménagements et utilisation du bassin versant

Les aménagements des cours d'eau répondent à diverses motivations : la lutte contre les inondations afin de protéger les terres cultivables et les habitations, la lutte contre l'érosion des berges, la production d'énergie, l'irrigation et les loisirs. Les aménagements anciens, dont beaucoup existent toujours, avaient également d'autres objectifs : construction de chemins de halage, augmentation de la profondeur pour la navigation. La plupart des hydrosystèmes, notamment dans les régions tempérées, sont donc des milieux fortement anthropisés dont il est indispensable de connaître l'histoire si l'on veut interpréter correctement les fonctionnements hydrologique et écologique actuels.

Ces aménagements ont longtemps été conduits dans l'ignorance la plus totale des interactions entre les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques, au sein des systèmes formés par le fleuve et sa plaine d'inondation. Cela n'est guère surprenant, étant donné que la compréhension du fonctionnement des systèmes fluviaux repose, pour l'essentiel, sur des résultats obtenus au cours des deux dernières décennies (*cf.* chapitre 1).

I. OCCUPATION DES SOLS : AGRICULTURE ET URBANISATION

Les eaux superficielles et souterraines acquièrent leurs qualités originales au contact des horizons superficiels des sols, dont la nature varie avec les caractéristiques géologiques, mais également avec la couverture végétale et les pratiques agricoles. Ces deux derniers facteurs, *via* les modes d'exploitation et d'occupation des sols, jouent également un rôle important dans le bilan des

ressources en eau, ainsi que dans les phénomènes d'érosion des sols et de transport des éléments en suspension.

La mise en culture de certaines terres, au détriment de prairies ou de forêts, entraîne des phénomènes d'érosion qui augmentent la charge solide des cours d'eau. Les données archéologiques montrent que la déforestation des alpages pour les transformer en pâturages, aux alentours de l'an mil, a provoqué une élévation, par alluvionnement, du niveau du Rhône d'environ un à deux mètres en amont de Lyon. D'autre part, le remembrement, en cours depuis trois décennies, a détruit les haies, les talus, les fossés mis en place autrefois par les agriculteurs pour limiter le ruissellement et l'érosion. L'objectif initial du remembrement, qui était de lutter contre la trop grande parcellisation des terres agricoles pour employer des moyens mécanisés, a des conséquences indirectes sur le fonctionnement des hydrosystèmes en accroissant l'érosion des terres agricoles.

La disparition des forêts alluviales et des ripisylves, qui jouent un rôle de filtre entre le milieu terrestre et les rivières, résulte souvent de pratiques agricoles intensives. Cette disparition réduit les potentialités d'épuration des eaux de subsurface qui transitent vers la rivière, notamment vis-à-vis des nitrates. On rappellera qu'une épaisseur de 30 m de forêt alluviale suffit à éliminer la quasi-totalité des nitrates présents dans les eaux qui transitent.

L'impact de l'urbanisation se manifeste, quant à lui, par une imperméabilisation des sols et un ruissellement accru.

II. ENDIGUEMENTS ET RECTIFICATIONS DU COURS

La protection contre les crues a toujours constitué un objectif important dans l'aménagement des rivières. Une crue est considérée comme une «inondation» au sens social du terme lorsqu'elle affecte des terrains habités ou aménagés. Cependant, la prévision des crues est difficile. Jadis, les populations tenaient compte des risques lorsqu'elles implantaient leurs activités et leur habitat, en prenant soin de s'éloigner des zones potentiellement inondables. La croissance démographique, la demande accrue de terrains «les pieds dans l'eau» liée à certaines formes de tourisme, le fait également que ces terrains inondables soient meilleur marché que les autres, associé à un certain laxisme des autorités chargées de distribuer les permis de construire, ont poussé les populations à s'installer dans des zones réputées inondables. Ainsi, les «inondations» sont plus fréquentes et plus coûteuses économiquement que

par le passé, du simple fait d'une occupation plus importante des zones inondables. Il en résulte une demande de plus en plus grande de travaux de protection contre les crues comme des barrages, des digues, etc., ouvrages qui modifient profondément le fonctionnement des systèmes aquatiques et dont les conséquences à long terme ne sont pas toujours prévisibles.

aménagements	caractéristiques
canalisation	bétonnage des berges et parfois du fond
curage	enlèvement des matériaux qui peuvent faire obstruction dans le lit d'une rivière
endiguement	augmentation de la hauteur des berges pour éviter les débordements des eaux
recalibrage	augmentation de la capacité du lit en modifiant la profondeur et la largeur
rectification	recouplement des méandres
reprofilage	augmentation de la vitesse du courant par augmentation de la pente

Tableau 1. Les principaux types d'aménagements du lit des rivières.

Les remèdes traditionnels contre les crues se sont traduits par divers types d'interventions sur le lit des rivières (Tab. 1). On a corrigé les lits en les élargissant, en les rectifiant et en les approfondissant par dragage pour faciliter l'écoulement. Les digues et ouvrages écrêteurs de crues visaient à protéger ou à permettre l'expansion des constructions et des cultures en zone inondable. L'endiguement a été pratiqué en France depuis la fin du XVII^e siècle jusqu'au début du XX^e siècle, afin de se protéger des inondations mais également de favoriser la navigation. Ces travaux ont surtout été réalisés sur des rivières à méandres afin d'en rectifier le cours, c'est-à-dire de le canaliser et d'en augmenter la profondeur, de manière à faciliter l'écoulement des eaux.

Pour les nécessités de la navigation, on a équipé les rivières au cours du XIX^e siècle, de systèmes de barrages-écluses qui transforment le cours en une succession de biefs profonds où le courant est ralenti. On a construit des digues longitudinales pour resserrer le cours et augmenter le tirant d'eau à l'étiage afin de permettre la navigation en toute saison. Le développement de la navigation fluviale a eu d'autres conséquences telles que la mise en place de canaux de navigation qui s'est développée au XVIII^e siècle. Le canal de

Briare, achevé en 1642, a connecté la Seine et la Loire. Entre 1750 et 1850, un réseau complet de canaux est créé entre le bassin de la Seine et ses voisins. L'ouverture de ces canaux a favorisé des échanges d'espèces végétales et animales entre bassins hydrographiques autrefois isolés.

Les aménagements modifient de manière durable les composantes physiques de la rivière (pente, profondeur, vitesse du courant, forme des berges) et ces modifications ont des conséquences sur les autres compartiments de l'écosystème : en général, la diversité naturelle des habitats et le nombre d'espèces présentes diminuent. L'une des conséquences des endiguements est bien entendu de supprimer la connectivité entre le fleuve et sa plaine alluviale, ce qui réduit la diversité des milieux. Mais, également, un abaissement de la nappe phréatique résulte de l'enfoncement du lit et se répercute sur les boisements riverains.

L'évolution des moyens techniques a permis à la société industrielle de réorganiser assez profondément les espaces fluviaux pour mieux répondre à ses besoins immédiats. À l'aide de quelques exemples, nous illustrerons les conséquences de ces interventions sur le fonctionnement des hydrosystèmes.

A/ Le Rhin

Jusqu'au milieu du XIX^e siècle, le Rhin était un fleuve libre, peu perturbé par l'action de l'Homme. Il comprenait de multiples bras organisés en un réseau enchevêtré, enserrant de nombreuses îles. Celles-ci étaient recouvertes de forêts, dont la plus remarquable était la forêt à ormes, chênes et frênes, la plus riche d'Europe occidentale en espèces d'arbres, d'arbustes, de buissons et de lianes, et dont la structure évoquait la forêt tropicale. Les eaux hébergeaient une quarantaine d'espèces de poissons, dont le saumon. Les crues fréquentes alimentaient la nappe phréatique et inondaient l'intérieur des forêts, entretenant la grande diversité végétale et animale des milieux rhénans. Cependant, lors des grandes crues, le Rhin devenait un fleuve violent qui causait parfois des dommages importants aux villages installés non loin du lit, et la navigation y était toujours difficile et limitée.

Le Rhin «sauvage» au cours sinueux et enchevêtré du début du XIX^e siècle a fait l'objet de travaux d'endiguement au milieu de ce siècle, afin d'assurer de meilleures conditions de sécurité aux populations riveraines. À partir de 1830 et jusqu'en 1936, on a édifié un réseau continu de digues. Le cours du Rhin a été également rectifié par l'aménagement d'un chenal permanent pour faciliter la navigation. Ce premier aménagement d'envergure, qui a raccourci le lit du fleuve d'environ 14%, a provoqué une reprise d'érosion et l'enfonce-

ment du lit. Il a limité le champ d'inondation du fleuve et amputé les forêts rhénanes d'une partie de leurs éléments en maintenant toutefois des conditions satisfaisantes dans divers endroits, et les saumons pouvaient encore remonter le Rhin pour y frayer.

La canalisation qui a débuté en 1930 par l'édification du «Grand Canal d'Alsace», en aval de Bâle, avait pour but d'améliorer encore les conditions de navigation au profit des gabarits et d'exploiter l'énergie hydroélectrique. Les conséquences de ces aménagements eurent une toute autre ampleur que ceux du siècle dernier. D'une part, les populations situées en aval du secteur du Rhin aménagé sont désormais exposées à un risque d'inondation supérieur à celui qui les menaçait avant la canalisation, car on a supprimé la quasi-totalité du champ d'épandage des crues sur le Rhin supérieur et raccourci le lit du fleuve. D'autre part, les milieux naturels ont souffert de l'aménagement. Plus de 50% des forêts ont été détruites sur la rive française ; celles qui subsistent ne sont presque plus inondées et beaucoup ont été appauvries par la gestion forestière des dernières décennies. Celles qui n'ont pas été perturbées conservent encore leur richesse, car elles évoluent lentement et les effets négatifs se font sentir avec beaucoup de retard : ces forêts sont simplement en sursis. Parallèlement à la modification du lit, la dégradation de la qualité de l'eau au cours des années 50 et 60 a entraîné la disparition des poissons migrateurs, comme le saumon, et un appauvrissement considérable de la faune piscicole dans le fleuve canalisé. Enfin, la réduction des milieux inondables du fleuve a réduit l'alimentation de la nappe phréatique et a privé celle-ci de véritables filtres naturels qui purifient l'eau en la débarrassant, en particulier, des nitrates et des phosphates.

Tous ces efforts pour améliorer la navigation et produire de l'énergie paraissent maintenant bien désuets, car ces deux objectifs ont perdu beaucoup de leur intérêt. On assiste actuellement à un foisonnement d'actions et de projets qui visent à une meilleure sécurité des populations situées en aval du secteur aménagé et en faveur de la restauration des milieux naturels rhénans. Il faut concilier la gestion des crues, pour assurer la sécurité des populations, la gestion des milieux, pour recréer la biodiversité, et la gestion de la nappe, pour favoriser sa réalimentation en eau de bonne qualité.

B/ La Seine

Sur la Seine, dès la Renaissance, le flottage du bois pour l'approvisionnement de Paris a été une étape essentielle de l'aménagement du fleuve et de toutes les rivières du haut bassin. Sur les petits cours d'eau, le flottage dit «à

bûches perdues» a conduit à édifier des réservoirs destinés à créer un effet de chasse pour améliorer le transport des bûches et on a coupé les méandres. Cette activité de flottage atteint son apogée au XVIII^e siècle et disparaîtra dans le courant du XIX^e siècle, avec le développement du chemin de fer et l'utilisation du charbon minéral. Le contrôle des inondations et l'amélioration de la navigation ont pris la relève. Alors que le niveau de la Seine à Paris ne dépassait pas un mètre pendant la moitié de l'année, ce qui limitait fortement la navigation, la construction d'une vingtaine de barrages et écluses a permis de maintenir une hauteur de deux mètres toute l'année. Incidemment, cette augmentation du niveau a permis aux traiteurs d'eau d'en prélever en toute saison. D'autre part, après plusieurs crues de grande ampleur à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle (cruée de 1910 en particulier qui monta jusque dans la cour de la gare Saint-Lazare), on a construit en amont des barrages-réservoirs destinés à stocker l'eau pour contrôler le régime hydrologique. Des ouvrages ont été réalisés sur l'Yonne, considérée comme le principal responsable des grandes crues de la Seine en aval, et complétés ultérieurement par trois grands barrages-réservoirs sur la Marne et sur l'Aube. Ces réservoirs stockent les eaux en hiver (capacité de 8.10^8 m^3) et les restituent en été, de manière à écrêter les crues et à contribuer au soutien des étiages. Ils servent également à la pratique des sports nautiques en été. Le régime hydrologique dans l'aval du fleuve est donc devenu entièrement artificiel.

