

L'eutrophisation

Manifestations, causes,
conséquences et prédictibilité

G. Pinay, C. Gascuel, A. Ménesguen, Y. Souchon,
M. Le Moal, A. Levain, C. Étrillard, F. Moatar,
A. Pannard, P. Souchu



L'eutrophisation

Manifestations, causes, conséquences et prédictibilité

Gilles Pinay, Chantal Gascuel, Alain Ménesguen,
Yves Souchon, Morgane Le Moal, Alix Levain, Claire Étrillard,
Florentina Moatar, Alexandrine Pannard, Philippe Souchu



Collection *Matière à débattre et décider*

La dépendance alimentaire de l'Afrique du Nord et du Moyen-Orient à l'horizon 2050

Bertrand Schmitt, Chantal Le Mouël

2017, 144 p.

Agriculture et alimentation durables

Trois enjeux dans la filière céréales

Gilles Charmet, Joël Abécassis, Sylvie Bonny, Anthony Fardet,

Florence Forget, Valérie Lullien-Pellerin

2017, 192 p.

Le recyclage des résidus organiques

Regards sur une pratique agro-écologique

Hélène Jarousseau, Sabine Houot, Jean-Marie Paillat, Hervé Saint-Macary, coord.

2016, 276 p.

Le présent document constitue la synthèse du rapport d'une Expertise scientifique collective confiée par les ministères en charge de l'environnement et de l'agriculture et l'Agence française pour la biodiversité au CNRS, à l'Ifremer, à l'Inra et à Irstea. Il a été élaboré par un collectif d'experts scientifiques sans condition d'approbation préalable par les commanditaires, et n'engage que la responsabilité de ses auteurs.

Le rapport d'expertise et le résumé sont disponibles sur le site www.cnrs.fr/inee.

Pour citer ce document :

Gilles Pinay, Chantal Gascuel, Alain Ménesguen, Yves Souchon, Morgane Le Moal, Alix Levain, Claire Étrillard, Florentina Moatar, Alexandrine Pannard, Philippe Souchu, 2018. *L'eutrophisation. Manifestations, causes, conséquences et prédictibilité*, éditions Quæ (France), 176 pages.

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex, France

www.quae.com

© Éditions Quæ, 2018

ISBN : 978-2-7592-2757-0

ISSN : 2115-1229

Le Code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Sommaire

Remerciements	4
Introduction	5
Questions posées au CNRS, à l'Ifremer, à l'Inra et à Irstea	6
Méthode	6
Structure de la synthèse	8
1. Qu'est-ce que l'eutrophisation ? Pourquoi et comment survient-elle ?	
Mécanismes de l'eutrophisation	10
Définition de l'eutrophisation	26
Apports, transferts, rétention et transformation de N et P le long des continuum terre-mer	31
La controverse entre N et P	42
Le concept de vulnérabilité	43
2. Quelles évolutions de l'eutrophisation ?	
Évolution globale des flux de nutriments, rôle des activités humaines	48
Analyse de l'évolution sur le long terme de différents systèmes	49
Évolutions mesurées dans le cadre des réseaux de surveillance	58
Impact des changements globaux	63
Les évolutions sociopolitiques et les perceptions par la société	70
3. Dispositifs pour encadrer l'eutrophisation : cadres réglementaires et outils de suivi	
Évolution du cadre réglementaire et surveillance associée	77
Autres réseaux plus spécifiquement dédiés à la surveillance de l'eutrophisation	88
Indicateurs et méthodes pour le suivi de l'eutrophisation	91
Le futur de la surveillance	100
4. Vers la remédiation : prédictibilité, voies de remédiation et gestion intégrée	
Actions sur les symptômes de l'eutrophisation : principes et limites	108
Actions sur les causes de l'eutrophisation : principe et limites	110
Approches économiques de la remédiation	119
Modéliser l'eutrophisation : représenter, comprendre et accompagner l'action	124
Agir dans la complexité : instruments et pratiques d'une gestion intégrée	145
Conclusion	157
Bibliographie	165
Liste des auteurs	173

Remerciements

L'équipe projet remercie très vivement tous les contributeurs scientifiques, ainsi que les membres du comité de suivi et tous les personnels des ministères en charge de l'environnement, de l'agriculture, de la recherche, de l'Agence française pour la biodiversité, du CNRS, de l'Ifremer, de l'Inra, d'Irstea ayant contribué à ce travail.

Nous remercions tout particulièrement Anaïs Tibi, de la Délégation à l'expertise scientifique collective, à la prospective et aux études (DEPE) de l'Inra, pour son accompagnement méthodologique tout au long de ce projet.

Introduction

Les sociétés humaines se sont généralement établies dans des vallées bordant des cours d'eau et des lacs, ou s'étendant le long du littoral. Essentielle à leur développement, l'eau a également toujours été utilisée par les sociétés comme réceptacle des déchets produits, le plus souvent non intentionnellement ou indirectement. L'accroissement des populations et le développement des sociétés ont cependant progressivement dépassé les limites des capacités d'épuration naturelles de l'eau, induisant une dégradation de sa qualité.

L'eutrophisation compte parmi les altérations les plus courantes des eaux continentales et marines. Déclenchés par des apports excessifs en nutriments, les phénomènes d'eutrophisation se traduisent par une productivité exacerbée des écosystèmes aquatiques. Les manifestations les plus connues sont les efflorescences de cyanobactéries toxiques dans les lacs et les cours d'eau, et les proliférations de macroalgues vertes dans les zones côtières. Ces phénomènes génèrent des perturbations majeures des écosystèmes aquatiques et ont des impacts sur les biens et les services associés, sur les activités économiques qui leur sont liées, et sur la santé de l'homme. L'intensification de l'agriculture et l'urbanisation sont identifiées comme les principales contributions de ces apports excessifs de nutriments aux écosystèmes aquatiques.

