Record Number:
Author, Monographic: Amblard, C.//Couture, P.
Author Role:
Title, Monographic: Structure et fonctionnement des communautés périphytiques en présence d'effluent d'une fabrique de pâtes et papiers : approche toxicologique en conditions contrôlées
Translated Title:
Reprint Status:
Edition:
Author, Subsidiary:
Author Role:
Place of Publication: Québec
Publisher Name: INRS-Eau
Date of Publication: 1989
Original Publication Date:
Volume Identification:
Extent of Work: 108
Packaging Method: pages incluant un annexe
Series Editor:
Series Editor Role:
Series Title: INRS-Eau, Rapport de recherche
Series Volume ID: 269
Location/URL:
ISBN: 2-89146-266-1
Notes: Rapport annuel 1988-1989
Abstract: Rapport rédigé pour Environnement Québec
15.00$
Call Number: R000269
Keywords: rapport/ ok/ dl

Structure et fonctionnement des communautés périphytiques en présence d'effluent d'une fabrique de pâtes et papiers: approche toxicologique en conditions contrôlées

INRS-Eau

Rapport scientifique no 269

pour le ministère de l'Environnement du Québec

par

Christian Amblard

et

Pierre Couture

INRS-Eau

Université du Québec

C.P. 7500 , Sainte-Foy

Québec, Qc

G1V 4C7

TABLE DES MATIERES

		Page
	Résumé	1
I.	INTRODUCTION	3
II.	ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES	5
1.	Aspects méthodologiques.	5
a.	Prélèvements, substrats artificiels et canaux expérimentaux.	5
b.	Paramètres de structure et de fonctionnement	7
2.	Le développement du périphyton.	9
a.	Principaux facteurs de développement.	9
b.	Différents stades de développement du périphyton	14
3.	Périphyton et qualité de l'eau	15
4.	Effluents des usines de pâtes et papiers et qualité de l'eau	18
a.	Caractéristiques des effluents.	18
b.	Effets des effluents sur l'écosystème aquatique	20
III.	EXPERIENCES MENEES EN LABORATOIRE	25
1.	Objectifs de l'étude	25
2.	Matériel et méthodes	26
a.	Description de l'expérience	26
b.	Paramètres abiotiques	27
c.	Paramètres biotiques	27
d.	Tests de toxicité	32
3.	Résultats	32
a.	Caractéristiques de l'effluent pur	32
b.	Caractéristiques de l'eau surnageante dans les canaux expérimentaux	34
c.	Densité bactérienne au niveau du périphon	45
d.	Composition spécifique et structure des communautés algales	47
e.	Biomasse des organismes périphériques	54

TABLE DES MATIERES

Page

f. Assimilation photosynthétique et allocation du carbone inorganique dans les macromolécules 59

g. Assimilation hétérotrophes des acides aminés et incorporation de la radioactivité dans les macromiolécules 62

4. Discussion 64

a. Effets de l'effluent sur la structure des communautés périphytiques 66

b. Effets de l'effluent sur le fonctionnement des communautés périphytiques 68

IV. BIBLIOGRAPHIE 77

ANNEXE A 102

RÉSUMÉ

L'importance des communautés périphytiques dans les écosystèmes aquatiques est largement reconnue depuis fort longtemps. Le périphyton représente un microcosme fonctionnel qui inclut des processus auto- et hétérotrophes et joue le rôle d'interface entre le substrat et l'eau environnante. Cette communauté peut ainsi influer notablement sur les voies biogéochimiques et sur la dynamique de l'ensemble de l'écosystème. En conséquence, et notamment en raison de sa fixation, l'abondance et la composition du périphyton peuvent être des indicateurs précieux de la qualité de l'eau, malgré les difficultés méthodologiques liées à la complexité et à l'hétérogénéité de cette communauté.

La première partie du présent rapport est consacré à l'état actuel des connaissances. Dans cette revue bibliograhique sont analysés successivement, les aspects méthodologiques liés à l'étude du périphyton, les principaux facteurs de développement et les différents stades de maturation de ces communautés et enfin, les relations entre le périphyton et la qualité de l'eau, notamment en présence d'effluents de fabriques de pâtes et papiers. Sur ce dernier point, l'ensemble des travaux consultés laisse à penser que la complexité de l'action de ces effluents sur l'écosystème aquatique reflète la complexité de la composition de ces rejets et résulte de l'interaction de plusieurs caractéristiques qui peuvent avoir des effets contraires, notamment vis-à-vis des producteurs primaires.

La deuxième partie de ce rapport concerne les résultats d'une étude que nous avons menée pour connaître les effets d'un effluent d'une fabrique de pâtes et papiers sur la structure et le fonctionnement des communautés périphytiques. En raison de la complexité de l'action de ce type d'effluent et conformément aux recommandations de nombreux auteurs, des substats artificiels placés dans des canaux expérimentaux, en conditions contrôlées, ont été utilisés afin d'uniformiser les conditions de développement du périphyton et d'isoler un seul paramètre variable: la présence de l'effluent à des concentrations croissantes (0, 0,5, 2,5 et 10%).

De cette étude, il ressort que l'ajout de cet effluent se traduit, dans nos conditions d'expérience, à la fois par des effets potentiellement inhibiteurs (hausse de la turbidité, présence de sulfates et de substances phénoliques, toxicité décelable) et par des effets potentiellement stimulants (apports en phosphore et en carbone organique dissous) pour les communautés algale.

Au niveau de la structure des peuplements, il est observé, en présence de l'effluent, un affaiblissement de la richesse et de la diversité spécifiques, et des changements dans la composition taxonomique de la composante algale du périphyton. En effet, une baisse de l'importance relative des Diatomées est compensée par une contribution relative des Chlorophycées qui augmente avec les concentrations croissantes d'effluent.

Au niveau du fonctionnement des communautés périphytiques, l'ajout de cet effluent se manifeste par une élévation de la biomasse et de l'activité des organismes hétérotrophes. Cependant, la présence d'une biomasse autotrophe nettement plus importante dans le canal le plus chargé en effluent et qui est affectée de la plus faible efficience photosynthétique, nous autorise à penser que les algues qui se développent préférentiellement dans ces conditions (essentiellement des Chlorophycées et Cryptomonas ovata), présentent une activité hétérotrophe non négligeable. Cette possibilité de développement pour les algues placées dans des conditions défavorables pour l'assimilation photosynthétique (turbidité) et favorables au métabolisme hétérotrophe (apport en carbone organique dissous) est à prendre en considération, beaucoup plus que cela n'a été fait jusqu'à présent, pour connaître l'impact réel d'effluents riches en matières organiques dissoutes. En conséquence, cela amène également à considérer l'apport en carbone organique dissous par les effluents comme un éventuel élément eutrophisant pour les communautés périphytiques algales.

Les études microautoradiographiques, actuellement en cours, devraient nous permettre de confirmer l'importance de l'activité hétérotrophe des algues placées dans ces conditions.

I. INTRODUCTION

L'importance des communautés périphytiques dans les écosystèmes aquatiques est largement reconnue (Collins et Cornelius, 1978; Clark *et al.*, 1979; Rodgers *et al.*, 1979; Wetzel, 1983; Cattaneo, 1987). Le périphyton, terme d'origine russe introduit par Behning en 1928, est défini par l'ensemble des organismes se développant sur un substrat immergé naturel ou artificiel (Weitzel, 1979), substrat qui peut être organique ou inorganique, vivant ou mort. Il correspond à une communauté très complexe et très hétérogène, pouvant inclure des bactéries, des levures, des champignons, des protozaires, des algues et des petits invertébrés (Wetzel, 1983).

Le périphyton, et notamment sa composante algale, est à la fois un producteur primaire important en rivière ou dans la zone littorale des lacs (Cattaneo et Kalff, 1980) et une source de nourriture pour les invertébrés (Soszka, 1975). Plus généralement, cette communauté représente un microcosme fonctionnel qui inclut des processus auto- et hétérotrophes (production primaire, décomposition, recyclage d'éléments nutritifs), et joue le rôle d'interface entre le substrat et l'eau environnante. En ce sens, le périphyton peut influer notablement sur les voies biogéochimiques et sur la dynamique de l'ensemble de l'écosystème (Wetzel, 1983).

En raison de ces caractéristiques, et notamment en raison de leur fixation, l'abondance et la composition des communautés périphytiques peuvent être des indicateurs très utiles de la qualité de l'eau puisqu'elles reflètent les conditions environnementales du passé récent (Weitzel, 1979). Cette capacité du périphyton à procurer une source intégrée d'informations en servant d'indicateurs à la fois de stress chimiques ou physiques des écosystèmes aquatiques est assez bien documentée (Rodgers *et al.*, 1979, Weber et McFarland, 1981). Cependant, des difficultés méthodologiques liées à la complexité et à l'hétérogénéité de cette communauté, ont jusqu'à présent limitées son utilisation dans les évaluations de qualité de l'eau, et expliquent, en partie, que le périphyton ait été moins étudié que le phytoplancton.

Il n'en reste pas moins cependant que l'étude des modifications de la structure et du fonctionnement des communautés périphytiques en présence d'effluent semble tout à fait prometteuse pour connaître l'impact de divers rejets au niveau de l'écosystème aquatique lotique. Cette démarche a été proposée au ministère de l'Environnement du Québec dans le cadre de l'étude des effets d'un effluent d'une usine de pâtes et papiers située à Clermont sur la rivière Malbaie. L'objectif principal de ce projet est de définir une démarche expérimentale pour évaluer le risque environnemental lié aux déversements d'effluents en rivière sur la structure et le fonctionnement des communautés périphytiques.

En raison des difficultés méthodologiques liées à l'hétérogénéité et à la complexité du périphyton, notre démarche s'est scindée en deux étapes. Dans un premier temps, des expériences ont été menées au laboratoire au cours de l'année 1988-89, afin de connaître l'impact de cet effluent sur les caractéristiques structurales et métaboliques du périphyton. Dans la mesure où l'approche réductionniste consistant en l'étude des effets au niveau d'une seule espèce en culture semble inadéquate pour prévoir les réactions suscitées au niveau de l'ensemble d'un peuplement (Cairns, 1980, 1981, 1983), nos expériences ont été réalisées sur l'ensemble de la communauté périphytique qui s'est développée à partir de prélèvements d'eau provenant de la rivière Malbaie. Dans un deuxième temps, il est prévu, au cours des été 1989 et 1990, de mener en parallèle des études en conditions contrôlées et en rivière, afin de savoir dans quelle mesure les résultats obtenus en laboratoire sont représentatifs des effets observés en milieu naturel.

Dans ce premier rapport d'étape nous présentons une revue de l'état actuel des connaissances sur le périphyton et sur les répercussions des effluents de pâtes et papier sur la qualité de l'eau. De plus, nous discutons des résultats obtenus au cours de cette première année d'expérimentation au laboratoire sur la communauté périphytique de la rivière Malbaie exposée à diverses concentrations de l'effluent de pâtes et papiers qui se déverse dans cette rivière (usine Donohue, Clermont).

II. ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCES

1. Aspects méthodologiques

a. Prélèvements, substrats artificiels et canaux expérimentaux

L'une des difficultés majeures de l'étude du périphyton est l'obtention d'échantillons uniformes et représentatifs, en raison d'une part, de l'hétérogénéité spatiale de répartition des différents organismes, et d'autre part, des problèmes inhérents aux prélèvements en milieu naturel (Weitzel *et al.*, 1979). Les méthodes les plus simples consistent à récupérer, après grattage, le périphyton correspondant à une surface donnée (Hunding, 1971; Stanley, 1976). Pour faciliter les prélèvements, Eaton et Moss (1966) ont proposé un système d'aspirateur pour collecter le périphyton et, Hamala *et al.* (1981) utilisent une pompe péristaltique. Cependant, en raison des différences de textures et de l'irrégularité des surfaces des substrats naturels, les études quantitatives dans de telles conditions sont souvent difficiles.

Aussi, très tôt (Hentschel, 1916), les chercheurs, conscients de ces inconvénients, ont proposé l'utilisation de substrats artificiels dont les avantages et les inconvénients ont été discutés longuement (Cooke, 1956, Sladeckova, 1962, Wetzel, 1964, Vollenweider, 1969, Weitzel *et al.*, 1979). Ces substrats artificiels peuvent être de nature très diverse:

- lames de verre, très fréquemment utilisées (Marcus, 1980; Weber et McFarland, 1981; Meier *et al.*, 1983);
- lames de plastique (Klasvik, 1974);
- plaques de polystyrène (Wetzel, 1983);
- plaques de porcelaine non polies (Gehrart *et al.*, 1977);
- plaques de granite (Wetzel, 1983; Crossey et Lapoint, 1988);
- plaques de styrofoam (Bothwell, 1983);
- plaques en polyuréthane (Piekarczyk et McArdle, 1985).

Les principaux avantages des substrats artificiels résident dans la facilité de leur manipulation, leur homogénéité, leur surface uniforme et la

possibilité de nombreuses replications. L'ensemble de ces caractéristiques permet de réduire la variabilité entre différents replicats à des valeurs tout à fait acceptables et généralement inférieures à 25% (Tilley et Haushild, 1975 *in* Weitzel *et al.* 1979; Brown, 1976; Weitzel *et al.*, 1979; APHA *et al.* 1985). Ces substrats artificiels représentent une surface quantifiable, et le lieu et la durée d'exposition sont facilement contrôlés (Weitzel *et al.*, 1979). En outre, ces substrats permettent le développement d'espèces fragiles, habituellement détruites par les procédés de brossage des substrats naturels (Klasvik, 1974).

Cependant, il a été nécessaire de vérifier si l'utilisation des substrats artificiels n'entrainait pas une sélectivité des espèces présentes. Aussi, de nombreux auteurs se sont-ils attachés à comparer les espèces colonisant les substrats artificiels et les substrats naturels (Peters *et al.*, 1968; Castenholz, 1960; Klasvik, 1974; Brown, 1976; Hooper et Robinson, 1976; Shamess et Robinson, 1982 *in* Robinson, 1983). De cette comparaison, il ressort, qu'il existe généralement une bonne similarité entre les espèces colonisant les deux types de substrats, à l'exception, toutefois, des formes filamenteuses (Cladophora, Oscillatoria, Phormidium, Spirogyra...) et des algues rouges qui sont moins communes sur les substrats artificiels, notamment sur ceux à surface lisse, qu'en milieu naturel (Castenholz, 1960; Klasvik, 1974; Brown, 1976). Cependant, sous certaines conditions, les résultats peuvent être inverses. Ainsi, Shamess et Robinson (1982 *in* Robinson 1983) rapportent des différences importantes dans la composition des communautés colonisant un substrat artificiel en acétate de cellulose et une espèce de typhacée. Aussi, Wetzel (1983) conseille-t-il de restreindre l'utilisation des substrats artificiels à des études relatives de comparaison du périphyton, le long d'un gradient de pollution par exemple. La durée optimale d'exposition de ces substrats artificiels est naturellement dépendante des conditions physico-chimiques du milieu et serait en moyenne de 6 semaines (Pringle et Bowers, 1984; APHA *et al.*, 1985), avec une colonisation rapide pendant les deux premières semaines, puis un ralentissement par la suite. Quant à la périodicité d'échantillonnage, elle est dépendante du temps de développement des communautés étudiées (bactéries, algues, animaux) (Wetzel, 1983).

La recherche d'une plus faible variabilité entre replicats a également amené différents auteurs à utiliser des canaux expérimentaux destinés à simuler les conditions rencontrées en ruisseaux ou en rivières. L'efficacité de ces canaux expérimentaux pour mieux comprendre le développement du périphyton en milieu naturel a été discuté par Warren et Davis (1971) et par McIntire (1975). Différents systèmes ont été décrits dans la littérature (McIntire *et al.*, 1964; Gerhart *et al.*, 1977; Clark *et al.*, 1980; Russel *et al.*, 1981; Peterson *et al.*, 1983; Reiter et Carlson, 1986). Certains appareillages plus sophistiqués permettent, par un système de "substrat-diffuseur", de mesurer les apports en nutriments (Pringle et Bowers, 1984; Pringle, 1987). Tous ces systèmes ont pour but de contrôler les paramètres physico-chimiques liés au développement du périphyton. Les canaux expérimentaux les mieux contrôlés permettent d'isoler un seul "paramètre variable" et facilitent ainsi l'interprétation des observations, alors que les systèmes moins contrôlés se rapprochent plus des conditions de milieu naturel (Clark *et al.*, 1980). Ces systèmes expérimentaux ont été utilisés à des fins très diverses telles que l'étude des effets des variations de différents paramètres physico-chimiques sur le périphyton (McIntire, 1968; Patrick, 1971; Muller-Haeckel, 1973), l'étude de la production primaire (McIntire et Phiney, 1965; Rodgers et Harvey, 1976), ou encore l'étude des effets des substances polluantes ou de l'apport en éléments nutritifs (Wuhrman et Eichenberger, 1975; Maki et Johnson, 1976; Gerhart *et al.*, 1977; Stockner et Shortreed, 1978; Traaen, 1975, 1978). L'ensemble de ces travaux aboutissent à reconnaître l'énorme potentialité des canaux expérimentaux pour l'étude du périphyton (Clark *et al.*, 1980). Enfin, l'emploi de substrats artificiels dans des enclos controlés et placés dans le milieu naturel semble prometteur pour des études expérimentales sur le périphyton (Goldsborough *et al.*, 1986).

b. Paramètres de structure et de fonctionnement

En raison de la très grande diversité des organismes présents dans le périphyton, l'étude de la structure des peuplements exige une somme de connaissances taxonomiques approfondies, souvent impossibles à réunir chez un seul systématicien. Les plus grandes difficultés sont rencontrées pour la détermination des formes juvéniles (Wetzel, 1983).

Différentes méthodes d'estimation de la biomasse sont applicables au périphyton dans son ensemble ou à certaines de ces composantes: dénombrements cellulaires et calcul des biovolumes, poids sec sans cendre, chlorophylle *a*, ATP, ADN... Fréquemment employées, elles paraissent complémentaires et tendent généralement à établir la distinction d'une part, entre biomasse autotrophe et biomasse hétérotrophe et d'autre part, entre organismes vivants et organismes morts. Ces différentes estimations de biomasse ont suscité diverses études comparatives (Sladecek et Sladeckova, 1964; Vollenweider, 1969; Collins et Cornelius, 1978; Clark *et al.*, 1979; Robinson, 1983).

Au cours des deux dernières décennies, l'intérêt des chercheurs s'est également porté sur la mesure de paramètres de fonctionnement des communautés périphytiques. Suivant en cela le constat fait par Odum (1975), les recherches se sont essentiellement focalisées sur deux processus majeurs: la photosynthèse et la respiration (Rodgers *et al.*, 1979). Les deux méthodes les plus fréquemment employées pour mesurer l'assimilation photosynthétique sont, sans conteste, les méthodes à l'oxygène dissous (Kelly *et al.*, 1974; Marker, 1976) et au carbone-14 (Naiman, 1976; APHA *et al.*, 1985). Ces deux estimations aboutissent souvent à des résultats différents (Schindler *et al.*, 1973) même si les tendances générales sont semblables (Bott et Riter, 1981). D'une façon générale, la méthode au carbone 14 apparaît nettement plus sensible que les mesures réalisées avec l'oxygène dissous (Wetzel, 1983). Afin de ne pas perturber les communautés périphytiques, il est grandement souhaitable d'utiliser des chambres d'incubation qui s'adaptent au substrat sans avoir à le déplacer, et qui permettent des mouvements d'eau (Cattaneo et Kalff, 1978; Robinson, 1983; Bothwell, 1983, 1985; Turner *et al.*, 1987). Cependant, de nombreuses difficultés rendent problématiques les mesures obtenues en milieu naturel. Ainsi, la méthode à l'oxygène dissous est affectée par les variations de cet élément liées aux composantes non algales du périphyton. Par ailleurs, la méthode au carbone 14 nécessite de connaître les concentrations en ^{12}C et en ^{14}C au niveau du site de fixation, et les concentrations mesurées dans l'eau surnageante ne sont pas nécessairement représentatives des conditions régnant au niveau du périphyton (Sand-Jensen, 1983): les concentrations en ^{12}C peuvent changer notablement dans la couche périphytique en fonction du temps et de la profondeur (Jorgensen *et al.*,

1979). D'autres méthodes de mesure de la production primaire ont également été employées, mais de façon plus sporadique, et parmi lesquelles:

- la mesure par accumulation de biomasse (Cooper et Wilhm, 1975; Stockner et Shortreed, 1976);
- une méthode au phosphore-32 (Elwood et Nelson, 1972);
- la mesure du carbone dissous (Wright et Mills, 1967);
- la mesure au carbone-13 (Slawyk *et al.*, 1977);
- la mesure au tritium (McKinley et Wetzel, 1977).

Malheureusement, les nombreuses difficultés méthodologiques mentionnées précédemment limitent encore trop souvent, les études sur les activités métaboliques du périphyton (Robinson, 1983; Wetzel, 1983).

2. Le développement du périphyton

a. Principaux facteurs de développement

Le développement du périphyton est naturellement sous la dépendance de nombreux facteurs. Parmi les plus importants il faut citer l'éclairement, la disponibilité en éléments nutritifs, les mouvements d'eau et la nature du substrat (Weitzel, 1979; Roos, 1983).

- Énergie lumineuse

L'influence de la lumière sur le développement du périphyton est, sans aucun doute, importante. Elle n'est cependant pas indispensable puisque les organismes présentant un métabolisme hétérotrophe, dont certaines espèces d'algues (Hellebust et Lewin, 1977), peuvent croître en son absence. Cependant, selon McIntire (1973), c'est bien la présence de végétation terrestre réduisant la pénétration de l'énergie lumineuse, qui explique la faible biomasse périphytique dans les petits ruisseaux. De la même façon, de nombreux auteurs trouvent un lien direct entre la production primaire et l'irradiation lumineuse atteignant le périphyton (Gregory, 1980; Triska *et al.*, 1983; Duncan et Brusven, 1985). L'énergie lumineuse décroissante avec la profondeur induit également une zonation verticale (Evans et Stockner, 1972) et agit sur la

structure de la communauté algale (Antoine et Benson-Evans, 1983; Sheath et Burkholder, 1985; Lowe *et al.*, 1986). Ainsi, à fortes intensités lumineuses, les algues bleues semblent présenter un avantage compétitif (Weitzel, 1979). Les chlorophycées filamenteuses sont également favorisées par les fortes irradiations lumineuses (Lyford et Gregory, 1975; Shortreed et Stockner, 1983; Steinman et McIntire, 1987) et limitées sous conditions de faibles luminosités car elles ont une diversité pigmentaire inférieure aux autres classes d'algues (Lowe *et al.*, 1986). Les diatomées présentent des variations spécifiques importantes. Ainsi, par exemple, le développement d'Achnanthes lanceolata est favorisé par de faibles éclairements (Hudon et Bourget, 1983) alors que Synedra ulna (Steinman et McIntire, 1986) et différentes espèces de Nitzchia (Antoine et Benson-Evans, 1983) paraissent peu sensibles à ce facteur.

Les études menées en laboratoire dans des canaux expérimentaux aboutissent à des conclusions similaires. Le développement du périphyton est directement lié à l'intensité lumineuse (Steinman et McIntire, 1987). Plus précisément, selon Jasper et Bothwell (1986), le périphyton subit une saturation lumineuse pour des irradiations représentant 10 à 20% de l'énergie solaire incidente, c'est-à-dire pour des valeurs de l'ordre de 200 à 400 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$. Par ailleurs, les variations d'intensités lumineuses entraînent également des changements dans la composition spécifique du périphyton (Steinman et McIntire, 1986, 1987), l'abondance relative des chlorophycées par rapport aux diatomées étant plus importante aux fortes irradiations.

- Disponibilité en éléments nutritifs et en substances dissoutes

Pour la fraction autotrophe du périphyton, les principaux éléments nutritifs limitants sont essentiellement le carbone, l'azote, le phosphore et la silice pour les diatomées. De la même façon que le phytoplancton, la croissance du périphyton peut servir à définir les facteurs nutritifs limitants (Wuhrmann et Eichenberger, 1975; Stockner et Shortreed, 1978; Marcus, 1980; Peterson *et al.*, 1983; Fairchild *et al.*, 1985). Généralement, l'enrichissement en azote et en phosphore se traduit par une hausse marquée de la biomasse périphytique (Marcus, 1980; Perrin *et al.*, 1987; Fairchild et Everett, 1988), notamment lors de l'apport de phosphore réactif soluble (Horner

et al., 1983), ou d'orthophosphates (Horner et Welch, 1981, Krewer et Holm, 1982). Cattaneo (1987) rapporte cependant, qu'en milieu lacustre, seul le développement des algues vertes filamenteuses de grande taille, semble correlé avec l'apport en phosphore. Par ailleurs, Pringle (1987) a mis en évidence une consommation de luxe de phosphore au début de la phase de colonisation et conclut que le périphyton peut jouer le rôle de trappe pour le phosphore relargué par le substrat. Rappelons également que grâce à l'activité de la phosphatase alcaline, certaines espèces algales sont susceptibles d'utiliser le phosphore organique (Healey, 1973). En ce qui concerne l'azote, bien que les algues soient capables de l'assimiler sous forme organique ou inorganique, il semble que l'ammoniaque soit préférentiellement utilisé (Keeney, 1973).

L'apport en éléments nutritifs est également susceptible d'entraîner des changements dans la composition spécifique du périphyton (Schelske et Stoermer, 1971; Moss, 1976; Jones et Mayer, 1983). Ainsi, l'apport en azote et en phosphore favorisent le développement des algues vertes filamenteuses telles que Stigeoclonium tenue (Fairchild *et al.*, 1985) ou Cladophora et Ulothrix (Martin *et al.*, 1983). Contrairement à ce qui est fréquemment observé au niveau du phytoplancton, l'eutrophisation par apport de phosphore peut se traduire par une augmentation de la diversité spécifique de la communauté algale (Marcus, 1980). En fait, il semble que si l'enrichissement dépasse les conditions optimales de développement, on observe alors une baisse de la diversité spécifique (Odum, 1975; Marcus, 1980). En revanche, cet effet eutrophisant se traduit par une proportion relative plus importante des espèces algales de grande taille (Cattaneo, 1987), conformément à ce qui est observé au niveau du phytoplancton (Watson et Kalff, 1981).

Parallèlement à ces éléments nutritifs majeurs, de nombreuses substances dissoutes sont susceptibles de jouer un rôle important dans le développement du périphyton (Wetzel, 1983). Ainsi, selon Patrick (1948), les diatomées sont plus abondantes dans les eaux riches en carbonate de calcium ($\geq$ 3 $mg \cdot L^{-1}$) et en silice. Généralement, les faibles concentrations en métaux traces (vanadium, chrome, bore, nickel) sont favorables aux diatomées, alors que les plus fortes concentrations sont mieux tolérées par les cyanophycées ou les algues vertes filamenteuses (Patrick *et al.*, 1975). Enfin, il faut signaler que les paramètres chimiques mesurées généralement dans l'eau surnageante ne sont pas

obligatoirement représentatifs des conditions régnant à l'intérieur de la couche périphitique (Sand-Jensen, 1983).

- Les mouvements d'eau

La vitesse des courants, l'action des vagues et les mouvements de turbulence sont potentiellement capables d'affecter la croissance des organismes périphytiques. Selon la force et la direction de ces mouvements d'eau, les effets peuvent être stimulants ou inhibiteurs (Weitzel, 1979). Jusqu'à des valeurs de l'ordre de 50 à 60 $cm \cdot s^{-1}$, la croissance du périphyton est favorisée par l'élévation de la vitesse du courant (Ball *et al.*, 1969; Horner et Welch, 1981). Pour des vitesses supérieures, l'effet inverse est généralement observé. Plus précisément, selon McIntire (1966) et Steiman et McIntire (1986), le taux initial de colonisation est relié à la vitesse du courant. La biomasse périphytique, notamment les diatomées s'accumulent plus rapidement sur les substrats artificiels pour de faibles vitesses de courant pendant les premiers jours. Par la suite, c'est l'effet inverse qui est enregistré. Ces différentes observations ont amené ces auteurs à considérer que les courants rapides inhibent la colonisation initiale. Une fois cette dernière établie, la croissance du périphyton augmente avec la vitesse du courant qui favorise alors les échanges d'éléments nutritifs et de gaz dissous entre les cellules et le milieu liquide environnant (Steiman et McIntire, 1986; Reiter et Carlson, 1986). Plus précisément, selon Whitford (1960), les vitesses de courant assez élevées (> 15 $cm \cdot s^{-1}$) réduisent la zone de déplétion qui peut s'installer autour des cellules et diminuent ainsi les effets limitants. Ces phénomènes sont également avancés pour expliquer la plus forte productivité benthique des rivières par rapport aux lacs (Nelson et Scott, 1962; Duffer et Dorris, 1966; Weitzel, 1979).

La vitesse du courant influe également sur la nature des espèces présentes et sur la structure des communautés (Marker, 1976; Horner et Welch, 1981; Reiter et Carlson, 1986). Selon Traaen et Lindstrom (1983), certaines espèces ont en rivière une niche bien définie correspondant à une vitesse de courant précise, alors que d'autres espèces présentent des spectres beaucoup plus larges. Généralement, les fortes vitesses inhibent le développement du périphyton à l'exception des espèces filamenteuses (Weitzel, 1979), cet effet

négatif étant plus sévère pour les espèces se développant sur les petites pierres. Enfin, il existe une succession autogénique des espèces périphytiques dans la mesure où les premières espèces attachées créent des remous et secrètent des substances mucilagineuses qui facilitent l'attachement d'autres espèces (Stevenson, 1984; Roemer *et al.*, 1984).