C/ Le Mississippi

Au début du XIX^e siècle, le Mississippi (le «père des eaux»), fleuve puissant, tumultueux et long de 3 800 km, charriait neuf fois le débit du Rhin et débordait chaque année dans les plaines particulièrement fertiles du Middle West. Une série d'endiguements a eu pour objectifs de fixer le lit du fleuve et de rendre la navigation plus sûre en période de crues. Mais ces endiguements n'empêchaient pas le fleuve de déborder, bien au contraire, ce qui eut pour conséquence d'inciter les gestionnaires à élever des digues de plus en plus hautes et de plus en plus importantes, pour protéger les plaines agricoles et les villes. Malgré cela, une grande crue provoqua en 1927 d'importants dégâts et inonda d'immenses surfaces. On comprit que l'endiguement ne suffisait pas et devait s'accompagner de déversoirs pouvant stocker temporairement une partie des eaux de crue. Après d'autres travaux destinés, ceux-là, à fixer le cours du fleuve qui risquait une fois encore de changer de lit, survint la crue de l'été 1993, alors même que tous les déversoirs étaient pleins pour permettre la pratique des sports nautiques. Le fleuve rompit les digues élevées à

grands frais, envahit les plaines un peu avant la récolte, inonda les villes et détruisit nombre d'équipements. Le coût économique fut énorme.

L'administration américaine, qui estime avoir dépensé 25 milliards de dollars depuis le début du siècle pour «maîtriser» le fleuve, avec un succès très relatif comme on l'a vu, s'interroge sur la politique d'aménagement à venir. Comme pour tous les riverains des grands fleuves, la seule politique réaliste consiste vraisemblablement à se convaincre que les crues et les inondations font partie du cycle normal des saisons et que l'Homme n'a pas de prise sur la suite d'événements climatiques qui provoquent des épisodes hydrologiques exceptionnels. Ne pas trop modifier le cours du fleuve et prévoir des vases d'expansion, s'attendre toujours au pire et ne pas autoriser de constructions en zone inondable, constituent autant de principes qui devraient inspirer les décisions des aménageurs et des politiques.

III. CONSTRUCTION DE BARRAGES

La construction de barrages sur les cours d'eau est une activité fort ancienne, car les premiers ouvrages connus au Proche-Orient remontent à 5 000 ans. Réalisés dans des pays arides, il s'agissait souvent de simples digues et ils avaient un objectif agricole : irrigation et alimentation en eau des hommes et du bétail. Parmi les barrages les plus anciens, celui de Kbar, en Iran, date de l'époque mongole (xiii^e siècle). Il atteint 26 m de haut sur 55 m de longueur de crête. En Espagne, le barrage d'Almansa (1384), haut de 20 m, et celui de Tibi (1580), haut de 42 m, sont encore en service aujourd'hui. En France, le barrage le plus ancien, construit en 1845, est celui d'Infernet près d'Aix-en-Provence.

A/ Les divers types d'ouvrages

Les ouvrages de retenue ont des finalités variées. Ils servent à l'irrigation, à la fourniture d'eau potable, à la production d'énergie, à réguler les débits des cours d'eau et à créer des aires aquatiques pour les loisirs. L'utilisation des moulins à eau dès le xi^e siècle a été une première cause importante de perturbation des cours d'eau. Les cartes de Cassini (xviii^e siècle) montrent que des portions entières de certains réseaux hydrographiques sont saturées par de tels aménagements qui, aujourd'hui, ont pour la plupart disparu ou sont laissés à l'abandon. Ces barrages étaient nombreux sur les cours d'eau de plaine,

et, en période d'étiage, ils utilisaient la totalité du débit, ce qui constituait déjà une entrave au déplacement des espèces migratrices.

L'énergie électrique produite en France à partir des ressources hydrauliques (18,5% de l'énergie totale) a nécessité la construction de nombreux barrages et ouvrages hydrauliques (conduites forcées) sur les différents cours d'eau du territoire. Ces ouvrages, pour la plupart construits avant la Seconde Guerre mondiale, avaient été conçus dans l'unique but de produire de l'énergie. À l'heure actuelle, la politique consiste à construire des ouvrages à buts multiples, qui satisfassent les besoins en énergie, mais qui servent également de réservoir d'eau pour les besoins de l'agriculture, ou améliorent la régulation des crues. Dans de nombreuses régions, ces plans d'eau artificiels ont grandement favorisé le développement touristique (nautisme, pêche). Les réservoirs anciens font l'objet d'aménagements progressifs, quand cela est possible, pour une gestion multi-usages. On compte actuellement en France 522 barrages de plus de 15 m de haut et 1 200 microcentrales.

La création de retenues collinaires est, pour certaines régions, une réponse à la croissance des besoins en eau de l'agriculture. Ainsi, la région Adour-Garonne a adopté, en 1988, un programme décennal qui prévoit la création de 2 000 retenues collinaires. La multiplication de ces ouvrages, si elle règle temporairement certains problèmes quantitatifs, n'en aura pas moins des conséquences encore mal connues sur le cycle de l'eau et l'organisation du paysage rural. Des retenues collinaires, ou «petits barrages», ont été construites un peu partout dans le monde, notamment dans les zones arides où elles constituent un moyen de lutter contre la sécheresse. Si elles contribuent à modifier profondément l'environnement de ces régions, de manière semble-t-il positive, on ignore cependant quelles conséquences à long terme elles auront sur le régime des fleuves et le niveau des nappes phréatiques.

B/ Les conséquences écologiques des barrages

Les conséquences des barrages sur le fonctionnement des hydrosystèmes sont multiples :

- transformation d'un système d'eau courante en un système d'eau dormante, le plus souvent thermiquement stratifié. Sur le plan biologique, on observe des changements dans la composition des peuplements végétaux et animaux ;
- rupture de la connectivité longitudinale, car on a entravé la migration de certains organismes (poissons migrateurs, par exemple) qui ont besoin de l'ensemble du bassin versant pour accomplir leur cycle vital ;

- modification du régime hydrologique en aval, en fonction du mode de gestion retenu, qui parfois impose des modalités d'écoulement très différentes des modalités naturelles : suppression quasi-totale des crues, fonctionnement par éclusées en fonction de la demande énergétique et en dehors de toute considération des rythmes biologiques, etc. ;

- pertes d'eau importantes par évaporation, notamment en milieu tropical ;

- le comblement des réservoirs par les sédiments que charrient les eaux limite leur durée de vie. Afin de remédier à ce processus, on peut utiliser les crues pour chasser les sédiments hors du réservoir ou, comme dans le cas du Rhône, soutirer tous les trois ans une grande quantité d'eau au Léman pour qu'un débit important évacue les matériaux déposés dans les réservoirs suisses et français. En outre, à la suite de la catastrophe du barrage de Malpasset en 1959, la réglementation impose une visite décennale nécessitant la vidange des ouvrages de plus de 20 m de haut. Ces «chasses» ont un effet particulièrement néfaste sur la faune aquatique en aval ;

- la rétention des limons dans le barrage a des conséquences sur l'aval. Ainsi, la construction du barrage d'Assouan a aboli l'apport de limons fertilisants aux terres agricoles. Les eaux claires issues du lac qui se déversent dans le Nil érodent le lit et les berges, et l'érosion du delta s'aggrave également, car les apports terrigènes ne compensent plus les effets de l'érosion marine.

À l'aval des cours d'eau sur lesquels ont construit des retenues, le régime hydrologique est fortement perturbé et artificialisé, et, dans certaines périodes, l'écoulement pourrait être interrompu. Il a donc fallu instaurer des règles de contrôle. Tout ouvrage construit dans le lit d'un cours d'eau doit comporter un dispositif maintenant un débit minimal (*débit réservé*) qui permet de préserver en permanence la vie piscicole dans la rivière. Ce débit ne peut être inférieur au dixième du module du cours d'eau, calculé sur une période de cinq années consécutives. Il s'agit là d'une valeur arbitraire, parfois largement suffisante, parfois trop faible.

IV. EXTRACTION DE MATÉRIAUX ET PRÉLÈVEMENTS D'EAU

A/ Exploitation des granulats

Dans la seconde moitié du ^{XX}e siècle, la réalisation de grands projets d'équipement a transformé les rivières à fond mobile en de véritables carrières de granulats et de sable utilisés pour la construction.

Des prélèvements parfois inconsidérés d'une ressource jugée inépuisable ont eu pour conséquence d'abaisser le fond des lits de plusieurs mètres. Pour rééquilibrer son profil en long, le fleuve creuse son lit vers l'amont. Ainsi, dans les Alpes françaises, on a constaté 12 m de creusement pour l'Arve et 4 m pour le Fier, mais en moyenne l'enfoncement se situe entre 1 et 3 m sur des centaines de kilomètres de cours d'eau de la périphérie alpine. Cette érosion régressive est à l'origine d'accidents comme l'effondrement du pont Wilson à Tours en 1978. À titre indicatif, le volume de matériaux extraits des cours d'eau atteignait 12 millions de tonnes dans le bassin de la Loire à la fin des années 1970 contre 150 000 tonnes vers 1860. À l'heure actuelle, on n'extrait plus que 2 millions de tonnes.

L'extraction de granulat a également des effets directs sur la vie aquatique. Elle déstabilise le substrat, détruit les microhabitats, colmate les fonds à l'aide des sédiments fins remis en suspension et augmente la turbidité de l'eau. L'enfoncement du lit mineur a des impacts souvent importants sur la plaine alluviale, car l'abaissement de la nappe alluviale peut entraîner l'assèchement de certains biotopes aquatiques.

B/ Les prélèvements d'eau

Si la France reçoit annuellement en moyenne 440.10^9 m^3 d'eau (soit 750 mm de pluie), le stock réellement disponible dans les eaux souterraines et de surface, déduction faite de l'évapotranspiration et des écoulements en période de crues, n'est que de 100.10^9 m^3 en année moyenne et de 60.10^9 m^3 en année sèche. Comparativement, le total des prélèvements effectués dans le milieu naturel avoisine 40.10^9 m^3 par an pour une consommation nette de 8.10^9 m^3 . En outre, ce stock varie beaucoup d'une saison à l'autre et d'une région à l'autre : des régions comme la Bretagne, la Basse Normandie ou le Massif Central ne disposent que de faibles ressources en eaux souterraines, alors que les écoulements superficiels sont également modestes.

En France, l'agriculture représente en moyenne 44% de la consommation nette d'eau et jusqu'à 66% dans certaines régions du Sud pendant l'été en 1989, selon les données du ministère de l'Environnement. Lors de périodes de sécheresse, comme celle des années quatre-vingt dix, une augmentation des prélèvements en eau pour les usages agricoles ou domestiques conduit, régionalement, à des surexploitations et à des étiages plus ou moins prononcés pouvant aller jusqu'à des *assecs*. Ainsi, on comptait 11 000 km de cours d'eau asséchés en septembre 1990. Bien entendu, la réduction des débits augmente l'impact des rejets polluants, qui sont moins dilués et donc plus toxiques pour la faune et la flore.

L'irrigation des cultures par des techniques d'aspersion qui concernent les deux-tiers des surfaces irriguées entraîne l'évaporation dans l'atmosphère de 50 à 90 % de l'eau pompée. Ces pratiques culturales, qui nécessitent de gros apports d'eau au moment où il pleut le moins, sont en pleine expansion, et les surfaces irriguées ont doublé en 20 ans.