Les phénomènes d'eutrophisation ont été observés dès le début du xx^e siècle dans les milieux aquatiques situés à proximité des grandes aires urbaines et industrielles des pays industrialisés de l'hémisphère nord. Ils ont donné lieu, il y a quelques décennies, à la mise en place d'actions politiques. Les enjeux de ces politiques, les cadres cognitifs et techniques de prise en charge de ces problèmes, leur visibilité sociale, les connaissances et les instruments qui les appuient ont ensuite considérablement évolué à partir des années 1990. À l'échelle européenne, ces évolutions se traduisent, par exemple, par l'adoption de conventions internationales telles que la convention OSPAR pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du Nord-Est, ou par l'adoption de directives européennes comme la directive-cadre sur l'eau (DCE).

Une conséquence importante de ces évolutions est que l'eutrophisation est devenue, dans certains espaces, une question socialement vive, c'est-à-dire une question qui, investie par une pluralité d'acteurs porteurs de valeurs et d'intérêts contrastés, ne peut être uniquement abordée et traitée par l'établissement de preuves scientifiques. Si les phénomènes d'eutrophisation sont observables à l'échelle du globe, ils demeurent des phénomènes locaux : ils se matérialisent selon différentes formes et trajectoires, et sont plus ou moins sensibles et problématisés selon les territoires. Les dispositifs publics de lutte contre l'eutrophisation accentuent ces enjeux sociaux et politiques, du fait, d'une part, des diverses contraintes réglementaires qui y sont associées, et d'autre part, parce qu'ils alimentent le débat public autour des activités identifiées comme contribuant, ou ayant contribué, de façon déterminante à l'enrichissement en nutriments des milieux aquatiques. C'est le cas, en particulier en Europe et en Amérique du Nord, pour l'activité agricole.

Questions posées au CNRS, à l'Ifremer, à l'Inra et à Irstea

DANS CE CONTEXTE DE QUESTIONS SOCIALEMENT VIVES autour des problèmes d'eutrophisation, et en vue d'améliorer la cohérence, la pertinence et l'efficacité de l'action publique, les ministères en charge de l'écologie et de l'agriculture ont souhaité pouvoir s'appuyer sur une base scientifique regroupant les connaissances disponibles sur cette problématique.

Le CNRS, l'Ifremer, l'Inra et Irstea ont ainsi été sollicités pour produire un état des lieux critique des connaissances scientifiques certifiées, sur le plan européen et mondial, sur les causes, les mécanismes, les conséquences et la prédictibilité des phénomènes d'eutrophisation. Le terme d'eutrophisation étant utilisé à la fois par la communauté scientifique et par les politiques publiques, aboutissant à des définitions multiples, il a été demandé aux instituts de recherche de clarifier la définition de l'eutrophisation, en prenant en compte les besoins et les enjeux opérationnels de l'action publique. Il a également été souhaité que soit pris en compte le continuum terre-mer, c'est-à-dire le système de transfert des bassins-versants aux écosystèmes aquatiques d'eaux douces, saumâtres et marines, dans la mesure où il contribue à la caractérisation du risque d'eutrophisation. Enfin, il a été demandé aux quatre organismes d'identifier les verrous scientifiques nécessitant l'acquisition de nouvelles connaissances et pouvant faire l'objet de recherches. A été exclue du champ de l'expertise l'analyse détaillée de l'impact des activités humaines (systèmes agricoles, modalités de traitements de l'eau, etc.) sur l'eutrophisation. Seuls les impacts dans leurs aspects généraux et à une échelle spatiale large sont examinés, de manière à fournir une vision intégrée des processus à l'échelle nationale.

Au-delà de la compréhension des processus bio-physico-chimiques en jeu, il est apparu essentiel aux pilotes de l'expertise d'aborder l'eutrophisation comme un problème de société, pour deux raisons principales. D'une part, parce que l'accroissement des phénomènes d'eutrophisation apparaît comme très liée aux dynamiques de développement des sociétés humaines. D'autre part, parce que la visibilité sociale du phénomène s'accroît. A donc été inclus dans le champ de la littérature étudiée l'ensemble des travaux en sciences humaines et sociales qui se sont penchés sur ces problèmes, en particulier les travaux d'économie, de droit, de science politique, de sociologie et de sciences de gestion qui apportaient des éléments-clés de compréhension et d'analyse en ce qui concerne les politiques publiques de lutte contre l'eutrophisation et leur contexte de déploiement.

Méthode

LES PRINCIPES FONDATEURS D'UNE EXPERTISE SCIENTIFIQUE COLLECTIVE (ESCO) sont régis, d'une part, par la charte nationale de l'expertise du 22 décembre 2009, réalisée sous l'égide du ministère chargé de la recherche, et à laquelle le CNRS, l'Ifremer, l'Inra et Irstea ont adhéré, et, d'autre part, par des chartes propres à chacun des quatre instituts. La finalité d'une ESCo est de fournir aux pouvoirs publics un socle de connaissances scientifiques

sur lequel s'appuyer dans un processus de décision politique. Une ESCo consiste donc à rassembler la littérature scientifique internationale disponible sur un sujet donné, et à en extraire les points de certitudes, les points d'incertitudes, les lacunes et les éventuelles questions faisant l'objet de controverses scientifiques. L'Expertise scientifique collective n'a pas vocation à fournir des avis d'experts ou des solutions techniques clé en main aux questions qui se posent aux gestionnaires, mais d'identifier les leviers d'action.

