

Les herbicides inhibiteurs du photosystème II, effets sur les communautés algales et leur dynamique

The impact of photo system II (PS II) inhibitors on algal communities and dynamics

A. Berard and T. Pelte

Volume 12, Number 2, 1999

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/705355ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/705355ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

Université du Québec - INRS-Eau, Terre et Environnement (INRS-ETE)

ISSN

0992-7158 (print)

1718-8598 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Berard, A. & Pelte, T. (1999). Les herbicides inhibiteurs du photosystème II, effets sur les communautés algales et leur dynamique. *Revue des sciences de l'eau / Journal of Water Science*, 12(2), 333–361. <https://doi.org/10.7202/705355ar>

Article abstract

The aim of this paper is to present a review about the impact of Photo system II (PS II) inhibitors on algae communities. A brief discussion of the use in agriculture, the different chemical families, the photosynthetic inhibition effect and the occurrence of these compounds in aquatic systems is followed by the presentation of the impacts these herbicides have on algae.

Many studies investigate the effects of PS II inhibitors on algae growth and physiology. The response to pollutants were studied by monitoring changes in terms of different parameters : chlorophyll fluorescence induction usually increases with PS II inhibitors. Concentration of pigments decreases with PS II inhibitors, but increases sometimes with low contaminations of these toxicants (it is probably an homeostasis effect). Pigment ratio can change with herbicide exposure. Primary production (measured by ¹⁴C incorporation or dissolved O₂) usually decreases with PS II inhibitors. But, the " excretion " of dissolved organic compounds may increase with PS II inhibitors. These herbicides may alter or change cell morphology of algae. In consequence algae growth is inhibited by PS II inhibitors exposure. But growth inhibition varies, depending on each species' (and strain) sensibility or resistance to each herbicide.

By this way, PS II inhibitors can affect the algae community structure. In consequence, herbicides exert a selection pressure when the exposure reaches a certain level, and this for a sufficient period of time. Since organisms vary in their resistance to toxicants, the selection pressure will exclude the sensitive ones which will be replaced by resistant ones. Sometimes, responses to pollutants which are measured by global changes in biomass, pigments, dissolved O₂... can recover after a lagtime. This apparent ability to recover from effects of herbicides can be explained by the following selection effect : resistant species are indirectly stimulated and develop in the contaminated environment. The result is an algae community which has an increased resistance to these toxicants as compared to a community which has not been affected by the toxicants. This difference in resistance, between the unselected and the selected communities, may be detected by comparison of results from short term physiological tests performed with the respective community and by comparison of each community structure (taxonomy). This methodological approach called Pollution-Induced Community Tolerance (PICT) is of a great interest as a biological marker of specific pollution in aquatic systems.

Indirect effects of algae response to PS II inhibitors occur in the polluted ecosystem according to changes of the physicochemical conditions (decrease of dissolved O₂ concentrations and pH, increase of dissolved organic and inorganic matters ...). Furthermore, the impact of herbicides on algae communities varies, depending on the community's species composition (depending on successions) and on environmental factors such as interspecific interactions and physicochemical parameters (depending on seasonal changes). Interspecific interactions implies competition for the limiting nutrients among algae and allelopathic interactions among algae, as well as interactions between algae and other trophic levels (microbial loop, grazing pressure ...). These interactions between herbicides and environmental factors may reduce or emphasize the consequences of such a pollution in aquatic systems.

Seasonal change of algae communities species composition (algae successions) occurs as a response to changing environmental factors by the way of interspecific interactions and physicochemical parameters. Therefore, algae succession is affected by the herbicide destructure of the algae communities. At the opposite, interactions and successions may affect the response of algae communities to the toxic. In this sense, herbicides act as a supplementary factor of disturbance in algae successions. Structural changes, induced by these herbicides, are usually accompanied by the attributes which are typical of an early successional stage. But, according to the " Intermediate Disturbance Hypothesis " the species richness should be maximal at intermediate intensities of herbicide contamination and at intermediate frequencies of contaminations. The question is to compare the algae successions rythms and the frequencies of herbicides contaminations.

Then, the time factor (or the persisting quality, which is difficult to assess in experimental studies) has to be taken in account in monitoring aquatic polluted systems, because of the seasonal variability in the response of algae to PS II inhibitors as well as the seasonal variability of water bodies' contamination by these herbicides through watersheds. Moreover, usually, low values of herbicides' concentrations occur in aquatic environments but are persistent. It results that aquatic organisms are exposed during long periods of time, meaning that indirect effects, via interactions between herbicides and environmental factors, may be emphasized.

To further investigate these interactions and the herbicide persistence in aquatic systems, we have to develop experimental studies. This approach, however, must be complemented with in situ studies monitored with a timing of investigation relative to the natural population fluctuations and " pulses " of herbicides in these systems. Investigation must take place on various aquatic ecosystems. If a greater effort is given to monitor natural systems, for both herbicides and herbicides-induced effects, this will provide greater confidence in future predictions regarding the safety of PS II inhibitors in aquatic environments.

Les herbicides inhibiteurs du photo-système II, effets sur les communautés algales et leur dynamique

The impact of Photo System II (PS II) inhibitors on algae communities and dynamics

A. BÉRARD^{1*} et PELTE²

Reçu le 20 mai 1998, accepté le 21 octobre 1998**.

SUMMARY

The aim of this paper is to present a review about the impact of Photo system II (PS II) inhibitors on algae communities. A brief discussion of the use in agriculture, the different chemical families, the photosynthetic inhibition effect and the occurrence of these compounds in aquatics systems is followed by the presentation of the impacts these herbicides have on algae.

Many studies investigate the effects of PS II inhibitors on algae growth and physiology. The response to pollutants were studied by monitoring changes in terms of different parameters: chlorophyll fluorescence induction usually increases with PS II inhibitors. Concentration of pigments decreases with PS II inhibitors, but increases sometimes with low contaminations of these toxicants (it is probably a homeostasis effect). Pigment ratio can change with herbicide exposure. Primary production (measured by ¹⁴C incorporation or dissolved O₂) usually decreases with PS II inhibitors. But, the "excretion" of dissolved organic compounds may increase with PS II inhibitors. These herbicides may alter or change cell morphology of algae. In consequence algae growth is inhibited by PS II inhibitors exposure. But growth inhibition varies, depending on each species' (and strain) sensibility or resistance to each herbicide.

By this way, PS II inhibitors can affect the algae community structure. In consequence, herbicides exert a selection pressure when the exposure reaches a certain level, and this for a sufficient period of time. Since organisms vary in their resistance to toxicants, the selection pressure will exclude the sensitive ones which will be replaced by resistant ones. Sometimes, responses to pollutants which are measured by global changes in biomass, pigments, dissolved O₂... can recover after a lagtime. This apparent ability to recover from effects

1. INRA, BP 511, 74203 Thonon cedex. berard@thonon.inra.fr

2. Agence de l'eau Adour Garonne, 90 rue du Férétra, 31078 Toulouse cedex 4, France.

* Correspondance.

** Les commentaires seront reçus jusqu'au 30 décembre 1999.

of herbicides can be explained by the following selection effect: resistant species are indirectly stimulated and develop in the contaminated environment. The result is an algae community which has an increased resistance to these toxicants as compared to a community which has not been affected by the toxicants. This difference in resistance, between the unselected and the selected communities, may be detected by comparison of results from short term physiological tests performed with the respective community and by comparison of each community structure (taxonomy). This methodological approach called Pollution-Induced Community Tolerance (PICT) is of a great interest as a biological marker of specific pollution in aquatic systems.

Indirect effects of algae response to PS II inhibitors occur in the polluted ecosystem according to changes of the physicochemical conditions (decrease of dissolved O₂ concentrations and pH, increase of dissolved organic and inorganic matters...). Furthermore, the impact of herbicides on algae communities varies, depending on the community's species composition (depending on successions) and on environmental factors such as interspecific interactions and physicochemical parameters (depending on seasonal changes). Interspecific interactions implies competition for the limiting nutrients among algae and allelopathic interactions among algae, as well as interactions between algae and other trophic levels (microbial loop, grazing pressure...). These interactions between herbicides and environmental factors may reduce or emphasize the consequences of such a pollution in aquatic systems.