- Nature du substrat

La nature du substrat est également susceptible d'influer sur le développement du périphyton. Ainsi, généralement, la production primaire (Duffer et Dorris, 1966) et les concentrations en chlorophylle *a* (McConnel et Sligler, 1959) sont plus élevées sur les grands rochers granitiques que sur les petites pierres. De la même façon, Nelson et Scott (1962) et Neel (1968 *in* Weitzel 1979) observent très peu de périphyton sur les fonds sableux instables. Par ailleurs, selon Hynes (1970), le développement des algues épiphytes dépend également de l'âge, de la forme et de la texture des macrophytes, et il a été montré qu'un changement de composition des chlorophycées peut affecter la nature et le fonctionnement des espèces de diatomées épiphytes (Casterlin et Reynolds, 1977; Ross *et al.*, 1981; Ross, 1983). Enfin, les auteurs divergent quant à l'importance des relations entre le périphyton et son substrat. Ainsi, Wetzel (1983) accorde beaucoup d'importance aux interrelations dynamiques et métaboliques entre les algues et leur substrat, alors que selon Cattaneo et Kalff (1978) et Gough et Gough (1981 *in* Weitzel 1983), la croissance et la productivité du périphyton sont sensiblement identiques sur substrats naturels et sur substrats inertes (verre ou plastique).

De nombreux autres facteurs sont invoqués, de façon plus accessoire, dans le contrôle du développement des communautés périphytiques (Weitzel, 1979) parmi lesquels: l'impact du broutage (Porter, 1973; Hunter, 1980; Sumner et McIntire, 1982; Steiman *et al.*, 1987), les interactions alléllopathiques et différentes caractéristiques physico-chimiques de l'eau surnageante (turbidité, pH, alcalinité, dureté, température, oxygène dissous, diverses substances dissoutes...).

b. Différents stades de développement du périphyton

Les communautés périphytiques suivent plus ou moins régulièrement une série prévisible de différents stades après la colonisation initiale, série qui peut aboutir à une situation climacique (Roos, 1983). Ces différentes étapes rappellent les séquences successionnelles observées pour les écosystèmes terrestres (Hudon et Bourget, 1981; Hoagland *et al.*, 1982; Korte et Blinn, 1983; Steinman et McIntire, 1986).

Généralement, deux stades successifs sont assez bien délimités: une phase de colonisation initiale et une phase de saturation (Sand-Jensen, 1983). La phase initiale de colonisation est caratérisée par une rapide élévation de la biomasse périphytique, essentiellement liée au développement de bactéries et d'algues à forts taux de croissance. Le début de cette colonisation initiale serait due aux bactéries dont le développement entraîne la formation d'une couche polysaccharidique nécessaire à la fixation des autres micro-organismes (Baier, 1972; Hudon et Bourget, 1981; Hoagland *et al.*, 1982). Cependant, pour Paul *et al.* (1977) la présence de bactéries ne serait pas indispensable à la colonisation des diatomées. À ce stade, les animaux présentant des temps de génération élevés sont absents et les pertes par broutage sont souvent négligeables. Les pertes mécaniques par détachement sont faibles et la mince couche périphytique présente une structure biologique relativement simple. En raison de la faible accumulation d'organismes morts et de matériel organique, les échanges avec l'eau surnageante sont importants et il est alors possible d'obtenir de bonnes corrélations entre les caractéristiques physico-chimiques de l'eau et le développement du périphyton (Sand-Jensen, 1983).

Au cours de la phase de saturation, la couche périphytique s'épaissit et la structure de la communauté devient complexe. Il y a, en effet, accumulation de cellules mortes ou senescentes, et de matières organique et minérale. L'impact des organismes brouteurs et les pertes mécaniques par détachement sont alors significatifs. Les processus internes de transformation deviennent plus importants que les échanges avec l'eau surnageante qui sont réduits par l'épaissement de la couche périphytique. En conséquence, il est alors beaucoup plus difficile d'établir des relations entre les paramètres physico-chimiques

de l'eau environnante et le développement du périphyton. Une complexification semblable de la structure des communautés périphytiques est également observée après colonisation de substrats artificiels neufs (McIntire, 1975; Eichenberger, 1975).

Pour Smith (1976), cette évolution correspond au remplacement d'espèces colonisatrices avec un taux de croissance élevé par des espèces plus efficientes dans l'acquisition et l'utilisation des ressources. Au niveau de la communauté algale, Steinman et McIntire (1986) décrivent l'apparition successive de diatomées de petite taille, puis de diatomées plus grandes et orientées verticalement, et enfin d'algues filamenteuses (chlorophycées et cyanophycées) plus longues. Comme le signale Cattaneo (1987), nous retrouvons là un principe de la théorie générale des successions écologiques (Odum, 1969), à savoir l'augmentation de la taille moyenne des organismes au cours de la succession. Cependant, cette succession autogénique, qui correspond à une évolution directionnelle et prévisible, est vulnérable aux perturbations stochastiques et environnemantales (Steinman et McIntire, 1986). Ainsi, Weber et McFarland (1981) ne retrouvent pas cette succession d'espèces et, notamment, le remplacement des diatomées par des algues filamenteuses, lors d'une étude menée sur les rivières Ohio et Little Miami.

3. Périphyton et qualité de l'eau

Les raisons qui expliquent le choix du périphyton dans les études de qualité de l'eau sont nombreuses et ont été abondamment discutées. Selon Marcus (1980), le périphyton présente plusieurs avantages pour l'étude de perturbations environnementales, dont la relative facilité d'échantillonnage. Étant fixé, il intègre les effets des variables environnementales et montre un temps de réponse court aux perturbations qui peuvent provoquer des modifications de la structure et du fonctionnement de ses communautés. Même en cas de perturbations très sévères, le périphyton ne disparait jamais complètement (Rogers *et al.*, 1979). Enfin, compte tenu de son rôle d'interface entre le substrat et l'eau, le périphyton joue un rôle majeur dans le fonctionnement de tout écosystème aquatique.

Les recherches liées à l'utilisation du périphyton comme indicateur de la qualité de l'eau se regroupent autour de trois approches principales. La première consiste à utiliser la nature et l'abondance d'organismes indicateurs (Patrick, 1949, 1977; Cholnoky, 1958; Patrick et Reimer, 1966; Lowe, 1974; Lange-Berthalot, 1979). La deuxième approche se résume au calcul d'indices mathématiques (indices biotiques, diversité spécifique...) dépendant de la structure de la communauté (Patrick *et al.*, 1954; Patrick et Strawbridge, 1963; Cairns et Dickson, 1979; Pielou, 1977; Coste, 1978; Sullivan, 1986; Lafont *et al.*, 1988). Enfin, une troisième voie de recherche consiste en la mesure de réponses fonctionnelles au niveau de l'ensemble d'une communauté (Eichenberger, 1975; Wührmann et Eichenberger, 1975; Collins et Cornelius, 1978; Rodgers *et al.*, 1979; Sand-Jensen, 1983; Wattanabe *et al.*, 1988; Crossey et Lapoint, 1988).

- Organismes indicateurs et structure des peuplements

Dès le début du siècle, les hydrobiologistes ont chercher à classer les oganismes périphytiques en fonction de leurs exigences environnementales pour croître (Kolbe in Weitzel, 1979). Ce type d'études a abouti, notamment, à l'établissement du "système de saprobie" par Kolkwitz et Marsson (1967). Il apparaît cependant que la notion d'organismes indicateurs est trop subjective (Wetzel, 1983). En effet, les études basées sur les associations d'espèces apparaissent plus pertinentes pour définir la qualité de l'eau que la prise en compte individuelle d'espèces indicatrices (Sladecek, 1973; Collins et Cornelius, 1978). C'est le cas notamment des diatomées qui représentent souvent une partie essentielle du périphyton et qui peuvent être considérées comme de bons indicateurs de la qualité de l'eau (Patrick, 1971, 1973; Collins et Cornelius, 1978; Coste, 1978; Weitzel, 1979; Lafont *et al.*, 1988). De la même façon, les bioessais réalisés avec l'ensemble de la communauté périphytique peuvent détecter des changements qui sont susceptibles de ne pas apparaître avec des tests réalisés sur une seule espèce (Gehrart *et al.*, 1977; Scarlett *et al.*, 1987).

Généralement, la présence d'effluents influe sur la complexité de la communauté en abaissant la richesse et la diversité spécifiques (Crossey et Lapoint, 1988; Patrick, 1988). Ces résultats traduisent la disparition

d'espèces sensibles et la prolifération de quelques espèces résistantes (Patrick, 1978; Weber, 1981). Cependant, la relation diversité spécifique-eutrophisation est très controversée (Kalff et Knoechel, 1978): la baisse de diversité spécifique concomittante à l'eutrophisation de l'eau (Wihlm et Dorris, 1968) n'est pas toujours observée (Marcus, 1980). En fait, il apparaît que l'influence d'effluents eutrophisants sur la diversité spécifique du périphyton est dépendante du niveau originel de structuration des communautés réceptrices (Odum, 1975), et de la nature et de l'intensité de la perturbation (Marcus, 1980). Il a également été montré que la présence de métaux, tel que le cuivre, peut abaisser la richesse et la diversité spécifique du périphyton (Weitzel et Bates, 1981) ou influer sur la composition spécifique (Weber et McFarland, 1981). Par ailleurs, si les faibles teneurs en chrome, bore, nickel et vanadium sont favorables aux développements des diatomées, en revanche les fortes concentrations en ces métaux entraînent la dominance des cyanophycées et des algues vertes filamenteuses (Weitzel, 1979).

- Fonctionnement des communautés

De nombreux auteurs s'interrogent afin de savoir si les paramètres relatifs au fonctionnement des communautés sont plus informatifs que les paramètres de structure pour mettre en évidence les stress environnementaux. Sur cette question, les avis sont partagés. Pour Collins et Cornelius (1978) et Weber (1981), les activités métaboliques sont les premières affectées par les changements de qualité de l'eau, alors que les réponses au niveau de la structure de la communauté sont plus lentes dans la mesure où les populations sont susceptibles de s'adapter aux nouvelles conditions. De la même façon, Wattanabe *et al.* (1988) affirment que les activités photosynthétiques et hétérotrophes sont plus sensibles que les indices basés sur la composition spécifique de la communauté. En revanche Rodgers *et al.* (1979, 1980) observent une plus faible variabilité de paramètres fonctionnels (production, respiration) que des paramètres de structure dans des canaux expérimentaux soumis à des stress environnementaux. Ces auteurs en concluent que la protection de l'intégrité fonctionnelle du périphyton ne signifie pas obligatoirement la protection de son intégrité structurale. Cependant, Crossey et Lapoint (1988) observent une grande variabilité des caractéristiques fonctionnelles, liée aux problèmes méthodologiques de leur mesure. Cette

variabilité limite, dans leur cas, l'utilisation de ces paramètres pour l'étude des effets de différents métaux lourds. Ces auteurs reconnaissent cependant que les paramètres fonctionnels, et notamment le rapport production/respiration, sont de bons indicateurs de stress chroniques ou aigus au niveau de la population. Conformément à de nombreux auteurs, Crossey et Lapoint (1988) s'accordent à reconnaître la complémentarité des deux approches dans la mesure où les paramètres de structure peuvent permettre de discerner les effets d'un véritable stress de différences dans les mesures fonctionnelles liées simplement à un changement de populations à long terme. De la même façon Rodgers *et al.* (1979) mettent en évidence l'interdépendance des paramètres de structure et de fonctionnement.

Généralement, l'apport d'effluents toxiques se traduit au niveau du périphyton par une élévation de l'importance relative des organismes hétérotrophes par rapport aux organismes autotrophes (Pontasch et Brusven, 1987; Collins et Cornelius, 1978; Weitzel, 1979) et/ou par une baisse du rapport production/respiration de la communauté (Maki et Johnson, 1976; Cooper et Wihlm, 1975). L'acidification expérimentale du périphyton conduit également à des résultats controversés puisque selon Turner *et al.*, 1987, elle se traduit par une baisse de la productivité des algues périphytiques alors qu'Almer *et al.* (1978), observent le phénomène inverse.

Enfin l'ensemble des auteurs précisent que la pertinence de l'utilisation du périphyton comme indicateur de la qualité de l'eau peut être affectée par la variabilité des conditions physiques (type de substrat, éclairement, vitesse de courant...) qui régulent le développement des communautés périphytiques. En conséquence, ils conseillent, soit l'utilisation de substrats artificiels en conditions contrôlées afin d'uniformiser les conditions de développement et d'isoler une seule variable, soit de sélectionner différents sites qui ne diffèrent que par un seul paramètre (Wetzel, 1983).

4. Effluents des usines de pâtes et papiers et qualité de l'eau

a. Caractéristiques des effluents

En raison de l'importance des volumes d'eau rejetés et de leurs caractéristiques physico-chimiques, les effluents des usines de pâtes et

papiers ont un impact considérable sur la qualité de l'eau. Couillard et Trudel (1981) ont schématisé l'ensemble des répercussions potentielles des rejets de fabriques de pâtes et papiers sur le milieu aquatique. Ces répercussions sont largement dépendantes du procédé industriel retenu pour la fabrication du papier et du procédé de traitement des eaux résiduaires (Blaise *et al.*, 1987). Ces derniers auteurs rangent par ordre de toxicité croissante les différents procédés industriels suivants:

1) papiers fins;
2) pâte mi-chimique et/ou pâte thermo-chimico-mécanique;
3) pâte kraft;
4) fibres recyclées avec désencrage;
5) pâte mécanique meule et/ou pâte thermo-mécanique et/ou pâte mécanique raffinée;
6) pâte bisulfite à bas rendement avec ou sans pâte mécanique.

Cette étude met également en évidence que la toxicité des effluents diminue avec la nature des traitements apportés aux rejets. Pour ces auteurs le traitement secondaire biologique s'avère être le plus efficace pour diminuer la charge toxique des effluents de fabrique de pâtes et papiers, conformément aux résultats d'études antérieures (Rainville *et al.*, 1975; Walden, 1976; Hutchins, 1979). Les répercussions sur l'environnement sont également dépendantes du type de bois utilisé et des caractéristiques physico-chimiques des eaux réceptrices (Hutchins, 1979; Davis *et al.*, 1988).

Selon Walden (1976) et Davis *et al.* (1988), l'impact des rejets d'usines de pâtes et papiers résultent de l'action intégrée de la forte demande biochimique en oxygène, des éléments solides en suspension, des substances dissoutes, du pH, de la couleur et de la toxicité qui dépend elle-même de l'action combinée des nombreux constituants chimiques des effluents. Les principaux composés toxiques potentiels peuvent être subdivisés en phénols chlorés, quinones, composés sulfureux (mercaptans et sulfides), acides gras et acides résiniques (Rainville *et al.*, 1975; Walden, 1976; Couillard et Trudel, 1981; Davis *et al.*, 1988). Cependant, à l'exception d'Eloranta *et al.* (1984), la plupart des auteurs s'accordent à reconnaître que l'élément

toxique majeur est le chlore qui réagit avec la lignine pour former des phénols chlorés très toxiques (Rainville *et al.*, 1975; Leung et Sell, 1982; Kuivasniemi *et al.*, 1986). Aussi, ces phénols chlorés ont-ils fait l'objet de travaux assez nombreux qui ont mis en évidence leur toxicité pour de nombreux organismes aquatiques (Leach et Thakore, 1975; Durkin, 1978; Renberg *et al.*, 1980; Rowe *et al.*, 1982). Il apparaît que les composés phénoliques sont d'autant plus toxiques qu'ils ont plus d'atomes de chlore (Liu *et al.*, 1982; Rowe *et al.*, 1982; Kuivasniemi *et al.*, 1985). De l'étude de la persistance de ces substances, il ressort que la dégradation des phénols chlorés peut être chimique (Dence *et al.*, 1980), microbienne (Leach *et al.*, 1977; Neilson *et al.*, 1983, 1984) ou photochimique (Ahlborg et Thunberg, 1980; Kuiper et Hanstveit, 1984). Enfin ces composés peuvent être adsorbés sur des particules (Ahlborg et Thunberg, 1980; Kuiper et Hanstveit, 1984) ou se volatiliser (Baker *et al.*, 1980). Enfin, il faut signaler l'étude très détaillée de Walden (1976) sur la toxicité des effluents de fabriques de pâtes et papiers, les constituants responsables de cette toxicité et les méthodologies (bioessais) nécessaires à la mise en évidence des effets toxiques. Sur ce dernier point, Blaise *et al.* (1987) ont comparé les réponses toxiques de trois indicateurs biologiques (bactéries, algues et poissons) exposés à des effluents d'usines de pâtes et papiers. Ils en concluent que ce sont les algues qui sont les indicateurs les plus sensibles mais recommandent tout de même l'utilisation d'une combinaison de biotests pour mieux appréhender les dangers associés à ces effluents vis-à-vis du milieu aquatique.

b. Effets des effluents sur l'écosystème aquatique

Concrètement, les conséquences des rejets d'effluents de fabriques de pâtes et papiers dans les écosystèmes aquatiques ont été étudiées à différents niveaux trophiques.

- Les bactéries

Généralement, le rejet de ces effluents se manifeste par de fortes biomasses et activités bactériennes, que ce soit en conditions expérimentales (Bothwell et Stockner, 1980) ou en milieu naturel (Stockner et Cliff, 1976).

Plus précisément, ces effluents qui représentent, notamment, un enrichissement en carbone organique et en composés sulfureux, favorisent naturellement le développement des bactéries hétérotrophes et des bactéries du cycle du soufre. Ces populations bactériennes apparaissent, dans ces conditions comme des indicateurs plus sensibles que la composition chimique de l'eau (Rokosh *et al.*, 1977). Parmi ces populations, les bactéries réductrices du soufre oganique seraient plus nombreuses que les bactéries réductrices des sulfates ou oxydantes des sulfures (Rokosh *et al.*, 1977). De la même façon, Couillard et Trudel (1981) rapportent une densité relativement faible des bactéries réductrices de sulfates en raison, semble-t-il, d'une quantité insuffisante de substrat et d'un taux trop élevé d'oxygène dissous dans le milieu. Enfin, alors que Rokosh *et al.* (1977) dénombrent peu de coliformes totaux et fécaux, Hendry *et al.* (1982) considèrent que les bactéries fécales, dont la densité peut être multipliée par 50, sont indicatrices de l'enrichissement des eaux par les effluents d'usines de pâtes et papiers.

- Les algues

Au niveau de la communauté algale, les travaux sont plus nombreux mais l'impact de ces effluents est plus difficile à établir. En effet, trois facteurs principaux, susceptibles d'avoir des effets contraires, peuvent affecter les algues mises en présence de ce type d'effluent. Ce sont l'atténuation de la lumière par la couleur ou la turbidité, la phytotoxicité et le potentiel eutrophisant (Davis *et al.*, 1988). En conséquence, il est difficile de savoir si la baisse des valeurs de productions primaires phytoplanctonique et périphytique observée près des rejets d'usines de pâtes et papier est attribuable à la toxicité et/ou à la turbidité de l'effluent qui limite la pénétration de l'énergie lumineuse dans l'eau.

Pour différents auteurs (Stockner et Costella, 1976; Stockner et Cliff, 1976; Eloranta *et al.*, 1984; Davis *et al.*, 1988). la décroissance des valeurs d'assimilation photosynthétique du phytoplancton près de ces effluents est essentiellement imputable au facteur lumineux. En effet, dans leurs situations d'étude, il n'est pas observé, parallèlement à la baisse de production primaire, de diminution de biomasse ou de changement de structure de la communauté qui pourraient traduire un effet toxique. Stockner et Cliff

(1976) précisent que cette baisse de l'activité phytosynthétique est en relation avec l'absorption sélective, par ce type d'effluent, de la lumière de longueurs d'ondes comprises entre 400 et 500 nm, plage qui correspond à l'un des deux pics d'absorption de la chlorophylle-*a* et des pigments accessoires. En rivière, Davis *et al.* (1988), observent que la baisse de production du phytoplancton au niveau des effluents d'usines de pâtes et papiers est liée au fait que les communautés algales qui proviennent de l'amont et dérivent, n'ont pas le temps de s'adapter ou de se rétablir par une succession d'espèces au niveau du rejet. Il n'en va pas de même pour le périphyton dont le maintien de l'activité photosynthétique serait rendu possible par des adaptations chromatiques ou par le développement d'espèces avec équipement pigmentaire plus efficace (Davis *et al.*, 1988).

Inversement, d'autres travaux attribuent la baisse d'assimilation photosynthétique du périphyton et du phytoplancton observée près des rejets en milieu naturel (Moore and Love, 1977), ou en conditions expérimentales (Rainville *et al.*, 1975), à l'effet toxique des effluents d'usines de papier kraft.

Par ailleurs, l'effet inhibiteur sur la photosynthèse par toxicité ou atténuation de la lumière, peut être compensé par l'effet eutrophisant (apports en azote, phosphore et carbone) des effluents (Parker et Sibert, 1973; Stockner et Cliff, 1976; Stockner et Costella, 1976; Bothwell et Stockner, 1980). Les traitements secondaires abaissent le potentiel toxique mais ne font pas disparaître totalement la couleur de ces effluents car les composés organiques responsables de la coloration sont très résistants à la dégradation bactérienne (Dungan, 1974; Wong et Prahacs, 1977; Davis *et al.*, 1988). Néanmoins, après traitement secondaire il est possible de mettre en évidence le potentiel eutrophisant des rejets en atténuant le facteur lumineux par une épaisseur d'eau très faible (Stockner et Costella, 1978). Dans ces conditions, Bothwell et Stockner (1980) ont pu montré, expérimentalement, que la présence d'effluent de fabrique de pâtes et papiers à des concentrations allant de 0,5 à 25% se traduit par une augmentation de la biomasse des algues fixées. L'effet enregistré est d'autant plus fort que les concentrations sont élevées, même si il est observé une baisse de la biomasse pendant les premiers jours en présence des plus fortes concentrations d'effluent. En raison de la limitation nutritive

de l'eau de rivière utilisée dans cette expérience, il semble que l'apport d'azote soit ici responsable de l'effet eutrophisant. Ces auteurs constatent par ailleurs, que les algues responsables de l'enrichissement pour les fortes concentrations d'effluent correspondent à des espèces de milieux eutrophes (Synedra ulna, Fragillaria, Nitzchia frustulum). Ils en concluent que le fort développement de ces espèces est plus lié à un avantage compétitif pour de fortes concentrations d'éléments nutritifs, qu'à une meilleure tolérance à la toxicité. Finalement, la complexité de l'action des effluents d'usines de pâtes et papiers sur les producteurs primaires se traduit fréquemment par une inhibition de la croissance à proximité immédiate du rejet et par un effet eutrophisant à plus longue distance (Kuivasniemi *et al.*, 1986).

- Les invertebrés

Dès 1947, les travaux de Van Horn et de ses collaborateurs (Van Horn, 1947; Van Horn *et al.*, 1949, 1950), ont permis la mise en évidence de la toxicité des effluents d'usines de pâtes et papiers pour de nombreux invertébrés, notamment pour les daphnies et les larves d'insectes. Il ressort de ces études que ces organismes sont, globalement, légèrement moins affectés par ce type d'effluent que les poissons, avec des espèces telles que celles appartenant au genre Chironomus qui apparaissent beaucoup plus résistantes. C'est également aux effets toxiques des effluents de fabriques de pâtes et papiers que Filimonova (1968) attribue l'absence de zooplancton, notamment de cladocères et de rotifères dans certaines parties de rivières. Selon Donnier (1972), le seuil de toxicité de ce type d'effluent sur les différents organismes testés (phytoplancton, micro- et macroinvertébrés) est de l'ordre de 5% (v/v). Naturellement, cette toxicité dépend des traitements subis par les effluents. Alors qu'un effluent brut avait un impact notable sur des algues et sur toutes les espèces de zooplancton et d'invertébrés testées, Wilson (1975) rapporte qu'un traitement secondaire biologique supprime ces effets sur l'ensemble des organismes. Enfin, Couillard et Trudel (1981) observent une baisse très nette de la diversité des macroinvertébrés benthiques dans la zone d'arrivée d'effluents d'usines de pâtes et papiers, avec notamment la présence d'une seule espèce, du groupe des chironomides, au niveau même du rejet. Ces derniers auteurs remarquent cependant que l'effet sur ces organismes est très limité dans l'espace.

- Les poissons

La toxicité des effluents de fabriques de pâtes et papiers sur les poissons, en laboratoire et en milieu naturel, a donné lieu à un grand nombre de publications (Davis *et al.*, 1988), qui ont fait l'objet de différentes synthèses (Walden, 1976; Hutchins, 1979; Kovacs, 1986). Généralement, ces effluents ne sont pas reconnus responsables de mortalité massive de poissons (Walden, 1976; Walden et Howard, 1977; Kovacs, 1986). En revanche, les effets potentiels subléthaux des rejets de ces usines sur les poissons sont très variés et ont fait l'objet de diverses études (Miettinen *et al.*, 1982; Kovacs, 1986). De l'ensemble de ces travaux, il ressort la mise en évidence, au niveau subléthal, d'effets sur la composition biochimique, la physiologie et l'éthologie des poissons (Blaise *et al.*, 1986), même si l'impact global est assez faible (Walden, 1976; Walden et Howard, 1977; Kovacs, 1986). Plus précisément, ce dernier auteur a réalisé une synthèse des travaux concernant les rejets d'usines de "pâtes kraft blanchies", et malgré le nombre assez élevé de publications traitant de ce sujet, les conclusions ne sont pas toujours faciles à tirer en raison de la complexité des mécanismes mis en jeu. Néanmoins, les effluents de fabriques de pâtes "kraft" non traités peuvent modifier l'habitat des poissons et provoquer des changements de communautés. De plus, la chair des poissons peut être altérée par les rejets traités et non traités de ces usines, aussi bien en conditions expérimentales qu'en milieu naturel (Kovacs, 1986). Enfin, il a été montré que le traitement secondaire biologique est efficace pour éliminer la toxicité aigue" vis-à-vis des poissons (Mueller *et al.*, 1977; Walden et Howard, 1981) en provoquant, notamment, la disparition des acides gras et résiniques (Kovacs, 1986).

Plus généralement, l'ensemble des travaux consultés, laissent à penser que la complexité de l'action des effluents de fabriques de pâtes et papiers sur l'écosystème aquatique reflète la complexité de la composition de ces rejets et résulte de l'interaction de plusieurs caractéristiques qui, potentiellement, peuvent avoir des effets contraires, notamment vis-à-vis des producteurs primaires.

III. EXPÉRIENCES MENÉES EN LABORATOIRE

1. Objectifs de l'étude

À la lecture des travaux consacrés à l'impact des effluents de fabriques de pâtes et papiers sur les communautés périphytiques, on constate que l'effet de ces rejets sur leur activité métabolique a été peu étudié. En effet, si la toxicité relative mesurée à partir de bioessais est assez bien connue, en revanche les données relatives à l'impact de ces effluents sur l'intégrité biologique de l'ensemble de la communauté périphytique sont limitées (Weber, 1981; Davis *et al.*, 1988).

L'objectif de la présente étude a été de mesurer les effets d'un effluent d'usine de pâtes et papiers sur la structure et le fonctionnement des communautés périphytiques algales, en prenant en compte différents paramètres biotiques (dénombrements cellulaires, chlorophylle-*a*, nucléotides adényliques, assimilation photosynthétique et activité hétérotrophe). En parallèle, des paramètres relatifs à la densité et à l'activité bactériennes ont également été mesurés. Dans la mesure où la présence de ce type d'effluent est susceptible de se traduire par une adaptation de la fonction photosynthétique des algues, nous avons testé l'hypothèse d'une telle acclimatation en mesurant l'allocation du carbone inorganique dans les macromolécules (protéines, polysaccharides, lipides) et dans les composés de faible poids moléculaire. En effet, selon Rivkin et Voytek (1987), cette technique permet de juger de l'état physiologique cellulaire et reflète des ajustements métaboliques rapides aux conditions environnementales.

Par ailleurs, le rejet des effluents d'usines de pâtes et papiers se traduit dans le milieu naturel par un apport généralement important de carbone organique dissous et par une augmentation de la turbidité de l'eau surnageante (Couillard et Trudel, 1981; Davis *et al.*, 1988). En conséquence, nous avons cherché à savoir si les potentialités hétérotrophes des algues (Hellebust et Lewin, 1977; Wetzel, 1983) et des bactéries jouaient un rôle déterminant dans le développement des communautés périphytiques placées dans de telles conditions. Après assimilation hétérotrophe, l'allocation de la radioactivité dans les macromolécules a également été mesurée afin de savoir dans quelle

mesure les substrats organiques sont utilisés pour la croissance ou la maintenance cellulaire.

Enfin, conformément aux recommandations de nombreux auteurs (McIntire, 1975; Clark *et al.*, 1980; Wetzel, 1983; Kimball et Lewin, 1985) et en raison de la complexité de l'action de cet effluent (Davis *et al.*, 1988), nous avons utilisé des substrats artificiels placés dans des canaux expérimentaux en conditions contrôlées, afin d'uniformiser les conditions de développement du périphyton, et d'isoler un seul paramètre variable: la présence de l'effluent à des concentrations croissantes.

2. Matériel et méthodes

a. Description de l'expérience

Les expériences ont été menées dans 4 canaux en plexiglass dont les dimensions sont identiques (longueur = 123 cm, largeur = 20 cm et hauteur = 13 cm). Des substrats en verre de dimension réduite (3,75 x 2,5 cm) ont été placés sur le fond de chaque canal. La circulation permanente de l'eau était assurée par quatre pompes électriques qui assuraient un débit sensiblement identique ($\simeq$ 5 $cm \cdot s^{-1}$) dans chaque canal. L'eau remplissant chacun des quatres systèmes ($\simeq$ 50 Litres) provenait de prélèvements réalisés sur la rivière Malbaie à approximativement 1 km en amont du rejet de l'effluent de la fabrique de pâtes et papiers Donohue de Clermont. Tous les trois jours, 1/5 du volume total était renouvellé avec de l'eau de même provenance, afin notamment, de compenser les pertes par évaporation.

L'éclairage était fourni par 4 néons de type "Daylight" avec un cycle régulier de 16 heures d'éclairement et de 8 heures d'obscurité. En période éclairée, l'intensité lumineuse parvenant à la surface de l'eau a varié de 43 à 54 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, au cours de l'expérience. La température de la chambre de culture était stable à 20°C ($\pm$ 1°).