La robustesse, la qualité et l'objectivité d'une expertise reposent sur des principes fondateurs énoncés dans la charte nationale et celles des instituts, à savoir : compétence, pluralité et impartialité du collectif d'experts, ainsi que transparence de la démarche. La compétence est garantie par le mode de repérage des experts, qui s'opère sur la base de leurs spécialités en lien avec la problématique ainsi que sur la base de leurs publications reconnues par leurs pairs. La recherche d'une diversité pluridisciplinaire, institutionnelle et internationale des experts permet d'assurer la qualité d'une expertise à travers la pluralité des analyses. Cela favorise par ailleurs la confrontation de points de vue et l'identification d'éventuelles controverses, répondant ainsi au principe d'impartialité, principe également conforté par le fait que chaque expert a rempli une charte de déontologie et de déclaration de liens d'intérêts. Enfin, le principe de transparence est assuré par la traçabilité et la reproductibilité de la méthode et par le fait que les sources utilisées sont rendues publiques.

Le collectif de l'ESCo eutrophisation est composé d'une équipe projet, constituée de quatre pilotes scientifiques soutenus par une responsable de coordination et cinq documentalistes, ainsi que d'un groupe d'experts regroupant 39 scientifiques (la liste des personnes impliquées dans le collectif est indiquée en fin de document). Les domaines de compétences de ce collectif s'étendent de l'écologie, l'hydrologie, la biogéochimie, les sciences biotechniques, aux sciences sociales, au droit, à l'économie. Ils recouvrent les différents types d'écosystèmes aquatiques : cours d'eau, plans d'eau, estuaires, milieu marin côtier et hauturier, ainsi que la notion de continuum entre ces systèmes avec des spécialistes de l'approche bassins-versants.

Le groupe d'experts a élaboré les différents volets de l'expertise, en analysant et en synthétisant les corpus documentaires adéquats. L'ensemble des contributions des experts sont regroupées dans le rapport d'expertise, à partir duquel l'équipe projet a élaboré la présente synthèse (documents disponibles *in extenso* sur le site Internet www.cnrs.fr/inee). Les experts scientifiques sont responsables du rapport. L'équipe projet s'engage, quant à elle, sur les conditions dans lesquelles se déroule le processus d'expertise : qualité du travail documentaire de mise à jour des sources bibliographiques, transparence des discussions entre les experts, animation du groupe de travail et rédaction des documents de synthèse et de communication.

Le corpus bibliographique sur lequel s'appuie l'expertise a été constitué à partir de requêtes effectuées dans le Web of Science (WoS), un service d'information universitaire en ligne qui donne accès à plusieurs bases de données bibliographiques recensant une très grande partie de la littérature scientifique mondiale publiée et certifiée. Pour les sciences humaines et sociales, des recherches complémentaires ont été menées dans les bases Scopus et Econlit. Au sein de ces bases de données,

et avec le soutien des documentalistes, chaque expert a utilisé une combinaison de mots-clés lui permettant d'extraire la littérature répondant à la question dont il avait la charge. Pour certaines questions peu documentées, les experts ont dû compléter le corpus bibliographique avec de la littérature grise, c'est-à-dire de la littérature non visée par un comité de lecture académique. N'était alors retenue que la littérature émanant d'organismes gouvernementaux (rapports scientifiques ou techniques issus ou commandés par des organismes de recherche publics ou les services de l'État). Pour le droit et la surveillance, des textes juridiques et des rapports techniques dans les domaines de l'écologie appliquée ont été inclus. Concernant précisément la question des manifestations de l'eutrophisation dans les départements d'outre-mer, la littérature scientifique académique était très limitée, la majeure partie des informations disponibles se trouvant dans la littérature grise. Par conséquent, la présente analyse bibliographique porte principalement sur la France métropolitaine.

L'expertise repose sur un corpus bibliographique d'environ 4 000 références. Compte tenu de la masse d'information existante et de sa dispersion, il n'est pas possible de garantir l'exhaustivité de l'analyse. Cependant, la rigueur de la démarche et la fiabilité des sources documentaires utilisées permettent de garantir la représentativité du corpus bibliographique par rapport aux questions traitées.

Structure de la synthèse

LA SYNTHÈSE ABORDE DE MANIÈRE TRANSVERSALE les questions traitées dans le rapport. Elle s'articule autour de quatre volets :

- la caractérisation des phénomènes d'eutrophisation,
- leur évolution en lien avec les activités humaines,
- leur suivi,
- leur gestion.

Le premier volet détaille les causes, les mécanismes, les principales manifestations de l'eutrophisation, le rôle qu'y jouent les transferts de nutriments le long du continuum terrestre-aquatique et la notion de vulnérabilité des écosystèmes récepteurs. Une définition de l'eutrophisation y est proposée. Le deuxième volet explicite les évolutions des flux de nutriments et des manifestations de l'eutrophisation, en lien avec les activités humaines, quand le troisième volet interroge la capacité des outils existants pour mesurer ces phénomènes. Enfin, le dernier volet est consacré à la gestion intégrée des phénomènes d'eutrophisation, et cible la prédictibilité de ces phénomènes ainsi que les moyens de remédiation et de prévention.

Dans chacun des quatre volets sont traités dans un premier temps les éléments communs aux milieux marins et aux eaux douces (par exemple les mécanismes, les réflexions et démarches liées aux outils de suivi, etc.), pour dans un second temps identifier les différences entre ces systèmes (par exemple les manifestations de l'eutrophisation, etc.).

1. Qu'est-ce que l'eutrophisation ?

Pourquoi et comment survient-elle ?

L'eutrophisation des écosystèmes aquatiques est une succession de processus biologiques enclenchés en réponse à un apport excessif de nutriments. Elle se traduit par des réponses complexes de l'ensemble des écosystèmes aquatiques d'eau douce, saumâtre ou salée. Elle peut être progressive ou brutale. Les effets les plus notables sont des proliférations de producteurs primaires (plantes aquatiques, algues, cyanobactéries), des phénomènes de toxicité ou d'anoxie (absence d'oxygène), des pertes de biodiversité. L'eutrophisation apparaît le plus souvent aux yeux du grand public comme un problème environnemental très localisé et à travers des phénomènes très médiatisés comme les marées vertes sur les côtes bretonnes.