Pour satisfaire les besoins en eau de l'agriculture et remédier à des limitations éventuelles de prélèvements, le ministère de l'Agriculture participe à la construction de barrages-réservoirs, d'infrastructures de transfert et de petits ouvrages à usage individuel ou collectif, qui jouent un rôle important dans l'aménagement du territoire et ont des conséquences certaines sur les hydro-systèmes. Certains grands ouvrages ont souvent des objectifs multiples : réservoir pour l'hydraulique agricole, soutien des débits d'étiage des cours d'eau, lutte contre les inondations, production hydroélectrique. Les prélèvements industriels (hors centrales électriques) s'élevaient à $4,5 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ en 1990. Il faut de 10 à 100 m^3 pour faire une tonne de papier, de 5 à 7 litres pour faire un litre de bière.

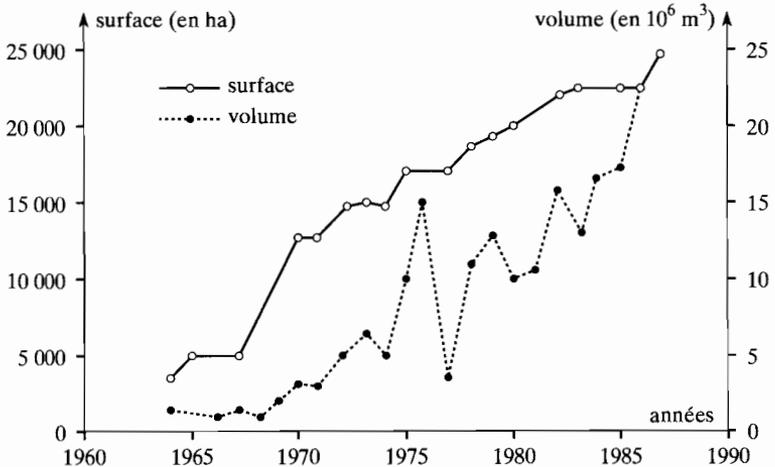


Figure 1. Accroissement des zones équipées et du volume d'eau pompé pour l'irrigation dans la zone centrale de la plaine inondée de la Garonne.

La mer d'Aral, qui fut le quatrième lac du monde par sa superficie, illustre combien des prélèvements d'eau trop importants ont des conséquences dramatiques sur les milieux aquatiques. Dans les années soixante, afin de développer la culture irriguée du coton dans le Kazakhstan, région désertique à

l'équilibre écologique fragile, on détourna la majeure partie des eaux des fleuves Amou-Daria et Syr-Daria qui alimentaient la mer d'Aral. Alors que le bilan hydrologique de la mer d'Aral était à peine équilibré, les apports compensant l'évaporation, les prélèvements considérables d'eau pour l'irrigation ont provoqué une baisse de 15 mètres du niveau, et la surface s'est réduite de 40%, alors que la salinité passait de 10 à 30 g.L⁻¹. La faune a presque complètement disparu et la pêche est maintenant inexistante. Une mauvaise gestion de l'irrigation ainsi que l'utilisation abusive d'engrais et de pesticides ont conduit à la salinisation des sols et à l'aridification d'immenses étendues. Les eaux souterraines sont également dégradées et le niveau des nappes a fortement baissé. Cet exemple de la mer d'Aral illustre les conséquences d'une gestion des eaux oublieuse du long terme. Il s'agit d'une véritable catastrophe écologique.

Les pollutions et leurs conséquences

Parler de pollution des milieux aquatiques signifie que des substances introduites par l'Homme, volontairement ou non, ont des conséquences nuisibles sur les hydrosystèmes et, en retour, sur l'utilisation que l'Homme peut en faire : accroissement de la mortalité de certaines espèces, altération de leurs capacités physiologiques, détérioration de la qualité de l'eau rendue impropre à certains usages, risques accrus pour la santé humaine, etc. Si l'écologie des systèmes aquatiques prend nécessairement en compte les pollutions, il n'est pas toujours facile, cependant, de bien identifier les sources et leurs contributions relatives. Depuis le XIX^e siècle, en effet, les cours d'eau ont servi à collecter et à évacuer les eaux usées et les déchets, et la pollution a connu différentes phases : pollutions fécales et organiques d'abord, puis phénomènes de salinisation et pollutions métalliques. L'eutrophisation des milieux aquatiques liée à des apports excessifs de sels nutritifs date de la Seconde Guerre mondiale, ainsi que les rejets radioactifs.

Cependant, la pollution des cours d'eau dans les régions tempérées et industrialisées a pris une ampleur nouvelle et inquiétante dans la seconde moitié du XX^e siècle (Fig. 1), avec l'apparition des pesticides, les rejets d'origine industrielle ou urbaine qui vinrent saturer les capacités d'auto-épuration des eaux, ou bien se révélèrent non dégradables. Les vallées fluviales sont ainsi devenues des collecteurs de substances d'origines diverses, transportant vers le littoral marin des déchets qui viennent s'accumuler dans les baies.

L'exemple du Rhin est édifiant. Dans la seconde moitié du XX^e siècle, il est devenu un véritable égout, charriant annuellement, sous forme de matières en suspension et de produits solubles, près de 20 millions de tonnes de déchets organochlorés, d'hydrocarbures, de sels dissous provenant de l'exploitation des potasses, de métaux lourds déversés entre Bâle et Rotterdam par des

entreprises suisses, françaises, allemandes et néerlandaises. En 1972, un rejet accidentel de mercure et d'insecticides par une usine chimique de Mayence a vidé le fleuve d'une grande partie de sa faune piscicole jusqu'à son embouchure. Les conséquences sur la faune aquatique sont nettes : alors qu'en 1885 on pêchait près de 150 000 saumons par an dans le Rhin, et seulement 3 000 en 1959, il n'y en a plus aucun aujourd'hui.

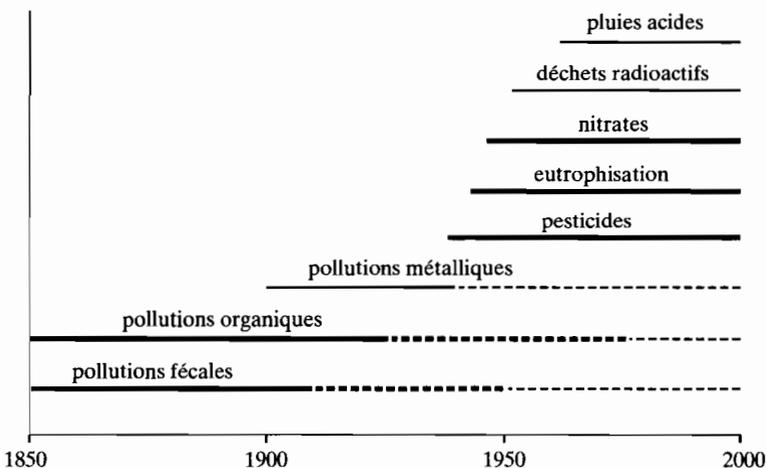


Figure 1. *Chronologie approximative des principales sources de pollution des eaux continentales dans les régions industrialisées.*

L'amélioration des méthodes d'analyse ainsi qu'une meilleure connaissance des milieux ont permis de déceler et de surveiller l'évolution de la concentration de produits qui, pendant longtemps, n'attiraient nullement l'attention : micropolluants organiques et minéraux, produits phytosanitaires, polychlorobiphényles, métaux, radioéléments.

I. LES DIFFÉRENTES FORMES DE POLLUTION DES HYDROSYSTÈMES

Les polluants sont émis dans l'environnement sous forme de gaz et de substances dissoutes ou particulaires. Ils atteignent les milieux aquatiques par des voies diverses telles que les retombées atmosphériques, le ruissellement, le lessivage des sols ou le déversement direct de déchets. On distingue ainsi

les *pollutions ponctuelles* et les *pollutions diffuses*. Les pollutions ponctuelles proviennent de sources bien identifiées : rejets domestiques ou industriels d'eaux usées, effluents d'élevage ou de pisciculture. De telles sources de pollutions ponctuelles peuvent être traitées et contrôlées par des stations d'épuration. Au contraire, les épandages de pesticides ou d'engrais (nitrates, phosphates) sur les terres agricoles constituent des sources de pollution diffuse pour les hydrosystèmes, dans la mesure où ils concernent l'ensemble du bassin. Les produits gagnent les milieux aquatiques par lessivage des sols en surface, ou après infiltration dans le sol. Il en est de même pour diverses retombées atmosphériques (plomb, pesticides, etc.).

On parle également de *pollutions permanentes* (rejets domestiques d'une grande ville, par exemple) ou *périodiques* (comme les variations saisonnières de rejets polluants liées aux afflux touristiques ou aux crues), et de *pollutions accidentelles ou aiguës*. Ces dernières correspondent à des déversements intempestifs de produits toxiques d'origine industrielle ou agricole, ou à des lessivages des sols urbains consécutifs à de fortes pluies. Ces pollutions accidentelles peuvent provoquer des chocs polluants considérables et une mortalité piscicole massive.

types de pollution	nature	sources
physique pollution thermique pollution radioactive	rejets d'eau chaude radio-isotopes	centrales thermiques installations nucléaires
matière organique	glucides, lipides, protides ammoniac, nitrates	effluents domestiques, agricoles, agro-alimentaires élevages et piscicultures
chimique fertilisants métaux et métalloïdes pesticides organochlorés composés organiques de synthèse détergents hydrocarbures	nitrates, phosphates mercure, cadmium, plomb, aluminium, arsenic... insecticides, herbicides, fongicides PCB, solvants nombreuses molécules agents tensio-actifs pétrole et dérivés	agriculture, lessives industries, agriculture pluies acides, combustion agriculture, industries industries industries effluents domestiques industrie pétrolière, transports
microbiologique	bactéries, virus, champignons	effluents urbains et d'élevage

Tableau 1. Principaux types de pollution des eaux continentales, nature des produits polluants et leurs origines.

II. BIOACCUMULATION ET BIOAMPLIFICATION

On nomme *bioaccumulation*, ou *bioconcentration*, le phénomène par lequel une substance toxique, ou non, s'accumule dans un organisme. Certains organismes peuvent, en effet, absorber des polluants présents dans le milieu, comme les métaux lourds ou les pesticides, et les accumuler dans certains tissus ou certains organes, à des concentrations parfois bien supérieures à celles observées dans le milieu extérieur.

Les organismes ayant concentré des polluants entrent ensuite dans la chaîne trophique. Si le produit n'est pas dégradé ou éliminé, il va se concentrer de plus en plus à chaque niveau de la chaîne trophique. Ce phénomène, appelé *bioamplification*, montre que la pollution d'un milieu par des substances qui existent en quantité très faible dans l'eau, peut avoir des conséquences inattendues au niveau des consommateurs supérieurs. Un exemple classique est celui de la faune d'un lac de Californie, le Clear Lake, où le taux de résidus du DDT atteignait $0,8 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ dans l'eau, $5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ dans les algues et le plancton, $100 \mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ dans les poissons. Mais ce taux atteignait $5\,380 \mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ dans les muscles des pélicans et des cormorans consommateurs de poissons, et jusqu'à $161\,000 \mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ dans leur graisse.

La bioamplification est un phénomène qui concerne des polluants peu ou nullement biodégradables. Elle est variable cependant pour les métaux, et a seulement été prouvée jusqu'ici pour le mercure et le césium 137. En ce qui concerne la plupart des autres métaux, l'autorégulation des organismes maintient constante la concentration interne de ces éléments.

III. POLLUTIONS PAR LES MATIÈRES ORGANIQUES

La matière organique provenant de déchets domestiques et industriels (pulpe de papier, déchets agro-alimentaires) rejetés sans traitement préalable à long-temps constitué le principal polluant aquatique.

Les sources en sont multiples : agricole (lisiers), industrielle (tanneries, abattoirs, laiteries, industries agro-alimentaires comme huileries et sucreries, pulpe de papier, etc.), humaine (déversement direct au cours d'eau, *via* les égouts, de déchets ménagers divers et d'excréments). Une ville de 100 000 habitants rejette, par exemple, environ 18 tonnes de matière organique chaque jour dans ses égouts.