Seasonal change of algae communities species composition (algae successions) occurs as a response to changing environmental factors by the way of interspecific interactions and physicochemical parameters. Therefore, algae succession is affected by the herbicide destructure of the algae communities. At the opposite, interactions and successions may affect the response of algae communities to the toxic. In this sense, herbicides act as a supplementary factor of disturbance in algae successions. Structural changes, induced by these herbicides, are usually accompanied by the attributes which are typical of an early successional stage. But, according to the "Intermediate Disturbance Hypothesis" the species richness should be maximal at intermediate intensities of herbicide contamination and at intermediate frequencies of contaminations. The question is to compare the algae successions rythms and the frequencies of herbicides contaminations. Then, the time factor (or the persisting quality, which is difficult to assess in experimental studies) has to be taken in account in monitoring aquatic polluted systems, because of the seasonal variability in the response of algae to PS II inhibitors as well as the seasonal variability of water bodies' contamination by these herbicides through watersheds. Moreover, usually, low values of herbicides' concentrations occur in aquatic environments but are persistant. It results that aquatic organisms are exposed during long periods of time, meaning that indirect effects, *via* interactions between herbicides and environmental factors, may be emphasized.

To further investigate these interactions and the herbicide persistence in aquatic systems, we have to develop experimental studies. This approach, however, must be complemented with *in situ* studies monitored with a timing of investigation relative to the natural population fluctuations and "pulses" of herbicides in these systems. Investigation must take place on various aquatic ecosystems. If a greater effort is given to monitor natural systems, for both herbicides and herbicides-induced effects, this will provide greater confidence in future predictions regarding the safety of PS II inhibitors in aquatic environments.

Key-words: herbicides, PS II inhibitors, algae communities, structure, selection successions, seasonal variability.

RÉSUMÉ

Nous présentons une revue bibliographique à propos des effets des herbicides inhibiteurs du Photosystème II (PS II) sur les communautés algales. Ces herbicides sont abondamment utilisés dans les pratiques phytosanitaires. Ils sont susceptibles de contaminer les milieux aquatiques et, étant donné leur mode d'action inhibitrice de la photosynthèse, ils peuvent agir directement sur les algues. De nombreuses études ont été réalisées afin d'évaluer l'impact des contaminations par ces herbicides sur les microphytes, en particulier leur effet sur la croissance et la physiologie de certaines algues (monocultures en laboratoire). D'autres études expérimentales et quelques rares *in situ*, ont porté sur l'impact des herbicides inhibiteurs de la photosynthèse sur la structure des peuplements algaux. Certaines tendances ont pu être ainsi dégagées quant à la sensibilité et la résistance aux herbicides des différentes espèces étudiées soit isolément, soit au sein des peuplements. Les herbicides inhibiteurs du PS II perturbent effectivement la structure des peuplements phytoplanctoniques de façon plus ou moins marquée. L'impact des herbicides sur les algues est variable selon la structure des peuplements (liée aux successions) et les paramètres environnementaux, notamment liés à la saison. Nous devons donc développer nos connaissances à propos des interactions entre toxiques et facteurs environnementaux sur des pas de temps correspondant non seulement aux rythmes des contaminations mais aussi aux rythmes des successions algales, car ces interactions sont susceptibles de réduire ou d'amplifier les conséquences d'une pollution par ces toxiques dans les milieux aquatiques.

Mots clés : herbicides, inhibiteurs du PS II, communautés algales, structure, sélection, successions, variabilité saisonnière.

1 – INTRODUCTION

Nous présentons une revue bibliographique à propos des effets des herbicides inhibiteurs du Photosystème II (PS II) sur les communautés algales et leur dynamique.

Les herbicides représentent 40 % des pesticides utilisés en agriculture et actuellement, l'inhibition de la photosynthèse est un des modes d'action les plus courants chez ces matières actives (ANONYME, 1991). Une cinquantaine de produits de ce type sont commercialisés (DUCRUET, 1991). Les cultures consommant le plus d'herbicides sont les céréales, en particulier le maïs et le sorgho avec les triazines (BÉRARD, 1994). Mais le devenir de ces toxiques, une fois introduits dans le milieu, est pratiquement incontrôlable. Une partie des herbicides épanchés sur un bassin versant peut être entraînée dans le sol par les eaux de pluie et contaminer les milieux aquatiques (FAUST *et al.*, 1993 ; HERRCHEN *et al.*, 1993 ; PETERSON *et al.*, 1994, SQUILLACE et THURMAN, 1992). Des études réalisées dans le cadre de suivis de la qualité de l'eau, ont montré une large présence de triazines dans divers milieux aquatiques, parfois durant toute l'année et avec des teneurs en pointe de pollution pouvant dépasser 10 µg/L (CAUX et KENT, 1995 ; DE NOYELLES *et al.*, 1982 ; MUNOZ, 1992 ; SOLOMON *et al.*, 1996). L'évaluation des risques que présente une contamination par les herbicides sur les systèmes aquatiques est donc indispensable. Dans ces milieux, les algues sont parmi les premiers organismes susceptibles d'être affectés par ces xénobiotiques. Ces herbicides risquent d'induire des perturbations physiologiques non apparentes, mais sus-

ceptibles de diminuer les capacités compétitives des espèces les plus sensibles, provoquant ainsi leur raréfaction, voire leur disparition au profit du développement d'organismes plus résistants, sans qu'intervienne aucun effet létal direct (KASAI *et al.*, 1993). Il est possible, en conséquence, que les herbicides puissent désstructurer les communautés phytoplanctoniques des milieux aquatiques contaminés.

De nombreuses études ont été réalisées afin d'évaluer l'impact des contaminations par les herbicides inhibiteurs de la photosynthèse sur le phytoplancton et le périphyton. Ces travaux ont porté sur l'effet de ces contaminants sur la croissance et la physiologie de certaines algues, généralement grâce à des cultures d'espèces isolées ou associées en laboratoire (ABOU-WALY *et al.*, 1991 ; MAYASICH *et al.*, 1987 ; PETERSON *et al.*, 1994). D'autres études en laboratoire (BRYFOGLE et MCDIFFETT, 1979 ; HAMALA et KOLLIGT, 1985), en microcosmes ou mésocosmes (BÉRARD et PELTE, 1996 ; DE NOYELLES *et al.*, 1982 ; GUSTAVSON et WÄNGBERG, 1995 ; HAMILTON *et al.*, 1988) se sont davantage intéressées à l'impact des herbicides inhibiteurs de la photosynthèse sur les peuplements algaux. Le but de ces études était donc d'évaluer les perturbations que ces polluants peuvent induire sur la structure des communautés algales.

2 – PRÉSENTATION DES HERBICIDES INHIBITEURS DU PHOTOSYSTÈME II (PS II), DE LEURS MODES D'ACTION ET DES TRANSFERTS

2.1 Présentation

Les herbicides inhibiteurs du PS II sont aussi appelés herbicides du type DCMU. Les urées substituées, les triazines, les triazinones symétriques ou asymétriques, les uraciles et les biscarbamates appartiennent à ce type. D'autres séries chimiques fournissent des inhibiteurs du PS II qui n'ont pas été développés comme herbicides (DUCRUET, 1991).

Parmi ces herbicides inhibiteurs de la photosynthèse, les urées substituées et les triazines sont les plus utilisés dans les pratiques agricoles (MUNOZ, 1992).

Les urées substituées

Le diuron (ou DCMU), l'isoproturon ou le chlortoluron, sont les herbicides de cette famille les plus utilisés actuellement en agriculture (MUNOZ, 1992).