Or les facteurs qui contrôlent l'eutrophisation ne s'exercent pas qu'à une échelle locale et de manière ponctuelle. Les processus sont contrôlés par des facteurs s'exerçant également à de larges échelles spatio-temporelles. Les nutriments arrivant en zone côtière peuvent en effet provenir de bassins-versants amont parfois éloignés de plusieurs centaines de kilomètres, avant d'être transportés et dilués en mer sur des centaines de kilomètres.

Les processus de l'eutrophisation s'appliquent à tous les milieux aquatiques, même s'ils revêtent des expressions et des dynamiques variées suivant que l'on considère les différents types d'eaux douces, d'eaux saumâtres ou salées.

Ce chapitre présente une description du processus d'eutrophisation et de ses facteurs déclenchants, en soulignant les similitudes et les particularités liées aux grands types de milieux aquatiques, ainsi qu'une analyse systématique des définitions existantes dans la littérature afin d'en extraire un cadre commun pour une utilisation à la fois scientifique et technique. Une analyse des mécanismes de transfert des nutriments le long du continuum terre-mer depuis les têtes de bassins-versants vers les écosystèmes aquatiques d'eau douce, saumâtre et salée, et une analyse critique de la littérature concernant la controverse actuelle au sein de la communauté scientifique sur les rôles respectifs de l'azote et du phosphore dans le déclenchement de l'eutrophisation sont proposées. Une application du concept de vulnérabilité à l'eutrophisation est enfin exposée.

Mécanismes de l'eutrophisation

Facteurs de contrôle de l'eutrophisation

Quel que soit l'écosystème aquatique concerné, le compartiment des producteurs primaires, c'est-à-dire le compartiment des organismes produisant leur propre matière organique, est toujours le premier impacté lors des processus d'eutrophisation. Des réactions en chaîne s'ensuivent au sein des autres compartiments biologiques avec des conséquences sur les cycles biogéochimiques, les dynamiques des communautés biologiques et finalement l'évolution de l'écosystème aquatique dans son ensemble. Afin de bien comprendre l'eutrophisation et ses facteurs de contrôle, il est tout d'abord nécessaire de faire un rapide rappel du fonctionnement du compartiment des producteurs primaires. Les facteurs qui influencent ce fonctionnement et contrôlent ainsi l'eutrophisation seront ensuite examinés.

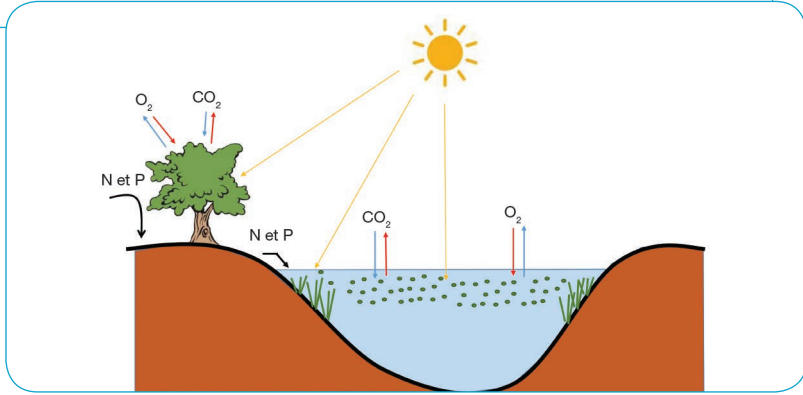
Rappels sur le compartiment des producteurs primaires

Les producteurs primaires aquatiques sont des organismes variés : cyanobactéries, algues, végétaux supérieurs (phanérogames), fougères (ptéridophytes), mousses (bryophytes). Ils présentent une très grande diversité phylogénétique, bien qu'étant tous des organismes capables de produire du carbone organique et de l'oxygène à partir du dioxyde de carbone et de l'eau grâce à l'énergie solaire. Cette diversité se traduit par une multiplicité de mécanismes physiologiques, de voies métaboliques et de structures morphologiques des organismes photosynthétiques aquatiques.

Les producteurs primaires peuvent être classés en groupes fonctionnels, qui regroupent parfois des groupes taxinomiques très variés. Ils peuvent ainsi être séparés entre microphytes et macrophytes. Les microphytes sont les producteurs primaires microscopiques regroupant les cyanobactéries et les microalgues. Les macrophytes sont les producteurs primaires visibles à l'œil nu, et ce terme englobe les macroalgues, les végétaux supérieurs, les fougères aquatiques et les mousses. Les producteurs primaires peuvent se développer librement dans la colonne d'eau (phytoplancton), ou bien attachés à un substrat (phytobenthos) ou à d'autres organismes (épiphytes ou épibiontes).

Ces producteurs primaires convertissent l'énergie lumineuse en énergie chimique qu'ils stockent sous forme de carbone organique grâce au processus biologique appelé photosynthèse. Dans ce processus, les producteurs primaires réduisent le gaz carbonique (CO_2) atmosphérique ou dissous dans l'eau, et libèrent de l'oxygène (figure 1.1). La production primaire nette (production de matière organique) de la planète est estimée à 10^{17} g C/an avec $56 \cdot 10^{15}$ et $48 \cdot 10^{15}$ g C/an respectivement pour les écosystèmes terrestres et marins. Le principal moteur de la dégradation de cette matière organique, en milieu terrestre comme en milieu aquatique, est le processus de respiration. La respiration aérobie produit de l'énergie pour l'organisme grâce à l'oxydation du carbone organique en présence d'oxygène ; cette réaction produit du gaz carbonique (CO_2). En absence d'oxygène (anoxie),

Figure 1.1. Photosynthèse (ou production primaire, flèches bleues) et respiration (ou dégradation de la matière organique, flèches rouges).



des micro-organismes sont capables de produire de l'énergie à partir de la matière organique en utilisant d'autres molécules oxydantes (nitrate, fer et manganèse oxydés, sulfate) ; on parle alors de respiration anaérobie.