Certaines de ces substances sont *biodégradables*, c'est-à-dire qu'elles peuvent être décomposées dans un milieu aquatique par des microorganismes

(bactéries, champignons). Mais la biodégradabilité d'une substance dépend de sa structure moléculaire : les sucres simples sont facilement biodégradables, alors que les sucres complexes (cellulose, lignine) et les acides humiques peu biodégradables peuvent sédimenter ou persister longtemps dans les hydrosystèmes.

L'*auto-épuration* est la capacité d'un milieu à éliminer, par un seul fonctionnement naturel, des substances étrangères le plus souvent de nature organique. Le temps, ou la distance nécessaire, mis par le milieu pour éliminer les substances organiques dans le cas des eaux courantes, mesure la capacité d'auto-épuration, qui dépend du niveau d'activité des végétaux et des microorganismes présents dans l'eau et susceptibles de dégrader les substances polluantes.

Lorsque les apports sont trop importants, la matière organique excédentaire provoque des dysfonctionnements des cours d'eau et des milieux côtiers. La décomposition s'accompagne, en effet, d'une baisse de la teneur en dioxygène dissous, qui conduit parfois à l'asphyxie de la faune en place. Les eaux des rivières privées de dioxygène peuvent également amorcer un processus de fermentation à l'origine d'odeurs putrides (production de méthane et d'hydrogène sulfuré) ou produire des composés toxiques pour la faune aquatique, comme l'ammoniac ou les nitrites. Dans de nombreuses rivières, en aval d'agglomérations importantes, ainsi qu'en aval d'effluents d'élevage et de pisciculture, on observe des teneurs en ammoniac incompatibles avec une vie piscicole normale.

Les pollutions urbaines organiques, en partie d'origine fécale, contiennent aussi des organismes pathogènes véhiculés par l'eau : choléra, typhoïde, dysenterie, etc. qui peuvent constituer des risques pour la santé et limiter l'usage des lieux de baignades.

Dans le passé, la pollution des rivières par les matières organiques a eu des effets tout à fait désastreux. Au début du XIX^e siècle, divers textes évoquent les eaux boueuses et noirâtres de la Seine. L'installation du tout-à-l'égout, qui se déverse directement dans le fleuve va amplifier cette dégradation. En 1892, à la suite d'un étiage sévère, le *Petit Journal* publie un article dans lequel il est dit : «La Seine est contaminée, perdue d'immondices. C'est abject... Plusieurs tombereaux de poissons morts ont été enlevés de la Seine à Asnières, à Argenteuil, et en aval de la ville». La pollution organique des eaux continentales a fortement diminué grâce à la construction de stations d'épuration, bien que toutes les eaux ne soient pas encore traitées. En 1991, on considérait qu'environ 40% de la pollution urbaine en matières organiques était collectée et épurée, contre 70% pour les pollutions industrielles.

IV. POLLUTIONS PAR LES PESTICIDES

On appelle *pesticides* des substances de nature chimique diverse. Certains sont d'origine minérale comme le sulfate de cuivre (bouillie bordelaise), ou organique naturelle (pyréthrine). Mais beaucoup sont des composés qui, obtenus par synthèse chimique organique, ne se rencontrent pas en milieu naturel et sont toxiques pour les organismes vivants, des bactéries aux mammifères.

La contamination des eaux continentales par les pesticides a différentes origines. Il peut s'agir d'une contamination indirecte, par lessivage des sols sur lesquels des pesticides à usage agricole ont été déversés. Il s'agira d'une contamination directe si l'on a utilisé des herbicides aquatiques ou des insecticides pour lutter contre les vecteurs de maladies ou de nuisances. Mais la source la plus importante est la négligence : le stockage dans de mauvaises conditions, les techniques d'application défectueuses, le rejet sans précaution des résidus ou des excédents demeurent les causes majeures d'incidents. Tout le monde garde encore en mémoire la catastrophe écologique causée par le rejet de 1 250 tonnes de pesticides dans le Rhin en novembre 1986, lors d'un incendie de la firme Sandoz installée à Bâle. En juin 1988, l'usine Protex était à l'origine d'une grave pollution de la Loire. Si ces exemples ont marqué les esprits, il faut savoir que de telles pollutions accidentelles sont assez fréquentes, même si leurs effets ne sont pas toujours aussi spectaculaires. Dans ce cas, elles restent le plus souvent ignorées du public, et même des gestionnaires.

La surveillance des pesticides dans les eaux continentales présente de grandes difficultés vu le grand nombre de produits utilisés et leur faible concentration. Il existe, en effet, des dizaines de milliers de pesticides disponibles, dont les plus fréquemment utilisés sont les insecticides, les herbicides et les fongicides. Leur mode d'action dépend de leur structure chimique, mais on est loin de connaître toutes les implications de ces pollutions qui affectent essentiellement l'édifice biologique en tuant les organismes vivants. En outre, beaucoup de ces pesticides se dégradent en donnant des produits parfois plus toxiques que les composés initiaux. Les principaux pesticides utilisés actuellement appartiennent à quelques grandes familles chimiques.

- Les **organochlorés**, obtenus par chloration de divers hydrocarbures insaturés, sont des pesticides très stables chimiquement qu'on a synthétisé à partir des années 1940. Au cours des décennies suivantes, le DDT a été utilisé un peu partout dans le monde dans la lutte contre les insectes jusqu'à ce

que l'on mette en évidence qu'il était peu dégradable et qu'il pouvait s'accumuler dans les organismes (notamment les consommateurs terminaux) par bioaccumulation dans la chaîne trophique, avec des risques certains pour la santé publique. Bien que son utilisation soit actuellement prohibée dans beaucoup de pays tempérés, le DDT continue à être utilisé dans un certain nombre de pays tropicaux, et on en trouve encore, en quantité appréciable, dans les milieux aquatiques. À la famille des organochlorés appartiennent également différents insecticides dont certains, comme le lindane, sont encore largement utilisés actuellement pour protéger le maïs. On retrouve encore, dans les analyses d'eau, des composés retirés de la vente, comme la dieldrine ou l'aldrine, sans doute en raison de leur rémanence.

- Les **organophosphorés** sont des substances de synthèse obtenues généralement à partir de l'acide orthophosphorique. Ces produits se dégradent assez rapidement en milieu naturel (environ un mois), mais ils ont des effets neurotoxiques sur les vertébrés. Parmi les produits les plus fréquents, citons le téméphos, le chlorphoxim, le parathion, le malathion, etc.

- Les **pyréthroïdes** sont des insecticides synthétiques qui présentent une forte toxicité pour les organismes aquatiques. La pollution accidentelle des eaux par ces produits (deltaméthrine, cyperméthrine, perméthrine) peut avoir des effets dramatiques.

- Pour les **phytosanitaires**, le nombre très élevé de produits utilisés et les réactions entre ces produits et le sol lors de la migration (piégeage, relargage, spéciation) rendent difficile une bonne évaluation de leur devenir et de leur impact. Pourtant, la consommation d'herbicides représente plus de la moitié du tonnage annuel des pesticides utilisés à l'échelle nationale. Les triazines et les phénylurées traitent les cultures céréalières, principalement dans les bassins versants de la Loire et de la Seine, alors que, dans les bassins du Rhône et de la Garonne, on utilise surtout les fongicides (comme les carbamates). Les teneurs en triazines (atrazine, simazine) sont d'ores et déjà préoccupantes dans de nombreuses nappes où la concentration par élément dépasse le 0,1 microgramme par litre qu'autorise la norme européenne sur l'eau potable. Les triazines sont également présentes toute l'année sous forme dissoute dans l'ensemble des eaux estuariennes et côtières. Cette contamination générale des eaux par les herbicides et leur mode d'action en tant qu'inhibiteurs puissants de la photosynthèse ont probablement des effets sur la flore aquatique, notamment le phytoplancton.

V. POLLUTIONS PAR LES MÉTAUX LOURDS ET LES SUBSTANCES À USAGE INDUSTRIEL

Sous le nom de métaux lourds, on englobe généralement plusieurs familles de substances :

- des métaux lourds au sens strict, à masse atomique élevée et à forte toxicité, dont la présence en faible quantité n'est pas nécessaire à la vie : cadmium, mercure, plomb ;

- des métaux à masse atomique moins élevée, indispensables à la vie (oligo-éléments), mais qui deviennent vite toxiques quand leur concentration augmente : cuivre, zinc, molybdène, manganèse, cobalt. On y rattache parfois l'aluminium, métal léger, mais phytotoxique dans certaines conditions.

Ces métaux proviennent des sols agricoles qui ont reçu des épandages délimités d'oligo-éléments ou de boues résiduelles des stations d'épuration, des rejets d'usines traitant les métaux non ferreux (cuivre, zinc, plomb, chrome, cadmium), des rejets de tanneries (cadmium, chrome) ou de fabrique de pâte à papier (mercure). Il faut ajouter à cela des retombées atmosphériques de pollutions liées aux activités humaines (activités industrielles, notamment) et le ruissellement des eaux de pluie sur les toitures et les routes (zinc, cuivre, plomb).

La pollution par le **mercure** a pour origine des usages industriels (industrie de la soude, industrie du papier), l'exploitation de gîtes aurifères, l'utilisation de fongicides organomercuriels. Chaque année des milliers de tonnes de mercure sont rejetées dans les cours d'eau où ce métal se transforme en méthylmercure qui s'accumule dans les organismes le long de la chaîne trophique. Cette bioamplification explique que des concentrations importantes, incompatibles avec la santé humaine, aient été observées chez les poissons, aussi bien en milieu continental qu'en milieu marin. Ainsi la fameuse maladie de Minamata, qui fut observée en 1956 dans la baie de Minamata au Japon, résulte-t-elle de la consommation de poissons contaminés par du mercure provenant d'effluents industriels (150 tonnes de mercure déversées au cours des années 1950-1960). La concentration de mercure était 500 000 fois supérieure dans les poissons par rapport aux eaux de la baie.

En France, les rejets directs de mercure dans les eaux fluviales sont faibles (0,5 tonne par an), et essentiellement le fait d'usines dans la région Rhône-Alpes. Les rejets atmosphériques d'origine anthropique (15,8 tonnes par an en 1990, selon les statistiques officielles) constituent la source principale de contamination des milieux aquatiques. Ils proviennent de l'utilisation de combustibles fossiles, de l'incinération des déchets et de la métallurgie.

Les résultats du Réseau national d'Observation le long du littoral français indiquent que les concentrations des eaux varient de 0,1 à 6 ng.L⁻¹ de mercure total dissous, avec les valeurs les plus élevées dans la région du golfe de Fos et dans l'estuaire de la Seine. Les teneurs dans les coquillages varient de 0,01 à 1,66 mg.kg⁻¹ (poids sec). Les sites les plus pollués sont le bassin de Marennes-Oléron, l'estuaire de la Nivelle, le golfe de Fos, les régions de Marseille, Toulon, Cannes. Les poissons absorbent généralement plus de mercure que les coquillages, avec des concentrations dans les muscles de 0,3 à 10 mg.kg⁻¹ (poids sec).

Les PCB, ou polychlorobiphényles (le pyralène, le phénochlor), sont des molécules voisines du DDT par leur structure chimique et leurs propriétés écotoxicologiques. Ils ont été utilisés depuis les années 1930 par de nombreuses industries : électrotechnique (transformateurs électriques, condensateurs, mélanges techniques comme le pyralène), peintures, matières plastiques, etc. En raison de leur caractère liposoluble, les PCB peuvent être stockés dans les graisses des organismes vivants. La détection de résidus de PCB, dans l'environnement en 1964, a conduit, dans les années 1970, à restreindre leur usage dans la plupart des pays industrialisés. La production des PCB a cessé en France en 1987, mais les concentrations en PCB dans les eaux ne sont pas négligeables en raison, notamment, de leur adsorption par les sédiments et de leur grande stabilité.

VI. NITRATES, PHOSPHATES ET PHÉNOMÈNE D'EUTROPHISATION

La pollution des eaux superficielles et des nappes par les nitrates a pour principaux responsables l'agriculture et l'élevage intensifs. Les nitrates proviennent aussi bien de sources diffuses, tel le lessivage des sols, que de sources ponctuelles, tels les rejets d'effluents d'industries agro-alimentaires ou chimiques, et les rejets urbains ou domestiques. Environ 66 % des nitrates arrivant aux hydrosystèmes proviennent du milieu rural, 22% des rejets des collectivités locales et 12% de l'industrie.