Ces herbicides de post-levée agissent par pénétration foliaire mais aussi par voie racinaire (ANONYME, 1974). Leur solubilité est faible. Par exemple la solubilité dans l'eau de l'isoproturon est de 70 mg/L à 22 °C (ANONYME, 1974), celle du diuron est de 42 mg/L à 25 °C (ACTA, 1994).

Les triazines

Ce groupe est constitué d'une quinzaine de composés répartis en quatre ensembles. Les dérivés de la triazine symétrique qui constituent trois ensembles : les chloro-diamino-S-triazines (simazine, atrazine ou propazine), les méthoxy-diamino-S-triazines (terbuméton, simétone, atratone, prométone), les

méthylthio-diamino-S-triazines (prométryne, simétryne ou amétryne). Les dérivés de la triazine non symétrique, comme la métribuzine, constituent le dernier ensemble (DETROUX, 1965 ; TISSUT et SEVERIN, 1984).

La solubilité dans l'eau de ces composés varie entre 3,5 et 1 200 mg/L (TISSUT et SEVERIN, 1984). Par exemple, la solubilité dans l'eau de l'atrazine est égale à 28 mg/L à 20 °C et celle de la simazine est égale à 5 mg/L à 20 °C (ACTA, 1994). L'essentiel de l'absorption a lieu par voie racinaire et l'application sur le sol aura son effet maximal en pré-levée. L'absorption foliaire est cependant non négligeable pour certains composés (atrazine, prométryne, desmétryne, métribuzine, par exemple). Nombre d'entre eux sont des désherbants totaux dont l'efficacité s'exerce surtout vis-à-vis des graminées annuelles (DETROUX, 1965 ; SEVERIN et TISSUT, 1991).

2.2 Mode d'action

Les herbicides inhibiteurs du PS II agissent en s'incorporant au système de transfert d'électrons situé dans la membrane des thylakoïdes. Ils se comportent comme de véritables barrages du courant d'électrons au niveau de la plastoquinone (TISSUT et SEVERIN, 1984). Ces herbicides agissent donc par compétition avec la plastoquinone pour un site d'affinité localisé dans une protéine, la protéine B. Ainsi, dans le cadre de la chaîne de transfert d'électrons, la plastoquinone réduite ne peut plus utiliser le site d'affinité situé sur la protéine-cible et elle ne transmet pas son électron à l'accepteur suivant. Le transfert est bloqué. L'énergie lumineuse reçue par la chlorophylle n'est plus convertie en énergie électrochimique. Elle est dissipée sous forme de chaleur et de fluorescence (DUCRUET, 1991).

L'inhibition du PS II entraîne dans un premier temps l'arrêt du dégagement d'oxygène et de la fixation du CO₂. Mais il ne s'agit pas simplement d'une « mort de faim » de la plante. En effet, les chlorophylles excitées permettent la production d'oxygène singulet, forme très réactive, normalement inactivée par les caroténoïdes en formant des époxydes qui sont réduits ensuite par le NADPH produit par le transfert non-cyclique d'électrons. Les herbicides inhibant le PS II en bloquant le transfert d'électrons, l'oxygène singulet va rester actif et entraînera la destruction oxydative des constituants du thylakoïde, dont les pigments. De plus, l'arrêt du transfert non-cyclique entraîne celui de la nitrite-réductase, ce qui génère une accumulation de nitrites toxiques (DUCRUET, 1991 ; MORELAND, 1967 ; TISSUT et SEVERIN, 1984).

2.3 Transferts et transformations des résidus d'herbicides

Les herbicides évoluent de manière incontrôlable une fois introduits dans le milieu. Une partie des produits appliqués est consommée par les plantes, et les résidus sont soit dégradés, soit dispersés.

La dégradation des herbicides peut résulter de différents facteurs. Tout d'abord, il peut s'agir de biodégradations, aérobies ou anaérobies, sous l'action de la microflore. Une bonne aération du sol, une teneur en matière organique élevée ainsi que l'humidité favorisent le développement des microorganismes et donc accélèrent ce processus. Mais les dégradations peuvent être aussi abiotiques. Il s'agit alors d'une photodécomposition, de transformations chimiques ou de dégradations par les matières organiques ou par les argiles (BÉRARD, 1994 ;

KAUFMAN et KEARNEY, 1970 ; SEVERIN et TISSUT, 1991 ; VACHER, 1983). Ainsi, la composition physico-chimique du sol, la température, l'humidité, la richesse de microflore sont autant de facteurs multiples et divers qui contribuent à la dégradation des résidus herbicides. L'action et l'importance de chacun sont difficilement mesurables.

Les mécanismes conditionnant la dispersion et le blocage des résidus sont aussi complexes car liés à la nature physico-chimique des produits, à la nature et à la morphologie des sols et au climat. Ces interactions entre molécules actives et caractéristiques pédoclimatiques du milieu sont à l'origine des phénomènes de dissolution, de transport dans les sols (liés à la porosité, au régime hydrique, aux propriétés physico-chimiques, aux matières organiques, aux pratiques culturales des sols...), de transport à la surface du sol (principalement par ruissellement), d'adsorption sur les colloïdes minéraux et sur les matières organiques du sol et de désorption (CALVET, 1991 ; GOUY, 1993 ; SEVERIN et TISSUT, 1991 ; WAUCHOPE *et al.*, 1992).

La pollution diffuse, conditionnée par ces multiples facteurs, reste donc difficilement évaluable et maîtrisable. De nombreuses études sont entreprises pour évaluer les modes de contamination (HERRCHEN *et al.*, 1993). Ces études de pollution diffuse nécessitent généralement des suivis répétés et de nombreuses analyses. L'amélioration et l'automatisation des techniques d'analyses sont donc fondamentales (BÉLAMIE et GIROUD, 1990 ; COMBER *et al.*, 1996). BÉLAMIE et GIROUD (1990) suggèrent de travailler sur la quantification des pesticides utilisés et, dans le cadre de l'étude des transferts des apports d'origine agricole, sur des suivis de bassins versants de petites taille à vocation exclusivement agricole, sur plusieurs années. D'autres travaux scientifiques montrent l'intérêt d'associer des suivis de terrain à la modélisation pour aborder la complexité de ces transferts (GOUY, 1993 ; MÜLLER *et al.*, 1996).

Une fois dans le milieu aquatique les molécules peuvent encore être transformées. Ici encore le compartiment microbien et les matières organiques interviennent (*exemple* : HOFFMAN *et al.*, 1982).

3 – EFFETS DES HERBICIDES INHIBITEURS DU PS II SUR LES ALGUES

Étant donné le mode d'action de ces herbicides inhibiteurs de la photosynthèse, ces produits, s'ils sont présents dans les milieux aquatiques, sont susceptibles d'agir sur les algues et en particulier sur le phytoplancton et le périphyton.

Dans le milieu naturel les herbicides et autres molécules sont bien sûr en contact les uns avec les autres. En particulier, les molécules pures d'herbicides (matières actives) souvent peu solubles, sont associées à d'autres molécules (adjuvants) qui favorisent l'action des matières actives dans le cadre des pratiques phytosanitaires (nombreuses sont les formulations et les spécialités commerciales utilisées dans ce cadre, BÉLAMIE et GIROUD, 1990). Les organismes affectés, tels les algues, vont donc réagir non pas à une molécule pure mais à un ensemble de molécules. La question des possibles interactions entre molécules

et leurs conséquences sur les organismes affectés du milieu naturel se pose donc. Par exemple, HATAKEYAMA *et al.* (1994) ont suggéré des effets antagonistes entre plusieurs herbicides sur des algues dans une rivière naturelle contaminée. Ces phénomènes sont extrêmement difficiles à mettre en évidence directement dans le milieu naturel. Quelques travaux expérimentaux, généralement sur monocultures d'algues, ont par ailleurs été réalisés pour appréhender ces phénomènes d'interactions entre molécules (ainsi qu'entre molécules et conditions physico-chimiques) et leurs conséquences sur les microphytes (voir pour exemples les travaux de ALTENBURGER *et al.*, 1996 ; FAUST *et al.*, 1993 ; HOAGLAND *et al.*, 1993 ; LOEPPKY et TWEEDY, 1969 ; ROBERTS *et al.*, 1990 et STRATTON, 1984 ; RAMINEZ TORRES et O'FLAHERTY, 1976). Compte tenu du peu d'études réalisées sur ces interactions entre molécules et leurs effets sur la dynamique des communautés algales, nous nous intéresserons dans la suite de ce développement, uniquement à l'effet de molécules « isolées » sur les algues.