La mise en route du système a eu lieu le 2 décembre 1988, et l'expérience s'est achevée le 17 janvier 1989. Après une période de colonisation initiale de deux semaines, des quantités croissantes (0,5, 2,5 et 10% v/v) d'effluent pur

provenant de fabrique de Clermont, ont été ajoutées dans trois des quatre canaux. L'effluent a été prélevé à la sortie du clarificateur juste avant d'être déversé dans la rivière. Par la suite, les renouvellements bi-hebdomadaires d'eau et d'effluent ont, naturellement, tenu compte de ces différentes concentrations. Après l'ajout de l'effluent, des mesures de l'ensemble des paramètres retenus ont été effectuées aux dates suivantes: 20-12, 24-12, 28-12, 02-01 et 17-01.

b. Paramètres abiotiques

La liste des paramètres abiotiques pris en compte au cours de cette étude s'établit comme suit: azote total, NH_3, NO_2-NO_3, phosphore total, PO_4 inorganique, PO_4 orthosphosphates, silice, carbone inorganique dissous, carbone organique dissous, sulfates, sulfures, substances phénoliques, pH, conductivité, turbidité. Ils ont été mesurés par les services du ministère de l'Environnement du Québec selon les méthodes en vigueur dans leurs laboratoires.

c. Paramètres biotiques

- Dénombrements bactériens

Ils ont été réalisés par des dénombrements totaux (BHA) à 20°C par les services du ministère de l'Environnement du Québec. Ces dénombrements ont porté sur le périphyton et sur l'eau surnageante.

- Dénombrements des algues périphytiques et structure des peuplements

Après grattage de la couche périphytique située sur une lame en verre dans 20 mL d'eau de rivière préfiltrée sur 0,2 µm, les échantillons sont fixés au lugol fort. Les numérations cellulaires sont effectuées avec un microscope inversé LEITZ, selon la méthode d'Utermöhl (1958) modifiée par Legendre et Watt (1971-1972). Pour chaque comptage, 30 champs optiques sont observés et un minimum de 400 cellules sont dénombrées. L'évaluation de biomasse à partir du volume cellulaire moyen de chaque espèce est effectuée selon la méthode de Lohmann (1908).

La structure des peuplements d'algues périphytiques est appréhendée par le calcul de la richesse spécifique (S = nombre total d'espèces dénombrées dans 30 champs optiques), et de l'indice de diversité spécifique de Shannon et Weaver (1949). Cet indice, dérivé de la théorie de l'information, est calculé selon la formule $H = -p_i \log 2\ p_i$ (bit.cellule^{-1}).

- Chlorophylle *a*

Le périphyton correspondant à une lame en verre est placé dans 20 mL d'acétone à 90%. Après une forte agitation au vortex, les échantillons sont laissés, pour extraction, 24 heures à l'obscurité et à 4°C. Le dosage est effectué en fluorométrie. Deux ou trois replicats sont mesurés pour chaque série de prélèvements. Lors d'une expérience préliminaire réalisée strictement dans les mêmes conditions, nous avons dosés la chlorophylle *a* pour 4 séries de trois replicats (soit 4 séries comportant chacune 3 lames de verre). Le coefficient de variation moyen ($\frac{\sigma}{M}$ x 100) entre les lames était tout à fait acceptable puisqu'il a varié de 4.7 à 10,5%.

- Nucléotides adényliques (ATP et ADP)

Le périphyton correspondant à une lame en verre est placé dans 5 mL de DMSO (diméthylsulfoxide à 99%). Après agitation pendant 30 secondes, sur vortex et attente de deux minutes, 15 mL de tampon MOPS (Morphalino Propane Sulfonic Acid 0,01 M + $MgSO_4$ 0,01 M) sont ajoutés aux échantillons. Ces derniers sont alors congelés jusqu'au moment du dosage. Le dosage enzymatique est réalisé par la méthode à la luciférase (Strehler et Tötter, 1952) avant et après conversion de l'ADP en ATP (Pradet, 1967) selon un protocole expérimental décrit par Amblard (1986; 1988). Cette transformation enzymatique est effectuée selon l'équation suivante:

$$\text{ADP + phosphoénol pyruvate} \xrightarrow[Mg^{++},\ K^{+}]{\text{Pyruvate kinase}} \text{ATP}$$

La solution enzymatique luciférine-luciférase (FLE 50 sigma) nécessaire à la réaction de bioluminescence est préparée come le préconisent Karl et

Holm-Hansen (1978). La quantification de l'émission de lumière est réalisée grâce à un luminomètre LKB. Enfin, toutes les possibilités d'inhibition de l'émission de lumière sont corrigées par l'emploi systématique de standards internes.

Pour des peuplements phytoplanctoniques naturels, il a été montré une plus grande stabilité du rapport carbone/ATP + ADP que du rapport carbone/ATP (Amblard, 1983, 1986). En conséquence, la biomasse totale en carbone a été calculée ici en multipliant les concentrations en (ATP + ADP) par un facteur 130, facteur correspondant à la valeur moyenne du rapport carbone/ATP + ADP des cellules phytoplanctoniques (Amblard, 1986).

Lors d'expériences préliminaires la variabilité des mesures a été calculée à partir de 4 séries de 3 réplicats. Bien que légèrement plus élevés que ceux observés pour la chlorophylle-*a*, les coefficients de variation moyens restent acceptables (de 8,9 à 14,6%). Cette plus grande variabilité par rapport à la chlorophylle-*a*, est peut-être à relier à la présence d'organismes hétérotrophes (Ciliés et Rotifères essentiellement) observés en faible nombre au microscope inversé, mais répartis sur les substrats de façon beaucoup plus hétérogène que les algues.

- Assimilation photosynthétique et allocation du carbone inorganique dans les macromolécules

- Assimilation globale

Elle a été mesurée selon un protocole dérivé de la méthode au carbone-14 (Steemann-Nielsen, 1952, 1977). Chaque lame est placée dans un récipient en verre pyrex à fond plat (contenance totale 130 mL) et rempli de 50 mL d'eau du canal correspondant. Chaque échantillon est inoculé avec 1 mL de $NaH^{14}CO_3$ contenant 10 µCi (activité finale 0,2 $\mu Ci \cdot mL^{-1}$). Pour chaque canal, deux replicats "clair" et deux replicats "sombres" sont incubés pendant 4 heures. Au terme de l'incubation, chaque lame est grattée dans 20 mL d'eau de rivière préfiltrée sur 0,2 µm, et des fractions aliquotes sont ensuite récoltées sur une membrane filtrante de 0,45 µm de vide de maille. La radioactivité est mesurée au compteur à scintillation liquide LKB.

Les valeurs d'assimilation photosynthétique , exprimées en mg $C \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$, sont ensuite calculées à partir de la différence de radioactivité entre le flacon "clair" et le flacon "sombre", et après correction en fonction du volume incubé, de la taille de l'échantillon, du temps d'incubation, du carbone inorganique disponible dans le milieu et de l'effet isotopique (Vollenweider, 1969).

- Allocation du carbone inorganique dans les macromolécules

Le protocole utilisé a été décrit par Lancelot et Mathot (1985) et permet d'isoler, à partir de leur solubilité relative dans différents extractants, les lipides, les polysaccharides, les protéines et les composés de faible poids moléculaire (acides aminés, acides organiques, monosaccharides, ...):

- les lipides sont extraits par le mélange chloroforme - méthanol 2/1 (v/v);
- les composés de faible poids moléculaire sont extraits par l'éthanol à chaud;
- les protéines sont précipitées par le TCA à chaud, et de ce fait, séparées des polysaccharides (les acides nucléiques sont recueillis avec la fraction polysaccharidique).

Ensuite, la radioactivité associée à chacune des fractions est déterminée au compteur à scintillation liquide. Les résultats sont présentés en pourcentages de la radioactivité totale.

- Assimilation hétérotrophe d'un mélange d'acides aminés

Le protocole général suivi pour la mesure d'assimilation globale de ce substrat organique et pour l'allocation de la radioactivité dans les macromolécules est le même que celui décrit ci-dessus pour l'assimilation photosynthétique.

Le substrat choisi est un mélange de L-acides aminés tritiés (activité finale dans nos conditions d'expérience: 0,16 $\mu Ci \cdot mL^{-1}$; concentration en acides aminés: 0,23 µM). Plusieurs raisons justifient le choix d'un substrat organique marqué au tritium:

- l'activité spécifique des composés en ^{3}H est jusqu'à 10 fois plus grande que celle des composés en ^{14}C (Azam et Holm-Hansen, 1973);
- la refixation potentielle par la photosynthèse de produits inorganiques issus de l'hétérotrophie bactérienne (McKinley, 1977) ou de la respiration algale (Richardson et Fogg, 1982) est évitée ou minimisée;
- enfin, la technique du double marquage peut être utilisée dans la mesure où le précurseur utilisé pour la mesure de l'activité photosynthétique est marqué au ^{14}C.

Par ailleurs, le choix d'un mélange d'acides aminés comme substrat organique est justifié par plusieurs raisons. Tout d'abord un mélange traduit mieux la diversité des composés rencontrés en milieu naturel. De plus, les travaux de Feuillade et Krupka (1986) démontrent une sélectivité marquée dans l'assimilation des composés organiques, et en particulier des acides aminés. Enfin, des phénomènes d'hétérotrophie algale étant suspectés dans nos conditions d'expérience, nous avons tenu compte des considérations émises par Flynn et Butler (1985) qui signalent que les communautés naturelles d'algues présentent rarement un taux d'assimilation élevé pour un seul acide aminé, mais plutôt des taux d'assimilation plus faibles pour de nombreux acides aminés. Ces derniers auteurs précisent par ailleurs, que les acides aminés libres dans l'eau doivent être considérés non seulement comme une source potentielle d'azote mais également comme une source de carbone.

Les concentrations en acides aminés dans l'eau de rivière n'ayant pu être déterminées, nous n'avons pas tenu compte de l'effet de dilution. Par conséquent, les résultats présentés dans cette étude correspondent à une assimilation hétérotrophe potentielle apparente. Cependant, si l'on admet que les concentrations en acides aminés dans les eaux telles que celles de la rivière Malbaie sont peu élevées, l'assimilation potentielle apparente mesurée ici est assez proche de l'assimilation potentielle réelle.

À des fins de comparaison avec l'assimilation photosynthétique, les résultats présentés dans cette étude sont exprimés en mg de carbone$\cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$, en considérant, à la suite de Rivkin (1985), qu'en moyenne 1 mole du mélange d'acides aminés correspond à 5,3 atomes de carbone.

Enfin, l'absorption d'un substrat organique n'implique pas obligatoirement son utilisation pour la croissance ou la maintenance cellulaire. En effet, les molécules organiques peuvent entrer dans la cellule mais supporter seulement la synthèse d'une fraction très limitée de composés biochimiques (Kornberg et Eldsen, 1961) ou ne pas être métabolisés du tout (Palmer et Togasaki, 1971). La mesure de l'allocation de la radioactivité dans les macromolécules après incubation avec le substrat organique doit permettre de lever cette ambiguïté.

La variabilité des mesures d'assimilation calculée à partir de 4 séries de trois replicats lors d'expériences préliminaires était acceptable; le coefficient de variation moyen étant compris entre 5 et 14,5% pour l'assimilation photosynthétique, et entre 4 et 15,6% pour l'assimilation hétérotrophe.

d. Tests de toxicité

Afin de connaître la toxicité de l'effluent pur et dilué dans l'eau de rivière, trois tests complémentaires ont été réalisés:

- le test "microtox" avec la bactérie Photobacterium phosphoreum;
- le test avec algues (Selenastrum capricornutum);
- le test avec daphnies.

Ces tests ont été réalisés par les services du ministère de l'Environnement du Québec, selon les procédures en vigueur dans ses laboratoires

3. Résultats

a. Caractéristiques de l'effluent pur

- Caractéristiques physico-chimiques

Les caractéristiques physico-chimiques de l'effluent pur et leur évolution au cours de l'expérience sont présentées dans le tableau 1. Cet effluent, de pH acide, présente une turbidité et une conductivité très élevées. Il est relativement riche en phosphore mais pauvre en azote et il représente une

Tableau 1: Caractéristiques physico-chimiques, bactériologiques et toxicologiques de l'effluent pur, au début et en fin d'expériences.

	DATES	
	18-12-88	18-01-89
Azote total $mg \cdot L^{-1}$	0,17	0,22
NH_3 $mg \cdot L^{-1}$	0,04	0,03
NO_2-NO_3 $mg \cdot L^{-1}$	0,13	0,10
Phosphore total $mg \cdot L^{-1}$	0,12	0,38
PO_4 inorganique $mg \cdot L^{-1}$	0,12	0,38
PO_4 orthophosphates $mg \cdot L^{-1}$	0,03	0,21
SiO_2 $mg \cdot L^{-1}$	9,10	8,70
Sulfates $mg \cdot L^{-1}$	95,00	110,00
Sulfures $mg \cdot L^{-1}$	3,60	0,02
Substances phénoliques $mg \cdot L^{-1}$	1,50	3,30
Carbone inorganique dissous $mg \cdot L^{-1}$	6,00	11,00
Carbone organique dissous $mg \cdot L^{-1}$	440,00	320,00
pH	4,70	5,20
Conductivité $\mu mhos.cm^{-2}$	354,00	348,00
Turbidité U.T.N.	320,00	360,00
Dénombrement bactérien total (B.H.A. 20°C) Nbre. bact. mL^{-1}	200 000	930 000
Dénombrement gelose sang (BHA 37°C)	44 000	69 000
Toxicité		
- Bioessais algues (unités toxiques)	37,0	< 10,0
- Bioessais daphnies (unités toxiques)	8,3	5,0
- Bioessais microtox (unités toxiques 15 mn)	95,0	62,0

charge considérable en carbone organique dissous, mais également en sulfates et en substances phénoliques.

Au cours du temps, les caractéristiques physico-chimiques de cet effluent demeurent assez stables pour l'azote, la silice, les sulfates, la conductivité et la turbidité. Le phosphore et le carbone inorganique dissous semblent augmenter alors que l'on observe une baisse sensible du carbone organique dissous et des concentrations en sulfures.

- Caractéristiques bactériologiques

Cet effluent présente une densité bactérienne moyenne puisque 2×10^5 bactéries·mL^{-1} sont dénombrées à 20°C au début de l'expérience (tableau 1). Cette densité augmente en fin d'expérience et atteint alors $9,3 \times 10^5$ bactéries·mL^{-1}. Sur gélose sang à 37°C, les densités bactériennes enregistrées sont respectivement 4,4 et 6.9×10^5 bactéries·mL^{-1}.

- Caractéristiques toxicologiques

Les tests microtox, algues ou daphnies mettent en évidence la toxicité relative de cet effluent (tableau 1). Placé à température ambiante pendant 8 jours, cet effluent conserve toute sa toxicité. Cependant, en fin d'expérience, la toxicité par rapport aux algues a diminué alors que les tests "microtox" et "daphnies" révèlent un effluent toujours toxique.

b. Caractéristiques de l'eau surnageante dans les canaux expérimentaux

L'évolution des caractéristiques physico-chimiques de l'eau surnageante au cours de l'expérimentation est résumée dans le tableau 2. L'ajout d'effluent à des concentrations de 0,5, 2,5 et 10% (v/v) se traduit par un apport léger en phosphore, seulement décelable pour le canal 10%. En revanche, l'apport en carbone organique dissous, sulfates et substances phénoliques est considérable et proportionnel aux concentrations croissantes d'effluent (figures 1, 2, 3). La présence de cet effluent engendre également de fortes valeurs de turbidité (figure 4) et de conductivité. En revanche, l'évolution des teneurs en azote est complètement inverse (figure 5). En effet, l'ajout d'effluent en quantité croissante se traduit par des concentrations en azote de plus en plus faibles

Tableau 2a: Caractéristiques physico-chimiques, bactériologiques et toxicologiques de l'eau surnageante des 4 canaux expérimentaux (N.D. = non déterminé, n.d. = non détectable).

	DATE: 20-12-88			
	CANAL TÉMOIN	CANAL 0,5%	CANAL 2,5%	CANAL 10%
Azote total $mg \cdot L^{-1}$	0,29	0,32	0,23	0,03
NH_3 $mg \cdot L^{-1}$	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02
NO_2-NO_3 $mg \cdot L^{-1}$	0,08	0,09	0,05	0,03
Phosphore total $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	0,01
PO_4 inorganique $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
PO_4 orthophosphates $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
SiO_2 $mg \cdot L^{-1}$	9,30	8,90	8,90	9,50
Sulfates $mg \cdot L^{-1}$	4,50	5,00	7,00	15,00
Sulfures $mg \cdot L^{-1}$	<0,02	<0,02	0,02	<0,02
Substances phénoliques $mg \cdot L^{-1}$	0,01	0,03	0,05	0,14
Carbone inorganique dissous $mg \cdot L^{-1}$	2,20	2,20	2,20	2,60
Carbone organique dissous $mg \cdot L^{-1}$	7,20	8,20	13,50	42,00
pH	7,00	7,00	7,00	7,20
Conductivité $\mu mhos.cm^{-2}$	37,80	38,60	43,90	76,00
Turbidité U.T.N.	0,60	1,60	4,50	21,00
Dénombrement bactérien total (B.H.A. 20°C) Nbre. bact. mL^{-1}	70	2800	3400	30 000
Dénombrement gelose sang (BHA 37°C)	1370	6000	3500	14 400
Toxicité				
- Bioessais algues (unités toxiques)	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
- Bioessais daphnies (unités toxiques)	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
- Bioessais microtox (unités toxiques 15 mn)	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.

Tableau 2b: Caractéristiques physico-chimiques, bactériologiques et toxicologiques de l'eau surnageante des 4 canaux expérimentaux (N.D. = non déterminé, n.d. = non détectable).

	DATE: 24-12-88			
	CANAL TÉMOIN	CANAL 0,5%	CANAL 2,5%	CANAL 10%
Azote total $mg \cdot L^{-1}$	0,28	0,30	0,17	0,02
NH_3 $mg \cdot L^{-1}$	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02
NO_2-NO_3 $mg \cdot L^{-1}$	0,06	0,06	<0,02	0,02
Phosphore total $mg \cdot L^{-1}$	0,01	<0,01	<0,01	0,02
PO_4 inorganique $mg \cdot L^{-1}$	0,01	<0,01	<0,01	0,02
PO_4 orthophosphates $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
SiO_2 $mg \cdot L^{-1}$	9,30	9,30	9,40	9,90
Sulfates $mg \cdot L^{-1}$	5,00	5,50	7,00	17,00
Sulfures $mg \cdot L^{-1}$	0,02	0,02	0,02	0,06
Substances phénoliques $mg \cdot L^{-1}$	0,01	0,03	0,06	0,31
Carbone inorganique dissous $mg \cdot L^{-1}$	2,40	2,40	2,80	3,80
Carbone organique dissous $mg \cdot L^{-1}$	8,00	7,40	12,80	34,00
pH	6,80	6,90	6,80	6,60
Conductivité $\mu mhos.cm^{-2}$	38,10	40,40	48,00	79,00
Turbidité U.T.N.	0,60	1,40	4,10	16,00
Dénombrement bactérien total (B.H.A. 20°C) Nbre. bact. mL^{-1}	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
Dénombrement gelose sang (BHA 37°C)	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
Toxicité				
- Bioessais algues (unités toxiques)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
- Bioessais daphnies (unités toxiques)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
- Bioessais microtox (unités toxiques 15 mn)	1,5	n.d.	n.d.	1.8

Tableau 2c: Caractéristiques physico-chimiques, bactériologiques et toxicologiques de l'eau surnageante des 4 canaux expérimentaux (N.D. = non déterminé, n.d. = non détectable).

	DATE: 28-12-88			
	CANAL TÉMOIN	CANAL 0,5%	CANAL 2,5%	CANAL 10%
Azote total $mg \cdot L^{-1}$	0,30	0,27	0,18	0,02
NH_3 $mg \cdot L^{-1}$	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02
NO_2-NO_3 $mg \cdot L^{-1}$	0,05	0,05	<0,02	0,02
Phosphore total $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	0,02
PO_4 inorganique $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	0,02
PO_4 orthophosphates $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
SiO_2 $mg \cdot L^{-1}$	10,10	9,70	9,90	10,00
Sulfates $mg \cdot L^{-1}$	5,50	5,50	8,00	17,00
Sulfures $mg \cdot L^{-1}$	0,02	<0,02	0,02	0,06
Substances phénoliques $mg \cdot L^{-1}$	0,01	0,02	0,06	0,32
Carbone inorganique dissous $mg \cdot L^{-1}$	2,60	2,40	3,00	3,20
Carbone organique dissous $mg \cdot L^{-1}$	7,60	7,00	12,60	40,00
pH	7,00	6,90	6,90	6,80
Conductivité µmhos.cm^{-2}	41,60	42,00	50,00	80,00
Turbidité U.T.N.	0,60	1,40	3,70	13,00
Dénombrement bactérien total (B.H.A. 20°C) Nbre. bact. mL^{-1}	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
Dénombrement gelose sang (BHA 37°C)	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
Toxicité				
- Bioessais algues (unités toxiques)	n.d.	n.d.	n.d.	2,0
- Bioessais daphnies (unités toxiques)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
- Bioessais microtox (unités toxiques 15 mn)	1,6	n.d.	n.d.	1,9

Tableau 2d: Caractéristiques physico-chimiques, bactériologiques et toxicologiques de l'eau surnageante des 4 canaux expérimentaux (N.D. = non déterminé, n.d. = non détectable).

	DATE: 2-01-89			
	CANAL TÉMOIN	CANAL 0,5%	CANAL 2,5%	CANAL 10%
Azote total $mg \cdot L^{-1}$	0,32	0,26	0,21	0,02
NH_3 $mg \cdot L^{-1}$	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02
NO_2-NO_3 $mg \cdot L^{-1}$	0,04	0,03	<0,02	0,02
Phosphore total $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	0,02
PO_4 inorganique $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	0,02
PO_4 orthophosphates $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
SiO_2 $mg \cdot L^{-1}$	10,30	9,70	9,70	10,00
Sulfates $mg \cdot L^{-1}$	6,00	5,50	8,00	17,00
Sulfures $mg \cdot L^{-1}$	<0,02	<0,02	0,02	0,06
Substances phénoliques $mg \cdot L^{-1}$	0,01	0,02	0,06	0,28
Carbone inorganique dissous $mg \cdot L^{-1}$	2,60	2,60	2,80	3,00
Carbone organique dissous $mg \cdot L^{-1}$	8,00	7,40	12,60	36,00
pH	7,00	6,90	6,90	6,80
Conductivité $\mu mhos.cm^{-2}$	42,70	41,70	50,00	80,00
Turbidité U.T.N.	0,60	1,60	3,40	12,00
Dénombrement bactérien total (B.H.A. 20°C) Nbre. bact. mL^{-1}	81 000	50 000	121 000	129 000
Dénombrement gelose sang (BHA 37°C)	2 500	8 700	9 200	72 000
Toxicité				
- Bioessais algues (unités toxiques)	n.d.	n.d.	n.d.	1,2
- Bioessais daphnies (unités toxiques)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
- Bioessais microtox (unités toxiques 15 mn)	1,7	1,8	1,7	3,0

Tableau 2e: Caractéristiques physico-chimiques, bactériologiques et toxicologiques de l'eau surnageante des 4 canaux expérimentaux (N.D. = non déterminé, n.d. = non détectable).

	DATE: 17-01-89			
	CANAL TÉMOIN	CANAL 0,5%	CANAL 2,5%	CANAL 10%
Azote total $mg \cdot L^{-1}$	0,33	0,24	0,23	<0,02
NH_3 $mg \cdot L^{-1}$	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02
NO_2-NO_3 $mg \cdot L^{-1}$	0,03	<0,02	<0,02	<0,02
Phosphore total $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	0,03
PO_4 inorganique $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	0,03
PO_4 orthophosphates $mg \cdot L^{-1}$	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
SiO_2 $mg \cdot L^{-1}$	12,00	10,90	11,00	11,60
Sulfates $mg \cdot L^{-1}$	6,50	6,50	9,50	19,00
Sulfures $mg \cdot L^{-1}$	<0,02	<0,02	0,02	0,08
Substances phénoliques $mg \cdot L^{-1}$	0,01	0,02	0,05	0,28
Carbone inorganique dissous $mg \cdot L^{-1}$	2,80	2,80	3,00	3,00
Carbone organique dissous $mg \cdot L^{-1}$	9,60	7,80	11,20	34,00
pH	7,10	6,90	7,00	6,90
Conductivité $\mu mhos.cm^{-2}$	49,60	46,00	54,00	87,00
Turbidité U.T.N.	0,60	1,00	2,00	11,00
Dénombrement bactérien total (B.H.A. 20°C) Nbre. bact. mL^{-1}	310	1 300	1 260	24 000
Dénombrement gelose sang (BHA 37°C)	1 200	300	180	136 000
Toxicité				
- Bioessais algues (unités toxiques)	1,2	1,0	1,7	3,0
- Bioessais daphnies (unités toxiques)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
- Bioessais microtox (unités toxiques 15 mn)	1,6	1,7	1,6	2,0

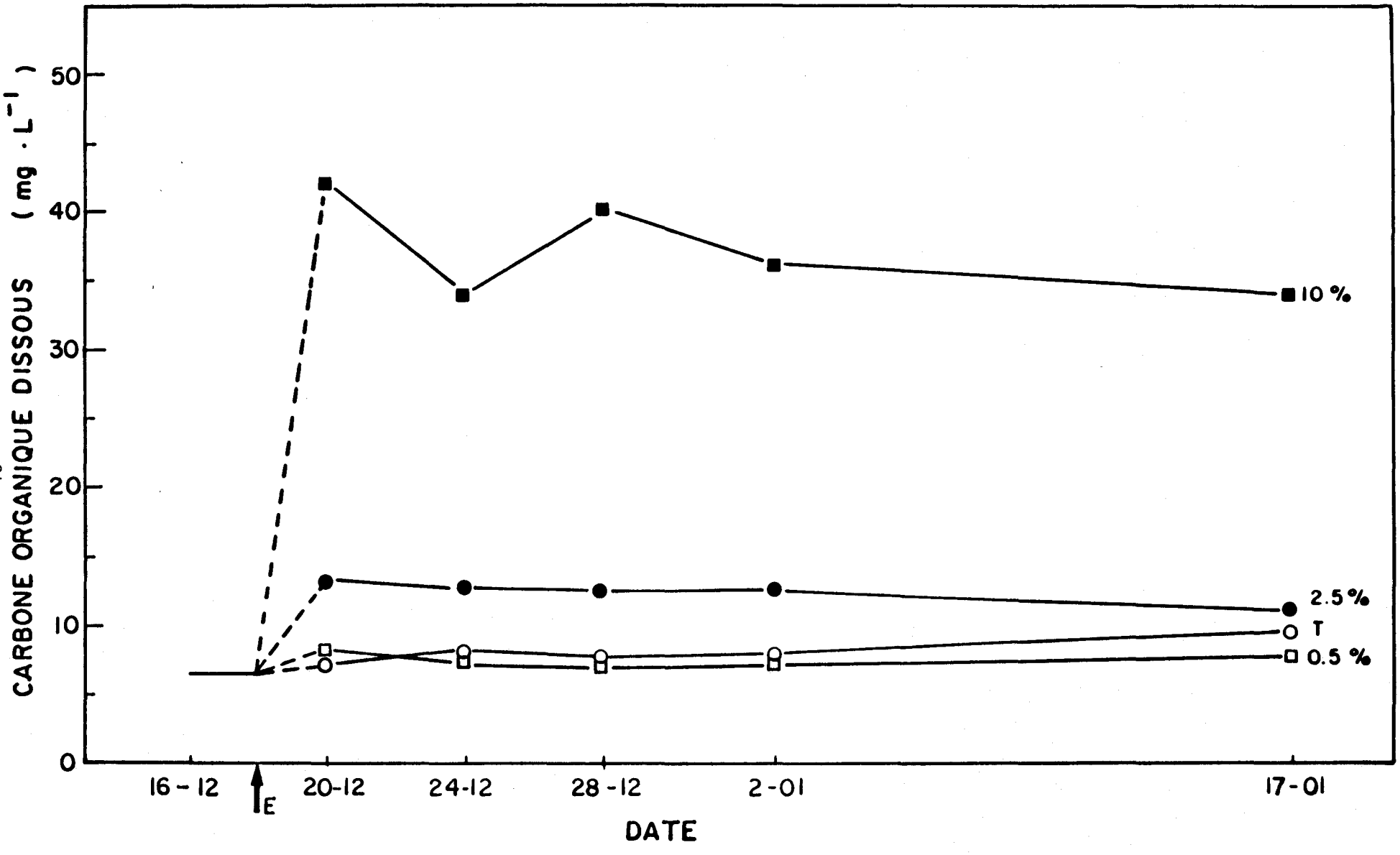

Figure 1: Concentrations en carbone organique dissous dans les 4 canaux expérimentaux (E = enrichissement en effluent)

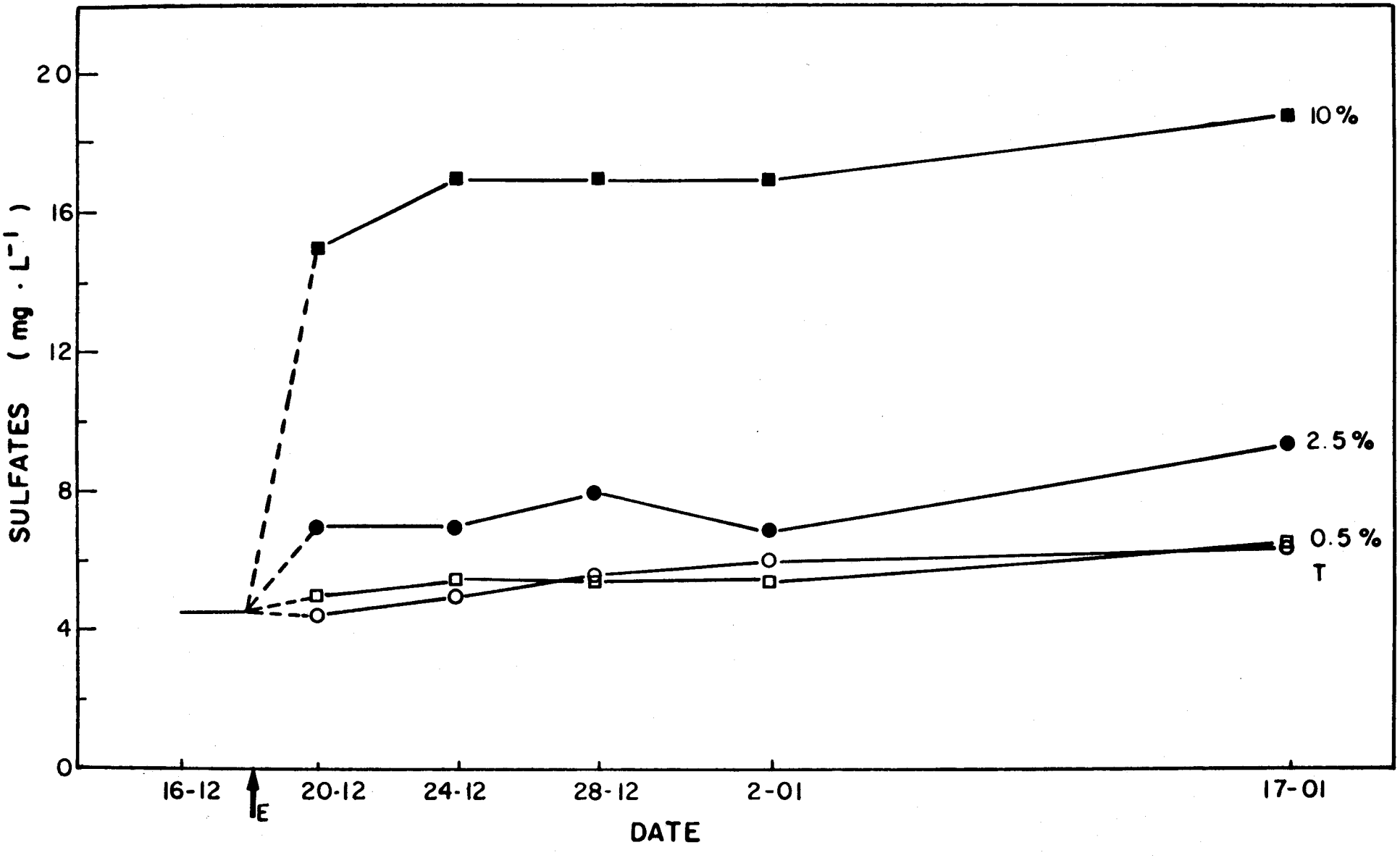

Figure 2: Concentrations en sulfates dans les 4 canaux expérimentaux (E = enrichissement en effluent).