Avec les produits phytosanitaires (herbicides, notamment), l'augmentation de la teneur en nitrates constitue une des causes majeures de la pollution des eaux souterraines. En France, les zones les plus touchées sont le Nord, le Bassin parisien, l'Alsace, la Bretagne, le Poitou-Charentes, ainsi que les vallées alluviales à forte densité humaine comme le Rhône et la Garonne. La

distribution des nitrates dans les aquifères est assez hétérogène, mais dépasse en certains endroits le seuil limite de potabilité qui est de 50 mg.L⁻¹. Cette pollution est due en grande partie à un accroissement des sources d'azote d'origine agricole. À titre indicatif, la France utilisait 2,5 millions de tonnes d'engrais azoté en 1990, soit cinq fois plus qu'en 1960. En Bretagne, le cheptel porcin est passé de 500 000 têtes en 1960 à 5,9 millions en 1986. Le lisier produit par les porcs atteint 8 millions de m³ par an.

Dans les eaux souterraines, la pollution par les nitrates est cumulative et persistante. Le temps de transfert dans les sols est parfois très long, de sorte que, dans l'hypothèse d'un arrêt des apports, la teneur des eaux souterraines continuerait à s'accroître pendant plusieurs années. Cependant, on a pu également montrer que la teneur en nitrates de certaines nappes suivait avec un petit délai seulement les épandages réalisés sur les sols agricoles. Dans les eaux courantes, les nitrates sont évacués rapidement vers le milieu marin côtier.

L'accroissement de la teneur des eaux en nitrates au cours des dernières décennies présente un double risque :

- pour la santé humaine, étant donné que les nappes et les rivières constituent les sources principales de l'alimentation en eau potable. Les concentrations en nitrates de l'eau potable ont perpétuellement augmenté ces trois dernières décennies dans les zones d'agriculture intensive, et les normes internationales (moins de 50 mg.L⁻¹) sont assez souvent dépassées ;

- avec les phosphates, les nitrates contribuent à modifier l'équilibre biologique des hydrosystèmes en provoquant le phénomène d'eutrophisation.

Les phosphates sont les principaux responsables de l'eutrophisation en France et dans le monde. Ils proviennent, à parts à peu près égales, de sources agricoles et industrielles, de déjections humaines et de détergents ou de lessives phosphatées. Dans les pays d'Europe de l'Ouest, on estime à 3,5 g par habitant et par jour la quantité de phosphore total rejetée dans le milieu naturel ; 1,2 g provient des excréments humains, le reste résulte surtout des détergents. Les apports diffus de phosphore par des zones agricoles sont plus difficiles à évaluer, mais dans les zones de culture on estime que 0,5 à 2,5 % du phosphore des engrais sont entraînés par l'eau. L'influence des pratiques agricoles dans le lessivage des sols cultivés a été démontrée.

L'utilisation des phosphates pour adoucir l'eau, en neutralisant l'action du calcaire qui nuit au lavage, fait l'objet de polémiques entre producteurs de lessives et protecteurs de l'environnement. La déphosphatation des eaux

domestiques dans les stations d'épuration constitue, bien entendu, une solution efficace, mais très coûteuse. Un pays comme la Suisse a interdit l'utilisation de phosphates dans les lessives et obtenu des résultats significatifs en diminuant l'eutrophisation du lac Léman. D'autres pays utilisent des produits de substitution, les zéolithes (silicates de sodium et d'aluminium), mis sur le marché en 1989 ; ces derniers, bien que non biodégradables, ne semblent pas avoir d'effets nocifs connus.

Le nitrilotriacétate est un produit de substitution efficace, utilisé depuis vingt ans au Canada. Les mesures réalisées par les Suisses, qui utilisent ce produit depuis 1986, montrent qu'il est sans danger pour l'environnement. Il se dégrade vite et bien, et les concentrations habituellement observées dans les milieux aquatiques sont loin du seuil de toxicité aiguë. Il a cependant pour défaut de pouvoir relarguer, par chélation, des métaux lourds fixés dans les sédiments, et ses effets éventuels à long terme ne sont pas bien connus. Pour ces différentes raisons, ce composé est encore interdit en France.

A/ Le phénomène d'eutrophisation

L'eutrophisation des eaux, qui a pris une ampleur inquiétante entre les années 1950 et 1960, se traduit par une prolifération excessive d'algues ou de macrophytes dont le manque de nutriments ne limite plus le développement. L'eutrophisation s'accompagne d'une diminution de la transparence des eaux, et la décomposition de cette abondante matière organique qui consomme beaucoup de dioxygène conduit le plus souvent à des mortalités massives d'espèces animales par asphyxie. L'eutrophisation a également pour conséquence de fortes variations de dioxygène dissous et du pH au cours de la journée. La modification de la production primaire résultant de l'eutrophisation a également des effets sur d'autres niveaux de la pyramide biologique : par exemple, une modification des peuplements de crustacés planctoniques ou de poissons, dont la survie est parfois compromise. L'abondance des algues et des macrophytes transmet par ailleurs un goût et une odeur désagréables à l'eau potable, même lorsqu'elle a été épurée. Les eaux eutrophes nécessitent donc des traitements longs et onéreux pour devenir potables.

Dans la plupart des lacs, il existe une relation entre la biomasse phytoplanctonique et la teneur en phosphore. La capacité biologique maximale d'un milieu est souvent limitée par cet élément qui est en général présent en quantité limitée dans les eaux naturelles. Le phénomène de *fleur d'eau*, une des manifestations de l'eutrophisation, se traduit par une pullulation du

phytoplancton qui donne une coloration soutenue à l'eau. Le «sang des Bourguignons» est un phénomène de fleur d'eau dû à la cyanobactérie *Oscillatoria rubens* qui donne à l'eau une couleur de sang.

La «malaïgue» (ou mauvaise eau) des étangs saumâtres du Languedoc, phénomène lui aussi bien connu, succède à une prolifération végétale.

Dans les petites rivières, l'eutrophisation favorise le développement de macrophytes ou d'algues filamenteuses fixées sur le fond. Dans les grandes rivières, l'eutrophisation est accentuée par la construction de barrages ou d'écluses qui ralentissent le courant, ce qui favorise le développement de phytoplancton. Ainsi, on a observé des concentrations élevées en chlorophylle dans la Loire et le Rhin.

B/ L'exemple du lac Léman

Berceau de la limnologie, le lac Léman fait l'objet depuis très longtemps d'observations suivies. Au cours des années 1950, on a constaté une dégradation de la qualité des eaux lacustres, qui avait pour manifestations principales un développement planctonique plus important, une dégradation de l'oxygénation des eaux profondes et une augmentation de la teneur en phosphore total (Fig. 2). Ces signes cliniques d'un processus d'eutrophisation se sont amplifiés au cours des années 1960, avec un changement qualitatif et quantitatif de la composition du phytoplancton : biomasses plus élevées, diminution des diatomées et accroissement des cyanobactéries caractéristiques des eaux eutrophes. Simultanément, les comptages bactériens mirent en évidence une contamination croissante des eaux lacustres. On a établi que l'augmentation importante de la population riveraine et le développement du tourisme au cours de cette période, ainsi que des pratiques agricoles plus intensives et l'essor de l'industrie, sont responsables de l'eutrophisation du lac. D'une valeur moyenne d'environ $10 \mu\text{g.L}^{-1}$ en 1960, la teneur en phosphore total des eaux du lac atteint 40 à $50 \mu\text{g.L}^{-1}$ en 1970, et un maximum de $90 \mu\text{g.L}^{-1}$ au début des années 1980. Le phytoplancton a atteint des biomasses élevées vers le milieu des années 1970, en pleine phase d'eutrophisation, en même temps que se développait le plancton de très petite taille (nanophytoplancton), peu abondant jusque-là. Ce nanoplancton est encore important au début des années 1990, mais les cyanobactéries sont en régression depuis le milieu des années 1980.

Dès le début des années 1970, on construit des stations d'épuration des eaux dans le bassin versant pour limiter l'importance des rejets. Parallèlement, l'introduction de nouvelles pratiques agricoles permit de

réduire sensiblement les pertes de fertilisants et les apports en phosphate au lac, d'autant plus qu'en 1986 la Suisse a interdit l'usage des phosphates dans les lessives. Ces diverses mesures ont eu pour effet, en 1993, de faire baisser d'environ 40% les teneurs en phosphore du lac par rapport à 1979.

Le zooplancton a connu également une augmentation marquée de la biomasse de 1960 jusqu'au début des années 1970, puis une phase d'abondance maximale culminant en 1981. Une réduction brutale de l'abondance du zooplancton fut ensuite observée de 1981 à 1984, suivie d'une phase de stabilisation. Cette évolution de l'abondance du zooplancton suit, dans ses grandes lignes, celle des teneurs en phosphore dissous dans les eaux. Il n'a pas été observé de modifications notables dans la composition spécifique des crustacés planctoniques, alors que les peuplements de rotifères ont connu des modifications interannuelles. L'eutrophisation a eu également des effets sur les peuplements piscicoles, et notamment sur les salmonidés, qui ont besoin d'une eau bien oxygénée. On a constaté que la diminution des captures de l'omble chevalier correspond à l'augmentation du taux de phosphore. Sans alevinage, l'espèce serait probablement en voie d'extinction.

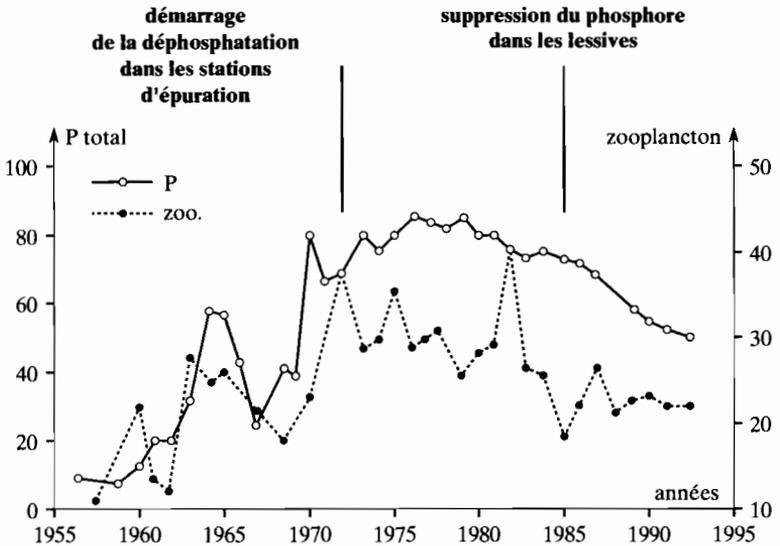


Figure 2. Évolution de la concentration moyenne en phosphore total ($\mu\text{g.L}^{-1}$) et de la biomasse en poids frais (g.m^{-2}) du zooplancton dans le lac Léman.

L'ensemble des observations réalisées sur le Léman suscite plusieurs remarques :

- le phénomène d'eutrophisation a été relativement rapide puisque, en moins de 20 ans, on a observé des modifications importantes, liées aux activités anthropiques, dans le fonctionnement du système lacustre. Cela malgré la taille du lac Léman, le plus grand lac d'Europe ;
- les mesures qui ont été prises pour limiter les apports en phosphore ont porté leurs fruits puisque la teneur en phosphore des eaux du lac baisse progressivement depuis 1980 ;
- si les réponses biologiques ont été rapides lorsque les concentrations en phosphore augmentent, le processus de restauration de la qualité des eaux (l'objectif est de revenir à des teneurs de phosphore total de l'ordre de 20-30 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) prend du temps et le système réagit avec retard et inertie à la réduction des apports. Les mesures prises au cours des années 1970, commencèrent à devenir perceptibles au début des années 1990.