L'atrazine a souvent été choisie pour étudier l'effet de ce type d'herbicide sur les algues, en raison de son importance dans les pratiques agricoles (BÉRARD, 1994) et des connaissances importantes sur les techniques d'analyses (MUNOZ, 1992), sur sa transformation et son transfert dans le milieu naturel (GOUY, 1993) et sur son mode d'action sur les plantes chlorophylliennes (TISSUT et SEVERIN, 1984). De plus, cette molécule est généralement présente dans les milieux aquatiques contaminés par les pesticides et son élimination est lente (l'atrazine est considérée comme stable dans l'eau, BUSER, 1990 ; HUBER, 1993). D'autres herbicides inhibiteurs de la photosynthèse ont été aussi étudiés d'un point de vue écotoxicologique : par exemple, le diuron (MOLANDER et BLANCK, 1992), le linuron (VAN DEN BRINCK *et al.*, 1997), l'hexazinone (THOMPSON *et al.*, 1993), la simétryne (KASAI *et al.*, 1993) ou la simazine (GOLDSBOROUGH et ROBINSON, 1986).

Les études ont été réalisées pour des doses variées, le plus souvent pour des doses très élevées si on les compare aux concentrations présentes dans le milieu naturel. Le but est alors de mettre en évidence les différents effets possibles de ces herbicides sur les algues. Mais plusieurs auteurs observent des perturbations liées à ce type d'herbicide à des doses plus faibles, susceptibles d'être mesurées dans certains milieux aquatiques. Par exemple avec l'atrazine, BÉRARD et PELTE (1996) en microcosmes extérieurs, mettent en évidence des destructions spécifiques de communautés phytoplanctoniques contaminées par 10 µg/L ; JÜTTNER *et al.* (1995) en étangs expérimentaux, constatent une baisse des concentrations en oxygène dissous, révélatrice de l'inhibition de la photosynthèse par l'herbicide, à des concentrations supérieures à 22 µg/L. DE NOYELLES *et al.* (1982) en étangs expérimentaux, mettent en évidence des destructions spécifiques de communautés phytoplanctoniques contaminées par 20 µg/L, et constatent significativement des augmentations de fluorescence maximale induite sur des échantillons de ces communautés mis en présence de 1 µg/L. NYSTRÖM (1997) en microcosmes, met en évidence des destructions spécifiques de communautés périphytoniques contaminées par 12 µg/L.

3.1 Effets au niveau de la cellule

Fluorescence algale

Une conséquence immédiate de l'introduction d'un inhibiteur du PS II dans la cellule algale, est l'augmentation de fluorescence induite de l'algue (CAUX et KENT, 1995). On comprend alors l'intérêt de l'analyse de signaux fluorescents pour étu-

dier les effets physiologiques des herbicides inhibiteurs du PS II sur les cellules algales (*exemples* : BÖHME *et al.*, 1981 ; RUTH, 1996). Depuis quelques années plusieurs études ont été réalisées dans le but de mettre au point des biotests basés sur ces mesures de fluorescence *in vivo* afin d'estimer l'état de pollution d'une eau contaminée par des herbicides (BENECKE *et al.*, 1982 ; CAUX *et al.*, 1992 ; EL JAY *et al.*, 1997 ; WILHEM *et al.*, 1996). La sensibilité de ces biotests ne concurrence pas encore celle des analyses directes de ces molécules, il est nécessaire de concentrer l'herbicide dissous dans l'eau avant d'effectuer le biotest (WILHEM *et al.*, 1996).

Modification des pigments

FOURNADZHIEVA *et al.* (1995) ont montré que la simazine, à une dose de 200 µg/L, entraîne une baisse de la quantité de pigments contenus dans les cellules. En effet, cet herbicide provoque l'accumulation de polyènes, phytiles et phytophloènes qui bloquent la synthèse des chlorophylles. KASAI et HANAZATO (1995), avec de la simétryne, HOFFMAN *et al.* (1982) avec du diuron et de la simazine, NYSTRÖM (1997) et LAMPERT *et al.* (1989) avec de l'atrazine, ont constaté le même phénomène dans des mésocosmes et des microcosmes. Ces modifications des pigments pourraient s'expliquer par les modes d'action de ces herbicides (chapitre 2.2) : l'absence d'inactivation de l'oxygène singulet produit par l'excitation de la chlorophylle entraîne des oxydations incontrôlées des constituants membranaires et en particulier des pigments.

Mais plusieurs auteurs ont constaté expérimentalement une augmentation significative des pigments chlorophylliens dans des systèmes contaminés par de faibles doses d'herbicide : par exemple, MOLANDER (1991) et MOLANDER et BLANCK (1992) avec 9,3 µg/L de diuron, LARSEN *et al.* (1986) et PRATT *et al.* (1988) avec respectivement 60 à 200 µg/L et 3,2 à 32 µg/L d'atrazine. Ce phénomène de « verdissement » est probablement une conséquence d'un mécanisme d'homéostasie : les cellules végétales en situation de stress augmenteraient leurs antennes pigmentaires afin de maintenir une conversion efficace entre l'énergie lumineuse et l'énergie chimique (DAHL, 1996 ; DAHL et BLANCK, 1996). Cette réponse à de faibles doses d'inhibiteurs de la photosynthèse est d'ailleurs analogue à celles observées chez les algues exposées à de faibles quantités de lumière (HERMAN *et al.*, 1986 ; KOENING, 1990).

Qualitativement, les herbicides inhibiteurs du PS II peuvent provoquer des changements dans les proportions de pigments intracellulaires : par exemple, le ratio chlorophylles a/b (EL DIB *et al.*, 1989) ou chlorophylle a/caroténoïdes (BRYFOGLE et MCDIFFETT, 1979) dans des cellules de Chlorophycées, ou le ratio chlorophylle/phycobilines chez des Rodophycées (SIVAN et SHOSHANA, 1995).

Production photosynthétique

La production primaire chute en présence des herbicides inhibiteurs de la photosynthèse. Par exemple : en systèmes expérimentaux complexes (contenant au moins plusieurs espèces algales), HOFFMAN *et al.* (1982) ont observé ce phénomène avec 0,5 µg/L de simazine et 0,2 µg/L de diuron ; GOLDSBOROUGH et ROBINSON (1983) avec 1 mg/L de simazine ; KASAI et HANAZATO (1995) avec 100 mg/L de simétryne. ; LAMPERT *et al.* (1989) avec 1 µg/L d'atrazine ; DE NOYELLES *et al.* (1982) avec 20 µg/L d'atrazine ; Hamala et Kolligt (1985), Hamilton *et al.* (1988), Herman *et al.* (1986), Moorhead et Kosinski (1986) et Stay *et al.*

(1989) avec 100 µg/L d'atrazine ; Hoagland *et al.* (1993) avec 385 µg/L d'atrazine ; et en monocultures Stratton (1984) obtient des CE 50 (concentrations inhibant 50 % de la production primaire des témoins) de 100 à 500 µg/L d'atrazine et ABOU-WALY *et al.* (1991) mettent en évidence des inhibitions de production primaire avec des concentrations de 100 µg/L d'atrazine et de 700 µg/L d'hexazinone.

De plus, l'activité respiratoire nocturne augmente. Elle peut être même supérieure à l'activité photosynthétique d'après HAMALA et KOLLIGT (1985). Cependant STAY *et al.* (1989) estiment que la diminution du rapport Pn/R (Pn = productivité nette, R = respiration), est davantage le résultat d'une diminution de l'activité autotrophe (Pn) que d'une augmentation de l'activité respiratoire nocturne.