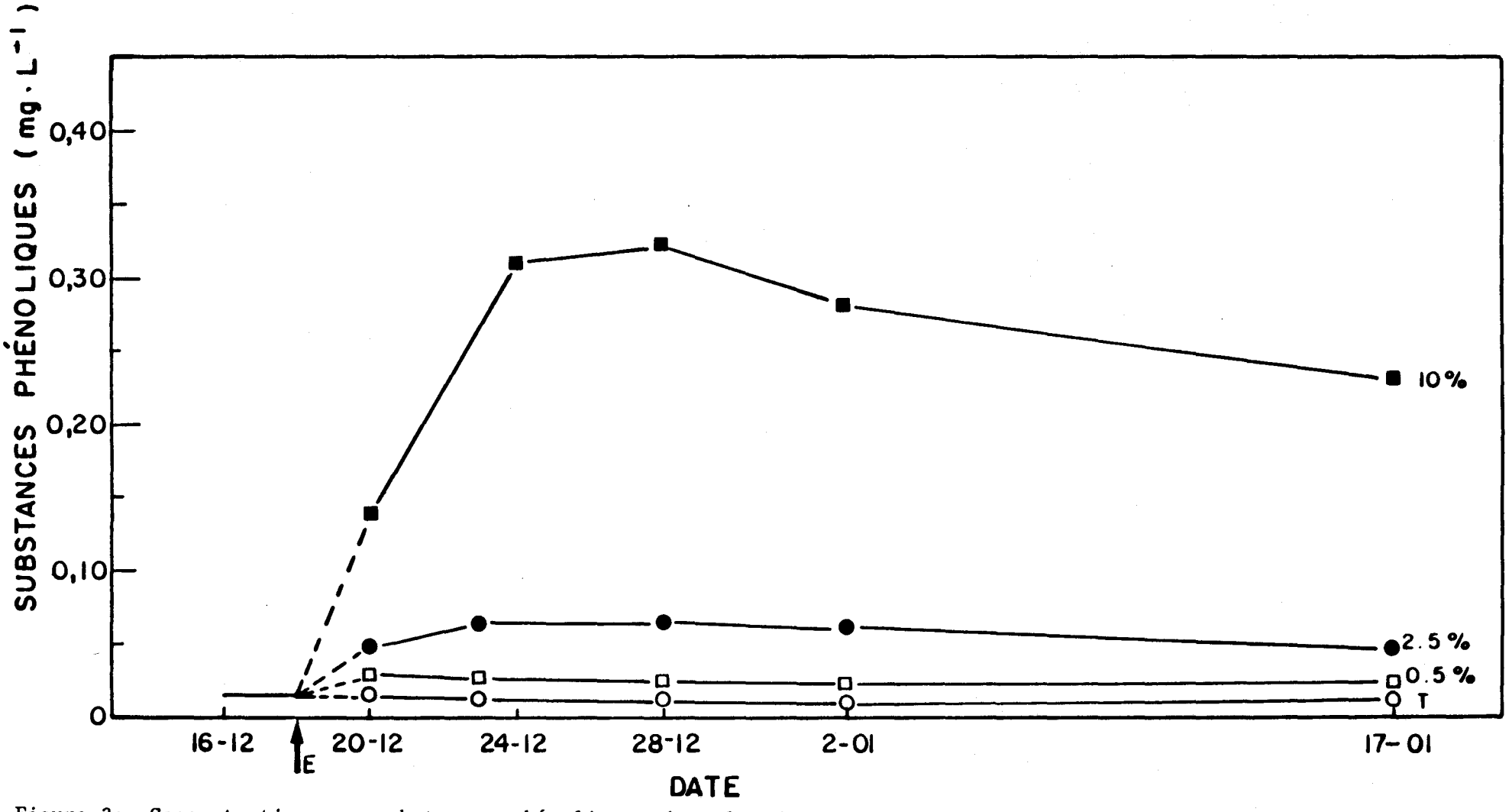

Figure 3: Concentrations en substances phénoliques dans les 4 canaux expérimentaux (E = enrichissement en effluent).

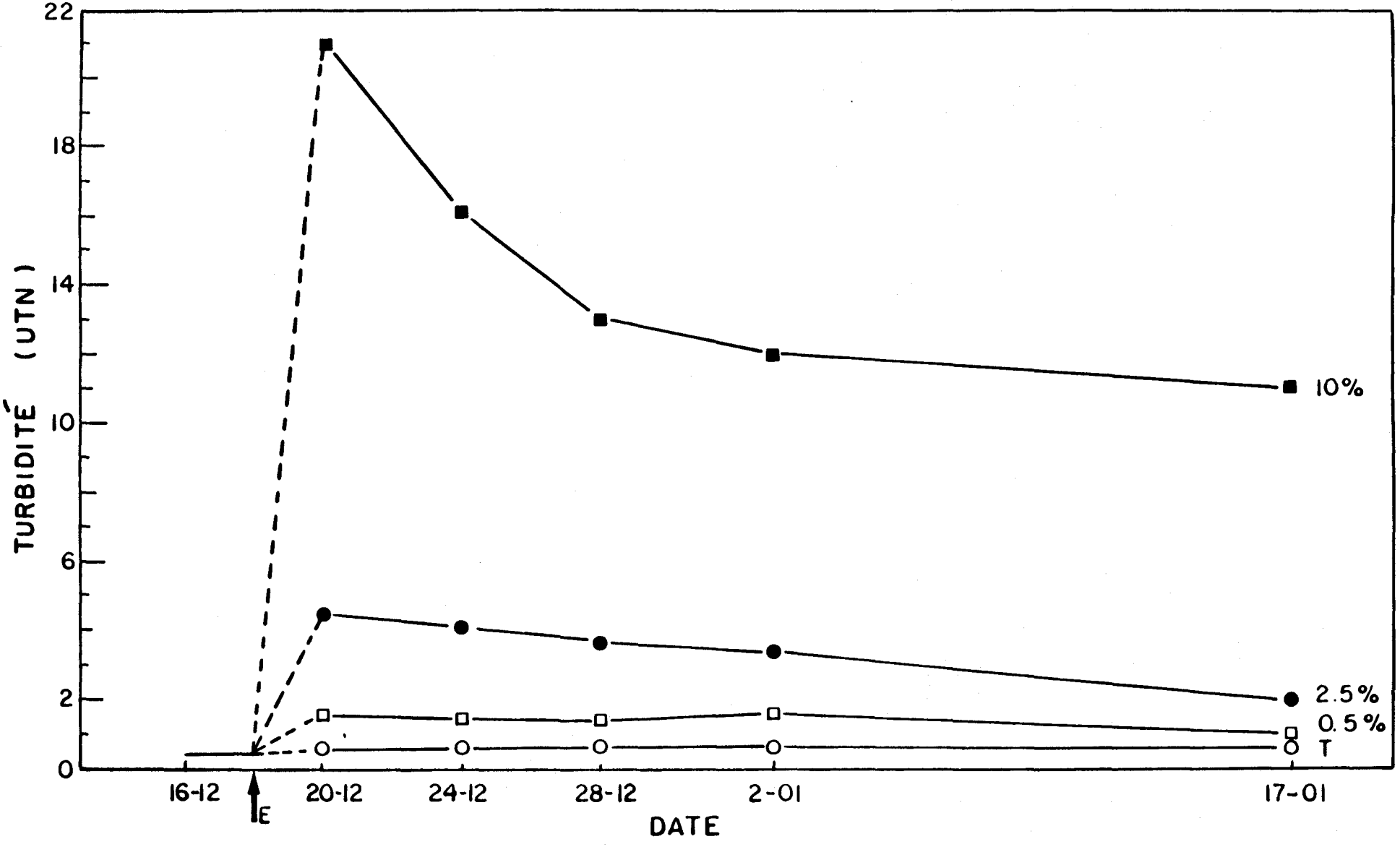

Figure 4: Évolution de la turbidité dans les 4 canaux expérimentaux (E = enrichissement en effluent).

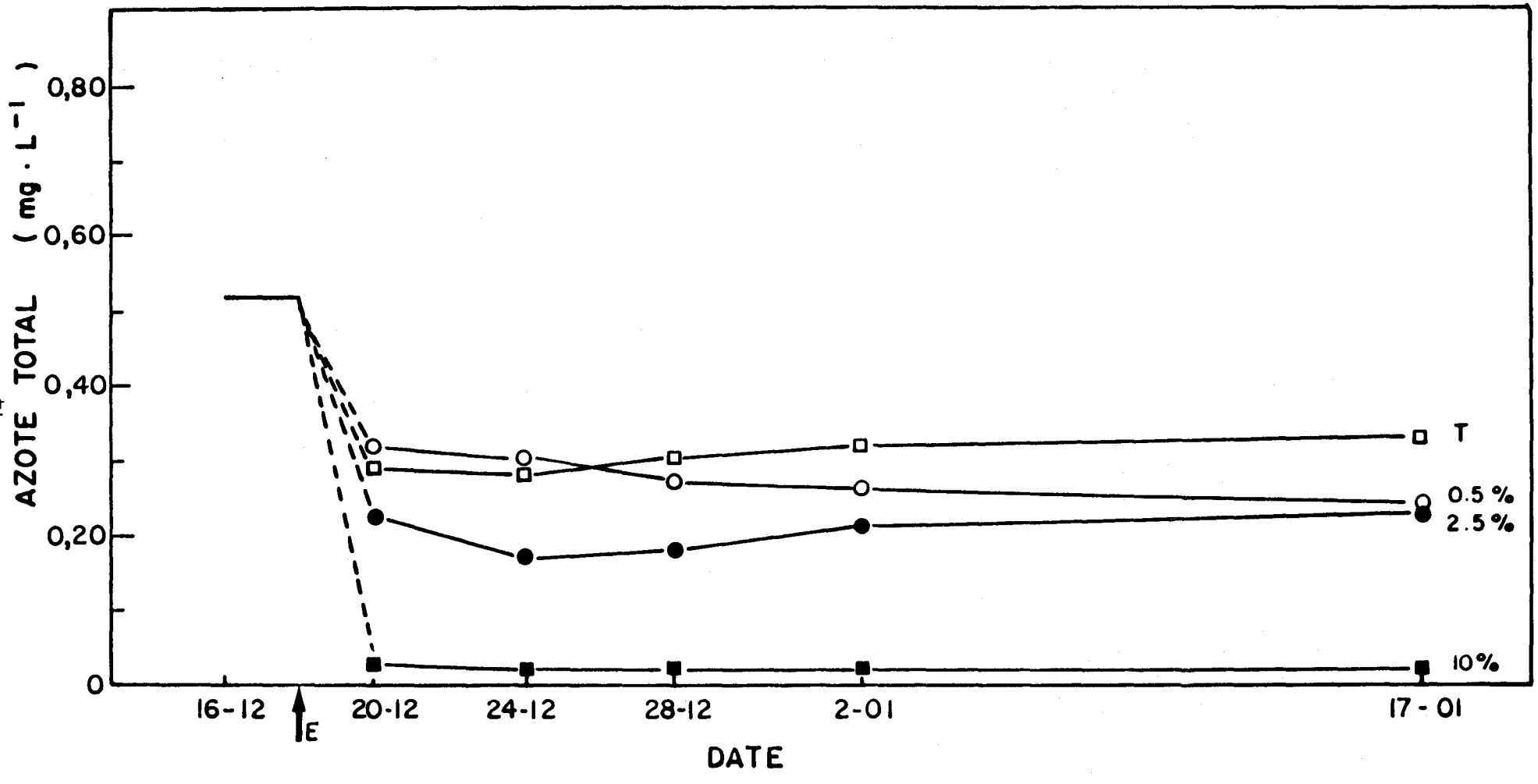

Figure 5: Concentrations en azote total dans les 4 canaux expérimentaux (E = enrichissement en effluent).

dans les différents canaux. Cette baisse est, peut-être, à relier à une activité microbiologique plus importante en présence d'effluent, activité qui conduit à un épuisement progressif de l'azote qui, de toutes façons, est à des concentrations très faibles, aussi bien dans le canal témoin que dans l'effluent pur (tableaux 1, 2).

Au cours de l'expérience, les caractéristiques physico-chimiques restent relativement stables dans les différents canaux, à l'exception des substances phénoliques et de la turbidité qui décroissent assez rapidement en fin d'expérience (figures 3 et 4). Enfin, de nombreux paramètres (turbidité, carbone organique dissous, substances phénoliques, sulfates) singularisent le canal 10% par des valeurs nettement plus élevées que celles enregistrées dans les trois autres canaux (figures 1 à 4).

Par ailleurs, les différents tests toxicologiques révèlent une toxicité généralemenent faible à moyenne, et parfois non détectable, selon le test considéré pour l'eau surnageante des 4 canaux (tableau 2).

Enfin, les concentrations croissantes d'effluent se traduisent naturellement par des densités bactériennes de plus en plus élevées qui atteignent une valeur maximale de $1,3 \times 10^5$ bactéries$\cdot mL^{-1}$, le 2-01 dans le canal 10% (tableau 2). En outre, malgré un apport sensiblement constant en bactéries par l'effluent pur (tableau 1), on observe une baisse importante de la densité bactérienne en fin d'expérience.

c. Densité bactérienne au niveau du périphyton*

Quel que soit le canal considéré, les populations bactériennes périphytiques montrent une phase de forte croissance entre le 20-12 et le 2-01 (figure 6), la valeur maximale étant enregistrée à cette dernière date dans le canal 10% (17×10^6 bactéries$\cdot cm^{-2}$). Naturellement, les densités bactériennes sont relativement proportionnelles aux quantités croissantes d'effluent. Cependant, dans le canal témoin, cette densité atteint tout de même une valeur maximale de $0,15 \times 10^6$ bactéries$\cdot cm^{-2}$. En fin d'expérience, la densité

---

* Les dénombrements bactériens n'ont pu être réalisés pour les prélèvements du 24 et 28-12.

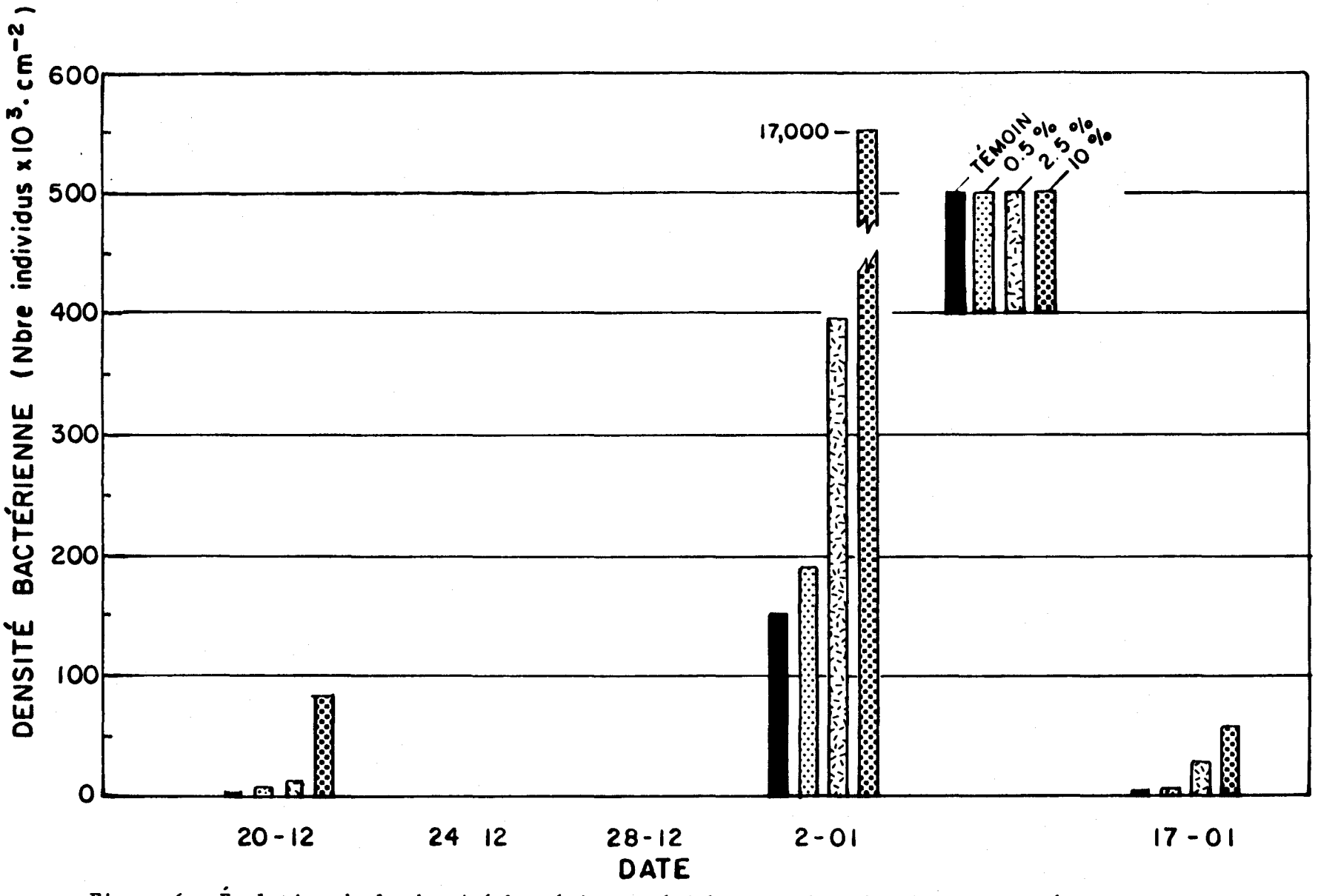

Figure 6: Évolution de la densité bactérienne périphytique dans les 4 canaux expérimentaux.

bactérienne chûte de façon drastique dans les 4 canaux, puisque le 17-01 toutes les valeurs sont inférieures à 80 x 10^3 bactéries·cm^{-2}, malgré là encore, un apport sensiblement constant par l'effluent pur.

d. Composition spécifique et structure des communautés algales

- Composition spécifique

Quel que soit le canal considéré, la communauté périphytique algale est dominée par des diatomées et des chlorophycées (tableau 3 et annexe A). En effet, ces deux classes d'algues représentent toujours plus de 75% de la densité algale totale (figure 7). Cependant, l'importance relative des diatomées diminue avec l'apport croissant en effluent puisqu'elles représentent en moyenne 49% de la densité algale dans le canal témoin, 34% dans le canal 0,5%, 27% dans le canal 2,5% et seulement 8% dans le canal 10%. L'espèce dominante de cette classe est, sans conteste, Achnanthes minutissima qui est accompagnée, parmi les espèces les mieux représentées, de différentes Synedra (S. ulna, S. acus, S. nana), de Ceratoneis arcus, de Nitzchia linearis et de Nacicula sp.. Inversement, l'importance relative des chlorophycées augmente avec les concentrations croissantes d'effluent: 33% en valeur moyenne dans le canal témoin, 53% dans le canal 0,5%, 67% dans le canal 2,5% et 87% dans le canal 10%. Cette prépondérance des chlorophycées dans les canaux contenant de l'effluent est due, en très grande partie, au développement d'une seule espèce, Chlamydomonas sp., qui atteint une densité maximale de 1,1 x 10^5 cellules·cm^{-2}, dans le canal 10%, le 28-12. Parmi les espèces de chlorophycées accompagnatrices les mieux représentées se trouvent différentes espèces d'Ankistrodesmus (A. falcatus, A. falcatus var. radiatus, A. convolutus), Scenedesmus quadricauda et Crucigenia quadrata.

Par ailleurs, même en l'absence d'effluent, il existe dans le canal témoin une succession autogénique d'espèces dans le temps caractérisée par une importance croissante des chlorophycées par raport aux diatomées. En fin d'expérience, on observe également une influence grandissante de chlorophycées filamenteuses (Stigeoclonium tenue, Cladophora glomerata et Ulothrix sp.) et le

Tableau 3: Valeurs moyennes et écart-types de l'importance relative des diatomées et des chlorophycées, en pourcentages de la densité algale totale.

	DIATOMÉES		CHLOROPHYCÉES	
	MOYENNE	ÉCART-TYPE	MOYENNE	ÉCART-TYPE
CANAL TÉMOIN	49,1	14,2	33,0	10,5
CANAL 0,5%	34,1	7,0	53,4	11,4
CANAL 2,5%	26,9	15,4	64,0	21,0
CANAL 10%	8,3	4,3	87,0	10,3

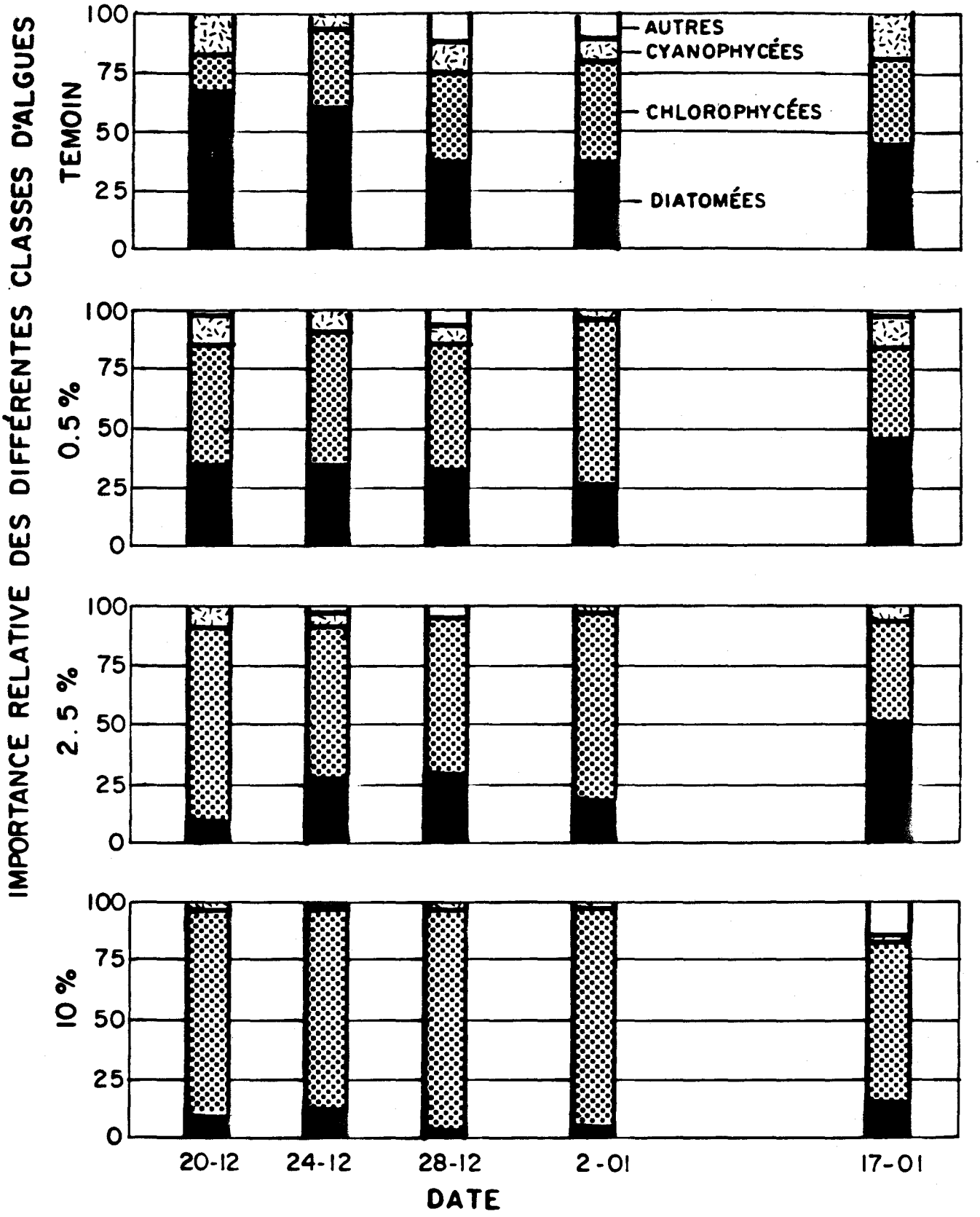

Figure 7: Importance relative des différentes classes d'algues, en pourcentages de l'abondance totale, dans les 4 canaux expérimentaux.

développement de Cryptomas ovata, dans les canaux les plus chargés en effluent. Inversement, dans les canaux 0,5 et 2,5%, il y a une remontée de l'importance relative des diatomées lors du dernier prélèvement (17-01), grâce au développement des différentes Synedra citées ci-dessus. Il s'ensuit, qu'à l'exception du canal 10% toujours dominé quantitativement par les chlorophycées, l'importance relative des diatomées et des chlorophycées est rééquilibrée en fin d'expérience, et devient sensiblement identique dans les canaux témoin, 0,5 et 2,5% (figure 7).

Enfin, quelques cyanophycées (Anabaena sp., Synechococcus lineare, Merismopedia glauca) sont dénombrées, mais toujours avec de faibles densités.

- Richesse et diversité spécifiques

De façon très nette, la richesse spécifique (nombre d'espèces dénombrées dans 30 champs optiques, grossissement 40x) diminue avec l'apport croissant en effluent (figure 8). Cependant, cet impact ne se fait sentir qu'après 8 à 10 jours de culture en présence d'effluent. En effet, lors des prélèvements du 20 et 24-12, le nombre d'espèces dénombrées est sensiblement identique pour les 4 canaux (entre 13 et 18 espèces). Par la suite, alors que l'on observe une hausse de la richesse spécifique ($\geq$ 20) dans le canal témoin, et dans une moindre mesure dans le canal 0,5%, les canaux 2,5 et 10% restent avec un faible nombre d'espèces dénombrées ($\leq$ 15). Comme du point de vue quantitatif, on note une importante contribution relative des diatomées à la richesse spécifique dans le canal témoin (> 10), contribution qui diminue régulièrement avec l'apport croissant en effluent (figure 9). Enfin, au cours de l'expérience, le nombre d'espèces de diatomées dénombrées croît dans le canal témoin, reste relativement stable dans le canal 0,5% et diminue dans les canaux 2,5 et 10%.