La matière vivante végétale produite grâce à la photosynthèse est constituée de divers éléments chimiques. Les cinq principaux éléments constitutifs de la matière organique sont le carbone (C), l'hydrogène (H), l'oxygène (O), l'azote (N) et le phosphore (P). Le magnésium (Mg), le potassium (K), le calcium (Ca) et le soufre (S) sont des macronutriments (> 0,1 % du poids sec de l'organisme) considérés comme essentiels chez les végétaux. Des micronutriments, tels que le fer (Fe), le bore (B), le manganèse (Mn), le zinc (Zn), le cuivre (Cu), le nickel (Ni), le chlore (Cl), le molybdène (Mo) sont également essentiels. Cependant, au sein des différents groupes de producteurs primaires, la dépendance vis-à-vis de ces différents nutriments varie. Par exemple, chez les algues, C, H, O, N, P, Mg, Cu, Mn, Zn, Mo et Fe sont considérés comme étant essentiels pour tous les phylums. S, K, et Ca sont ensuite nécessaires pour toutes les algues et les plantes supérieures, mais peuvent être partiellement remplacés par d'autres éléments. Enfin, le sodium (Na), le cobalt (Co), le sélénium (Se), le silicium (Si), le chlore (Cl), le bore (B) et l'iode (I) sont essentiels seulement pour certaines algues. Par exemple, le silicium est indispensable pour les diatomées, des microalgues munies d'une enveloppe siliceuse.

Les rapports de masse entre les différents nutriments (stœchiométrie) sont relativement stables à l'échelle globale. Dans le milieu marin, Redfield a montré dès 1934 que les compositions moyennes de l'eau et de la biomasse phytoplanctonique de l'océan Atlantique présentaient une grande stabilité, caractérisée par des rapports en nombre d'atomes de 106/16/1 pour le carbone, l'azote et le phosphore respectivement ; ce qui signifie que, pour un atome de phosphore utilisé lors de la biosynthèse, 16 atomes d'azote

et 106 atomes de carbone sont consommés. En 1985, Brzezinski a complété ces rapports en y ajoutant la silice, élément indispensable à la croissance des diatomées, avec des rapports C:Si:N:P de 106:15:16:1. En eau douce, les rapports entre éléments sont moins homogènes qu'à l'échelle de l'océan global, et les rapports C/N, C/P et N/P sont plus élevés. Récemment, des auteurs ont montré que la composition en éléments varie en fonction des grands groupes phytoplanctoniques et des contraintes environnementales. Certains auteurs ont montré que le rapport de Redfield N/P de 16 n'est pas un optimum biochimique universel mais qu'il résulte de la moyenne des rapports N/P des espèces.

L'apport de nutriments

La production primaire est limitée par le nutriment qui, en premier, vient à manquer. Ce concept repose à l'origine sur la loi du minimum de Liebig (1850) en agronomie, utilisée dans la période postindustrielle pour optimiser les rendements des cultures de végétaux supérieurs avec l'ajout des fertilisants. Cette loi, qui s'applique aux organismes photosynthétiques des milieux aquatiques, est complétée par la loi de Liebscher. Cette dernière, à la fin du XIX^e siècle, met en évidence l'importance du respect des rapports optimaux entre les éléments pour optimiser la croissance (loi de l'optimum). On sait maintenant que ces rapports optimaux peuvent varier fortement entre les végétaux.

Ces principes ont été très fréquemment appliqués au fonctionnement des écosystèmes aquatiques depuis plusieurs décennies. Cependant, les phénomènes de colimitations, de synergies et d'interactions entre les éléments, en particulier l'azote et le phosphore, sont très présents chez les producteurs primaires terrestres et marins. L'application de la loi du minimum pour caractériser les limitations phytoplanctoniques est donc actuellement précisée par le concept générique de colimitation, récemment introduit pour définir les interactions ou limitations simultanées par plusieurs ressources. Ces différents concepts ont des implications importantes pour comprendre les effets des apports de sels nutritifs sur la croissance des producteurs primaires, en particulier dans le contexte de l'eutrophisation.

Il existe le long du continuum terre-mer un gradient d'enrichissement naturel en nutriments (figure 1.2). Comme nous le verrons p. 42, l'azote et le phosphore y sont généralement identifiés comme les facteurs limitant le développement des producteurs primaires, et donc comme les responsables principaux du déclenchement de l'eutrophisation.

L'affinité et la vitesse d'incorporation des nutriments sont deux variables physiologiques qui déterminent les stratégies de développement des espèces d'algues. On considère en général que les espèces de microalgues de grande taille ont une plus faible affinité pour les nutriments que les espèces de petite taille (par exemple dans les communautés océaniques) ; ce qui rend ces dernières plus compétitives quand le nutriment devient peu abondant dans le milieu. Par ailleurs, certaines espèces ont la faculté d'incorporer et de stocker très rapidement de grandes quantités de nutriments dans leurs cellules lors d'apports ponctuels de nutriments comme dans les écosystèmes côtiers. Par conséquent, la croissance des végétaux n'est pas directement reliée à la concentration des nutriments dans le milieu environnant, car ils ont cette capacité de constituer des

réserves qui permettent de tamponner les fluctuations parfois rapides de concentrations en nutriments du milieu aquatique. La richesse interne du végétal en un nutriment, appelée quota cellulaire, va donc varier. On constate qu'il existe un quota cellulaire minimum qui correspond au seuil de réserve intracellulaire en dessous duquel la cellule perd totalement ses capacités de croissance. Les quotas cellulaires fournissent donc une indication sur les capacités de réserve et les besoins en nutriments que présente chaque espèce. Il est également possible d'en déduire l'avantage physiologique d'une espèce sur une autre, pouvant finalement aboutir à sa dominance sur les autres espèces.