La production d'oxygène dissous dans le milieu résulte de la production primaire des algues ; une chute de production primaire aura des conséquences directes sur la concentration en O₂ dissous dans le milieu. BROCKWAY *et al.* (1984) ont obtenu une chute de 25 à 30 % en concentration d'oxygène dissous dans des microcosmes contaminés par 50 µg/L d'atrazine (comparé aux témoins). JÜTTNER *et al.* (1995) obtiennent des diminutions de concentrations en oxygène dissous dans le milieu, fortement associées aux doses croissantes d'atrazine appliquées dans leurs étangs expérimentaux ; simultanément à ces variations d'oxygène dissous, ces auteurs constatent aussi des variations de valeurs de pH et de conductivité. LAMPERT *et al.* (1989) observent le même phénomène dans des enceintes contaminées par 1 µg/L d'atrazine, ils suggèrent que cette diminution d'oxygène dissous dans l'eau est non seulement due à la baisse de production primaire mais aussi à l'augmentation de la production bactérienne. Certains auteurs ont mis au point des biotests basés sur l'évolution de l'oxygène dissous dans des cultures algales (e.g. « Oxygene Evolution Assay », TURBAK *et al.* 1986), d'autres plus récemment, ont expérimenté des systèmes de bioélectrodes algales à base de sondes oxymétriques afin d'estimer la toxicité d'eaux contaminées par des herbicides (NAESSENS et TRAN-MINH, 1994 ; PANDARD *et al.*, 1993 ; PANDARD et VASSEUR, 1992). Ces bioélectrodes ne sont pas plus sensibles que les tests basés sur la croissance algale de monocultures (elles ne le sont pas moins non plus, PANDARD *et al.*, 1993), mais, comme pour les tests basés sur la fluorescence algale, la réponse est beaucoup plus rapide.

Libération de molécules organiques

La présence d'un herbicide peut modifier la libération d'un certain nombre de substances par les algues. BESTER *et al.* (1995) a constaté, une corrélation entre la dose d'atrazine contaminant le milieu et le taux d'« excrétion » d'azote et de phosphore organique dissous et d'acides aminés par les algues. Ces auteurs constatent significativement ces effets à des doses d'atrazine largement inférieures au microgramme par litre (0,12 µg/L).

Morphologie des cellules

ABOU-WALY et SHABANA (1993) ont constaté sur des cultures de cyanobactéries contaminées par des triazines, non seulement un changement au niveau des pigments mais aussi des déformations de la paroi cellulaire, ce qui pourrait poser des problèmes de reconnaissance taxonomique. D'autres familles algales peuvent aussi être touchées : EL-DIB *et al.* (1989) constatent des changements morphologiques de cellules de chlorophycées (*Scenedesmus* sp.) contaminées par

des triazines, VAN DEN BRINK *et al.* (1997) décrivent une diminution de la taille cellulaire de la diatomée *Cocconeis* sp. consécutive à l'introduction de linuron dans un microcosme.

3.2 Effets sur la croissance et la biomasse algale

Étant données les perturbations physiologiques, voire morphologiques, engendrées par l'action des herbicides inhibiteurs de la photosynthèse, les populations algales vont plus difficilement se développer en présence de ces toxiques. Les phénomènes observés par les différents auteurs sont pourtant variables selon les études. Pour certains les herbicides inhibiteurs de la photosynthèse provoquent une diminution de biomasse, pour d'autres au contraire la biomasse algale augmente. Pour mieux comprendre les phénomènes, il faut préciser le matériel d'étude utilisé lors de ces différentes expérimentations.

Dans le cadre d'études portant sur la sensibilité d'une seule espèce à un herbicide, les auteurs observent une diminution du taux de croissance des algues : STRATTON (1984) avec 30 µg/L d'atrazine ; HERSH et CRUMPTON (1987) avec 21,6 µg/L d'atrazine ; PETERSON *et al.* (1994) avec 2 600 µg/L de triazines et 3 µg/L de sulfonilurées ; FOURNADZHEVA *et al.* (1995) avec 100 µg/L de simazine. Les travaux de l'équipe de EL DIB *et al.* (1989) et ABOU-WALY *et al.* (1991), basés sur des analyses de taux de croissance, ont montré de manière significative un effet négatif dose-réponse de la croissance de monocultures de chlorophycées aux triazines.

Généralement, les herbicides inhibiteurs de la photosynthèse provoquent aussi une diminution de la biomasse algale globale des peuplements algaux complexes : DE NOYELLES *et al.* (1982) avec 20 et 500 µg/L d'atrazine (après 2 jours) ; HAMALA et KOLLIGT (1985) avec 100 µg/L d'atrazine ; HERMAN *et al.* (1986) après plus de 3 semaines à 100 µg/L environ d'atrazine ; HAMILTON *et al.* (1988) avec deux applications de 100 µg/L d'atrazine ; PRATT *et al.* (1988) avec 337 µg/L d'atrazine ; HOAGLAND *et al.* (1993) avec 20-200 µg/L d'atrazine et 0,02 µg/L de bifenthrine ; GOLDSBOROUGH et ROBINSON (1986) avec 1 mg/L de simazine et 10 µg/L de terbutryne ; HOFFMAN *et al.* (1983) avec 500 µg/L de simazine. Une étude réalisée par HATAKEYAMA *et al.* (1994) sur le milieu naturel (rivière), montre une baisse du taux d'accumulation du périphyton sur substrat naturel en relation avec l'augmentation de la concentration en herbicides mesurée dans le milieu. CAUX et KENT (1995) observent aussi *in situ* des résultats similaires sur du phytoplancton de rivière suite à la période d'application d'atrazine sur le bassin versant.

Mais dans certains cas la présence d'herbicides entraîne une augmentation de la biomasse algale globale : DE NOYELLES *et al.* (1982) après 15 jours de culture avec 500 µg/L d'atrazine ; LAMPERT *et al.* (1989) après une douzaine de jours dans des enceintes contaminées par 0,1 µg/L d'atrazine (cette augmentation de la concentration en pigments est par ailleurs associée à une augmentation de la production primaire) ; PELTE (1995) avec 10 µg/L d'atrazine ; PRATT *et al.* (1988) avec 3,2-10 µg/L d'atrazine ; BRYFOGLE et MCDIFFETT (1979) après 30 jours avec 400 µg/L de simazine ; SHEHATA *et al.* (1993) avec 10 µg/L de gardoprim. Ce phénomène d'augmentation de la biomasse algale en présence d'herbicides a été plutôt observé pour de faibles doses de contaminant ou bien, si la dose est élevée, après une durée d'exposition importante. Outre le phénomène de « verdissement » expliqué ci-dessus (la biomasse algale étant souvent estimée

par des mesures de pigments chlorophylliens), les auteurs expliquent cette augmentation de biomasse par le développement plus important d'une ou plusieurs espèces algales tolérantes à l'herbicide au dépend d'espèces plus sensibles (BÉRARD *et al.*, 1996 ; BÉRARD et PELTE, 1996 ; DE NOYELLES *et al.*, 1982 ; PELTE, 1995 ; PRATT *et al.*, 1988 ; SHEHATA *et al.*, 1993 ; THOMPSON *et al.*, 1993^a). Il est donc possible que les herbicides inhibiteurs de la photosynthèse puissent perturber la structure des peuplements algaux, phénomène lié aux interactions interspécifiques.

4 – CONSÉQUENCES DE CES EFFETS SUR LES COMMUNAUTÉS ALGALES

Les perturbations de la structure des communautés algales en présence d'herbicides inhibiteurs du PS II sont liées à la diversité des sensibilités aux toxiques des différentes espèces d'algues qui composent ces peuplements (BLANCK *et al.*, 1988 ; KASAI et HANAZATO, 1995). Les interactions interspécifiques édifient la structure des peuplements. L'affaiblissement de certaines espèces et la tolérance ou la résistance d'autres aux herbicides vont modifier le jeu des interactions. Il est donc important de connaître la sensibilité des différentes espèces d'algues aux herbicides inhibiteurs de la photosynthèse dans le but d'expliquer les phénomènes observés au niveau de la communauté (GOLDSBOROUGH et ROBINSON, 1986 ; KASAI *et al.*, 1993).