La diversité spécifique, qui prend en compte l'abondance de chaque espèce, est relativement élevée (entre 1,5 et 2 bits·cellule^{-1}) pour les canaux témoins et 0,5% (figure 10). En revanche, elle est très faible dans les deux autres canaux, notamment dans le canal 10%, en raison du développement, dès le 20-12, de Chlamydomonas sp. qui est alors l'espèce largement dominante. D'ailleurs, dès le 28-12 pour le canal 2,5%, et dès le 2-01 pour le canal 10%, les valeurs de diversité spécifique remontent lorsque Chlamydomonas sp. est en phase de

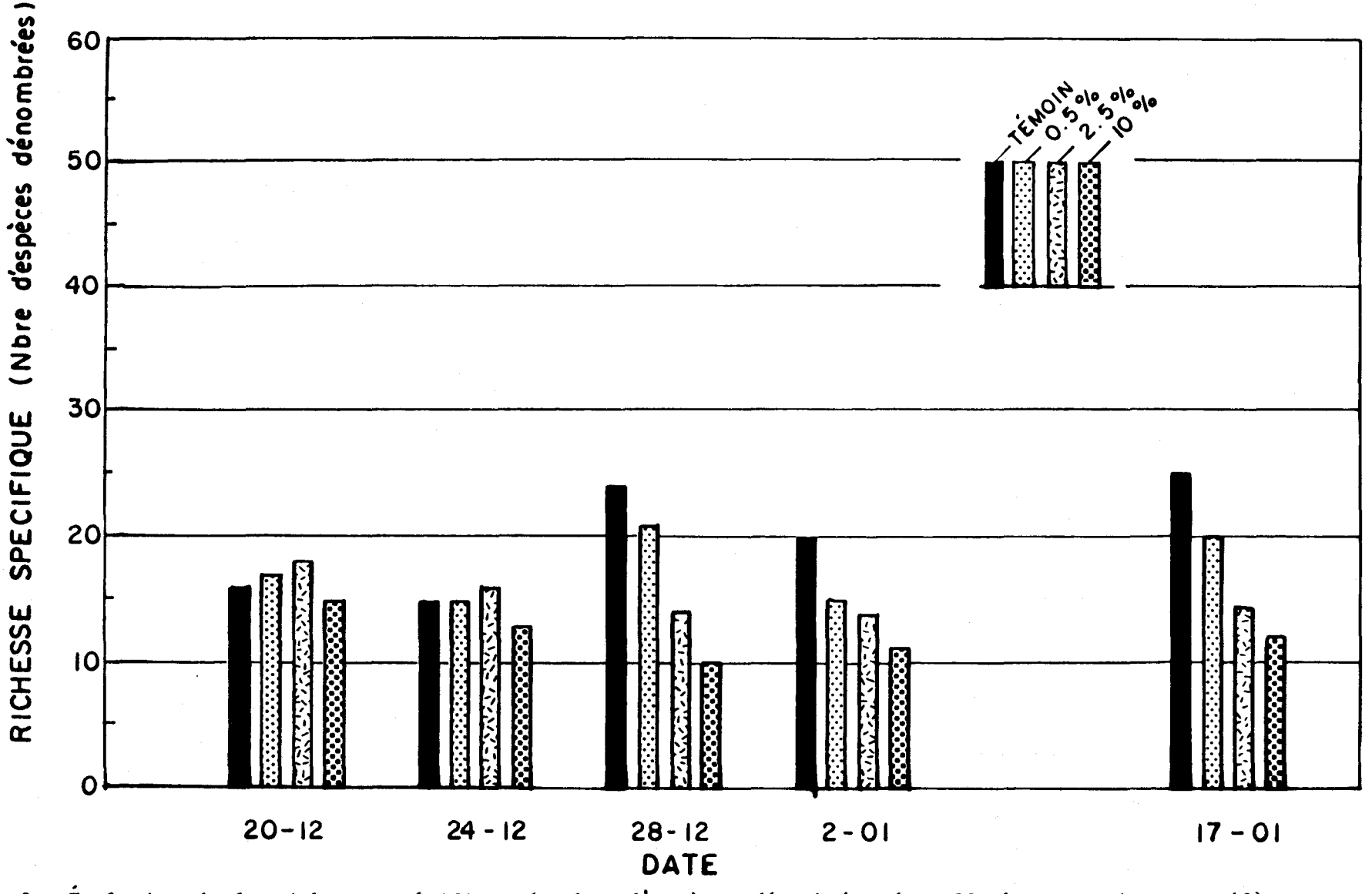

Figure 8: Évolution de la richesse spécifique (nombre d'espèces dénombrées dans 30 champs optiques, x 40) dans les 4 canaux expérimentaux.

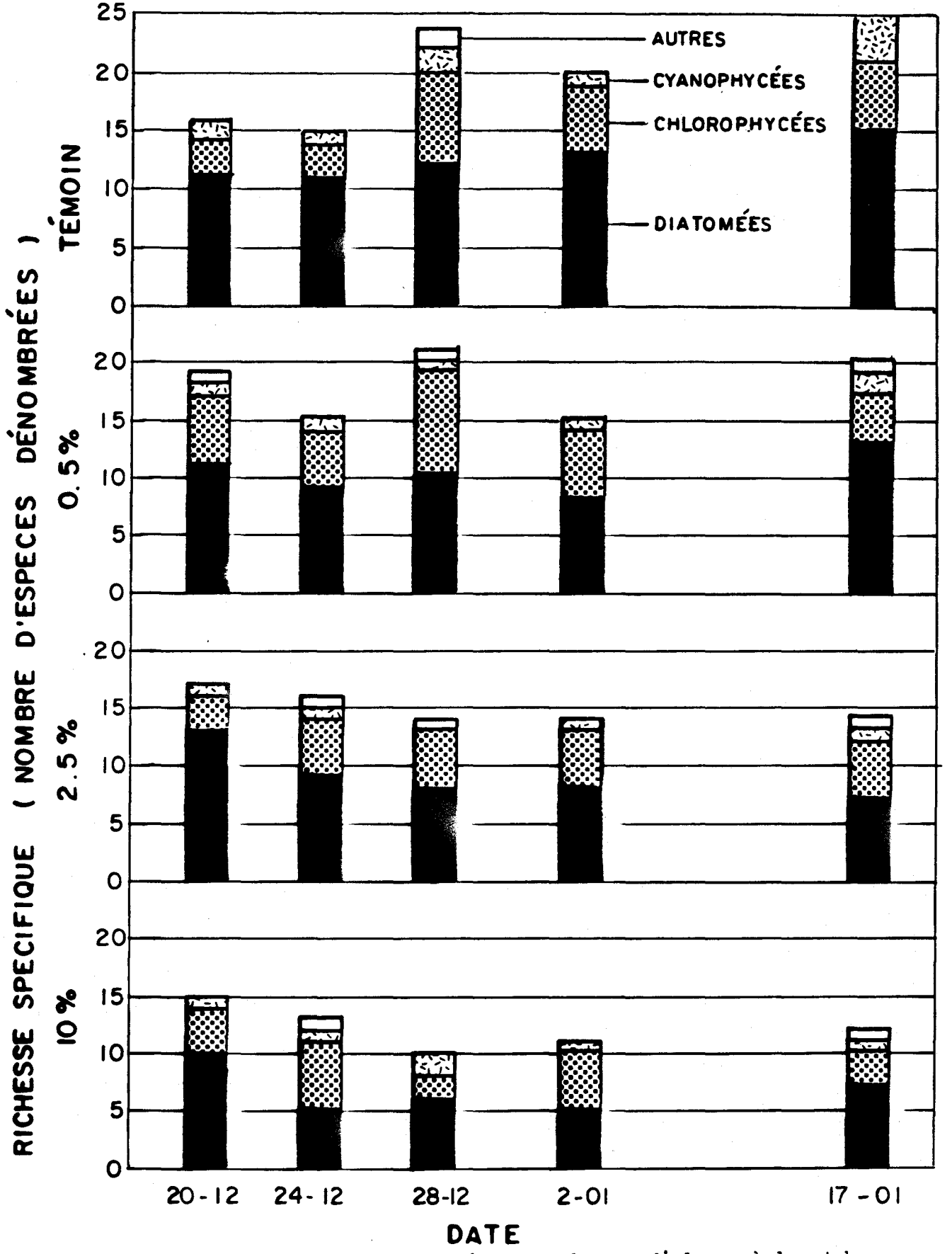

Figure 9: Contribution relative des différentes classes d'algues à la richesse spécifique dans les 4 canaux expérimentaux.

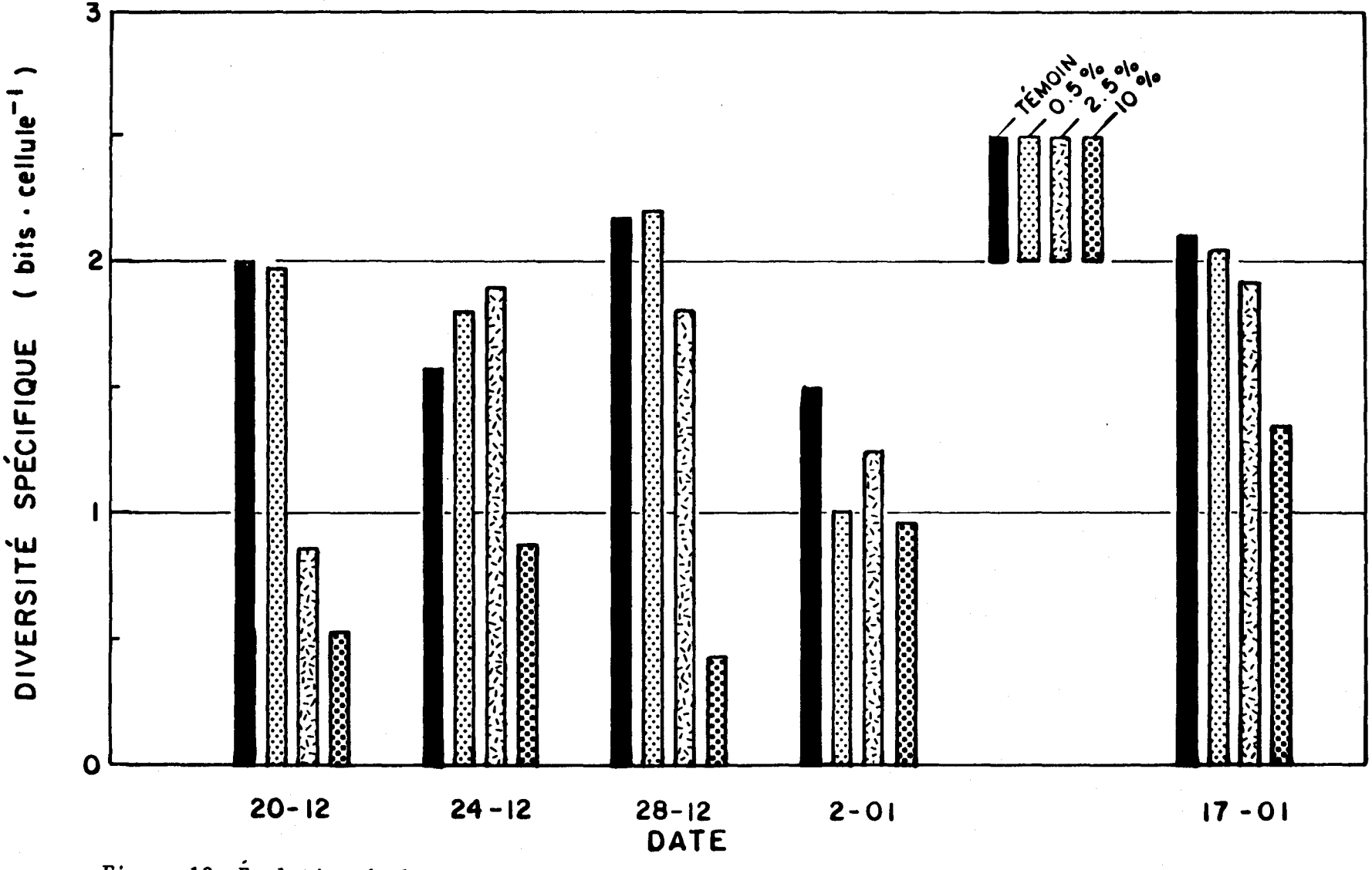

Figure 10: Évolution de la diversité spécifique dans les 4 canaux expérimentaux.

déclin. Aussi, en fin de culture, la diversité spécifique est assez élevée (≃ 2 bits·cellule^{-1}) dans tous les cas d'expérience, à l'exception du canal 10% qui reste affecté de valeurs inférieures à 1,5 bit·cellule^{-1}.

e. Biomasse des organismes périphytiques

- Biomasse algale

Calculé à partir des dénombrements cellulaires et par la méthode des biovolumes, la biomasse de la communauté algale fluctue entre 11 x 10^9 $\mu^3 \cdot m^{-2}$ (canal témoin, le 20-12) et 520 x 10^9 $\mu^3 \cdot m^{-2}$ (canal 10%, le 28-12). Les plus fortes valeurs sont toujours observées dans le canal le plus chargé en effluent avec une croissance exponentielle entre le 20 et le 28-12, puis une légère décroissance jusqu'à la fin de l'étude (figure 11). Exception faite du dernier prélèvement, la biomasse algale dans ce canal est, en moyenne, 10 fois plus élevée que dans les autres canaux. Les valeurs les plus faibles sont observées pour les canaux 0,5 et 2,5% avec des biomasses pratiquement toujours inférieures à 150 x 10^9 $\mu^3 \cdot m^{-2}$. Dans le canal témoin, la biomasse observée est toujours supérieure à celles enregistrées dans ces deux derniers canaux, au cours des 4 premières séries de prélèvements. Enfin, lors du dernier prélèvement, il se produit un certain rééquilibrage des valeurs de biomasse qui sont alors toutes comprises entre 120 et 220 x 10^9 $\mu^3 \cdot m^{-2}$ (figure 11).

Calculée, à partir des concentrations en chlorophylle *a*, la biomasse algale (figure 12) présente une distribution tout à fait comparable à la biomasse issue des dénombrements cellulaires (figure 11). Les plus fortes concentrations en chlorophylle-*a* (valeur maximale: 6,06 mg·m^{-2}) sont enregistrées dans le canal 10%, avec une forte croissance entre le 20-12 (0,20 mg·m^{-2}) et le 2-01 (6,06 mg·m^{-2}). Dans le canal témoin, on observe également une augmentation régulière entre le 20-12 et le 2-01, mais les concentrations restent là inférieures à 2,5 mg·m^{-2}. Comme précédemment, dans les canaux 0,5 et 2,5% les concentrations en chlorophylle-*a* sont les plus faibles entre le 20-12 et le 2-01, et toujours inférieures à 1,5 mg·m^{-2}. En fin d'expérience, on note également dans les 4 canaux un rééquilibrage des concentrations en chlorophylle-*a* qui sont alors comprises entre 1,2 et 2,5 mg·m^{-2}, les valeurs les plus élevées étant encore affectées au canal 10%.

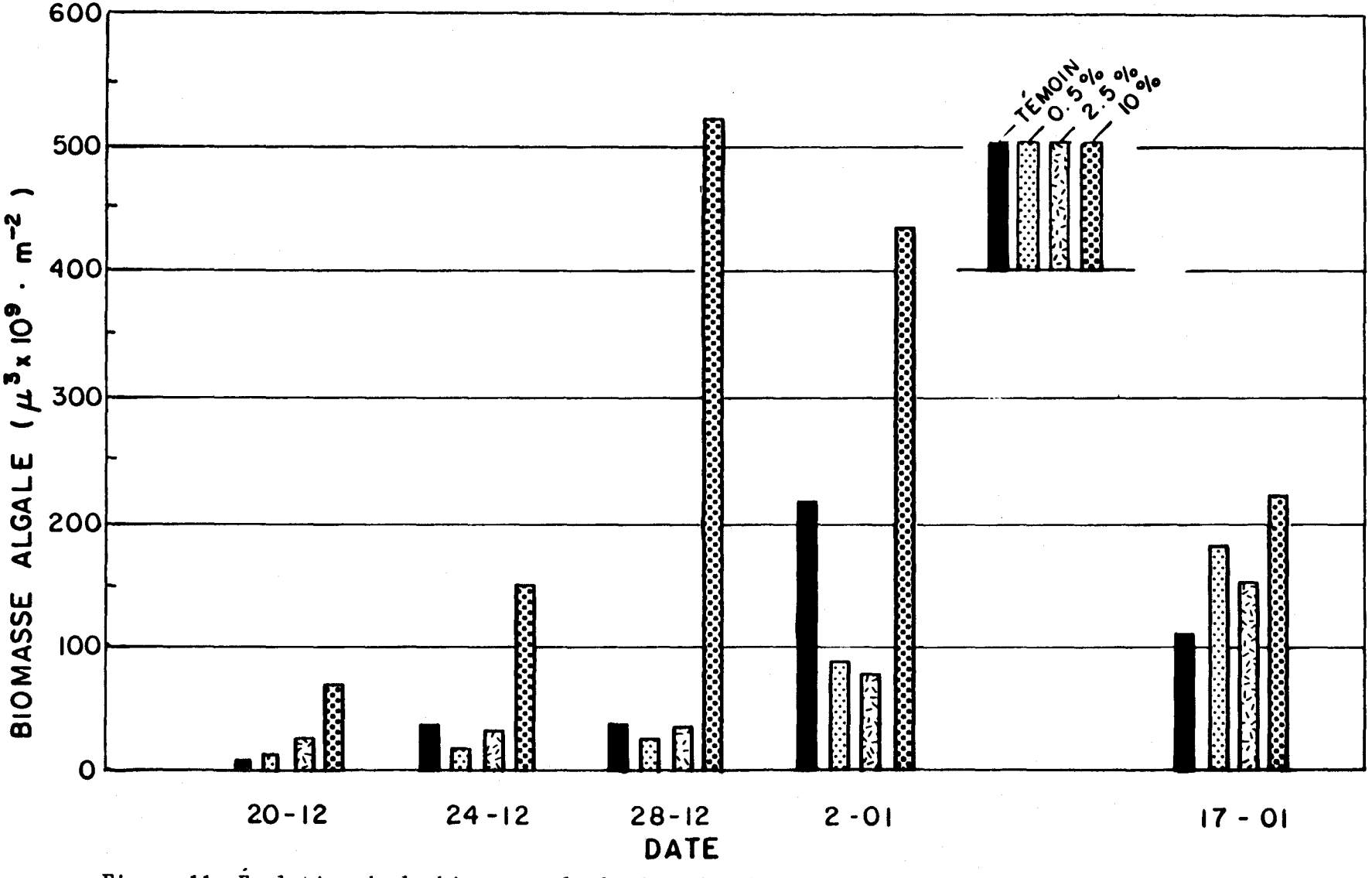

Figure 11: Évolution de la biomasse algale dans les 4 canaux expérimentaux.

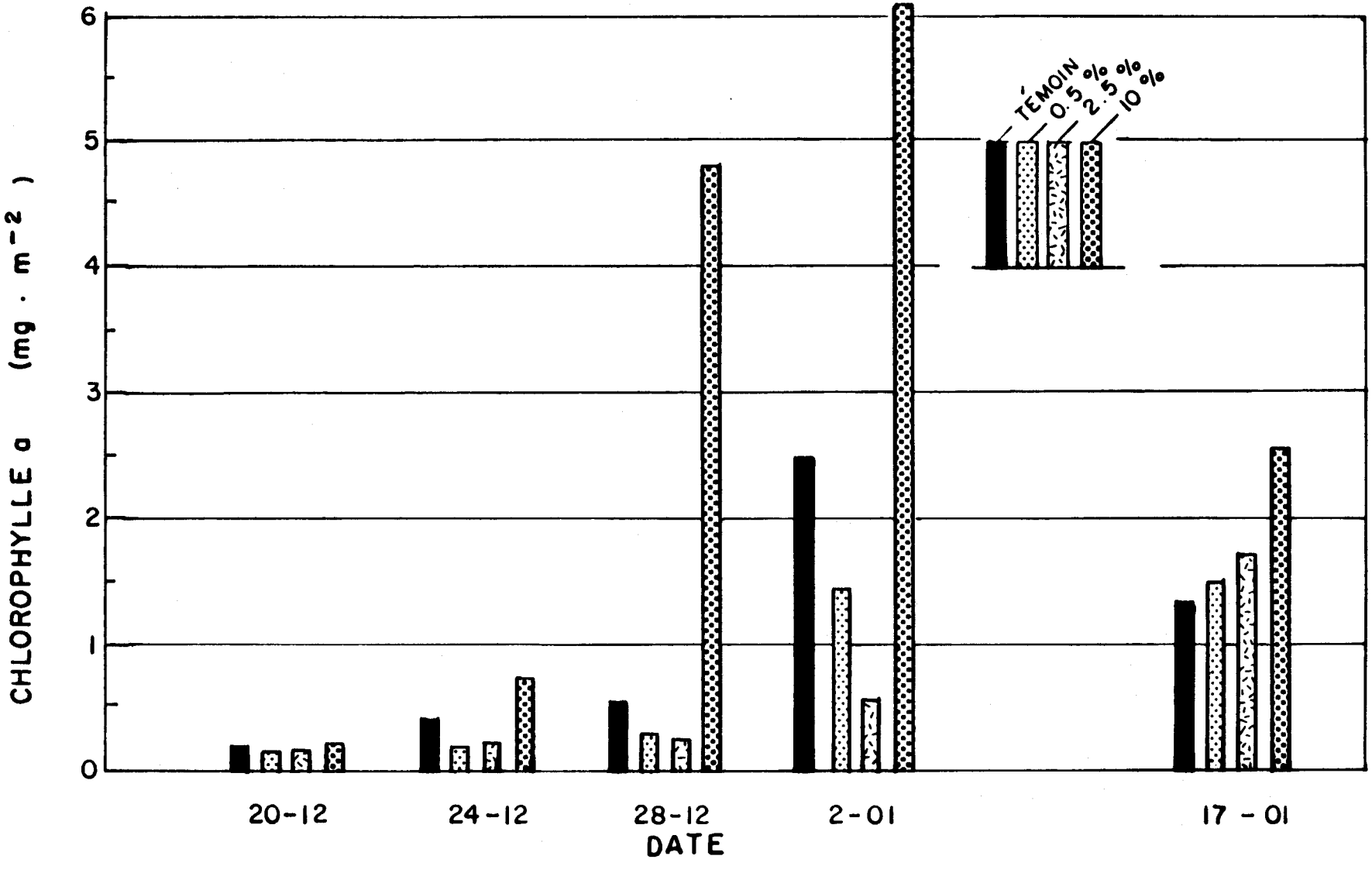

Figure 12: Concentrations en chlorophylle *a* dans les 4 canaux expérimentaux.

En revanche, les valeurs maximales enregistrées dans le canal 10% pour ces deux estimations de biomasse sont légèrement décalées, le maximum de densité cellulaire (28-12) précédant le maximun de chlorophylle-*a* (2-01). Deux causes non exclusives peuvent être invoquées pour expliquer cette différence: la variation du volume cellulaire et/ou de la teneur cellulaire en chlorophylle *a* au cours du développement des communautés algales périphytiques.

Enfin, il faut noter que les valeurs de biomasse algale enregistrées au cours de cette étude, sont relativement faibles en raison, sans doute, du faible potentiel de fertilité (< 0,5 $mg \cdot L^{-1}$) de l'eau de la rivière Malbaie prélevée en décembre et ayant servi à la conduite de cette expérience.

- Biomasse totale

Les nucléotides adényliques étant présents dans tous les organismes vivants, leurs concentrations après conversion en carbone (voir la section Matériel et Méthodes) peuvent servir à estimer la biomasse périphytique totale.

Ainsi estimée, la biomasse totale fluctue de 28 $mg \cdot m^{-2}$ (canal témoin, le 20-12) à 208 $mg \cdot m^{-2}$ (canal 10%, le 28-12). Les plus fortes valeurs sont toujours observées dans le canal le plus chargé en effluent avec une forte croissance entre le 20 et le 28-12, puis une légère décroissance par la suite (figure 13). Les valeurs enregistrées dans ce canal ne sont jamais inférieures à 60 $mg \cdot m^{-2}$. Pour l'ensemble des canaux, la biomasse totale apparaît généralement proportionnelle aux quantités d'effluent ajoutées, même si la différence entre le canal témoin et le canal 0,5% est peu marquée. La faible biomasse algale notée pour les concentrations 0,5 et 2.5% d'effluent (figure 11) est donc compensée par un plus fort développement des organismes hétérotrophes dans ces canaux par rapport au canal témoin. Dans ces trois canaux, la biomasse totale est généralement comprise entre 30 et 90 $mg \cdot m^{-2}$.

Enfin, l'évolution générale de la biomasse totale est assez proche des distributions de la densité bactérienne et de la biomasse algale (figures 6, 11, 12). Cette observation confirme la prépondérance de ces deux groupes

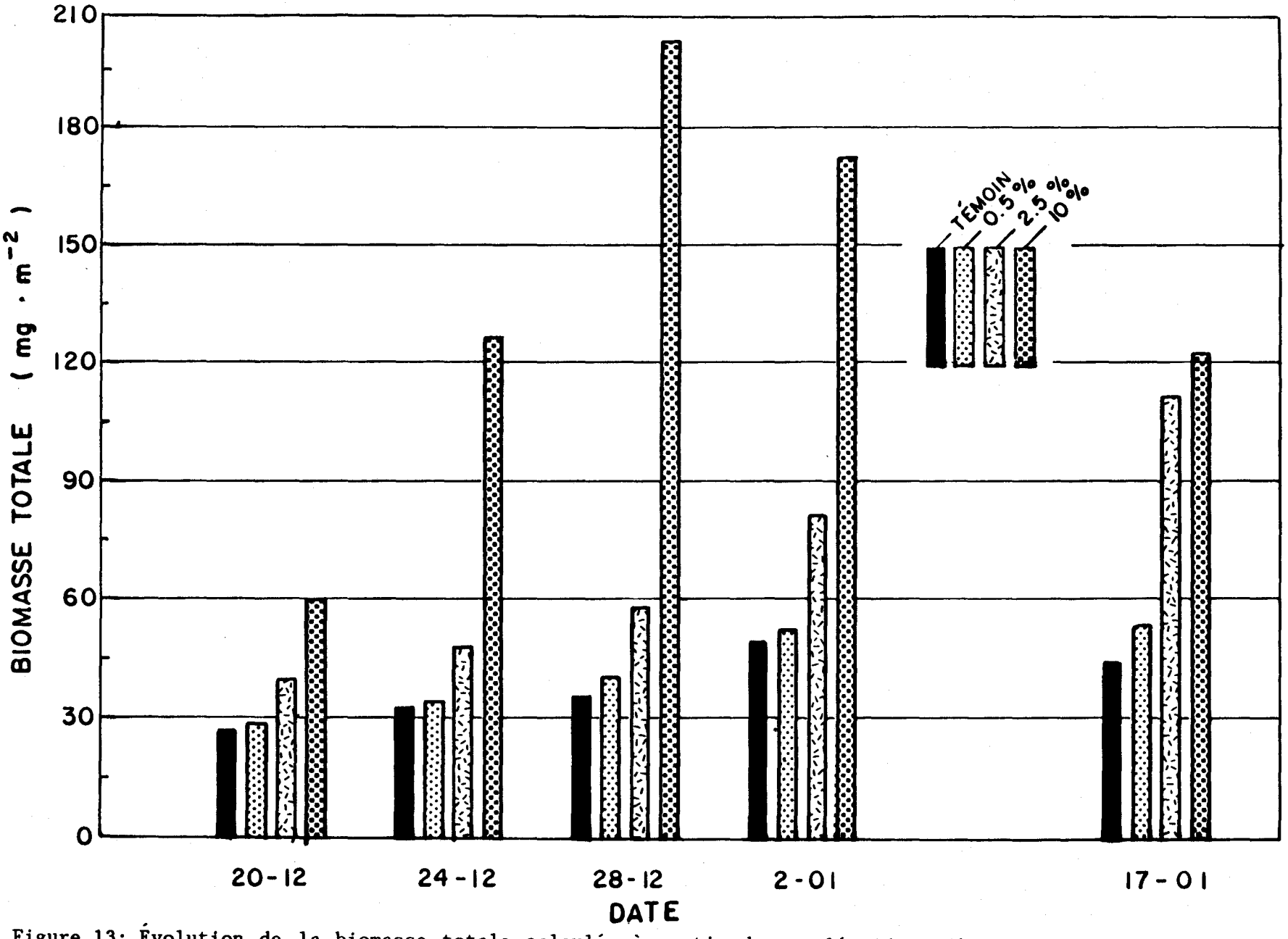

Figure 13: Évolution de la biomasse totale calculée à partir des nucléotides adényliques (ATP + ADP) dans les 4 canaux expérimentaux.

d'organismes sur l'ensemble de la communauté périphytique dans nos conditions d'expérience. Cependant, quelques ciliés et quelques rotifères sont observés au microscope inversé, mais toujours en faible nombre.

f. Assimilation photosynthétique et allocation du carbone inorganique dans les macromolécules

- Assimilation photosynthétique globale

Les valeurs extrêmes d'assimilation photosynthétique sont respectivement 1,07 mg $C \cdot m^{-2} h^{-1}$ (le 20-12, canal témoin) et 7,40 mg $C \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ (le 28-12, canal 10%).

Au cours des trois premières séries de prélèvements, les valeurs de production primaire croissent assez régulièrement dans les 4 canaux (figure 14). Les plus fortes valeurs sont alors enregistrées dans le canal 10%. Cependant, la valeur moyenne observée pour l'ensemble de l'étude dans le canal 10% (4,83) n'est qu'une fois et demie plus élevée que la valeur moyenne affectée au canal témoin (3,16). À la fin de cette première phase (28-12) l'assimilation photosynthétique est plus élevée dans le canal témoin que dans les canaux 0,5 et 2,5%. Inversement, pour les deux dernières séries de prélèvements, les plus fortes valeurs (> 5 mg $C \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$) sont observées pour les concentrations 0,5 et 2.5% d'effluent.