VII. AUTRES SOURCES DE POLLUTIONS

◆ Les impacts radioécologiques

Le fonctionnement des centrales nucléaires entraîne l'émission contrôlée dans l'environnement d'effluents liquides et gazeux faiblement radioactifs. La radioécologie étudie le transfert des radioéléments entre les différentes composantes des écosystèmes et vise à définir les processus éventuels d'accumulation et de rétention des radionucléides, ainsi que les transferts possibles jusqu'à l'Homme. Dans l'environnement aquatique d'une centrale nucléaire, les concentrations en radioéléments imputables aux rejets ont toujours un taux nettement inférieur à celles qui caractérisent la radioactivité. Les concentrations maximales en radionucléides ont été observées dans les végétaux, qui contenaient des radioéléments plus nombreux que dans les autres compartiments. Chez les poissons, ce sont essentiellement les césiums qui sont détectés en situation normale ou accidentelle.

En revanche, l'accident de la centrale nucléaire de Tchernobyl, survenu en avril 1986, a libéré des radioéléments divers dans l'atmosphère, entraînant une remontée très nette de la radioactivité des aérosols, et des concentrations en césium (^{134}Cs et ^{137}Cs) dans les bassins versants français en raison du lessivage.

◆ Les hydrocarbures

Ils provoquent des dommages écologiques dans les hydrosystèmes et les milieux côtiers. Les naufrages du Torrey Canyon, en 1967, et de l'Amoco

Cadiz, en 1978, furent responsables de la perte de milliers de tonnes d'êtres vivants sur les côtes de Bretagne. Mais des pollutions moins spectaculaires se produisent régulièrement en milieu continental du fait de «négligences». Ainsi, dans le Bassin parisien, 40 % des pollutions seraient dues à des hydrocarbures.

◆ Les pollutions thermiques

L'eau de refroidissement des condenseurs des centrales thermiques, classiques ou nucléaires, est pompée dans les cours d'eau ou le milieu marin côtier. Puis on rejette l'eau réchauffée dans le milieu naturel à une température qui peut être de 4 à 5 °C plus élevée. L'impact thermique de ces rejets a fait l'objet de nombreuses études qui ont montré de manière générale que les échauffements sont faibles. L'impact thermique est bien entendu fonction de la morphologie du site et du débit de la rivière qui permet ou non un mélange rapide.

◆ Les pluies acides

Le terme de «pluies acides» recouvre deux phénomènes : d'une part, des pluies et neiges acidifiées (pH 4,5 à 5) après lessivage de gaz et de particules contenus dans l'atmosphère, et d'autre part, des dépôts secs gazeux ou particulaires. L'acidification des pluies résulte essentiellement de la pollution de l'air par de l'anhydride sulfureux provenant de la combustion des combustibles fossiles riches en soufre, et d'oxydes d'azote provenant de diverses activités industrielles. Dans l'atmosphère, ces gaz sont oxydés et convertis respectivement en acides sulfurique et nitrique qui acidifient les précipitations.

Depuis le début des années 1950, on a observé une forte augmentation de l'acidité des eaux de pluie dans diverses régions industrielles du monde. Ces pluies acides causent des dommages aux forêts et acidifient les systèmes aquatiques. Dans un premier temps, dans les eaux bien tamponnées (cf. chapitre 4), les carbonates et bicarbonates neutralisent l'apport acide sans que le pH du milieu varie. Mais, si les apports acides sont trop importants ou que le pouvoir tampon est faible, le pH peut chuter brutalement. Pour des pH inférieurs à 5, l'acidification des eaux provoque la mise en solution de sels d'aluminium très toxiques ce qui menace la photosynthèse des végétaux et la biologie des organismes aquatiques. D'autres éléments, comme le cadmium ou le plomb, jusque-là bloqués dans le sédiment, sont également libérés.

Des milliers de lacs dans les pays scandinaves, au Canada ou au Japon, sont gravement atteints par les pluies acides. Les eaux deviennent transparentes, mais la plupart des organismes vivants subissent des dommages, y compris les poissons.

◆ **Les pollutions microbiologiques**

Dans de nombreux hydrosystèmes pollués par des rejets urbains, on rencontre des germes d'origines diverses, notamment les germes fécaux provenant d'animaux à sang chaud : coliformes, staphylocoques, streptocoques fécaux, salmonelles, etc. Ils posent des problèmes de santé publique, car la contamination humaine a diverses causes : baignade, consommation d'eau ou de produits aquatiques.

Indicateurs biologiques et état de santé des écosystèmes aquatiques

Les responsables de la gestion des eaux et des milieux aquatiques cherchent depuis longtemps à réduire les effets négatifs des activités humaines sur le fonctionnement écologique des hydrosystèmes. Ils désirent, en priorité, maintenir une qualité des eaux compatible avec des objectifs de santé publique, et sauvegarder des ressources vivantes comme les poissons. Plus récemment, la société a manifesté également des exigences relatives à la sauvegarde et à la préservation de la nature, et à la qualité esthétique des paysages aquatiques.

Les connaissances acquises dans le domaine de l'écologie des systèmes aquatiques permettent d'œuvrer scientifiquement à la surveillance et la gestion, voire à la restauration de ces milieux. Les nombreuses recherches qui portent sur la notion d'indicateurs biologiques et sur l'état de santé des hydrosystèmes fournissent aux gestionnaires les moyens d'apprécier l'état écologique des hydrosystèmes et de suivre leur évolution dans le temps.

I. LES SYSTÈMES BIOLOGIQUES, INDICATEURS DE QUALITÉ

Pendant longtemps, les objectifs de qualité visés par les gestionnaires des eaux et des milieux aquatiques, étaient de réduire le niveau de pollution des écosystèmes en fixant des normes de concentrations admissibles dans les eaux. La qualité des eaux était donc évaluée à l'aide de critères physico-chimiques, dont la plupart faisaient l'objet de normes, au niveau des rejets polluants par exemple.

Cette démarche a fait ses preuves, mais également a montré ses limites. Ainsi, des émissions ponctuelles de substances toxiques difficilement décelables par les analyses physico-chimiques, ont des conséquences importantes sur le milieu biologique. En outre, la nature des impacts a changé : on observe aujourd'hui plus de pollutions ou de perturbations d'origine diffuse que de perturbations ponctuelles, ainsi qu'un nombre croissant de sources de perturbations et, par conséquent, des effets cumulés plus importants. Il est donc devenu difficile, en milieu naturel, d'établir une relation simple de cause à effet entre des variations dans l'émission d'une substance toxique et des changements dans la nature des communautés biologiques, car les différentes sources de perturbation interfèrent. D'autre part, il devenait nécessaire de développer d'autres méthodologies pour apprécier les conséquences de sources de perturbation qui ne sont pas d'origine chimique, comme les aménagements du lit des fleuves.

La prise en compte de variables biologiques pour caractériser la qualité des écosystèmes aquatiques s'est progressivement imposée, car elles permettent une évaluation beaucoup plus précise du devenir du compartiment biologique que les variables physico-chimiques. En effet, les organismes vivants, sensibles à une large gamme d'impacts physiques, chimiques et biologiques, peuvent théoriquement apporter des réponses précises et graduées aux conséquences de ces perturbations sur le milieu aquatique. Ainsi, la régulation du débit ou la destruction de certains biotopes éliminent certaines espèces, sans pour autant altérer la qualité physico-chimique des eaux. Dans un domaine comparable, l'introduction d'espèces de poissons afin d'améliorer la pêche, peut provoquer la disparition de nombreuses espèces indigènes, ou des modifications importantes dans les chaînes trophiques, sans affecter la qualité physico-chimique des eaux.

Élément caractéristique de l'environnement, un indicateur lorsqu'on le mesure, permet de quantifier l'amplitude d'une perturbation, le degré d'exposition à cette perturbation ou le niveau de réponse écologique à l'exposition. Un *indicateur biologique* (ou bio-indicateur) est un organisme ou un ensemble d'organismes qui, par référence à des variables biochimiques, cytologiques, physiologiques, éthologiques ou écologiques, permet, de façon pratique et sûre, de caractériser l'état d'un écosystème et de mettre en évidence le plus tôt possible les modifications naturelles ou provoquées.

Actuellement, les principales variables biologiques utilisées comme indicateurs présentent une grande diversité :

– au niveau de l'**individu**, on distingue des *indicateurs biochimiques* (modifications enzymatiques, carcinogène), des *indicateurs physiologiques*

(taux de croissance, taux de fécondité, maladies) et des indicateurs de *comportement* ;

– au niveau de la **population**, on utilise principalement les *indicateurs démographiques* (structures en âge et structures en taille, taux de natalité et de mortalité, *sex ratio*) ;

– au niveau de la **communauté**, on constate la présence ou l'absence d'*espèces indicatrices* et on examine la structure des communautés (richesse spécifique, abondance, biomasse, indicateurs de structure) ;

– au niveau de l'**écosystème**, on s'intéresse aux processus (production primaire, production secondaire, cycles des éléments nutritifs), aux structures (niveaux trophiques, chaîne alimentaire) et au paysage (hétérogénéité, fragmentation).

II. INTÉGRITÉ BIOTIQUE ET SANTÉ DES ÉCOSYSTÈMES

On comprend intuitivement ce qu'évoque la notion d'intégrité des écosystèmes. Le terme intégrité fait généralement référence à quelque chose qui est en bon état, qui est intact et inaltéré. Certains parlent également de santé des hydrosystèmes, la différence entre les deux concepts étant surtout épistémologique.

L'intégrité biotique d'un écosystème désigne la capacité qu'a un milieu d'abriter et de maintenir une communauté équilibrée et adaptée d'organismes, ayant une composition spécifique, une diversité et une organisation fonctionnelle comparables à celles d'habitats naturels de la région (ou, du moins, des habitats les moins perturbés). Un système vivant fait preuve d'intégrité si, lorsqu'il subit une perturbation, il conserve la capacité de réagir lui-même et d'évoluer vers un stade final qui soit normal ou «bon» pour ce système.

On constate qu'il y a une certaine part de subjectivité dans ces définitions. Définir des critères et choisir des indicateurs constituerait une tâche relativement facile si l'écologie pouvait nous fournir des modèles simples et rigoureux pour décrire et prévoir l'état des écosystèmes. Ce n'est pas encore le cas, alors que la surveillance, la gestion et la législation exigent une définition plus précise et plus objective du concept d'intégrité biotique. Il s'agit donc de définir la notion d'intégrité de manière opérationnelle, en sélectionnant pragmatiquement les variables qui semblent pertinentes et en se référant à une situation de référence qui constitue un objectif à atteindre pour la restauration/réhabilitation des milieux dégradés.

On peut identifier cinq classes principales de variables susceptibles d'expliquer la dégradation des hydrosystèmes fluviaux lorsque les activités humaines les ont modifiés :

- la **qualité de l'eau** : température, turbidité, dioxygène dissous, composés organiques et inorganiques, métaux lourds, substances toxiques ;
- la **structure de l'habitat** : type de substrat, profondeur de l'eau et vitesse du courant, complexité spatiale et temporelle de l'habitat physique ;
- le **régime hydrologique** : débit, distribution temporelle des crues ;
- la **source d'énergie** : type, quantité, taille des particules constitutives du matériel organique présent dans les rivières, variations saisonnières de l'énergie disponible ;
- les **interactions biotiques** : compétition, prédation, maladie, parasitisme, introductions d'espèces.

Les déterminants de la qualité des systèmes aquatiques sont donc complexes. La stratégie qui consisterait à seulement afficher pour objectif une eau plus propre est par trop simpliste, car rendre une eau plus claire ne protège pas pour autant le milieu d'autres sources d'impacts.

Dans son application, le concept d'intégrité biotique doit affronter un problème de taille, mais pas forcément insurmontable : quelle structure de référence constitue un repère d'intégrité ou de normalité, ou encore de bonne santé de l'hydrosystème ? Dans des régions encore peu perturbées, on peut supposer que la situation de référence est celle des structures biologiques observées dans les secteurs les mieux préservés des activités humaines. Mais en Europe occidentale, où les systèmes aquatiques subissent depuis des siècles les impacts anthropiques, l'identification de structures de référence est délicate. La solution réside probablement dans une meilleure connaissance des relations entre les caractéristiques de l'habitat et la composition des peuplements, en utilisant la modélisation déterministe comme support de la réflexion.