4.1 Sensibilité des différents microphytes

Exemples de quelques études réalisées sur une seule espèce algale

Le tableau 1, présentant des exemples d'études basées sur des monocultures d'algues au laboratoire, illustre bien les fortes variabilités de sensibilité de chaque algue aux herbicides. Variabilité selon l'herbicide, mais aussi selon l'espèce (voire le clone et le site d'où provient l'isolat, Kasai *et al.*, 1993) et selon les conditions expérimentales (Abou-Waly *et al.*, 1991 ; Kasai *et al.*, 1993 ; Larsen *et al.*, 1986 ; Schäfer *et al.*, 1993).

Dans la polémique actuelle entre partisans des tests monospécifiques et partisans des études basées sur des niveaux plus élevés d'organisation biologique destinés à évaluer les risques écotoxicologiques (voir pour exemples : CAIRNS, 1986 ; CAIRNS et PRATT, 1993 ; KIMBALL et LEVIN, 1995), un des arguments-clés pour l'intérêt des biotests monospécifiques est leur standardisation et leur répétabilité aisées. Cette standardisation est bien évidemment plus facile à obtenir en systèmes simplifiés qu'avec des expérimentations basées sur des communautés entières. Mais, les résultats présentés dans ce tableau 1, montrent toutefois que même en culture monospécifique la variabilité des CE50 (Concentration Effective à 50 %) calculées est parfois très importante, y compris pour une même espèce ! Si les protocoles peuvent être standardisés (exemples : « l'Algal Assay Procedure Bottle Test » de l'EPA 1971 ou la norme AFNOR 1980), le choix de la souche (si possible le clone) pose problème : prendre une « souche officielle », cultivée depuis longtemps dans une des grandes algothèques internationales,

Tableau 1 Sensibilité de différents isolats d'algues aux molécules inhibitrices du PS II. : * = algues cultivées dans des milieux de culture différents ; ** = CE 50 (Concentration Efficace à 50 %) calculée à des dates différentes ; (a)/(b) ou 1/2 = clones différents ((a) : isolés dans un champ de riz où la simetryne a été appliquée ; (b) : isolés dans un champs de riz où les herbicides n'ont pas été appliqués depuis longtemps). DO = Densité Optique.

Table 1 Sensitivity of different algae strains to PS II inhibitors : * = algae cultivated in different medium ; ** = CE 50 (EC 50 : Efficient Concentration), EC 50 values calculated at different dates ; (a)/(b) or 1/2 = different strains ((a) : collected from paddy field where simetryne has been applied ; (b) : collected from paddy field where no herbicides have been used for a long time). DO = Optic Density.

Espèce phytoplanctonique	Herbicide	CE 50 (µg/l)	Paramètre suivi	Référence
<i>Anabaena cylindrica</i>		178 à 253*	¹⁴ C	LARSEN <i>et al.</i> (1986)
<i>Anabaena flos-aquae</i>		58 à 766**	Chla	ABOU-WALY <i>et al.</i> (1991)
<i>Selenastrum capricornutum</i>		100	DO	ROBERTS <i>et al.</i> (1990)
<i>Selenastrum capricornutum</i>		34 à 53*	¹⁴ C	LARSEN <i>et al.</i> (1986)
<i>Selenastrum capricornutum</i>		80	Chla	EL JAY <i>et al.</i> (1997)
<i>Selenastrum capricornutum</i>		214 à 283**	Chla	ABOU-WALY <i>et al.</i> (1991)
<i>Chlorella vulgaris</i>		293 à 325*	¹⁴ C	LARSEN <i>et al.</i> (1986)
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	atrazine	19 à 48*	¹⁴ C	LARSEN <i>et al.</i> (1986)
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>		10,2 à 352**	compteur particules	SCHÄFER <i>et al.</i> (1993)
<i>Minutocellus polymorphus</i>		20	DO	WALSH <i>et al.</i> (1988)
<i>Scenedesmus subspicatus</i>		21	DO	KIRBY et SHEAHAN (1994)
<i>Skeletonema costatum</i>		50	DO	WALSH <i>et al.</i> (1988)
<i>Cyclotella meneghiniana 1</i>		99	O ₂	MILLIE et HERSH (1987)
<i>Cyclotella meneghiniana 2</i>		105	O ₂	MILLIE et HERSH (1987)
<i>Cyclotella meneghiniana 3</i>		243	O ₂	MILLIE et HERSH (1987)
<i>Chlorella vulgaris</i>	isoproturon	150	DO	PANDARD et VASSEUR (1992)
<i>Scenedesmus subspicatus</i>		21	DO	KIRBY et SHEAHAN (1994)
<i>Anabaena flos-aquae</i>	hexazinone	2 014 à 2 752**	Chla	ABOU-WALY <i>et al.</i> (1991)
<i>Selenastrum capricornutum</i>		56 à 126**	Chla	ABOU-WALY <i>et al.</i> (1991)
<i>Anabaena flos-aquae</i>		9 à 13*	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Pseudanabaena mucicola (a)</i>		83 à 254** et 83 à 115*	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Pseudanabaena mucicola (b)</i>		36	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Eudorina sp</i>		136	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Pandorina morum (a)</i>		6,2 à 10,8**	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Chlorella vulgaris</i>	simetryne	702	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Selenastrum capricornutum</i>		18	Chla	GAGGI <i>et al.</i> (1995)
<i>Selenastrum capricornutum</i>		11	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Nitzschia palea (a)</i>		325 à 498**	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Synedra ulna (b)</i>		58	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Cryptomonas sp.1</i>		21 à 27**	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Cryptomonas sp.2</i>		15 à 17**	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)
<i>Staurastrum sp.</i>	58	DO	KASAI <i>et al.</i> (1993)	

n'aboutira pas forcément au test le plus sensible, et prendre une souche isolée non officielle mais plus sensible, aboutira à un test peut-être plus sensible mais non standardisé... donc difficilement comparable.

Études sur les peuplements algaux

Les tableaux 2 et 3 présentent divers exemples d'études réalisées sur des communautés complexes de microphytes.

Tableau 2 Sensibilité de différentes familles d'algues à l'atrazine. Sur la base de travaux réalisés avec des communautés complexes de microphytes.
* : les résultats de Caux et Kent (1995) sont basés sur une étude *in situ* (rivière) alors que tous les autres résultats cités sont basés sur des travaux expérimentaux.