- Allocation du carbone inorganique dans les macromolécules

Tous canaux confondus, et en valeur moyenne sur l'ensemble de l'étude, l'incorporation du carbone inorganique se fait préférentiellement dans les protéines (46,5% de l'incorporation totale) puis dans les lipides (24,7%), dans les polysaccharides (23,6%) et enfin dans les composés de faible poids moléculaire (5,2%). Globalement, pendant la phase de croissance exponentielle et d'accumulation de biomasse (entre le 20 et le 28-12), l'incorporation dans les protéines augmente régulièrement puisqu'elle passe approximativement de 40 à 60% de l'incorporation totale au cours de cette période (figure 15). Inversement, au cours des deux dernières séries de prélèvements, phase de déclin de la biomasse algale, cette incorporation dans les protéines s'abaisse

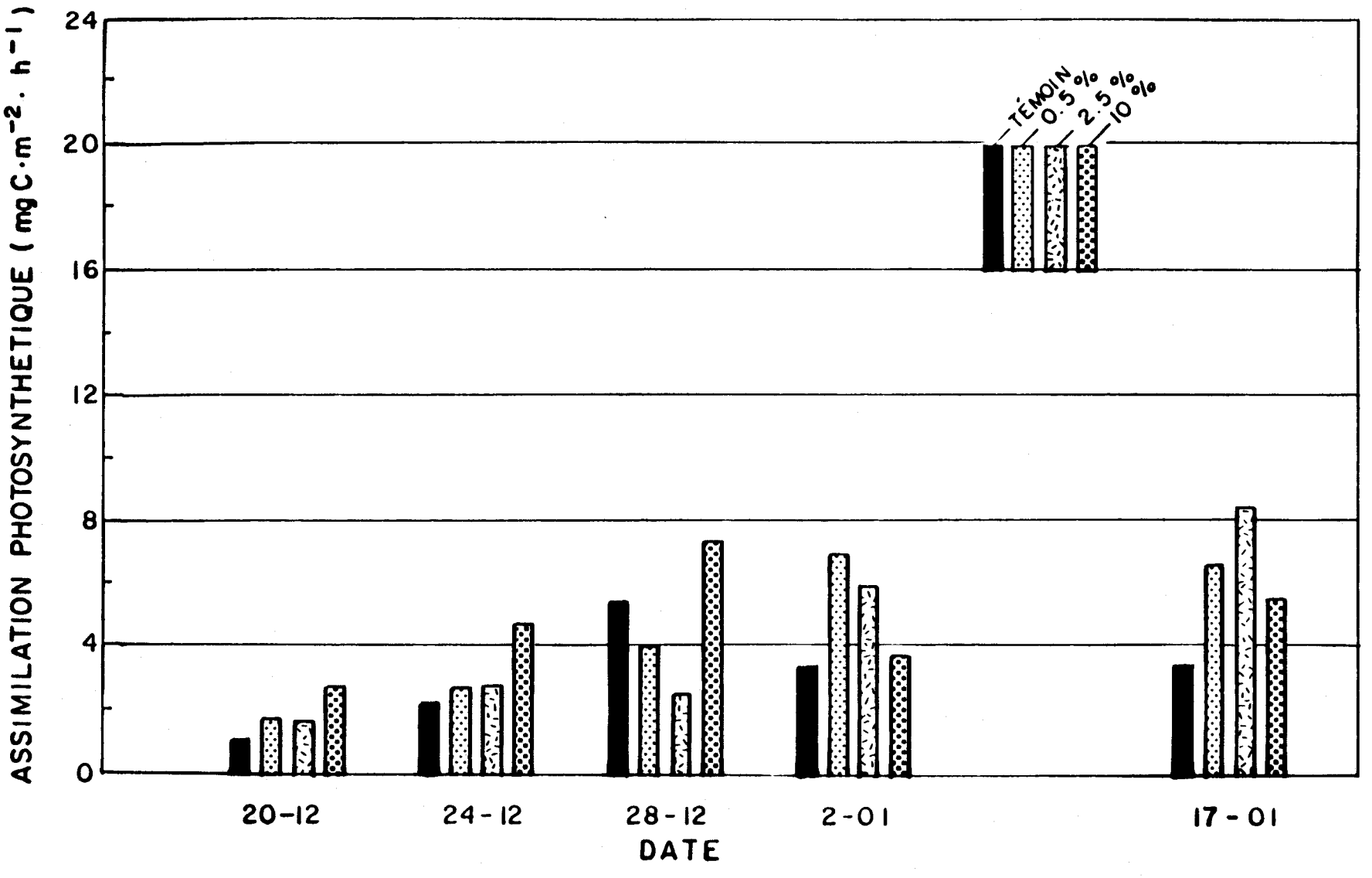

Figure 14: Valeurs d'assimilation photosynthétique dans les 4 canaux expérimentaux.

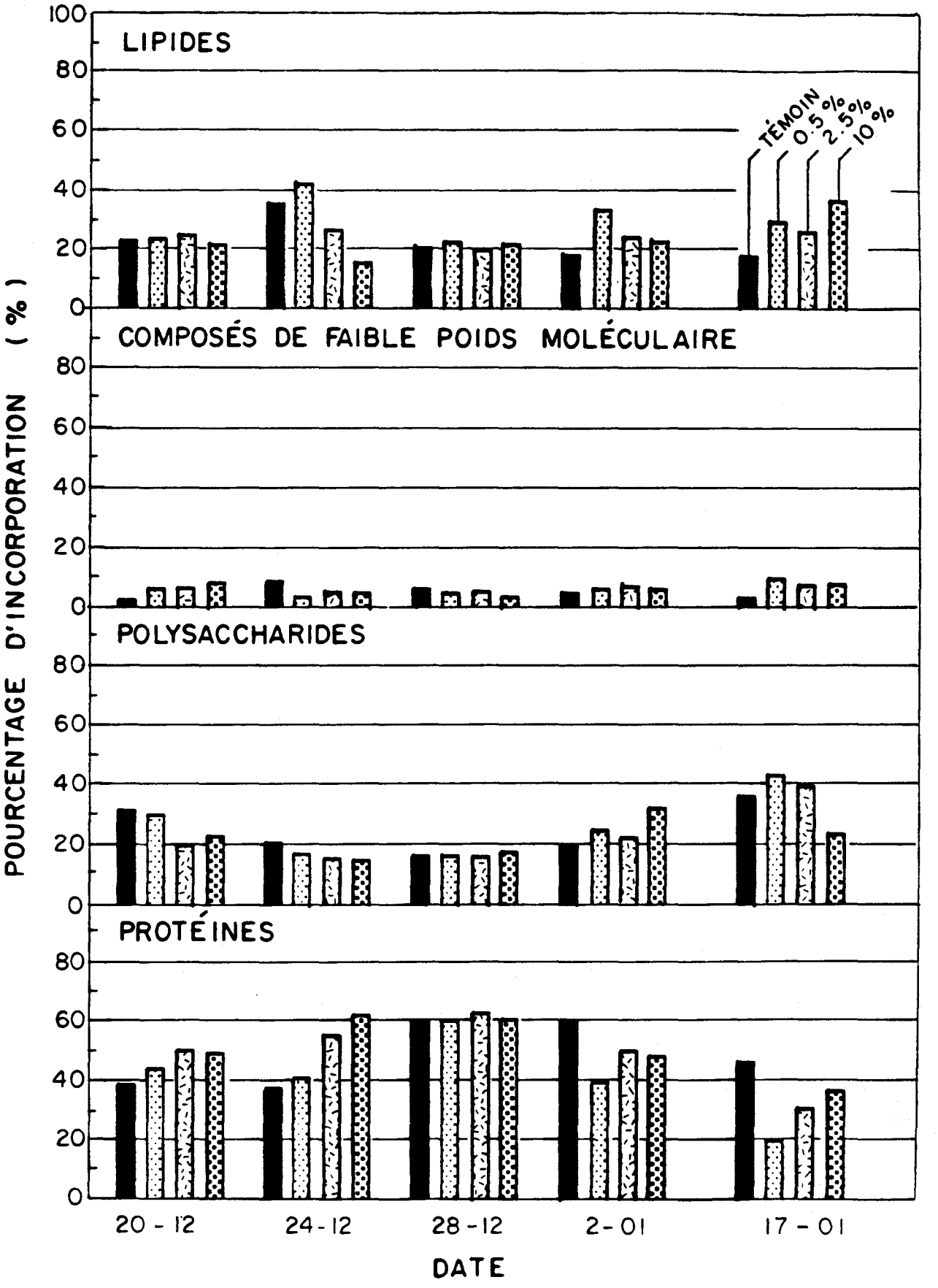

Figure 15: Pourcentages d'incorporation du carbone inorganique dans les macromolécules et dans les composés de faible poids moléculaire.

pour ne représenter plus que 30% en valeur moyenne, de l'incorporation totale le 17-01. L'augmentation de l'incorporation dans les protéines, entre le 20 et le 28-12, se fait au détriment de l'incorporation dans les polysaccharides, incorporation dans les polysaccharides qui s'élève au cours des deux dernières séries de mesures.

Canal par canal, la présence d'effluent à des concentrations croissantes semble se traduire par une incorporation plus forte dans les protéines, au détriment de l'incorporation dans les polysaccharides (figure 15). Cependant, cette évolution est observable uniquement pour les deux premières séries de prélèvements (20 et 24-12). Par la suite, les variations de pourcentages d'incorporation entre canaux sont peu marquées.

g. Assimilation hétérotrophe des acides aminés et incorporation de la radioactivité dans les macromolécules

- Assimilation hétérotrophe globale des acides aminés

Les valeurs d'assimilation hétérotrophe du mélange d'acides aminés ont varié entre 19,4 µmoles d'acides aminés·m^{-2}·h^{-1} (le 20-12, canal témoin) et 166,3 µmoles d'acides aminés·m^{-2}·h^{-1} (le 28-12, canal témoin 10%). En termes de carbone, et selon la conversion présentée dans la section Matériel et Méthodes, ces valeurs représentent respectivement 1,23 et 10,58 mg C·m^{-2}·h^{-1}. Les plus fortes assimilations hétérotrophes, supérieures à 4 mg C·m^{-2}·h^{-1}, sont enregistrées dans le canal le plus chargé en effluent (figure 16). Inversement, les valeurs les plus faibles, pratiquement toujours inférieurs à 3 mg C·m^{-2}·h^{-1}, sont observées dans le canal témoin, dont la valeur moyenne (2,27) est 4 fois plus faible que celle affectée au canal 10% (8,16). Dans les canaux 0,5 et 2,5%, les valeurs d'assimilation sont intermédiaires et le plus souvent comprises entre 2 et 5 mg C·m^{-2}·h^{-1}, exception faite du dernier prélèvement pour lequel l'assimilation est plus élevée. Enfin, comme précédemment, les valeurs d'assimilation hétérotrophe s'élèvent régulièrement pendant la première partie de l'étude entre le 20 et le 28-12.

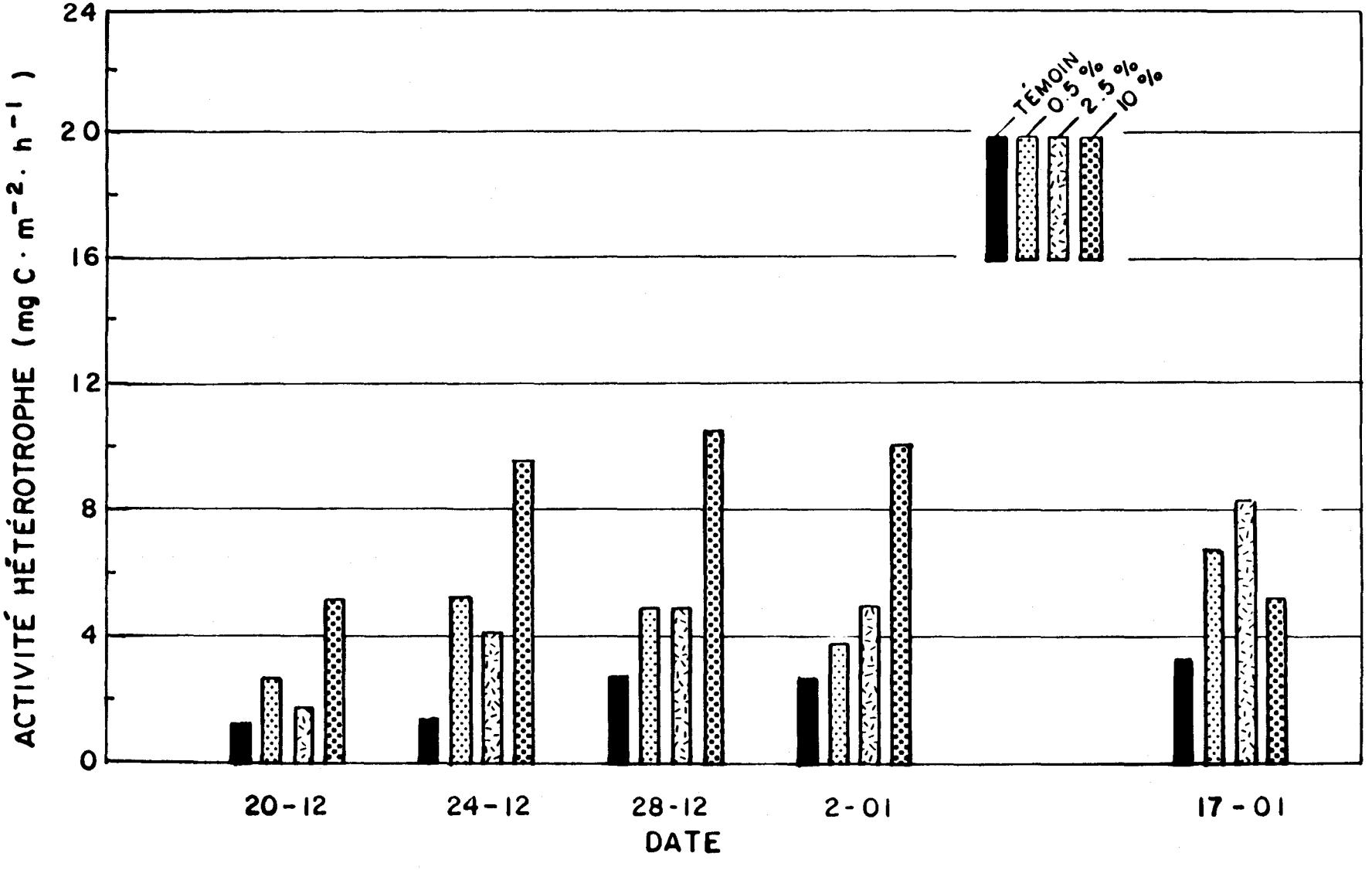

Figure 16: Valeurs d'assimilation hétérotrophe potentielle d'un mélange d'acides aminés dans les 4 canaux expérimentaux.

- Allocation de la radioactivité dans les macromolécules

Très logiquement, l'incorporation de la radioactivité de ce mélange d'acides aminés se fait préférentiellement, et de façon très nette, dans les protéines (79,3% de l'incorporation totale en valeur moyenne pour l'ensemble de l'étude et tous canaux confondus). Les incorporations dans les polysaccharides (10,5%), dans les lipides (6.3%) et dans les composés de faible poids moléculaire (3,9%) sont, de fait, beaucoup plus faibles (figure 17).

L'incorporation dans les protéines augmente au cours des trois premières séries de prélèvements, en passant en valeur moyenne pour les 4 canaux de 75 à 86% de l'incorporation totale. Cette hausse se fait au détriment de l'incorporation dans les polysaccharides qui diminue dans le même temps de 15 à 8%. Pour les deux derniers prélèvements, le phénomène inverse est observé: légère baisse d'incorporation dans les protéines compensée par une hausse du même ordre de l'incorporation dans les polysaccharides.

Enfin, de la même façon qu'après assimilation photosynthétique, l'incorporation dans les protéines est plus importante dans les canaux recevant de l'effluent (entre 75 et 85%) que dans le canal témoin (59 et 68%), au cours des deux premiers prélèvements. Pendant cette période, l'incorporation dans les polysaccharides est proportionnellement plus grande dans le canal témoin (29 et 16%) que dans les canaux recevant l'effluent (de 5,5 à 12%).

4. Discussion

Comme le font remarquer Davis *et al.* (1988), l'impact potentiel des effluents de fabriques de pâtes et papiers est très complexe en raison de la composition de ces rejets. En effet, dans nos conditions d'expérience, la présence de cet effluent se traduit à la fois par des effets potentiellement inhibiteurs (hausse de la turbidité, présence de sufates et de substances phénoliques, toxicité décelable) et par des effets potentiellement stimulants (apport en phosphore et en carbone organique dissous) pour les communautés algales périphytiques. Plusieurs de ces caractéristiques physico-chimiques (turbidité, carbone organique dissous, substances phénoliques, sulfates) singularisent le canal le plus chargé en effluent (10%) par rapport aux trois autres canaux par des valeurs beaucoup plus élevées (figures 1 à 4).

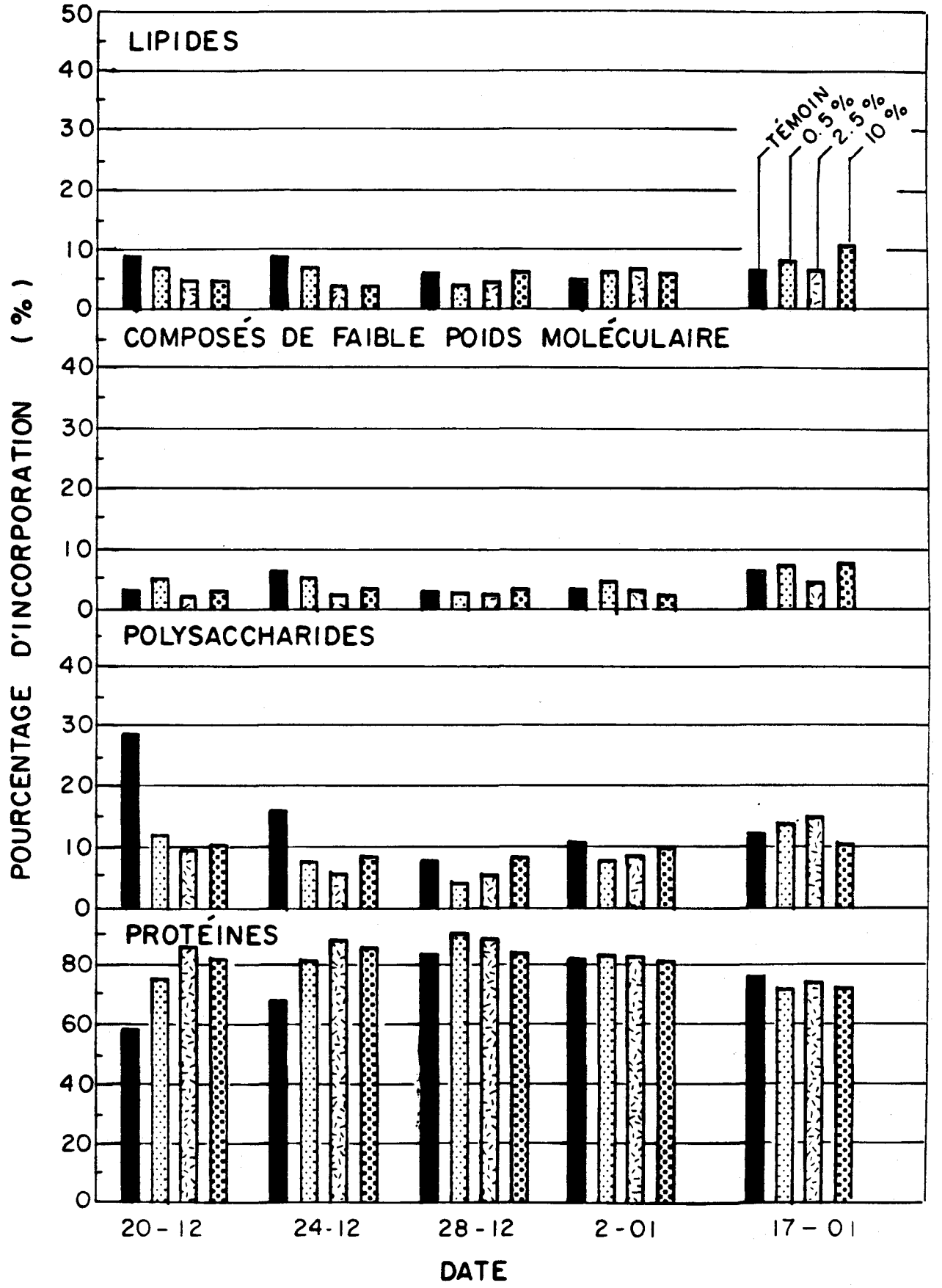

Figure 17: Pourcentages d'incorporation de la radioactivité après assimilation hétérotrophe d'un mélange d'acides aminés dans les macromolécules et dans les composés de faible poids moléculaire.

Par ailleurs, à l'exception de la turbidité et des concentrations en substances phénoliques qui décroissent, les caractéristiques physico-chimiques de l'eau surnageante sont relativement stables au cours de l'expérience.

a. Effets de l'effluent sur la structure des communautés périphytiques

- Nature et diversité des communautés algales

Après 8 à 10 jours de contact, l'apport croissant en effluent se traduit par une baisse très nette et proportionnelle de la richesse spécifique (figure 8, tableau 4). De la même façon, la diversité spécifique est nettement abaissée par la présence d'effluent, notamment aux plus fortes concentrations (10 et 2,5%) (figure 10, tableau 4). Cette diminution est à rattacher au développement dans ces deux canaux d'un peuplement algal à tendance monospécifique dont l'espèce dominante est la chlorophycée Chlamydomonas sp..

Au niveau de la contribution relative des différentes classes d'algues, l'importance quantitative des diatomées diminue nettement avec l'apport croissant en effluent. Cette classe d'algues, dont l'espèce dominante est la très ubiquiste Achnanthes minutissima, représente, en effet, 49% de la densité algale totale dans le canal témoin mais seulement 8% dans le canal 10% (figure 7, 8, tableau 3). Cette baisse de l'importance relative des diatomées est compensée par une contribution relative des chlorophycées qui augmente avec les concentrations croissantes d'effluent. Cette classe d'algues représente 33% de la densité algale totale dans le canal témoin et 87% dans le canal 10% (tableau 3). Cependant, même en l'absence d'effluent, il existe une succession autogénique des espèces dans le temps, avec une importance croissante des chlorophycées par rapport aux diatomées dans le canal témoin, notamment par le développement de chlorophycées filamenteuses. Enfin, lors du dernier prélèvement, il y a un rétablissement de l'importance relative des diatomées pour les plus faibles concentrations d'effluent (0,5 et 2.5%).

- Biomasse algale et biomasse totale

En termes de biomasse algale (dénombrements cellulaires, chlorophylle *a*) ou de biomasse totale (nucléotides adényliques), la présence de l'effluent

Tableau 4: Valeurs moyennes et écart-types de la richesse et de la diversité spécifiques algales.

	RICHESSE SPÉCIFIQUE		DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE	
	MOYENNE	ÉCART-TYPE	MOYENNE	ÉCART-TYPE
CANAL TÉMOIN	20	3,5	1,87	0,30
CANAL 0,5%	18	2,8	1,80	0,46
CANAL 2,5%	15	1,4	1,54	0,48
CANAL 10%	12	1,9	0,82	0,36

à une concentration de 10% se traduit par un développement plus important des organismes autotrophes et des organismes hétérotrophes par rapport au canal témoin. Cependant, alors que la biomasse totale (autotrophe + hétérotrophe) est sensiblement proportionnelle à l'apport en effluent, la biomasse algale est plus faible aux concentrations 0,5 et 2,5% par rapport au canal témoin.

Ces observations sont traduites par l'évolution du rapport biomasse autotrophe/biomasse totale (figure 18). Les valeurs de ce rapport sont, à une seule exception près, plus élevés dans le canal témoin que dans les canaux avec effluent, pour chaque série de prélèvements. La baisse de ce rapport n'est cependant pas proportionnelle à l'apport en effluent, en raison essentiellement du fort développement de Chlamydomonas sp. dans le canal 10% qui contribue à élever la biomasse autotrophe de façon très importante. Par ailleurs, la biomasse autotrophe croit plus vite que la biomasse totale entre le 20-12 et le 2-01. Cette évolution est sans doute la conséquence d'une importance relative de la biomasse bactérienne plus grande au début de la colonisation des substrats artificiels.

Les deux conséquences majeures observées ici en présence de l'effluent à une concentration de 10%, baisse de la richesse spécifique par disparition d'espèces sensibles et prolifération de quelques espèces résistantes (Chlamydomonas sp.), sont assez fréquemment rapportées dans la littérature (Patrick, 1978; Weber, 1981; Crossey et Lapoint, 1983, 1986), même si le relation diversité spécifique - eutrophisation est très controversée (Kalff et Knoechel, 1978; Marcus, 1980).

b. Effets de l'effluent sur le fonctionnement des communautés périphytiques

L'ajout d'effluent à sa plus forte concentration (10%) se manifeste par une hausse de l'assimilation photosynthétique par rapport au canal témoin. Cet effet stimulant sur la production primaire est cependant relativement limité puisque les valeurs observées dans le canal 10% ne sont, en moyenne, qu'une fois et demie plus élevées que celles enregistrées dans le canal témoin. Par ailleurs, dans les canaux 0,5 et 2,5%, cet impact eutrophisant n'est perceptible qu'en fin d'expérience. En revanche, les valeurs d'activité

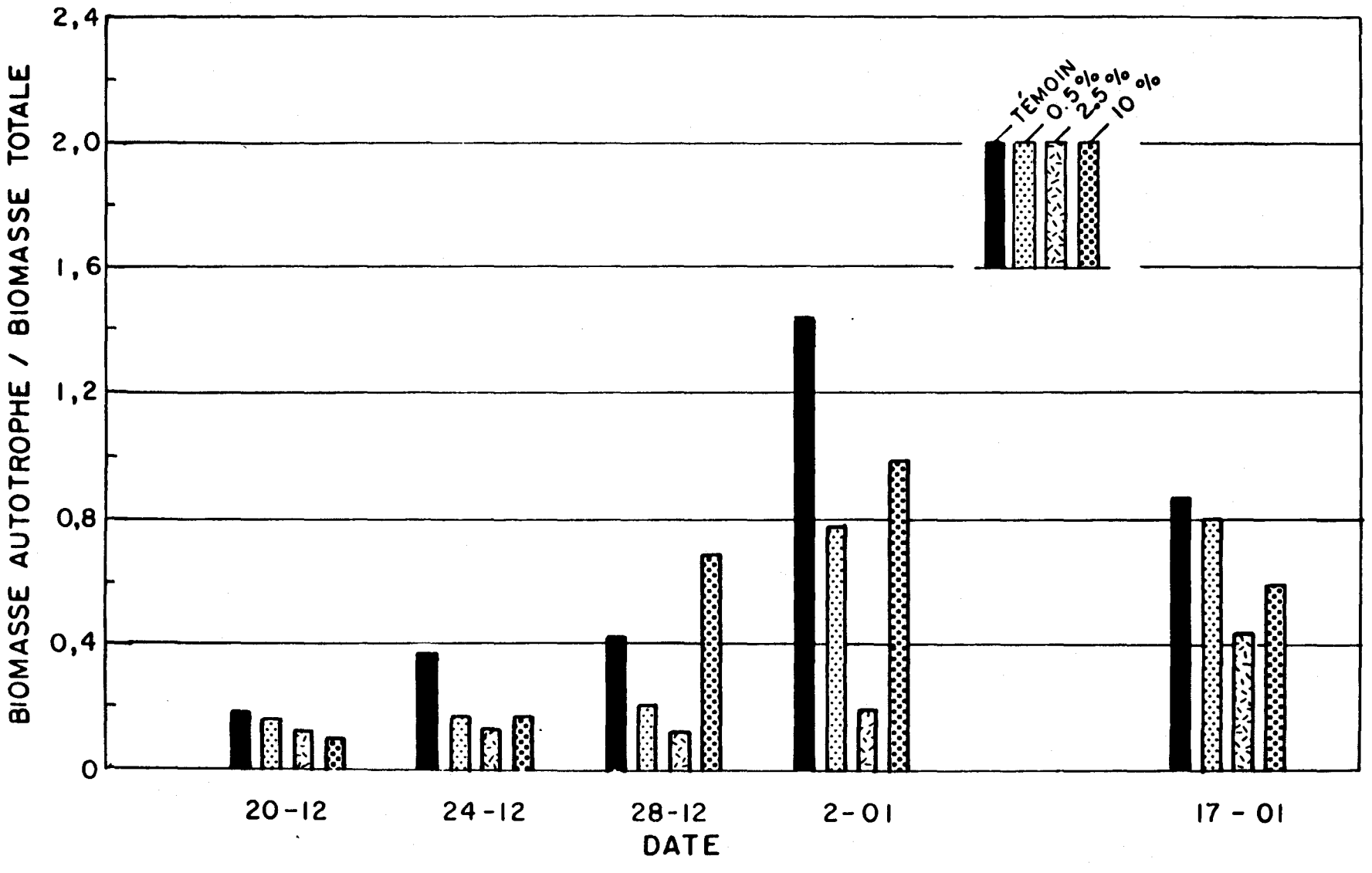

Figure 18: Évolution de rapport biomasse autotrophe / biomasse totale dans les 4 canaux expérimentaux.

hétérotrophe potentielle, mesurée ici à partir d'un mélange d'acides aminés marqués, sont directement proportionnelles aux concentrations croissantes d'effluent. Les plus fortes activités hétérotrophes sont donc enregistrées dans le canal 10% et sont, en moyenne, 4 fois plus élevées que celles mesurées dans le canal témoin.

Aussi bien après assimilation photosynthétique qu'après assimilation hétérotrophe, une plus grande incorporation du carbone inorganique et du substrat tritié (ou d'une partie de ce substrat) dans les protéines, au détriment de l'incorporation dans les polysaccharides, est observée en présence de l'effluent. Comme cette évolution n'est notée que pour les deux premières séries de prélèvements, il pourrait s'agir d'une réponse physiologique des algues au choc créé par l'apport d'effluent. Cependant, en l'absence totale de référence dans ce domaine, de telles observations nécessitent des études complémentaires.