III. INDICATEURS BIOLOGIQUES ET OBJECTIFS DE GESTION

Un programme de surveillance écologique de l'environnement est subordonné à la définition de la qualité de l'hydrosystème qu'on désire obtenir, comme la composition spécifique ou la structure des peuplements, compte tenu des conditions biogéographiques locales ou régionales.

Un tel programme doit répondre à divers objectifs :

- fournir une évaluation des conditions de l'environnement pour déterminer si ces conditions vont se dégrader, et jusqu'à quel point, sous l'effet d'impacts prévisibles ou, au contraire, si le programme de réhabilitation s'ac-complit avec succès ;
- permettre, le cas échéant, de prendre des mesures de correction si les objectifs ne sont pas atteints. Il s'agit alors de rechercher les causes de l'im-pact et pas seulement de le mettre en évidence.

On distingue quelques grands types d'indicateurs en fonction des objectifs :

- **Indicateurs *d'alerte*** : il s'agit essentiellement d'indicateurs toxicolo-giques comme le «truitomètre».

- **Indicateurs *d'exposition***. Des indicateurs biochimiques vont servir à révéler l'existence de processus d'intoxication de l'environnement, avant que des effets plus graves ne se manifestent au niveau de l'écosystè-me. Ils doivent être capables de mettre en évidence l'existence de conta-minations difficilement décelables par d'autres méthodes (perturbation de brève durée, ou produits difficiles à détecter par l'analyse chimi-que).

- **Indicateurs *de diagnostic***. Il s'agit de mesurer des modifications liées aux activités humaines et de les comparer à des situations de référence dans des écosystèmes peu perturbés. Pour le diagnostic local, portant sur un secteur limité et sur une source relativement bien identifiée de perturbations, on dispose d'une grande panoplie de méthodes qui utilisent le plus souvent l'observation de groupes taxinomiques. Pour le diagnostic global, portant sur un ou plusieurs bassins hydrographiques, et ayant pour objectif une vision globale de la qualité écologique des milieux, les indicateurs écologiques doivent, le plus souvent, répondre à des critères de simplicité et de robustesse, comme les indicateurs biolo-giques globaux (IBG) utilisés en France. Il s'agit surtout de rechercher des tendances.

- **Indicateurs *d'objectifs***. Ils doivent permettre de juger si l'on a atteint objectifs fixés. Ils doivent intégrer, si possible, plusieurs caractéristiques du milieu et leur signification doit être facile à communiquer au public et aux gestionnaires. C'est le cas, par exemple, lorsqu'on utilise des espèces charis-matiques, importantes sur les plans économique et émotionnel, comme le saumon et l'esturgeon.

IV. INDICATEURS SOCIO-ÉCONOMIQUES ET PERCEPTION DE L'ENVIRONNEMENT

La liaison entre l'état des hydrosystèmes et la santé publique a perdu de son actualité en Europe dans la mesure où des épidémies comme la typhoïde, naguère responsables de fortes mortalités, sont fort heureusement devenues rares. Cependant, les autorisations de baignade, la restriction de la collecte et de la consommation de ressources vivantes (poissons, coquillages), ou des mesures visant à contrôler des nuisances telles que les odeurs putrides, constituent des indicateurs socio-économiques.

Une autre raison d'une meilleure prise en compte de l'état de santé des hydrosystèmes est l'intérêt porté par des groupes de professionnels et d'amateurs au maintien de la flore et de la faune sauvages. Les hydrosystèmes hébergent, en effet, des ressources vivantes exploitables (poissons, crustacés) et des espèces comme les oiseaux, qui présentent un grand intérêt pour les chasseurs et pour les ornithologues.

La gestion des hydrosystèmes ne peut pas reposer uniquement sur des principes écologiques définis et mis en œuvre par les experts. Une composante importante de la gestion réside dans la perception du public et la valeur sentimentale qu'il accorde aux écosystèmes. La composante émotive et éthique est loin d'être négligeable dans les prises de décision, et il n'est pas toujours simple d'assurer une bonne coordination entre l'attente du public et les objectifs écologiques. Ainsi, le slogan «Seine propre», qui lancé au début des années 1980, accompagnait le démarrage d'importants travaux d'épuration des eaux usées de l'agglomération parisienne, ne correspond pas à un objectif écologique indiscutable. L'objectif affiché de certains programmes de restauration des cours d'eau français est le retour de poissons mythiques comme le saumon ou l'esturgeon. Les Anglais ont fixé et atteint de tels objectifs en réhabilitant la Tamise.

Autrement dit, la question de l'intégrité des hydrosystèmes ne conduit pas nécessairement à une réponse unique. On doit accomplir un certain choix, qui sera influencé par l'attente ou le désir des sociétés. Bien que très caricaturale, l'idée de réintroduire le saumon dans le Rhin participe de cette démarche.

V. L'ESPRIT DES LOIS

La loi sur l'eau de 1992 consacre la notion de gestion écologique des eaux et stipule que l'eau fait partie du patrimoine commun de la nation. L'intérêt général est d'assurer sa protection, sa mise en valeur et le développement de la ressource utilisable, dans le respect des équilibres naturels.

La gestion équilibrée de la ressource en eau préoccupe le législateur qui désire préserver cette ressource en quantité suffisante pour l'utilisation domestique, agricole et industrielle. Il s'agit également de satisfaire ou de concilier différentes exigences concernant :

- la santé, la salubrité publique, la sécurité civile et l'alimentation ;
- la conservation et le libre écoulement des eaux, et la protection contre les inondations ;
- l'agriculture, les pêches et les cultures marines, la pêche en eau douce, l'industrie, la production d'énergie, les transports, le tourisme, les loisirs et les sports nautiques ainsi que toutes autres activités humaines légalement exercées.

Mais la loi affiche également, comme la législation européenne, des objectifs de qualité des milieux aquatiques. Ainsi, elle affirme en préambule que les usages de l'eau doivent prendre en compte la protection des milieux aquatiques, des sites, des zones humides, et qu'il faut renforcer la protection contre la pollution. En effet, la notion de gestion intégrée prend acte que l'eau ne constitue pas seulement un élément indépendant et autonome, mais fait partie d'un tout, d'un écosystème au sein duquel elle participe au développement et au maintien de la vie. Cette interactivité entre l'élément, son milieu et l'action de l'Homme rend incontournable une gestion globale du milieu.

La nouvelle loi organise les droits d'usage, selon le principe que l'intérêt général prime sur l'intérêt particulier. Ainsi, tout acte lié à l'eau (rejet, prélèvement, forage, etc.) sera soumis à déclaration ou autorisation selon son effet sur l'écosystème. La police des eaux et le pouvoir de l'État sont renforcés, de façon que les ressources en eaux superficielles et souterraines ne fassent plus l'objet d'une utilisation anarchique susceptible de les mettre en péril. En particulier, la loi crée un nouveau délit de pollution des eaux, qui punit d'emprisonnement les responsables de rejets de substances portant atteinte à la santé ou dommageables à la flore et à la faune.

C'est avec cette vision d'ensemble aux objectifs multiples, recherchant à la fois la gestion la plus efficace et la moins dommageable pour l'environnement de la ressource eau, que la loi introduit la notion de «Schéma d'aménagement et de gestion des eaux» (SAGE) qui vise à organiser le partenariat le plus large pour gérer les petites unités hydrologiques. Une «communauté locale de l'eau» réunit les représentants des collectivités locales, des établissements publics, des usagers, des propriétaires riverains, des organisations professionnelles, des associations, de représentants de l'État et des établissements publics. Le SAGE doit ainsi fixer les objectifs généraux d'utilisation,

de mise en valeur et de protection quantitative et qualitative des ressources en eaux superficielles et souterraines, et des écosystèmes aquatiques.

Pour assurer une vision d'ensemble des problèmes de l'eau à l'échelle de chaque bassin hydrographique, on a confié aux comités de bassin le soin d'établir un «schéma directeur d'aménagement et de gestion des eaux» (SDAGE). Il fixe les orientations fondamentales d'une gestion équilibrée de l'eau, prend en compte les principaux programmes arrêtés par les collectivités publiques, définit les objectifs de qualité et de quantité, ainsi que les aménagements à réaliser pour y parvenir.

On voit que la loi sur l'eau de 1992 dépasse les logiques sectorielles, qui avaient longtemps prévalu, pour préconiser une gestion écologique intégrée. Dans son esprit, elle prend très largement en compte les différents concepts écologiques élaborés au cours des dernières décennies. Il convient donc de souligner que les recherches sur les systèmes aquatiques continentaux répondent à des préoccupations majeures de la société relatives à la préservation de l'environnement, et que les résultats de ces recherches sur la connaissance du fonctionnement physique et biologique des milieux se traduisent concrètement par l'application de mesures de protection et de conservation dans le cadre d'une gestion patrimoniale. En réalité, la loi sur l'eau de 1992 s'inscrit bien dans la logique actuelle du développement durable, qui vise à concilier le nécessaire développement économique des pays avec la protection à long terme de l'environnement.

Conclusion

I. DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES DYNAMIQUES

L'écologie des hydrosystèmes, telle que nous l'avons traitée dans cet ouvrage, s'inscrit dans une approche dynamique dont on rappellera pour conclure quelques grands principes.

◆ Le moteur du fonctionnement écologique : l'hydrologie

C'est une banalité de rappeler que l'existence d'un hydrosystème est liée à la présence de l'eau. Pourtant, l'écologie des milieux aquatiques a longtemps sous-estimé ce facteur. L'importance, la fréquence, l'intensité des apports par les pluies déterminent le type de régime hydrologique des fleuves, leur puissance et leur force érosive. Les fluctuations du niveau des lacs ou des zones humides, ainsi que leur pérennité, dépendent étroitement des bilans hydrologiques. Les inondations dues aux crues constituent un élément déterminant dans le fonctionnement écologique des plaines alluviales.

◆ Des milieux structurés

Les hydrosystèmes sont des milieux structurés dans l'espace : pour les milieux lacustres, stratification en fonction de la profondeur liée à la température, à la pénétration de la lumière, à la teneur en dioxygène ; structuration arborescente longitudinale pour les cours d'eau, en raison de l'écoulement des eaux par gravité. Cette structuration du milieu physique a des conséquences sur l'organisation biologique : les communautés végétales et animales s'organisent le long de gradients physico-chimiques. La structure biologique d'un hydrosystème n'est donc pas aléatoire, mais déterminée par l'environnement physico-chimique. Dans ces conditions, il est possible d'envisager une modélisation déterministe des communautés vivantes afin

de prévoir comment elles vont évoluer si l'on modifie certains paramètres du milieu.

◆ **Des systèmes interactifs**

Les systèmes aquatiques continentaux sont des systèmes ouverts, fortement influencés par les milieux terrestres et marins qui les entourent, pour les apports en eau et en éléments nutritifs, et pour les échanges de matériel biologique. Un fleuve fonctionne avec sa vallée alluviale et avec les différents biotopes aquatiques qui contribuent au cycle biologique de nombreuses espèces. Il est également en interaction avec le milieu souterrain qui participe à l'alimentation en eau du système superficiel et sert à la fois de milieu de vie pour des espèces strictement hypogées et de refuge pour de nombreuses espèces benthiques épigées. Tout aménagement du cours du fleuve, toute modification de l'occupation des sols sur le bassin versant ont des répercussions sur le cycle hydrologique, la qualité des eaux et, en définitive, les systèmes biologiques.

L'interactivité concerne également les relations entre composantes physiques et biologiques de l'hydrosystème. On a longtemps privilégié le contrôle du système biologique par les ressources (*bottom-up*), c'est-à-dire par la disponibilité en éléments nutritifs, par exemple. Plus récemment, on s'est intéressé au contrôle par les niveaux trophiques supérieurs (*top-down*) et aux conséquences des cascades trophiques dans l'écosystème. En réalité, ces deux approches coexistent au sein d'un hydrosystème. On sait également que le milieu biologique, qui possède ses propres capacités d'organisation, exerce en retour une influence sur le fonctionnement physico-chimique des hydrosystèmes. Ainsi, le processus de photosynthèse nécessite la disponibilité de certains éléments chimiques, mais modifie en retour la composition chimique des eaux en gaz dissous et en éléments nutritifs.