Table 2 *Sensitivity of different groups of algae to atrazine. Studies conducted with complex microphytes communities.*
* : *Caux and Kent's (1995) results are obtained from an in situ study (river), other results are obtained from experimental studies.*

Référence	BÉRARD et PELTE (1996)	CAUX et KENT (1995)	DE NOYELLES <i>et al.</i> (1982)		JÜTTNER <i>et al.</i> (1995)
molécule	atrazine	atrazine	atrazine		atrazine
doses (µg/l)	10	10 à 40*	500	20	5 à 360
Chlorophycées coloniales			inhibées	inhibées	
Chlorophycées unicellulaires	inhibées	inhibées			
Dinophycées			inhibées	pas d'effet	
Cryptophycées	favorisées		favorisées	favorisées	favorisées (< 182 µg/l)
Cyanobactéries	<i>O. Limnetica</i> favorisée				
Diatomophycées	favorisées		pas d'effet	pas d'effet	favorisées (182 µg/l)
Chrysophycées			pas d'effet	pas d'effet	<i>Mallomonas sp.</i> favorisée (<182 µg/l)
Conjuguées			inhibées	inhibées	
Euglénophycées		inhibées	inhibées	inhibées	
Référence	HAMALA et KOLLIGT (1985)	HAMILTON <i>et al.</i> (1988)	HERMAN <i>et al.</i> (1986)	HOAGLANG <i>et al.</i> (1993)	LAMPERT <i>et al.</i> (1989)
molécule	atrazine	atrazine	atrazine	atrazine	atrazine
doses (µg/l)	100	100 2 applications	100 2 applications	20 à 1 500	1
Chlorophycées coloniales	inhibées	inhibées	inhibées (2 nd apport)	inhibées	
Chlorophycées unicellulaires	inhibées			pas d'effet	
Dinophycées		inhibées			
Cryptophycées		favorisées	inhibées (1 ^{er})		
Cyanobactéries	favorisées		pas d'effet		filamenteuses favorisées
Diatomophycées		pas d'effet		pas d'effet	
Chrysophycées					
Conjuguées	inhibées				
Euglénophycées					

La sensibilité des familles taxonomiques n'est pas la même suivant les études, pour un même produit et à des doses de contaminants voisines. Ceci est dû tout d'abord au fait qu'au sein d'une même famille d'algues les différentes espè-

Tableau 3 Sensibilité de différentes familles d'algues à d'autres molécules inhibiteurs du PS II que l'atrazine. Sur la base de travaux réalisés avec des communautés complexes de microphytes. * : au sein d'une communauté essentiellement composée de chlorophycées.

Table 3 Sensitivity of different groups of algae to other PS II inhibitors than atrazine. Studies conducted with complex microphytes communities. * : most of algae in the community are Chlorophyceae.

Référence	BRYFOGLE et MCDIFFETT (1979)	GURNEY et ROBINSON (1989)	KASAI et HANA-ZATO (1995)	MOLANDER et BLANCK (1992)	
molécule	simazine	simazine	terbutryne	symétryne	diuron
doses (µg/l)	400	2 000	10	100	0,23 à 233
Chlorophycées coloniales		inhibées	inhibées		
Chlorophycées unicellulaires	<i>Chlorella</i> sp.*				
Dinophycées	favorisées				
Cryptophycées				favorisées	
Cyanobactéries					
Diatomophycées		favorisées	favorisées	pas d'effet	favorisées
Chrysophycées					
Conjuguées					
Euglénophycées					
Référence	SHEHATA <i>et al.</i> (1993)	THOMPSON <i>et al.</i> ^a (1993)	VAN DEN BRICK <i>et al.</i> (1997)		
herbicide	gardoprim	gesapax	hézazinone	linuron	
doses (µg/l)	10 à 100	10 à 100	10000	5 à 150	
Chlorophycées coloniales	inhibées (10)	favorisées (10)			
Chlorophycées unicellulaires				<i>Chlamydomonas</i> favorisée	
Dinophycées					
Cryptophycées			favorisées		
Cyanobactéries	inhibées (10)	favorisées (100)		<i>Cocconeis</i> inhibée	
Diatomophycées	favorisées (10)	pas d'effet (10)			
Chrysophycées					
Conjuguées					
Euglénophycées					

ces (voire les différents clones d'une espèce) réagissent parfois de manière opposée aux herbicides. Mais la réaction des algues varie aussi en fonction des conditions du milieu, de la composition initiale des peuplements et des interactions entre chacun de ces organismes. Ainsi, une espèce, sensible aux herbicides en culture seule, pourra être inhibée au sein d'un peuplement et ne pas présenter de réaction au sein d'un autre peuplement (exemple de *Chlorella vulgaris* d'après PELTE, 1995 ou d'*Oscillatoria limnetica* d'après BERARD *et al.*, 1999).

Cependant, de ces différentes études nous pouvons dégager des comportements communs de certaines algues en présence d'herbicides inhibiteurs de la photosynthèse. Ainsi, les Chlorophycées sont généralement inhibées par ces toxiques (BÉRARD et PELTE, 1996 ; CAUX et KENT, 1995 ; DE NOYELLES *et al.*, 1982 ;

GURNEY et ROBINSON, 1989 ; HAMALA et KOLLIGT, 1985 ; HAMILTON *et al.*, 1988 ; HERMAN *et al.*, 1986 ; HOAGLAND *et al.*, 1993 ; NEUGEBAUR *et al.*, 1990). Les Dinophycées se sont montrées sensibles à de fortes doses d'atrazine (DE NOYELLES *et al.*, 1982 ; HAMILTON *et al.*, 1988). Les Cryptophycées sont plus résistantes (BÉRARD et PELTE, 1996 ; DE NOYELLES *et al.*, 1982 ; HAMILTON *et al.*, 1988 ; KASAI et HANAZATO, 1995 ; NEUGEBAUR *et al.*, 1990 ; SHEHATA *et al.*, 1993 ; TANG *et al.*, 1997 ; THOMPSON *et al.*, 1993^a). C'est aussi, généralement, le cas pour les Diatomées pennées (BÉRARD et PELTE, 1996 ; DE NOYELLES *et al.*, 1982 ; GURNEY et ROBINSON, 1989 ; HAMILTON *et al.*, 1988 ; HERMAN *et al.*, 1986 ; HOAGLAND *et al.*, 1993 ; MOLANDER et BLANCK, 1992 ; SHEHATA *et al.*, 1993 ; TANG *et al.*, 1997).

Phénomènes de résistance

La capacité qu'ont certaines algues microscopiques à supporter la présence d'un herbicide inhibiteur de la photosynthèse provient de différents phénomènes. En voici quelques exemples :

HERMAN *et al.* (1986) pensent que les Diatomées présentent une certaine tolérance aux herbicides inhibiteurs de la photosynthèse du fait de leur capacité à supporter de faibles conditions de lumière. Cette hypothèse est soutenue par les remarques des mêmes auteurs et de KOENING (1990) citées précédemment, ainsi que par les résultats obtenus par GUASCH et SABATER (1998) sur des communautés pérphytiques naturelles. Cette capacité d'adaptation à de faibles quantités de lumière se retrouve chez certaines cyanobactéries comme *Oscillatoria limnetica* (SHILO, 1980) qui a, par ailleurs, présenté un développement important dans des microcosmes contaminés par de l'atrazine (BERARD et PELTE, 1996).

Comme d'autres cyanobactéries, selon les conditions du milieu, *O. limnetica* est capable de passer d'un comportement photosynthétique classique, utilisant les deux photosystèmes (I et II), à un comportement photosynthétique particulier (photosynthèse anoxygénique) utilisant seulement le photosystème I et inversement (PADAN et COHEN, 1982). BELKIN *et al.* (1988) ont par ailleurs montré que le diuron n'inhibait pas la photosynthèse anoxygénique d'*O. limnetica*.

HAMILTON *et al.* (1988) expliquent la tolérance de la Cryptophycée *Rhodomonas* sp. par un comportement saprophytique. Ce comportement hétérotrophe se retrouve aussi dans d'autres familles comme les Diatomées, par exemple REES et SYRETT (1979) ont montré que le diuron n'inhibait pas la consommation directe d'urée par la Diatomée *Phaeodactylum*. L'activité hétérotrophe des algues est maintenant un phénomène connu et qui touche presque tous les groupes taxonomiques (ANTIA *et al.*, 1991) ; ainsi LOEPPKY et TWEEDY (1969) ont montré que la Chlorophycée *Chlamydomonas reinhardtii* cultivée en conditions d'autotrophie, était sensible à l'atrazine alors que cette même algue devenait résistante à l'herbicide quand elle était cultivée en conditions d'hétérotrophie.

FOURNADZHEVA *et al.* (1995) avancent l'hypothèse que les triazines n'agissent pas de la même manière sur les organismes pour lesquels le potentiel d'oxydo-réduction est régulé par le système peroxydases-polyphénols : les algues dont le potentiel d'oxydo-réduction est régulé par le système peroxydase plus polyphénols ne sont pas influencées par les triazines.