D'une façon générale, la présence de l'effluent se traduit par une baisse très nette du rapport "activité autotrophe" / "activité hétérotrophe", dont les valeurs dans les canaux contaminés sont pratiquement toujours inférieures à 1 (Figure 19). Cet effet est particulièrement marqué pour le canal 10% où les valeurs de ce rapport sont toujours les plus faibles à une seule exception près. Une activité hétérotrophe plus forte dans le canal 10% relativement aux trois autres canaux, se traduit donc par une biomasse autotrophe et par un rapport biomasse autotrophe / biomasse totale plus élevés que dans les autres canaux contenant de l'effluent (figures 12, 18). De plus, l'efficience photosynthétique, calculée à partir du rapport assimilation photosynthétique / chlorophylle *a*, est en moyenne beaucoup moins élevée dans le canal 10% que dans les autres canaux (figure 20), à l'exception du premier prélèvement alors que la biomasse algale est encore très faible.

Le développement d'une biomasse autotrophe nettement plus élevée dans le canal 10% qui est affecté de la plus faible efficience photosynthétique, associé à l'évolution des rapports biomasse autotrophe / biomasse totale et "activité autotrophe" / "activité hétérotrophe", nous permet d'émettre l'hypothèse très probable selon laquelle une part importante de l'assimilation hétérotrophe mesurée dans le canal le plus chargé en effluent est attribuable à

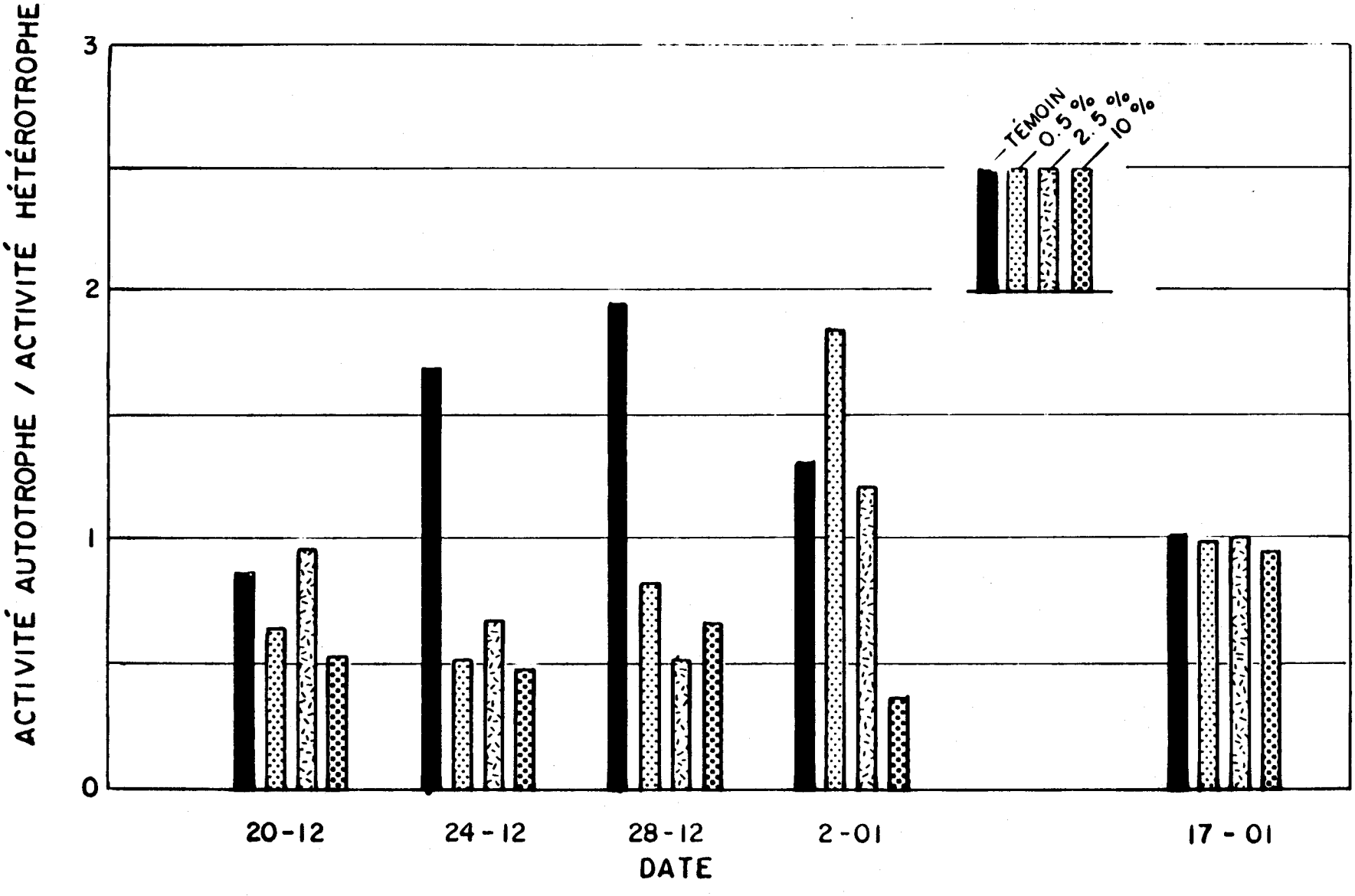

Figure 19: Évolution du rapport "activité autotrophe" / "activité hétérotrophe" dans les 4 canaux expérimentaux.

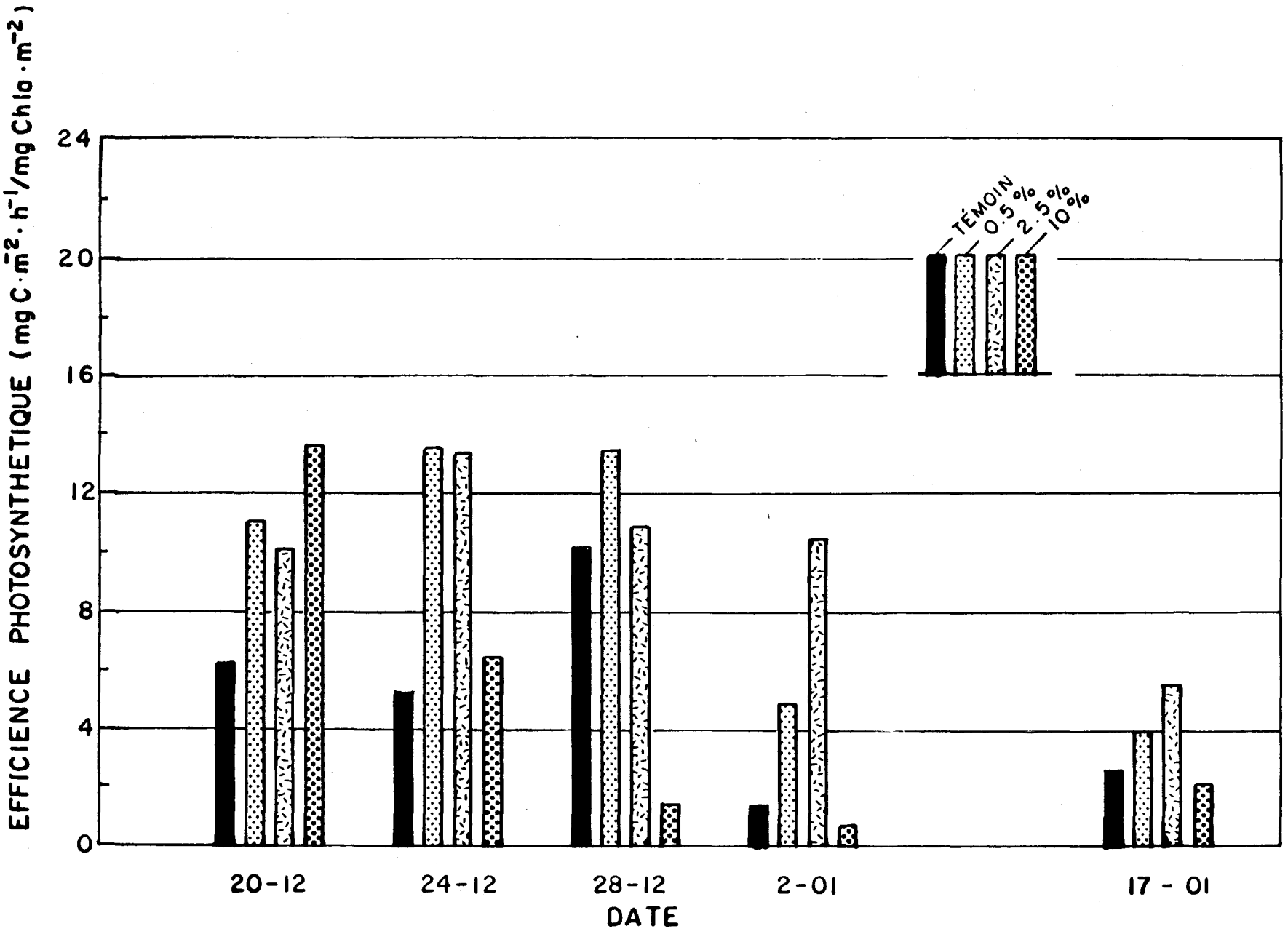

Figure 20: Évolution de l'efficience photosynthétique (assimilation photosynthétique / chlorophylle-a) dans les 4 canaux expérimentaux.

l'activité algale, et notamment aux espèces qui s'y développent préférentiellement, à savoir essentiellement Chlamydomonas sp. et Cryptomonas ovata en fin d'expérience. Cette hypothèse est supportée, en outre, par l'existence de différentes corrélations linéaires (tableau 5). On contate, en effet, que le développement de la biomasse algale (chlorophylle *a*), et en particulier l'abondance de Chlamydomonas sp., est étroitement lié, et de façon hautement significative, aux paramètres relatifs au fonctionnement hététrotrophe (assimilation hétérotrophe, carbone organique dissous, turbidité) alors qu'aucune relation significative n'a pu être établie avec les paramètres relatifs au fonctionnement autotrophe (assimilation photosynthétique, carbone inorganique dissous). Rappelons de plus, que les caractéristiques physico-chimiques de l'eau surnageante du canal 10% représentent des conditions extrêmement favorables à un processus d'hétérotrophie algale. En effet, dans ce canal, une hausse très nette de la turbidité limitant les phénomènes d'assimilation photosynthétique, est associée à un apport considérable en carbone organique dissous, substrat potentiel du métabolisme hétérotrophe (figures 1, 4). L'activité hétérotrophe algale a déjà été souvent évoquée et de nombreux travaux montrent que certaines espèces sont susceptibles d'incorporer des substances organiques dissoutes à la fois par photohétérotrophie et par chemohétérotrophie, avec sous certaines conditions, une vitesse d'assimilation susceptible de les rendre compétitives par rapport aux bactéries (Ellis et Stanford, 1982; Saks, 1983; Moll, 1984; Bollman et Robinson, 1985). Wetzel (1983) précise que si l'hétérotrophie algale doit avoir une importance dans les écosystèmes aquatiques, c'est bien au niveau des algues périphytiques, notamment lorsqu'elles sont en contact avec des concentrations importantes de carbone organique dissous. Plus récemment, les résultats de Fairchild et Everett (1988) suggèrent que les fortes concentrations en substrats organiques, et notamment en glucose, sont utilisées directement par différentes algues benthiques hétérotrophes facultatives (Euglena, Scenedesmus, Cryptomonas). Ces auteurs en concluent que ces apports sont à prendre en compte pour connaître l'importance relative des processus auto- et hétérotrophes du périphyton.

Comme nous l'avons déjà signalé, plusieurs caractéristiques physico-chimiques (carbone organique dissous, turbidité, phosphore) isolent le canal 10% des trois autres canaux, par des valeurs nettement plus élevées. Il est alors possible que les faibles concentrations en carbone organique dissous

Tableau 5: Valeurs des coefficients de corrélation linéaire entre différents paramètres biotiques (18 degrés de liberté; seuils de significativité: r 5% = 0,444*, r 1% = 0,561**, r 0,1% = 0,679***.

	carbone inorganique dissous	assimilation photosynthétique	turbidité	carbone organique dissous	assimilation hétérotrophe
chlorophylle a	0,433	0,419	0,347	0,541*	0,657**
Chlamydomonas sp.	0,427	0,338	0,604**	0,719***	0,676**

($< 13\ mg \cdot L^{-1}$) mesurées dans les canaux 0,5 et 2,5% ne permettent pas aux algues d'être compétitives par rapport aux bactéries pour l'assimilation de substrats organiques. Par ailleurs, plusieurs auteurs (Parker et Sibert, 1973; Stockner et Cliff, 1976; Stockner et Costella, 1976; Bothwell et Stockner, 1980) remarquent que l'effet inhibiteur sur la photosynthèse par toxicité ou atténuation de la lumière peut être compensé par l'effet eutrophisant des effluents. Tel n'est pas le cas dans nos conditions d'expérience pour les concentrations 0,5 et 2,5%, concentrations pour lesquelles les effets inhibiteurs (turbidité, substances toxiques) apparaissent plus importants que les effets stimulants (effet eutrophisant éventuel) et expliquent ainsi un plus faible développement de la biomasse algale dans ces canaux par rapport au canal témoin. De plus, l'apport en phosphore par cet effluent n'est décelable, dans nos conditions de détection, que pour la concentration 10%. D'ailleurs, en fin d'expérience (17-01), une baisse de la toxicité et de la turbidité, associée à un changement d'espèces dominantes, se traduit par des biomasses et des activités comparables dans les différents canaux.

Au terme de cette étude, il apparait que l'impact sur les communautés périphytiques de l'effluent d'usine de pâtes et papiers se traduit, dans nos conditions d'expérience, à la fois par un affaiblissement de la richesse et de la diversité spécifiques et par des changements dans la composition taxonomique de la communauté algale.

La présence de cet effluent se manifeste également par une hausse de la biomasse et de l'activité des organismes hétérotrophes. De plus, la présence d'une biomasse autotrophe nettement plus élevée dans le canal le plus chargé en effluent et qui est affecté de la plus faible efficience photosynthétique, autorisent à penser que les espèces algales qui se développent dans ces conditions présentent une activité hétérotrophe non négligeable. Cette possibilité de développement pour les algues placées dans des conditions défavorables pour la photosynthèse (turbidité) et favorables au métabolisme hétérotrophe (apport en carbone organique dissous), est à prendre en considération, beaucoup plus que cela n'a été fait jusqu'à présent, pour connaître l'impact réel d'effluents riches en matières organiques dissoutes. En conséquence, cela amène également à considérer l'apport en carbone organique dissous par les effluents comme un éventuel élément eutrophisant pour les communautés périphytiques algales.

Les études microautoradiographiques, actuellement en cours, devraient nous permettre de confirmer l'importance de l'activité hétérotrophe algale dans nos conditions d'expérience.

BIBLIOGRAPHIE

AHLBORG, I.G. et THUNBERG, T.M. (1980). Chlorinated phenols: Occurence, toxicity, metabolism and environmental impact. *CRC Crit. Rev. Toxicol.*, July 1980, 1-34.

ALMER, B., DICKSON, W., EKSTRÖM, C. et HÖRNSTÖM, E. (1978). Sulfur pollution and the aquatic ecosystem, p. 271-311. In: J.O. Nriagu [ed.] *Sulfur in the environment: Part 2 Ecological impacts*. John Wiley and Sons, Inc., New-York, NY.

AMBLARD, C. (1983). Intérêt du dosage de l'ensemble des nucléotides adényliques pour l'estimation de la biomasse des populations phytoplanctoniques lacustres (lac Pavin, France). *J. Plankton Res.*, 5: 723-738.

AMBLARD, C. (1986). *Les nucléotides adényliques: intérêts pour l'étude de la biomasse, de l'activité métabolique et de la structure des peuplements phytoplanctoniques lacustres.* Thèse Doct. État. Univ. Clermont II, 317 p.

AMBLARD, C. (1988). Seasonal succession and strategies of phytoplankton development in two lakes of different trophic states. *J. Plankton Res.*, 10: 1189-1208.

ANTOINE, S.E. et BENSON-EVANS, K. (1983). The effect of light intensity and quality on the growth of benthic algae. II Population dynamics. *Arch. Hydrobiol.*, 99: 118-128.

A.P.H.A. (1985). *Standards methods for the examination of water and wastewater* . 16th ed., American Public Health Association, 1268 p.

AZAM, F. et HOLM-HANSEN, O. (1973). Use of tritiated substrates in the study of heterotrophy in sea-water. *Mar. Biol.*, 23: 191-196.

BAIER, R. (1972). Influence of the initial surface condition of materials on bioadhesion. *Proc. Int. Conf. Mar. Corrosion Fond.*, 3: 633-639.

BAKER, M.D., MAYFIELD, C.I. et INNISS, W.E. (1980). Degradation of chlorophenols in soil, sediment and water at low temperature. *Water Res.*, 14: 1765-1771.

BALL, R., KEVERN, N. et LINTON, L. (1969). The Red Cedar River Report. II. Bioecology. *Publ. Mus. Mich. State Univ. Biol. Ser.*, 4: 107-157.

BEHNING, A. (1928). Das Lebender Wolga. Zugleich eine Einfuhrung in de Fluss-Biologie. In Thienemann, A., [ed.], *Die Binnengewasser* V., Stuttgarat, 162 p.

BLAISE, C., VAN COILLIE, R., BERMINGHAM, N. et COULOMBE, G. (1987). Comparaison des réponses toxiques de trois indicateurs biologiques (bacteries, algues, poissons) exposés à des effluents de fabriques de pâtes et papiers. *Rev. Int. Sciences Eau*, 3: 9-17.

BOLLMAN, R. et ROBINSON, G. (1985). Heterotrophic potential of the green algae, Ankistrodesmus braunii (Naeg.). *Can. J. Microbiol.*, 31: 549-554.

BOTHWELL, M.L. (1983). All-weather troughs for periphyton studies. *Water Res.*, 17: 1735-1747.

BOTHWELL, M.L. (1985). Phosphorus limitation of lotic periphyton growth rates: An intersite comparison using continuous-flow troughs (Thompson River System, British Columbia) *Limnol. Oceanogr.*, 30: 527-542.

BOTHWELL, M.L. et STOCKNER, J.G. (1980). Influence of secondarily treated kraft mill effluent on the accumulation rate of attached algae in experimental continuous-flow troughs. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 37: 248-254.

BOTT, T.L. et RITTER, F.P. (1981). Benthic algal productivity in a Piedmont stream measured by ^{14}C and dissolved oxygen changes procedures. *J. Freshwater Ecol.*, 1: 267-277.

BROWN, M.D. (1976). A comparison of the attached algal communities of a natural and an artificial substrate. *J. Phycol.*, 12: 301-306.

CAIRNS, J.R. (1980). Beyond reductionism. *The Virgina Tech. Magazine*, 3: 31-32.

CAIRNS, J.R. (1981). Biological monitoring part VI: Future needs. *Water Res.*, 15: 941-952.

CAIRNS, J.R. (1983). Are single species toxicity tests alone adequates for estimating environmental hazard? *Hydrobiologia*, 100: 47-57.

CAIRNS, J.R. et DICKSON, K.L. (1971). A simple method for the biological assessment of the effects of waste discharge on aquatic bottom dvelling organisms. *J. Water Poll. Control Federation*, 43: 755-772.

CASTENHOLZ, R.W. (1960). Seasonal changes in the attached algae of freshwater and saline lakes in the Lower Grand Coulee, Washington. *Limnol. Oceanogr.*, 5: 1-28.

CASTERLIN, M.E. et REYNOLDS, W.W. (1977). Seasonal algal succession and cultural eutrophication in a North temperate lake. *Hydrobiologia*, 54: 99-108.

CATTANEO, A. (1987). Periphyton in lakes of different trophy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 296-303.

CATTANEO, A. et KALFF, J. (1978). Seasonal changes in the epiphyte community of natural and artificial macrophytes in Lake Memphremagog (Que-Vt.). *Hydrobiologia*, 60: 135-144.

CATTANEO, A. et KALFF, J. (1980). The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophytes beds. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 280-289.

CHOLNOKY, B.J. (1958). Beitrag zu den Diatomeenassoziationen des Sumpfes Olifantsvlei sudwestlich Johannesburg. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 71: 177-187.

CLARK, J.R., DICKSON, K.L. et CAIRNS, J. (1979). Estimating Aufwuchs biomass. In: *Methods and Measurements of Periphyton communities: A review*, R.C. Weitzel, Editor. American Society for Testing and Materials, Philadelphia, Pennsylvania, P. 116-141.

CLARK, J.R., RODGERS, J.M., DICKSON, K.L. et CAIRNS, J. (1980). Using artificial streams to evaluate perturbation effects on Aufwuchs structure and function. *Water Resour. Bull.*, 16: 100-104.

COLLINS, G.B. et CORNELIUS, I.W. (1978). Phycoperiphyton (algae) as indicators of water quality. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 97: 36-43.

COOKE, W.B. (1956). Colonization of artificial bare areas by microorganisms. *Bot. Rev.*, 22: 613-638.

COOPER, J.M. et WILHM, J.L. (1975). Spatial and temporal variation in productivity, species diversity and pigment diversity of periphyton in a stream receiving domestic and oil refinery effluents. *Southwest. Nat.*, 19: 413-428.

COSTE, M. (1978). *Sur l'utilisation des diatomées benthiques pour l'appréciation de la qualité biologique des eaux courantes = méthodologie comparée et approche typologique*. Thèse Doct. Sciences, Univ. Franche Comté, 143 p.

COUILLARD, D. et TRUDEL, R. (1981). Influences des rejets d'usines de pâtes et papiers sur les macroinvertébrés, les bactéries et l'eutrophisation d'une rivière. *Water Res.*, 15: 1331-1342.

CROSSEY, M.J. et LAPOINT, T.W. (1988). A comparison of periphyton community structural and functional responses to heavy metals. *Hydrobiologia*, 162: 109-122.

DAVIS, T.M., VANCE, B.D. et RODGERS, J.H. (1988). Productivity responses of periphyton and phytoplancton to bleach-kraft mill effluent. *Aquat. Toxicol.*, 12: 83-106.

DENCE, C.W., WANG, C.J. et DURKIN, R. (1980). *Toxicity reduction through chemical and biological modification*. Washington, D.C., EPA-600/2-80-039.

DONNIER, E. (1972). Toxicity of pulp and paper mill effluents on sea environments. *Rev. Int. Oceanogr. Medicale*, 28: 53-93.

DUFFER, W. et DORRIS, T.C. (1966). Primary productivity in a southern great plains stream. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 143-151.

DUNCAN, W.F. et BRUNSVEN, M.A. (1985). Energy dynamics of three low-order Alaska streams: autochthonous production. *J. Freshwater Ecol.*, 3: 155-166.

DUGAN, P.R. (1972). *Biochemical ecology of water Pollution*. Plenum Press, New York.

DURKIN, P.R. (1978). Biological impact of various chlorinated phenolics and related compounds on Daphnia magna. *Tappi*, 164-169.

EATON, T.W. et MOSS, B. (1966). The estimation of numbers and pigment content in epipelic algal populations. *limnol. Oceanogr.*, 11: 584-595.

EICHENBERGER, F. (1975). On the quantitative effects of chemical factors on running water ecosystems. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 37: 21-34.

ELLIS, B.K. et STANFORD, J.A. (1982). Comparative photoheterotrophy, chemoheterotrophy and photolithotrophy in a eutrophic reservoir and an oligotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 440-454.

ELORANTA, V., HALTTUNEN-KEYRILAINEN, L. et KUIVASNIEMI, K. (1984). La toxicité aigüe des effluents des usines de papier "kraft" pour l'algue Selenastrum et pour le phytoplancton naturel. *Sci. Tech. Eau*, 17: 267-274.

ELWOOD, J.W. et NELSON, D.J. (1972). Periphyton production and grazing rates in a stream measured with a P^{32} material balance method. *Oikos*, 23: 295-303.

EVANS, D. et STOCKNER, J.G. (1972). Attached algae on artificial and natural substrates in lake Winnipeg, Manitoba. *J. Fish. Res. Board Can.*, 29: 31-44.

FAIRCHILD, B.W. et EVERETT, A.C. (1988). Effects of nutrients (N,P,C) enrichment upon periphyton standing crop, species composition and primary in an oligotrophic softwater lake. *Freshwater Biol.*, 19: 57-70.

FAIRCHILD, G.W., LOWE, R.L. et RICHARDSON, W.B. (1985). Algal periphyton growth on nutrient-diffusing substrates: an in situ bioassay. *Ecology*, 66: 465-472.

FEUILLADE, M. et KRUPKA, M. (1986). Assimilation des acides aminés par Oscillatoria rubescens D.C. (Cyanophycée). *Archiv. Hydrobiol.*, 107: 441-463.

FILIMONOVA, Z.I. (1968). Effects of effluents from pulp and papers mills on zooplancton in natural waters. *Sanit. Gidrobiol. Vodn. Toksipol.*, 2: 197-200.

FLYNN, K.J. et BUTLER, I. (1986). Nitrogen sources for the growth of marine microalgae: role of dissolved free amino-acides. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 281-304.

GERHART, D., ANDERSON, S.M. et RICHTER, J. (1977). Toxicity bioassays with periphyton communities: design of experimental streams. *Water Res.*, 11: 567-570.

GOLDSBOROUGH, L., ROBINSON, G. et BURNEY, S. (1986). An enclosure - substratum system for in-situ ecological studies of periphyton. *Arch. Hydrobiol.*, 106: 373-394.

GREGORY, S.Y. (1980). *Effects of light, nutrients and grazing on periphyton communities in streams*. Ph.D. dissertation, Oregon State University, Corvallis, OR. 151 p.

HAMALA, J.A., DUNCAN, S.W. et BLINN, D.W. (1981). A portable pump sampler for lotic periphyton. *Hydrobiologia*, 80: 189-191.

HEALEY, F.B. (1973). Characteristics of phosphorus deficiency in Anabaena. *J. Phycol.*, 9: 383-394.

HELLEBUST, J. et LEWIN, J. (1977). Heterorophic nutrition, p. 169-197. In: D. Werner (ed.): *The biology of diatoms*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

HENDRY, G., JANHURST, S. et HORSNELL, G. (1982). Some effects of pulp and paper wastewater on microbiological water quality of a river. *Water Res.*, 16: 1291-1295.

HENTSCHEL, E. (1916). Biologische Untersuchungen uber den tierischen und pflanzlichen Beruchs in Hamburger Hafen. *Mitt. Zool. Mus. Manburg*, 33: 1-172.

HOAGLAND, K.D., ROEMER, S.C. et ROSOWSKI, J.R. (1982). Colonization and community structure of two periphyton assemblages with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). *Am. J. Bot.*, 62: 188-213.

HOOPER, N.M. et ROBINSON, G.G.C. (1976). Primary production of epiphytic algae in a marsh pond. *Can. J. Bot.*, 54: 2810-2815.

HORNER, R.R. et WELCH, E. (1981). Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 449-457.

HORNER, R.R., WELCH, E. et VEENSTRA. (1983). Development of nuisance periphytic algae in laboratory steams in relation to enrichment and velocity, p. 121-134. In: R.G. WETZEL (ed.) *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.

HUDON, C. et BOURGET, E. (1983). The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities. *Bot. Mar.*, 26: 317-330.

HUNDING, C. (1971). Production of benthic microalgue in the littoral zone of a eutrophic lake. *Oikos*, 22: 389-397.

HUNTER, R. (1980). Effects of grazing on the quantity and quality of freshwater aufwuchs. *Hydrobiologia*, 63: 251-259.

HUTCHINS, F.E. (1979). *The toxicity of pulp and paper mill effluent: a literature review.* EPA-60013-79-013 Environmental Research Laboratory, Corvallis, Oregon, USA.

HYNES, H.B. (1970). *The ecology of running waters.* University of Toronto Press, Toronto, Ontario, Canada.

JASPER, S. et BOTHWELL, M.L. (1986). Photosynthetic characteristics of lotic periphyton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1960-1969.

JONES, R.C. et MAYER, K.B. (1983). Seasonal changes in the taxonomic composition of epiphytic algal communities in Lake Wingra, Wisconsin, USA., p. 11-16. In: R.G. WETZEL (ed.) *Periphyton of freshwater ecosystems.* Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.

JORGENSEN, B.B., REVSBECH, N.P., BLACKBURN, T.H. et COHEN, Y. (1979). Diurnal cycle of oxygen and sulfide microgradient and microbial photosynthesis in a cyano-bacterial mat sediment. *Appl. Environ. Microbiol.*, 38: 46-58.

KALFF, J. et KNOECHEL, R. (1978). Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 475-495.

KARL, D.M. et HOLM-HANSEN, O. (1978). ATP, ADP and AMP determination in water samples and algal cultures. *Handbook of phycological methods, physiological and biochemical methods*, Cambridge, University Press, p. 198-216.

KEENEY, D.R. (1973). The nitrogen cycle in sediment-water systems. *J. Environ. Quality*, 2: 475-495.

KELLY, M.G., HORNBERGER, G.M. et CROSSBY, B.J. (1974). Continuous automated measurement of rates of photosynthesis and respiration in an undisturbed river community. *Limnol. Oceanogr.*, 19: 305-312.

KIMBALL, K.D. et LEWIN, S.A. (1985). Limitations of laboratory bioassays: the need for ecosystem level testing. *Bioscience*, 35: 165-171.

KLASVIK, B. (1974). Computerized analysis of stream algae. *Växtekol. stud.*, 5: 61 p.

KOLKWITZ, R. et MARSSON, M. (1967). Ecology of plant saprobia. In: *Biology of water pollution*, Washington, D.C., p. 47-52.

KORNBERG, H.L. et ELSDEN, S.R. (1961). The metabolism of 2-carbon compounds by microorganisms. in F.F. Nord (ed.), *Advances in enzymology*, 401-470.

KORTE, V.L. et BLINN, D.W. (1983). Diatom colonization on artificial substrata in pool and riffle zones studied by light and scanning electron microcopy. *J. Phycol.*, 19: 332-341.

KOVACS, T. (1986). Effects of bleached kraft mill effluent on freshwater fish: a canadian perspective. *Water Poll. Res. J. Canada*, 21: 91-118.