◆ **Une variabilité spatiale et temporelle**

La compréhension de l'interactivité au sein des hydrosystèmes, ou de leur fonctionnement de manière plus générale, est souvent difficile en raison des différentes échelles spatiales et temporelles sur lesquelles se déroulent les nombreux phénomènes biogéochimiques et biologiques.

La variabilité temporelle, vue sous l'angle des cycles journaliers et annuels, mais aussi de la variabilité interannuelle, constitue un élément clé du fonctionnement des systèmes aquatiques continentaux. Les crues jouent ainsi un rôle majeur en permettant, par exemple, de rétablir épisodiquement des connectivités entre divers milieux. Les épisodes hydrologiques exceptionnels (sécheresses, crues) sont des perturbations dont les effets peuvent se faire sentir à long terme.

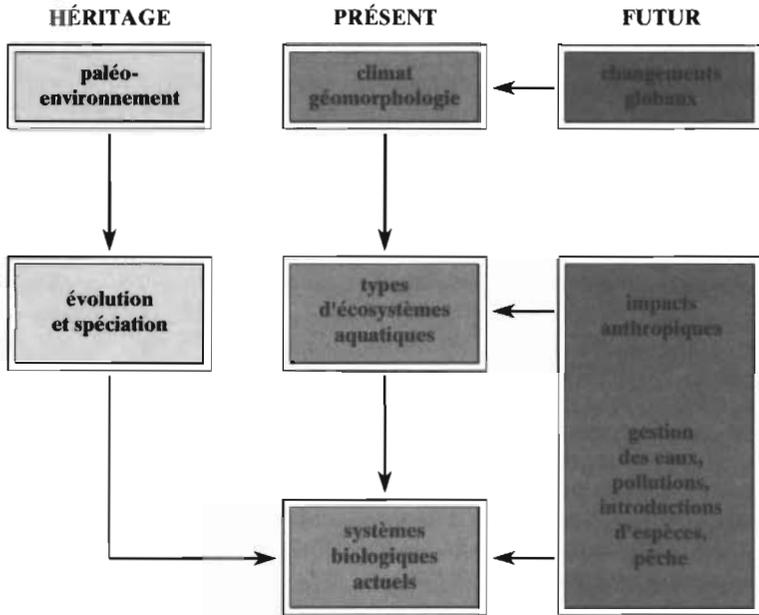


Figure 1. Représentation schématique de la perspective temporelle dans les hydrosystèmes.

II. LES HYDROSYSTÈMES : UN PATRIMOINE ÉCOLOGIQUE

Les hydrosystèmes produisent un certain nombre de ressources physiques et vivantes, et remplissent des fonctions qui profitent globalement à la société. Ils constituent à ce titre un véritable patrimoine écologique :

- épuration et stockage d'eau de qualité, y compris en facilitant la recharge des aquifères au niveau des zones humides ; le pouvoir auto-épurateur des hydrosystèmes est un auxiliaire précieux dans la lutte contre les pollutions ;
- production de ressources vivantes exploitables (poissons, invertébrés, bois) et source d'activité économique ;
- maintien d'une grande biodiversité (diversité génétique et diversité spécifique) et d'une grande diversité d'habitats ;

Il faut ajouter à cela que les différents compartiments ne réagissent pas à la même vitesse. Ainsi, les eaux superficielles réagissent très rapidement aux précipitations, alors que les eaux souterraines, dont l'écoulement est beaucoup plus lent, réagissent avec retard. Cette question des «effets retard» concerne également les composantes biologiques de l'hydrosystème : les peuplements bactériens composés d'espèces dont le cycle biologique dure quelques heures réagissent beaucoup plus rapidement aux changements du milieu que les peuplements végétaux où la longévité des espèces atteint quelques décennies.

Ces fluctuations temporelles s'accompagnent de fluctuations spatiales. En permanence, les variations du niveau de l'eau font et défont les biotopes et les peuplements qui leur sont associés. De nombreuses espèces ont développé des stratégies adaptatives qui leur permettent d'utiliser au mieux cette variabilité spatio-temporelle qu'il faut considérer, non pas comme une succession de perturbations, mais comme le fonctionnement normal des hydrosystèmes.

◆ Une perspective historique (Fig. 1)

Les caractéristiques actuelles d'un hydrosystème dépendent de sa situation géographique (climat, pluviométrie, etc.) et du contexte géomorphologique qui détermine la pente ou la forme du bassin. Le régime hydrique et la morphométrie exercent des contraintes sur la composition et la distribution des espèces qui peuplent l'hydrosystème.

Mais le système que nous observons actuellement est en réalité un héritage. Il importe de connaître les divers épisodes de son passé pour comprendre sa structure et son fonctionnement actuels. L'histoire climatique, les changements de niveau marin, ont façonné la morphologie du bassin. La composition en espèces s'interprète dans un contexte biogéographique : les glaciations, les communications entre bassins expliquent pourquoi certaines espèces sont présentes ou non dans l'hydrosystème considéré. En outre, depuis quelques siècles, les activités humaines exercent une influence de plus en plus forte sur ces milieux.

L'avenir des hydrosystèmes dépend, bien entendu, des changements climatiques, qu'ils subissent ou non l'influence anthropique. Cependant, si les facteurs de l'environnement ont joué un rôle important pour façonner les hydrosystèmes, leur flore et leur faune, l'Homme intervient de manière de plus en plus marquée. Aucun écosystème aquatique n'est actuellement à l'abri des impacts anthropiques : les aménagements, les pollutions, les introductions d'espèces, bouleversent profondément l'évolution naturelle de ces milieux de plus en plus artificiels. Autrement dit, l'avenir dépend, ce qui est nouveau, de la manière dont les hommes vont utiliser et gérer les hydrosystèmes.

- capacité de réguler les événements paroxysmiques comme les crues, par la présence de zones inondables, ou comme les sécheresses, par la présence de zones tampons ou de zones refuges ;
 - voies de pénétration et de communication : les hydrosystèmes ont joué un rôle majeur dans l'histoire des peuplements humains ;
 - lieu d'activités culturelles et élément majeur des activités touristiques ;
- les hydrosystèmes jouent un rôle important dans l'imaginaire et la régulation des sociétés.

III. VERS UNE GESTION INTÉGRÉE DES HYDROSYSTÈMES

Le terme « gestion intégrée », utilisé depuis quelques décennies, signifie qu'il faut prendre en considération le bassin versant dans son ensemble et les interactions entre les différentes composantes du système. Il inclut également la notion de concertation entre usagers pour gérer des usages et des objectifs différents selon les utilisateurs du bassin.

Gérer suppose que l'on définisse des objectifs et des moyens. Une gestion intégrée doit respecter la complexité écologique du milieu et utiliser les différents moyens réglementaires ou financiers pour concilier divers intérêts dans un contexte d'usages et d'enjeux souvent conflictuels. La gestion intégrée (ou écologique) doit en effet pouvoir arbitrer en fonction d'objectifs définis par le dialogue social, et qui peuvent eux-mêmes répondre à différentes logiques : des logiques d'usages, des logiques de conservation ou de protection, des logiques scientifiques, des logiques de moyens, etc...

Il ne faut pas ignorer l'enjeu politique que constitue une bonne gestion des hydrosystèmes. De nombreux pays dépendent des nappes et des fleuves transfrontaliers pour leur alimentation en eau potable : 43% pour l'Irak, 51% pour la Tunisie, 72% pour la Belgique, 97% pour l'Égypte et 100% pour Israël, par exemple. Élément important de la sécurité nationale, car le développement passe inévitablement par une utilisation intensive des ressources en eau, les conditions d'accès à cette ressource peuvent engendrer des tensions internationales. On comprend ainsi l'intérêt géostratégique de certains fleuves comme le Nil, le Jourdain ou le Mékong. Or leur gestion durable est étroitement liée à l'utilisation des sols, à l'agriculture, à l'urbanisation, à la production industrielle, à la gestion des déchets, aux changements climatiques, aux préoccupations concernant la santé des populations. Tous ces éléments, dont il faut tenir compte pour une gestion durable des hydrosystèmes, nécessitent une bonne connaissance de leur fonctionnement écologique. Les recherches sur les hydrosystèmes s'inscrivent ainsi dans la perspective d'un développement durable.

BIBLIOGRAPHIE

D. J. ALLAN, *Stream ecology. Structure and function of running waters*, Chapman & Hall, London, 1995.

C. AMOROS & G. E. PETTS, *Hydrosystèmes fluviaux*, Collection d'Écologie, 24. Masson, Paris, 1993.

R. BARBAULT, *Écologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*, Masson, Paris, 1992.

J. BLONDEL, *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*, Collection d'Écologie, 27. Masson, Paris, 1995.

J. BONTOUX, *Introduction à l'étude des eaux douces. Eaux naturelles, eaux usées, eaux de boisson, Qualité et santé*, CEBEDOC, Liège, 1993.

B. DUSSART, *Limnologie. L'étude des eaux continentales*, Gauthier-Villars, 1966.

S. FRONTIER & D. PICHOT-VIALE, *Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*, Collection d'Écologie, 21. Masson, Paris, 1991.

A. J. HORNE & C. R. GOLDMAN, *Limnology*, McGraw-Hill, Inc., New York, 1994.

G. LACROIX, *Lacs et rivières, milieux vivants*, Écoguides, Bordas, Paris, 1991.

R. POURRIOT, J. CAPBLANCQ, P. CHAMP & J. A. MEYER, *Écologie du plancton des eaux continentales*, Collection d'Écologie, 16. Masson, Paris, 1982.

R. POURRIOT & M. MEYBECK (éditeurs scientifiques), *Limnologie générale*, Collection d'Écologie, 25. Masson, Paris, 1995.

L. SIGG, W. STUMM & P. BEHRA, *Chimie des milieux aquatiques. Chimie des eaux naturelles et des interfaces dans l'environnement*, Masson, Paris, 1992.

Y. TARDY, *Le cycle de l'eau. Climats, paléoclimats et géochimie globale*, Masson, Paris, 1986.

L'eau stockée dans les lacs, les rivières et les zones humides ne représente qu'une part infime des eaux de la planète. Pourtant ces milieux sont indispensables à la vie de très nombreuses espèces végétales et animales, y compris l'Homme.

Les systèmes aquatiques continentaux sont bien structurés. Les communautés végétales et animales s'organisent le long de gradients physico-chimiques : gradient longitudinal pour les fleuves, profondeur pour les lacs. Le régime hydrologique est le véritable moteur du fonctionnement écologique de ces hydrosystèmes qui sont en forte interaction avec les milieux environnants.

Ces hydrosystèmes font l'objet, partout dans le monde, de nombreux usages qui sont souvent une source de conflits entre les différents utilisateurs.

Pourtant ceux-ci constituent un véritable patrimoine écologique qu'il faut préserver. La notion de gestion intégrée prend en compte la complexité des interactions entre les systèmes écologiques et les systèmes sociaux. Une perspective de développement durable est nécessairement un compromis entre la protection des milieux et les enjeux économiques et sociaux dont ils font l'objet.

Christian Lévêque est directeur de Recherches et délégué à l'Environnement à l'ORSTOM. Il a dirigé pendant plusieurs années le Groupement d'Intérêt public « Hydrosystèmes ». Limnologue et ichtyologue, il est l'auteur de nombreux ouvrages scientifiques en écologie aquatique.

Les Fondamentaux

La bibliothèque de base de l'étudiant en sciences

- 1^{er} cycle -

14/5126/9



9 782011 451262



« Le photocopillage c'est l'usage abusif et collectif de la photocopie sans autorisation des éditeurs. Largement répandu dans les établissements d'enseignement, le photocopillage menace l'avenir du livre, car il met en danger son équilibre économique et prive les auteurs d'une juste rémunération.

En dehors de l'usage privé du copiste, toute reproduction totale ou partielle de cet ouvrage est interdite. »