Au niveau morphologique, l'absorption des nutriments dépend du rapport surface/volume des organismes : une surface élevée par rapport au volume (rapport surface/volume élevé) caractérise une plus grande surface de contact avec le milieu et donc une optimisation de l'absorption des nutriments. Cela se traduit par exemple pour les macroalgues impliquées dans les phénomènes de prolifération par des morphologies foliacées ou filamenteuses.

Le temps de résidence de l'eau

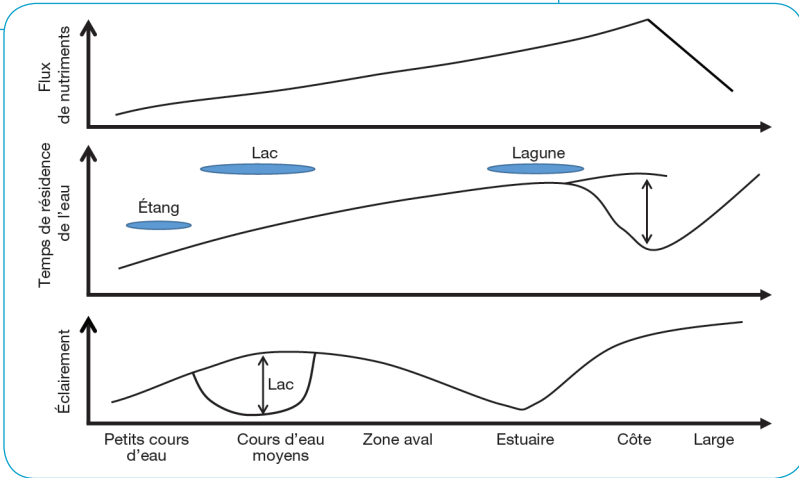
Le temps de résidence de l'eau dans un écosystème aquatique, ou dans une partie de celui-ci, conditionne le développement des proliférations algales. En effet, plus le temps de résidence de l'eau est long, moins vite est évacué le plancton formé, et plus les échanges entre les organismes photosynthétiques et les nutriments dissous sont importants, augmentant potentiellement le risque d'eutrophisation. Ainsi, les étangs, les lacs naturels ou de barrage, les biefs, les tronçons à faible pente, les bras morts de cours d'eau, les lagunes sont des sites particulièrement sensibles à l'eutrophisation du fait de leur confinement (figure 1.2).

En milieu marin, il en est de même pour les anses, les fonds de baie, les vasières de décantation en bordure d'estuaire ou sur de grands estrans¹ rectilignes lorsqu'ils sont abrités par un chapelet d'îles, par exemple les Frises hollandaise et allemande. La faible pente de ces milieux s'accompagne d'une très faible vitesse du courant, générant un temps de résidence des eaux long. Le va-et-vient des marées n'a dans ces cas qu'un impact mineur sur ce temps de résidence des eaux. À l'inverse, les baies naturellement reliées à l'océan par un goulet étroit, telles que la rade de Brest et le golfe du Morbihan en Bretagne par exemple, génèrent d'intenses courants liés à la marée qui diluent rapidement les apports provenant des bassins-versants et les éloignent vers la haute mer.

Au confinement latéral des milieux, lié à leur position géographique, peut s'ajouter un confinement vertical, qui peut survenir lorsqu'une stratification thermique des eaux se met en place, comme dans les lacs profonds. Le confinement vertical peut aussi être dû à un gradient de salinité en mer côtière, résultant du faible mélange du panache d'eau douce d'un fleuve dans l'eau de mer, comme dans le cas de la Vilaine ou de la Loire. Ce confinement vertical dû à la salinité s'estompe vers le large, mais fait place en été sur les fonds de plus de 100 m à une stratification verticale thermique comme en lac profond.

1. Zones de balancement des marées.

Figure 1.2. Évolution des facteurs de contrôle de l'eutrophisation le long du continuum terre-mer.



Cette stratification facilite le démarrage de la prolifération phytoplanctonique printanière en bloquant les cellules végétales dans une couche de quelques mètres sous la surface, bien éclairée et riche en nutriments.

La lumière

Les organismes photosynthétiques ont besoin de la lumière qui leur fournit l'énergie nécessaire à la production primaire. Le long du continuum terre-mer, les zones fréquemment soumises à la remise en suspension des sédiments dans la colonne d'eau, comme les estuaires, sont des zones où le manque de lumière limite le développement des producteurs primaires (figure 1.2). De manière générale, le phytoplancton, les plantes et algues flottantes sont avantagés pour l'accès à la lumière par rapport aux végétaux benthiques. Le développement d'organismes photosynthétiques fixés, dérivant près du fond, ou vivant en épibiose ne se fera ainsi principalement que dans les eaux peu profondes et claires, comme les eaux calmes des petits cours d'eau non ombragés, les cours d'eau et les lacs peu profonds, les zones côtières. Les eaux de surface du plateau continental, des eaux marines, les eaux superficielles des lacs profonds en période de stratification thermique permettent, quant à elles, le développement du phytoplancton et des plantes et algues flottantes.