KREWER, J.A. et HOLM, H.W. (1972). The phosphorus chlorophyll *a* relationship in periphytic communities in a controlled ecosystem. *Hydrobiologia*, 94: 173-176.

KUIPER, J. et HANSTVEIT, A.O. (1984). Fate and effects of 4-chlorophenol and 2,4-dichlorophenol in marine plankton communities in experimental enclosures. *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 8: 15-33.

KUISVASNIEMI, K., ELORANTA, U. et HALTUNEN-KEYRILAINEN. (1986). Ageing of bleached kraft mill effluent studied by degradation of chlorinated phenolic compounds and Selenastrum algal assays. *Environ. Poll.*, 41: 247-162.

KUIVASNIEMI, K., ELORANTA, V. et KNUUTINEN, J. (1985). Acute toxicity of some chlorinated phenolic compounds to Selenastrum capricornutum and phytoplankton. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 14: 43-49.

LAFONT, M., COSTE, M., WASSON, J.G. et FAESSEL, B. (1988). Comparaison de quatre indices biologiques pour apprécier l'impact de la pollution dans des cours d'eau français. *Nat. Can.*, 115: 77-87.

LANCELOT, C. et MATHOT, S. (1985). Biochemical fractionation of primary production by phytoplankton in Belgian coastal waters during short and long-term incubations with C-bicarbonate. I Mixed diatom population. *Mar. Biol.*, 86: 219-226.

LANGE-BERTHALOT, H. (1979). Pollution tolerance of diatoms as a criterion for water quality estimation. *Nova Hedw.*, 64: 285-304.

LEACH, J.M. et THAKORE, A.N. (1975). Isolation and identification of constituents toxic to juvenile rainbow trout (Salmo gairdneri) in caustic extraction effluents from kraft pulp mill bleach plants. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32: 1249-1257.

LEACH, J.M., MUELLER, J.C. et WALDEN, C.C. (1978). Biodegradability of toxic compounds in pulp mill effluent. *Pulp Paper Can. Trans. Tech. Sect.*, 3: TR126-TR130.

LEGENDRE, L. et WATT, W.D. (1971-1972). On rapid technique for plankton enumeration. *Ann. Inst. Oceanogr., Paris XLVIII*, 173-177.

LEUNG, P. et SELL, N. (1982). Effect of the paper industry on water quality of the lower fox river. *Water Resour. Bull.*, 18: 495-502.

LIU, D., THOMSON, K. et KAISER, K.L.E. (1982). Quantitative structure-toxicity relationship of halogenated phenols on bacteria. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 29: 130-136.

LOHMANN, H. (1908). Untersuchungen zur Feststellung des Vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss Meeresunters, Abt. Kiel N.F.*, 10: 132-170.

LOWE, R.L. (1974). *Environmental requirements and pollution tolerance of freshwater diatoms*. Environmental Monitoring Series EPA-67014-74-005, U.S. Environmental protection agency, Cincinnati, Ohio, U.S.A.

LOWE, R.L., GOLLADAY, S.W. et WEBSTER, J.R. (1986). Periphyton response to nutrient manipulation in streams draining clearcut and forested woodlands. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 5: 221-229.

LYFORD, J.H. et GREGORY, S.V. (1975). The dynamics and structure of periphyton communities in three Cascade Mountain streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 1610-1616.

MAKI, A.W. et JOHNSON, H.E. (1976). Evaluation of a toxicant on the metabolism of model stream communities. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 33: 2740-2746.

MARCUS, M.O. (1980). Periphyton community response to chronic nutrient enrichment by a reservoir discharge. *Ecology*, 61: 387-399.

MARKER, A.F. (1976). The benthic algae of some streams in southern England. II. The primary production of the epilithon in a small chalkstream. *J. Ecol.*, 64: 359-373.

MARTIN, T.A., GRAHAM, J.M., GRAHAM, L.E. et KRANZFELDER, J.A. (1983). Factors regulating the spatial and temporal distribution of Cladophora and Ulothrix in the Laurentian Great Lakes, p. 135-145. In: R.G. WETZEL (ed.) *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.

McCONNEL, W.J. et SIGLER. (1959). Chlorophyll and productivity in a mountain river. *Limnol. Oceanogr.*, 4: 335-351.

McINTIRE, C.D. (1966). Some effects of current velocity on periphyton communities in laboratory streams. *Hydrobiologia*, 27: 1940-1952.

McINTIRE, C.D. (1968). Physiological-ecological studies of benthic algae in laboratory streams. *J. Wat. Pollut. Control Fed.*, 40: 1940-1952.

McINTIRE, C.D. (1973). Periphyton dynamics in laboratory streams: a simulation model and its implication. *Ecol. Monogr.*, 43: 399-420.

McINTIRE, C.D. (1975). Periphyton assemblages in laboratory streams. In: *River Ecology*, B.A. WHITTON, Editor, Univ. Calif. Press, Los Angeles, p. 403-430.

McINTIRE, C.D., GARRISON, R.L., PHINNEY, H.K. et WARREN, C.E. (1964). Primary production in laboratory streams. *Limnol. Oceanogr.*, 9: 92-102.

McINTIRE, C.D. et PHINNEY, H.K. (1965). Laboratory studies of periphyton production and community metabolism in lotic environments. *Ecol. Monogr*, 35: 237-258.

McKINLEY, K.R. (1977). Light-mediated uptake of ^{3}H-glucose in a small hard-water lake. *Ecology*, 58: 1356-1365.

McKINLEY, K.R. et WETZEL, R.G. (1977). Tritium oxide uptake by algae: an independant measure of phytoplankton photosynthesis. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 377-380.

MEIER, P.G., O'CONNOR, D. et DILKS, D. (1983). Artificial substrata for reducing periphytic variability of replicated samples, p. 283-286. In: R.G. WETZEL (ed.). *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.

MIETTINEN, V., LONN, B.E. et OIKARI, A. (1982). Effects of biological treatment on the toxicity for fish of combined debarking and kraft pulp bleaching effluent. *Paperi ja Puu Papper och Trä, Specialnummer*, 4: 251-259.

MOLL, R. (1984). Heterotrophy by phytoplankton and bacteria in Lake Michigan. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 431-434.

MOORE, J.E. and LOWE, R.J. (1977). Effect of a pulp and paper mill effluent on the productivity of periphyton and phytoplankton. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34: 856-862.

MOSS, B. (1976). The effects of fertilization and fish on community structure and biomass of aquatic macrophytes and epiphytic algal populations: an ecosystem experiment. *J. Ecol.*, 64: 313-342.

MOTEYUNENE, E.B. et MARCHYULENNE. D.V. (1987). Effect of pulp and paper mill effluent on aquatic vegetation. *Hydrobiol. J.*, 6: 55-58.

MUELLER, J.C., LEACH, J.M. et WALDEN, C.C. (1977). Detoxification of bleached kraft mill effluents. A manageable problem. *Tappi*, 60: 135-137.

MULLER-HAECKEL, A. (1973). Experiments zum Bervegungsverhalten von einzelligen Fliesswasseralgen. *Hydrobiologia*, 41: 221-246.

NAIMAN, R.J. (1976). Primary production, standing stock and export of organic matter in a Mohave Desert thermal stream. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 60-73.

NEILSON, A.H., ALLARD, A.S., HYNNING, P.A., REMBERGER, M. et LANDNER, L. (1983). Bacterial methylation of chlorinated phenols and guaiacols formation of veratroles from guaiacols and high-molecular-weight chlorinated lignin. *Appl. Environ. Microbiol.*, 45: 774-783.

NEILSON, A.H., ALLARD, A.S., REILAND, S., REMBERGER, M., TÄRNHOLM, A., VIKTOR, T. et LANDNER, L. (1984). Tri- and tetrachloroveratrole, metabolites produced by bacterial O-methylation of tri- and tetrachloroguaiacol: An assessment of their bioconcentration potential and their effects on fish production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1502-1512.

NELSON, D.J. et SCOTT, D.C. (1962). Role of detritus in the productivity of a rocks outcrop community in a piedmont stream. *Limnol. Oceanogr.*, 7: 396-413.

ODUM, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-278.

ODUM, E.P. (1975). Diversity as a function of energy flow. p. 11-14. In: W.M. VANDOBBEN and R.H. LOWE-McCONNELL (ed.). *Unifying concepts in ecology*. W. Junk Publihsers, The Hague, The Netherlands.

PALMER, E.G. et TOGASAKI, R.K. (1971). Acetate metabolism by an obligate phototrophic strain of Pandorina morum. *J. Protozool.*, 18: 640-644.

PARKER, R.R. et SIBERT, J. (1973). Effect of pulp mill effluent on dissolved oxygen in a stratified estuary. I Empirical observations. *Water Res.*, 7: 503-514.

PATRICK, R. (1948). Factors affecting the distribution of diatoms. *Bot. Rev.*, 14: 473-524.

PATRICK, R. (1949). A proposed biological measure of stream conditions, based on a survey of the Conestoga Basin, Lancaster County, Pennsylvania. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.*, 101: 277-341.

PATRICK, R. (1971). The effects of increasing light and temperature on the structure of Diatom communities. *Limnol. Oceanogr.*, 16: 405-421.

PATRICK, P. (1973). Use of algae, especially diatoms, in the assessment of water quality, p. 76-95. In: J. CAIRNS and K.L. DICKSON (ed.). *Biological methods for the assessment of water quality*. American Society for Testing and Materials. Philadelphia, USA.

PATRICK, R. (1977). Ecology of freshwater diatoms and diatom communities, p. 284-332. In: D. WERNER (ed.). *The biology of diatoms*. Blackwell Scientific Publications, London.

PATRICK, R. (1978). Effects of trace metals in the aquatic ecosystem. *Am. Sci.*, 66: 185-191.

PATRICK, R. (1988). Importance of diversity in the functioning and structure of riverine communities. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 1304-1307.

PATRICK, P., BOTT, T. et LARSON, R. (1975). *The role of trace elements in management of nuisance growths*. Environmental Protection Agency, Corvallis, EPA-660/2-75-008, p. 250.

PATRICK, P., HOHN, M. et WALLACE, J. (1954). A new method for determining the pattern of the diatom flora. *Not. Nat.*, 259: 1-12.

PATRICK, R. et REIMER, C.W. (1966). *The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii*. Vol. 1, Monograph 13, Academy of natural Sciences of Philadelphia, USA.

PATRICK, R. et STRAWBRIDGE, D. (1963). Variation in the structure of natural diatom communities. *Amer. Nat.*, 97: 51-57.

PAUL, R.W., KUHN, D.L., PLAFKIN, J.L., CAIRNS, J. et CROXDALE, J.D. (1977). Evaluation of natural and artificial substrate colonization by scanning electron microscopy. *Trans. Amer. Microx. Soc.*, 96: 506-519.

PERRIN, C.J., BOTHWELL, M.X. et SLANEY, P.A. (1987). Experimental enrichment of a coastal stream in British Columbia. Effects of organic and inorganic additions on autotrophic periphyton production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 1247-1256.

PETERS, J.C., BALL, R.C. et KEVERN, N.R. (1968). *An evaluation of artificial substrates for measuring periphyton production*. Technical Report no 1, Institute for water research, Michigan State University, 66 p.

PETERSON, B.J., HOBBIE, J.E., CORLISS, T.L. et KRIET, K. (1983). A continuous flow periphyton bioassay: tests of nutrient limitation in a toundra stream. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 583-591.

PIEKARCZYK, R. et McARDLE, E. (1985). Pionneer colonization and interaction of photosynthetic and heterotrophic microorganisms on an artificial substrate of polyurethane foam in E.J. Bedr lake, Illinois, U.S.A. *Trans. Ill. State Acad. Sci.*, 78: 81-86.

PIELOU, E.C. (1977). *Mathematical Ecology*. Wiley, New-York.

PONTASCH, K.W. et BRUSVEN, M.A. (1987). Periphyton response to a gazoline spill in wolf lodge Creek, Idaho. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 1669-1693.

PORTER, K.G. (1973). Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton. *Nature*, 244: 179-180.

PRADET, A. (1967). Études des adénosines-5'-mono, di- et tri-phosphates dans les tissus végétaux. I. Dosage enzymatique. *Physiol. Veg.*, 5: 209-221.

PRINGLE, C. (1987). Effects of water and substratum nutrient supplies on lotic periphyton growth: an integrated bioassay. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 619-629.

PRINGLE, C. et BOWERS, J.A. (1984). An in situ substratum fertilization technique: diatom colonization on nutrient-enriched, sand substrata. Can. J. Fish. Aquat. Sci., *41: 1247-1251.*

RAINVILLE, R.P., COPELAND, B.J. et McKEAN, W.T. (1975). Toxicity of kraft mill wastes to an estuarine phytoplankton. *J. Water Poll. Cont. Fed.*, 47: 487-503.

REITER, M.A. et CARLSON, R.E. (1986). Current velocity in streams and the composition of benthic algal mats. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1156-1162.

RENBERG, L., SVANBERG, O., BENGTSSON, B.E. et SUNDSTRÖM, G. (1980). Chlorinated guaiacols and catechols bioaccumulation potential in bleaks (*Alburnus alburnus*, Pisces) and reproductive and toxic effects on the harpactiocoid *Nitrocra spinifes* (Crustacea). *Chemosphere*, 9: 143-150.

RICHARDSON, K.A. et FOGG, G.F. (1982). The role of dissolved organic material in the nutrition and survival of marine dinoflagellates. *Phycologia*, 21: 17-26.

RIVKIN, R.P. (1985). Carbon-14 labelling patterns of individual marine phytoplankton from natural population: a species approach. *Mar. Biol.*, 89: 135-142.

RIVKIN, R.B. et VOYTEK, M.A. (1987). Photoadaptations of photosynthesis and carbon metabolism by phytoplankton from McMurdo Sound, Antartica. I Species-specific and community responses to reduced irradiances. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 249-259.

ROBINSON, G.G. (1983). Methodology: the key to understanding periphyton, p. 245-251. In: R.G. WETZEL (ed.). *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr W. Junk PUblishers, The Hague, The Netherlands.

RODGERS, J., CLARK, J. et DICKSON, K. (1980). Nontaxonomic analyses of structure and function of aufwuchs communities in lotic microcosms, p. 625-644. In: CAIRNS (ed.). *Microcosms in ecological research*. Technical information Center, U.S. Department of Energy, Washington, USA.

RODGERS, J.M., DICKSON, K.L. et CAIRNS, J. (1979). A review and analysis of some methods used to measure functional aspects of periphyton, p. 142-167. In: R.L. WEITZEL (ed.). *Methods and measurements of periphyton communities: a review*. ASTM STP 690.

RODGERS, J.H. et HARVEY, R.S. (1976). The effect of current an periphytic productivity as determined using carbon-14. *Water Res. Bull.*, 12: 1109-1118.

ROEMER, S.C., HOAGLAND, K.D. et ROSOWSKI, J.R. (1984). Development of a freshwater periphyton community as influenced by diatom mucilages. *Can. J. Bot.*, 62: 1799-1813.

ROKOSH, D.A., RAO, S.S. et JURKOVIC, A.A. (1977). Extent of effluent influence on lake water determined by bacterial population distributions. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34: 844-849.

ROOS, P.J. (1983). Dynamics of periphytic communities, p. 5-10. In: R.G. WETZEL (ed.). *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.

ROSS, P.J., POST, A.F. et REVIER, J.M. (1981). Dynamics and architecture of reed periphyton. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 21: 948-953.

ROWE, E.L., ZIOBRO, R.J., WANG, C.J. et DENCE, C.W. (1982). The use of an alga chlorella pyrenoidosa and a duchweed *lemna perpusilla* as test organisms for toxicity bioassays of spent bleaching liquors and their components. *Environ. Pollut. Ser. A*, 27: 289-296.

RUSSEL, P.P., HORNE, A.J. et THOMAS, J.F. (1981). Application of laboratory scale model streams toward assessing effluent impacts in freshwater lotic environments, p. 32-48. In: *Ecological assessment of effluent impacts on communities of indigenous aquatic organisms*. J.M. BATES and C.I. WEBER (Ed.), ASTM, Philadelphia. PA.

SAKS, N.M. (1983). Primary production and heterotrophy of pennate and centric salt marsh diatom. *Mar. Biol.*, 76: 241-246.

SAND-JENSEN, K. (1983). Physical and chemical parameters regulating growth of periphytic communities, p. 63-71. In: R.G. WETZEL (ed.). *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.

SCARLETT, G., HILL, L. et ALLENDER, B. (1987). Bioassay survey of the biological water quality of a pulp and paper mill effluent. *APPITA*, 40: 104-107.

SCHELSKE, C.L. et STOERMER, E.F. (1971). Eutrophication, silica depletion and predicted changes in algal quality in Lake Michigan. *Science*, 173: 423-424.

SCHINDLER, D.W., FROST, U.E. et SCHMIDT, R.V. (1973). Production of epilithyphyton in two lakes of the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 1511-1524.

SHANNON, C.E. et WEAVER, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. Urbana Univ. Press Illinois, 117 p.

SHEATH, R.G. et BURKHOLDER, J.M. (1985). Characteristics of softwater streams in Rhode Island. II Composition and seasonal dynamics of macroalgal communities. *Hydrobiologia*, 128: 109-118.

SHORTREED, K.S. et STOCKNER, J.G. (1983). Periphyton biomass and species composition in a coastal rainforest stream in British Columbia: effects of environmental changes caused by logging. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 1887-1895.

SLADECEK, V. (1973). System of water quality from a biological point of view. *Arch. Hydrobiol.*, 7: 1-218.

SLADECEK, V. et SLADECKOVA, A. (1964). Determination of periphyton production by means of the glass slide method. *Hydrobiologia*, 23: 125-158.

SLADECKOVA, A. (1962). Limnological investigation methods for the periphyton ("Aufwuchs") community. *Bot. Rev.*, 28: 286-350.

SLAWYK, G., COLLOS, Y. et AUCLAIR, J.C. (1977). The use of the ^{13}C and ^{15}N isotopes for the simultaneous measurement of carbon and nitrogen turnover rates in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 925-932.

SMITH, C.C. (1976). When and how much to reproduce: the trade-off between power and efficiency. *Amer. Zool.*, 16: 763-774.

SOSZKA, G.J. (1975). The invertebrates on submerged macrophytes in three Masurian lakes. *Ekol. Pol.*, 23: 377-391.

STANLEY, D.W. (1976). Productivity of epipelic algae in tundra ponds and a lake near Barrow, Alaska. *Ecology*, 57: 1015-1024.

STEEMANN-NIELSEN, E. (1952). The use of radio-active carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 18: 117-140.

STEEMANN-NIELSEN, E. (1977). The carbon 14 technique for measuring organic production by plankton algae. A report on the present knowledge. *Folia Limnol. Scand.*, 17, 45.

STEIMAN, A.D. et McINTIRE, C.D. (1986). Effects of current velocity and light energy on the structure of periphyton assemblages in laboratory streams. *J. Phycol.*, 22: 352-361.

STEIMAN, A.D. et McINTIRE, C.D. (1987). Effects of irradiance on the community structure and biomass of algal assemblages in laboratory streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 1640-1648.

STEIMAN, A.D., McINTIRE, C.D., GREGORY, S.V., LAMBERT, G.A. et ASHKENAS, L.R. (1987). Effects of herbivore type and density on taxonomic structure and physiognomy of algal assemblages in laboratory streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 6: 175-188.

STEVENSON, R.J. (1984). How currents on different sides of substrates in streams affect mechanisms of benthic algal accumulation. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 69: 241-262.

STOCKNER, J.G. et CLIFF, D.D. (1976). Effects of pulp mill effluent on phytoplankton production in coastal marine waters of British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33: 2433-2442.

STOCKNER, J.G. et COSTELLA, A.C. (1976). Marine phytoplankton growth in high concentration of pulp mill effluent. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33: 2758-2765.

STOCKNER, J.G. et COSTELLA, A.C. (1978). Benthic algae in the Thompson River, British Columbia: their response to pulpmill and sewage effluent. *Fish. Mar. Ser. Tech. Rep.*, 758, 19 p.

STOCKNER, J.G. et SHORTREED, K.R. (1976). Autotrophic production in Carnation Creek, a coastal rainforest stream on Vancouver Island, British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33: 1553-1563.

STOCKNER, J.G. et SHORTREED, K.R. (1978). Enhancement of autotrophic production by nutrient addition in a coastal rainforest stream on Vancouver Island. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35: 28-34.

STREHLER, B.L. et TÖTTER, J.R. (1952). Firefly luminescence in the study of energy transfer mechanisms. I Substrate and enzyme determination. *Arch. Biochem. Biophys.*, 40: 28-41.

SULLIVAN, M.J. (1986). Mathematical expression of diatoms results: are these "pollution indices" valid and useful? p. 772-776. In: M. RICARD (ed.), *8th Diatom Symposium, Proceedings*, 1984, Paris.

SUMNER, W.T. et McINTIRE, C.D. (1982). Grazer periphyton interactions in laboratory streams. *Arch. Hydrobiol.*, 93: 135-157.

TRAAEN, T.S. (1975). Biological effects of primary, secondary and tertiary treatment in lotic analogue recipients. *Vehr. Int. Verein. Limnol.*, 19: 2064-2069.

TRAAEN, T.S. (1978). Effects of effluents from a variety of sewage treatment methods on primary productivity, respiration and algal community in artificial stream channels. *Vehr. Int. Verein. Limnol.*, 20: 1767-1771.

TRAAEN, T.S. et LINDSTROM, E.A. (1983). Influence of current velocity on periphyton distribution, p. 97-99. In: R.G. WETZEL (ed.). *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.

TURNER, M.A., JACKSON, M.B., FINDLAY, D.L. GRAHAM, R.W., DEBRUYN, F.R. et VANDERMEER, E.M. (1987). Early responses of periphyton to experimental lake acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49(1): 135-149.

TRISKA, F.J., KENNEDY, V.C., AVENZINO, R.J. et REILLY, B.N. (1983). Effect of simulated canopy cover on regulation of nitrate uptake and primary production by natural periphyton assemblages, p. 129-159. In: T.D. FONTAINE and S.M. BARTELL (eds.). *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Sciewnce Publishers, Ann Arbor, MI.

UTERMÖHL, M. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitative phytoplankton. *Methodik. Mitt. intern. ver. Limnol.*, 9: 1-38.

VAN HORN, W.M. (1947). *The toxicity of kraft pulping wastes to typical fish food organisms*. Tech. Bull., 10, Nat, Council Stream Improvement, New York, N.Y.

VAN HORN, W.M., ANDERSON, J.B. et KATZ, M. (1949). The effects of kraft pulp mill wastes on some aquatic organisms. *Trans. Am. Fish Soc.*, 79: 55-63.

VAN HORN, W.M., ANDERSON, J.B. et KATZ, M. (1950). The effect of kraft pulp mill wastes on fish life. *TAPPI*, 33: 209-212.

VOLLENWEIDER, R.A. (1969). *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IBP Handbook No 12, F.A. Davis Co., Philadelphia, PA, 213 p.

WALDEN, C.C. (1976). The toxicity of pulp and paper mill effluents and corresponding measurement procedures. *Water Res.*, 10: 639-664.

WALDEN, C.C. et HOWARD, T.E. (1977). Toxicity of pulp and paper mill effluents: a review of regulations and research. *TAPPI*, 60: 122-125.

WARREN, G.E. et DAVIS, G.E. (1971). Laboratory stream research: objectives, possibilities and constraints. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 111-144.

WATANABE, T., CAPBLANCQ, J. et DAUTA, A. (1988). Utilisation des bioessais in situ (substrats artificiels) pour caractériser la qualité des eaux de rivière à l'aide du périphyton. *Annls. Limnol.*, 24: 111-125.

WATSON, S. et KALFF, J. (1981). Relationships between nannoplankton and lake trophic status. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 960-967.

WEBER, C.I. (1981). Evaluation of the effects of effluents on aquatic life in receiving waters. An overview, p. 3-13. In: *Ecological assessments of effluents impacts on communities of indigenous aquatic organisms*. ASTM STP 730, J.M. BATES and C.I. WEBER (eds.), American Society for testing and materials, Philadelphia, PA.

WEBER, C.I. et McFARLAND, B.M. (1981). Effects of exposure time, season, substrate type and planktonic populations on the taxonomic composition of algal periphyton on artificial substrates in the Ohio and Little Miami Rivers, Ohio, p. 166-219. *In Ecological assessments of effluents impacts on communities of indigenous aquatic organisms*. ASTM STP 730, J.M. BATES and C.I. WEBER (eds.), American Society for testing and materials, Philadelphia, P.A.

WEITZEL, R.L. (1979). Periphyton measurements and applications, p. 3-33. In: *Methods and measurements of periphyton communities: a review*. R.L. WEITZEL (ed.). American Society for testing and materials. Philadelphia, P.A.

WEITZEL, R.L. et BATES, J.M. (1981). Assessment of effluent impact through evaluation of periphyton diatom community structure, p. 142-165. In: *Ecological assessments of effluents impacts on communities of indigeneous aquatic organisms*. ASTM STP 730, J.M. BATES and C.I. WEBER (eds.). American Society for testing and materials, Philadelphia, P.A.

WEITZEL, R.L. SANOCKI, S.L. et HOLECEK, M. (1979). Sample replication of periphyton collected from artificial substrates, p. 90-115. In: *Methods and measurements of periphyton communities: a review*. ASTM STP 690, R.L. WEITZEL (ed.). American Society for testing and materials, Philadelphia, P.A.

WETZEL, R.G. (1964). A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 49: 1-61.

WETZEL, P.G. (1983). *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands, 346 p.

WHITFORD, L.A. (1960). The current effect and growth of freshwater algae. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 79: 302-309.

WILHM, J.L. et DORRIS, T.C. (1968). Biological parameters for water quality criteria. *Bioscience*, 18: 477-481.

WILSON, M.A. (1975). *Assessment of the sensitivity of major aquatic food chain organisms to newsprint mill effluents which are not acutely toxic to fish*. CPAR Report No 328-1. Canadian Forestry Service, Ottawa, Ontario.

WONG, A. et PRAHACS, S. (1977). Physico-chemical techniques for treating mill effluents: a state-of-the-art review. *Pulp. Pap. Can.*, 78: 63-67.

WRIGHT, J.C. and MILLS, I.K. (1967). Productivity studies in the Madison River, Yellowstone National Park. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 568-577.

WUHRMANN, K. et EICHENBERGER, E. (1975). Experiments on the effects of inorganic enrichment of rivers on periphyton primary production. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 19: 2028-2034.

Annexe A : Liste des espèces algales dénombrées dans les quatre canaux expérimentaux

CYANOPHYCÉES

- *Anabaena* sp.
- *Aphanocapsa* sp.
- *Gleothece linearis* Naegeli
- *Gomphosphaeria* sp.
- *Merismopedia glauca* (Ehrenb.) Naegeli
- *Merismopedia* sp.
- *Microcystis pulverea* (Wood) Migula
- *Oscillatoria* sp.
- *Synechococcus lineare* Schm. et Lauterb.

CHLOROPHYTES

- *Actinastrum hantzschii* Lagerh.
- *Ankistrodesmus convolutus* Corda
- *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs
- *Ankistrodesmus falcatus* var. *radiatus* (Chod.) Lemm.
- *Chlamydomonas* sp.
- *Cladophora glomerata* (L.) Kütz.
- *Closterium* sp.
- *Crucigenia quadrata* Morren
- *Dictyosphaerium ehrenbergianum* Nägeli
- *Gloeocystis major* Gerneck
- *Oocystis glococystiformis* Borge
- *Oocystis pyriformis* Prescott
- *Oocystis* sp.
- *Ourococcus bicaudatus* Grobety
- *Pediastrum integrum* Racib.
- *Pediastrum* sp.
- *Penium* sp.
- *Quadrigula closterioides* (Bohl.) Printz.
- *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb.

- *Scenedesmus* sp.
- *Sphaerocystis schroeteri* Chodat
- *Staurodesmus* sp.
- *Stigeoclonium tenue* Kütz.
- *Stigeoclonium* sp.
- *Tetraedron minimum* (A. Braun) Hangsirg
- *Tetraedron obesum* (West and West) Wille
- *Tetraedron* sp.
- *Ulothrix zonata* Kütz.
- *Ulothrix* sp.

PYRROPHYTES

- *Cryptomonas ovata* Ehr.
- *Cryptomonas* sp.

CHROMOPHYTES

→ Chrysophycées

- *Dinobryon* sp.

→ Diatomophycées

- *Achnanthes inflata* Kütz
- *Achnanthes lanceolata* Breb.
- *Achnanthes minutissima* Kuetz
- *Asterionella formosa* Hass
- *Ceratoneis arcus* Kütz
- *Cyclotella* psp.
- *Cocconeis placentula* Ehr.
- *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun.
- *Fragilaria crotonensis* Kitt.
- *Fragilaria virescens* Ralfs.
- *Gomphonema acuminatum* Ehrbg.
- *Gomphonema constrictum* Ehrbg.

- *Melosira granulata* (Ehrbg.) Ralfs
- *Melosira* sp.
- *Navicula confervacea* Kütz.
- *Navicula hungarica* Brun.
- *Navicula placentula* (Ehrbg.) Grun.
- *Navicula* psp.
- *Nitzschia linearis* W. Sm.
- *Nitzschia sublinearis* Hust.
- *Nitzschia* psp.
- *Pinnularia* psp.
- *Surirella elegans* Ehrbg.
- *Surirella linearis* W. Smith
- *Surirella robusta* Ehrbg.
- *Surirella spiralis* Kütz.
- *Surirella* sp.
- *Synedra acus* Kuetz.
- *Synedra nana* Meist.
- *Synedra parasitica* (W. Smith)
- *Synedra ulna* (Nitz.) Ehr.
- *Synedra ulna* var. *oxyrhynchus* fo. *contracta* Hust.
- *Synedra ulna* var. *ramesi* (Heribaud et Peragallo) Hust.
- *Synedra* sp.
- *Tabellaria fenestrata* (Lyng.) Kütz.
- *Tabellaria flocculosa* (Koth.). Kütz.