La température

Toutes les activités biologiques sont stimulées par une augmentation de la température. Le développement cellulaire, les activités photosynthétiques et les processus de respiration n'échappent pas à la règle. De plus, l'augmentation de la température de l'eau

entraîne une diminution de la concentration de saturation de l'eau en oxygène dissous qui favorise l'apparition de conditions anoxiques. C'est pourquoi les efflorescences algales et les phases d'anoxie se produisent principalement au printemps et en été, lorsque la température est élevée.

I Principaux mécanismes en jeu

Les facteurs de contrôle de l'eutrophisation peuvent finalement se résumer à la conjonction de tout ou partie des facteurs suivants qui sont en interaction : un excès d'apport de nutriments, un temps de résidence de l'eau long, une quantité de lumière suffisante et une température favorable. Sous l'action de ces facteurs, le fonctionnement des écosystèmes aquatiques va alors être modifié, entraînant une réponse complexe des écosystèmes.

Le mécanisme général est commun aux écosystèmes d'eau douce et marins : l'augmentation des nutriments entraîne un fort accroissement de la productivité primaire. Les écosystèmes aquatiques passent alors d'un système avec des apports limités de nutriments à un système progressivement saturé en nutriments, dans lequel le nouveau facteur limitant devient la lumière. En effet, la zone de production primaire se concentre alors vers la surface de la colonne d'eau sur une épaisseur de plus en plus faible, la pénétration de la lumière diminuant par auto-ombrage à mesure que la biomasse produite augmente.

Les réponses engendrées par une perturbation seront, dans un premier temps, détectables au niveau physiologique/biochimique d'un individu, puis au niveau morphologique ou comportemental, et enfin au niveau des populations et des communautés. Comme indiqué p. 12, un accroissement des apports nutritifs ou un déséquilibre au niveau des ratios entre éléments nutritifs entraîne le développement d'espèces plus compétitives sur le plan physiologique et morphologique pour répondre à de tels changements. Ces modifications affectent ensuite fortement la composition spécifique et la production primaire du système.

Changements de communautés des producteurs primaires

Au niveau des communautés, une augmentation des apports nutritifs va se traduire par une succession de différents groupes fonctionnels de producteurs primaires et des changements dans la structure et le fonctionnement des communautés, allant jusqu'à une perte significative de biodiversité des écosystèmes aquatiques (figure 1.3). Bien que les systèmes marins et d'eau douce ne soient pas composés des mêmes espèces, les successions de groupes fonctionnels de producteurs primaires présentent des voies similaires. Contrairement au phytoplancton, aux plantes et algues flottantes et aux épiphytes, les macrophytes enracinées ont accès aux nutriments des sédiments. Elles ne sont donc pas aussi dépendantes des nutriments présents dans la colonne d'eau. Les macrophytes enracinées sont donc avantagées pour l'acquisition des nutriments, alors que le phytoplancton, les plantes et algues flottantes sont avantagés pour l'accès à la lumière. Ainsi, de manière schématique, les macrophytes enracinées dominent dans les milieux pauvres en nutriments. Lorsque le milieu s'enrichit, les épibiontes puis les macrophytes émergentes, les

macrophytes flottantes opportunistes et/ou le phytoplancton prolifèrent au détriment des macrophytes immergées, qui n'ont plus accès à la lumière.

En milieu marin, en fonction du degré d'apport en nutriments, les successions végétales peuvent être décrites en quatre phases. Au cours de la phase I, la disponibilité nutritive du milieu est faible. Les macrophytes pérennes benthiques dominent, comme les herbiers de phanérogames sur substrat meuble ou les macroalgues pérennes sur substrat dur. En phase II, lorsque les nutriments et la turbidité de l'eau augmentent, les espèces épiphytes prolifèrent, de même que les brouteurs associés aux macrophytes, au détriment de ces dernières. En phase III, le milieu évolue vers un état eutrophe, les macroalgues opportunistes qui dérivent et/ou le phytoplancton prolifèrent alors, provoquant une chute de la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau. Les épiphytes s'effondrent et les macrophytes benthiques disparaissent. La phase IV correspond au stade ultime de l'eutrophisation, observable notamment dans les estuaires ou les baies confinées à faible hydrodynamisme. Le phytoplancton ou les macroalgues dérivantes constituent le producteur primaire dominant et forment d'importants dépôts organiques.

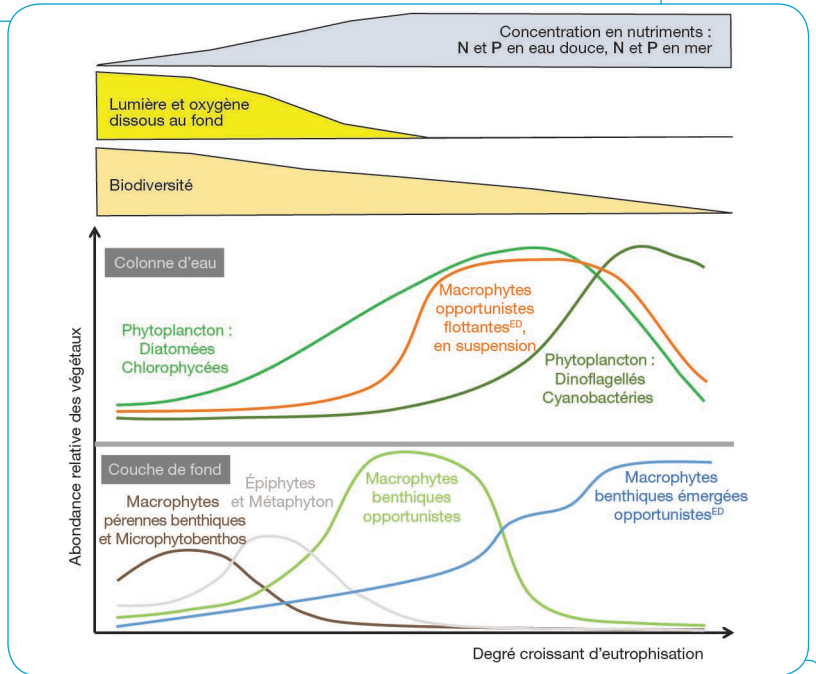
En eau douce, il y a des différences notables en fonction des paramètres hydrologiques des écosystèmes, et notamment entre un système lentique, caractérisé par des eaux stagnantes ou à faible débit, comme les mares, les étangs, les lacs ou même des cours d'eau à très faible débit, et un système lotique, caractérisé par un plus fort débit, comme les fleuves, les rivières, les ruisseaux. De manière générale, lorsque la disponibilité nutritive du milieu est faible, le périphyton² du sédiment domine. Lorsque les apports en nutriments augmentent, les macrophytes pérennes enracinées et immergées dominent, comme des phanérogames ou des macroalgues de type charophyte, et avec elles tout un cortège d'épiphytes et de macroalgues libres vivant entre les macrophytes (méta-phyton). À un niveau nutritif encore supérieur, dans les systèmes lentiques présentant un faible taux de renouvellement de l'eau, on observe une dominance du phytoplancton ou des plantes flottantes type *Lemna* ou *Azolla*, avec parfois des espèces envahissantes nuisibles ; pour les systèmes présentant un fort taux de renouvellement de l'eau et une faible hauteur d'eau, les macrophytes enracinées émergées comme des macroalgues filamenteuses dominent.

Perte de biodiversité, toxicité, anoxies

Les changements des communautés de producteurs primaires entraînent un bouleversement de la structure des communautés de l'ensemble de l'écosystème, et affectent la biodiversité. Par exemple, au sein de la colonne d'eau, en eau douce comme en milieu marin, les espèces flagellées comme les cryptophytes ou les dinoflagellés succèdent généralement aux diatomées et aux chrysophycées dans les zones riches en nutriments. Les dinoflagellés représentent une ressource nutritive de moindre qualité que les diatomées ou les chrysophytes. Cette succession représente alors un changement de la qualité et de la

2. Microalgues vivant attachées à toute surface immergée et formant une couverture biologique ou un biofilm.

Figure 1.3. Changements des paramètres physico-chimiques, de la dominance relative des végétaux et de la biodiversité en fonction du degré d'eutrophisation en milieu aquatique.



Bien que les systèmes marin et d'eau douce n'hébergent pas les mêmes espèces, les successions de groupes fonctionnels de végétaux présentent des trajectoires similaires. De manière schématique, les macrophytes benthiques capables de puiser les nutriments dans le sédiment dominent dans les milieux pauvres en nutriments. Lorsque le milieu s'enrichit, les épiphytes puis les macrophytes émergents, les macrophytes flottantes opportunistes et/ou le phytoplancton prolifèrent, au détriment des macrophytes pérennes et immergées, qui n'ont plus accès à la lumière.
^{ED} : observable pour les eaux douces uniquement.

quantité de producteurs primaires pour les brouteurs zooplanctoniques, avec pour conséquences des modifications de l'ensemble du réseau trophique. Il en est de même avec les proliférations de cyanobactéries observées en eau douce ; la qualité nutritionnelle des cyanobactéries étant souvent altérée par rapport aux autres groupes de phytoplancton. Les efflorescences de microalgues nuisibles ou *Harmful algal blooms* (HABs) en anglais désignent toute prolifération de microalgues qui induit une nuisance pour l'homme ou pour l'écosystème. On les appelle également eaux colorées ou *red tides* en anglais bien que celles-ci puissent être causées par des espèces qui n'induisent pas de nuisance. Inversement, une efflorescence nuisible peut être causée par des

espèces qui ne provoquent pas d'eaux colorées du fait de leur faible abondance. On distingue des proliférations d'espèces produisant des toxines affectant l'homme ou d'autres communautés d'organismes de l'écosystème (p. 19) ; des proliférations causant des nuisances en raison de leur forte biomasse générant des anoxies ou des dommages mécaniques (irritations des branchies, mousses).

Lors d'efflorescences massives, de microphytes comme de macrophytes, la dégradation des fortes biomasses générées induit un appauvrissement en oxygène du milieu, jusqu'à de possibles hypoxies ou anoxies. Les organismes vivant dans les écosystèmes aquatiques, les sédiments, et les zones humides ne sont en effet pas directement en contact avec l'oxygène gazeux, mais seulement avec l'oxygène dissous dans l'eau. La diffusion de l'oxygène dans l'eau est environ 1 000 fois plus lente que dans l'atmosphère et sa concentration décroît avec l'augmentation de la température et de la salinité. Par conséquent, il est possible que la demande en oxygène pour l'oxydation des matières organiques dans les milieux aquatiques soit supérieure à l'approvisionnement par diffusion ; il en résulte alors une anoxie partielle ou totale. En absence d'oxygène libre dissous, certains micro-organismes hétérotrophes sont capables d'utiliser l'oxygène présent dans la molécule de nitrate (NO_3^-) pour oxyder les matières organiques, c'est le processus de dénitrification (figure 1.4). Lorsque tous les nitrates sont consommés (réduits), différents micro-organismes sont capables d'utiliser l'oxygène présent dans les oxydes de manganèse (MnO_2), les oxydes de fer (FeO), et les sulfates (SO_4^{2-}). Finalement, lorsque tous ces oxydants sont réduits, les micro-organismes méthanogènes sont capables de dégrader les matières organiques en méthane (CH_4). Ces réactions d'oxydoréduction produisent du gaz carbonique (CO_2),

Figure 1.4. Succession de réaction d'oxydation de la matière organique dans les sédiments en fonction du degré d'oxydoréduction.