4.2 Déstructuration, sélection et résistance des communautés algales

Les conséquences de cette déstructuration des communautés algales sont la sélection et l'acquisition de résistance de celles-ci. Une communauté algale présente donc différents organismes ayant une sensibilité variable vis-à-vis de l'herbicide étudié. Ainsi, les organismes les plus sensibles, exposés à une concentration et pendant une durée suffisantes au toxique, ne sont plus concurrentiels et sont remplacés par des organismes plus résistants ou plus opportunistes. Nous avons donc une déstructuration des peuplements : cette communauté a connu alors une pression de sélection par le toxique. En conséquence, elle devrait présenter une résistance supérieure vis-à-vis du polluant ou du type de polluant étudié, comparée à une communauté similaire n'ayant pas connu cette pression de sélection (KOSINSKI, 1984). Pour illustrer cette hypothèse, nous pouvons citer les résultats obtenus en microcosmes par STAY *et al.* (1989) sur différentes communautés phytoplanctoniques contaminées par de l'atrazine, qui montrent que la communauté la moins sensible est celle qui en début d'expérimentation est la plus dominée par les Diatomées et qui provient d'un plan d'eau dont le bassin versant est fortement agricole.

Remarquons à propos de sélection et de résistance induites par les herbicides inhibiteurs de la photosynthèse, que ce phénomène est non seulement effectif au niveau interspécifique mais aussi au niveau intraspécifique. Ainsi au laboratoire, HIRANPRADIT et FOY (1992) ont sélectionné à l'aide de doses importantes de triazines, des souches algales plus résistantes à ces herbicides. Mais ce phénomène de sélection advient probablement aussi en milieu naturel : HERSH et CRUMPTON (1989) et BERARD *et al.* (1998) ont isolé et comparé des souches de Chlorophycées provenant de différents systèmes aquatiques très fortement contaminés (zones agricoles) et non contaminés par l'atrazine. Les Chlorophycées provenant du milieu contaminé présentaient une tolérance accrue à l'atrazine par rapport aux Chlorophycées isolées du milieu non contaminé. D'autres travaux axés sur des contaminants différents (*e.g.* simétryne, KASAI *et al.*, 1993) aboutissent à des conclusions similaires. Ces phénomènes de sélection intraspécifique contribuent certainement à une variabilité de comportements vis-à-vis d'un même polluant, constatée chez une même espèce algale.

Basé sur ces hypothèses de déstructuration des communautés algales contaminées et leurs conséquences (sélection et résistance induites), BLANCK *et al.* (1988) ont proposé un outil écotoxicologique : le PICT (Pollution Induced Community Tolerance). Cet indicateur biologique a pour but de typer la sensibilité de communautés biologiques à un toxique, ceci en fonction de leur milieu d'origine. Les communautés les plus sensibles proviennent des sites les moins contaminés, les communautés les plus résistantes provenant des sites les plus pollués. Selon les contaminants auxquels ces communautés résistent, on peut caractériser le type de pollution auquel le site est soumis.

Cette approche a été appliquée sur les communautés algales (phytoplancton et périphyton), principalement en systèmes expérimentaux où le milieu étudié était artificiellement contaminé (DAHL et BLANCK, 1995 ; DAHL et BLANCK, 1996 ; GUSTAVSON et WÄNGBERG, 1995 ; MOLANDER et BLANCK, 1992 ; MOLANDER *et al.*, 1990). Les herbicides inhibiteurs du PS II ont été particulièrement étudiés (BERARD *et al.*, 1998 ; DAHL et BLANCK, 1996 ; GUSTAVSON et WÄNGBERG, 1995 ; MOLANDER et BLANCK, 1990). Quelques études plus rares ont été abordées en

milieu naturel sur des pesticides antisalissures et sur des métaux lourds (BLANCK et DAHL, 1996 ; BLANCK et DAHL, 1998 ; WÄNGBERG, 1995). Cette méthode pose encore de sérieux problèmes techniques dans le choix d'un test global permettant de détecter la résistance des communautés et dans le choix de toxiques judicieux à étudier (NYSTRÖM, 1997), mais la méthode PICT est un outil écotoxicologique original ayant un degré de signification écologique important et présente un intérêt indéniable comme indice de pollution spécifique basé sur les communautés algales.

4.3 Facteurs influençant les réactions des différentes espèces phytoplanctoniques

La réponse du phytoplancton à la présence d'herbicides inhibiteurs de la photosynthèse est variable car conditionnée par une multitude de facteurs.

Paramètres physico-chimiques

D'après GOLDSBOROUGH et ROBINSON (1986) l'effet des herbicides résulte davantage des interactions entre les conditions chimiques de l'eau, la lumière disponible et la durée de contamination que de la concentration de l'herbicide seule. En effet, certaines études ont démontré une influence de la lumière et de la température de l'eau sur la toxicité de triazines (MAYASICH *et al.*, 1986, 1987 ; FOURNADZHEVA *et al.*, 1995). GUASCH et SABATER (1998) et MILLIE *et al.* (1992) vont plus loin en mettant en évidence respectivement avec des communautés périphtytiques naturelles et des monocultures de cyanobactéries, l'influence du passé lumineux de ces algues sur leur sensibilité aux triazines. ATKINS et TCHAN (1967) ont de plus obtenu une augmentation de la sensibilité de leurs algues à l'atrazine en faisant varier la qualité de la lumière à laquelle les cultures étaient soumises. Ainsi, les longueurs d'onde de la lumière à laquelle sont soumises les algues, pourraient influencer la sensibilité de celles-ci à l'herbicide (FORSTER *et al.*, 1997). Le rôle de la lumière sur la sensibilité des algues aux inhibiteurs du PS II s'explique probablement par les actions physiologiques directes que ces molécules peuvent avoir sur les cellules algales et par les phénomènes de résistance qui en découlent (voir paragraphe 4.1). LAMPERT *et al.* (1989) ont réalisé des expérimentations en enceintes *in situ* à deux périodes de l'année (température fraîche, température plus élevée), les résultats montrent que les communautés algales, cultivées au cours de l'expérimentation où la température était la plus fraîche, réagissaient plus fortement à l'atrazine (chute de la chlorophylle et de la production primaire). De même, à partir d'études expérimentales en microcosmes extérieurs et au laboratoire, BERARD *et al.* (1999) ont mis en évidence l'importance du rôle de la température sur la sensibilité d'une cyanobactérie à l'atrazine. D'autres études (CAUX et KENT, 1995 ; TURBAK *et al.*, 1986) insistent sur le rôle des nutriments dans la réponse des algues aux herbicides ; LARSEN *et al.* (1986) et KASAI *et al.* (1991) obtiennent parfois des CE50 différentes avec les mêmes algues selon le milieu de culture dans lequel les bioessais sont réalisés.

Remarquons la complexité de ces phénomènes, car si les paramètres physico-chimiques sont susceptibles d'influer sur l'intensité de l'effet d'un herbicide sur les algues, inversement et par l'intermédiaire de ces algues, l'herbicide peut provoquer des changements importants de ces paramètres physico-chimiques : diminution du pH et de l'oxygène dissous du milieu (BESTER *et al.*, 1995 ; BROCKWAY *et al.*, 1984 ; GOLDSBOROUGH et ROBINSON, 1983 ; GURNEY et ROBINSON,

1989 ; JÜTTNER *et al.*, 1995 ; KASAI et HANAZATO, 1995 ; LAMPERT *et al.*, 1989 ; MURPHY *et al.*, 1981) ; augmentation des quantités de nutriments (BROCKWAY *et al.*, 1984 ; GOLDSBOROUGH et ROBINSON, 1983 ; GURNEY et ROBINSON, 1989 ; HERMAN *et al.*, 1986 ; KASAI et HANAZATO, 1995 ; NEUGEBAUR *et al.*, 1990).

Composition des peuplements et interactions interspécifiques

L'impact des herbicides inhibiteurs de la photosynthèse dépend non seulement du temps d'exposition et de la concentration mais aussi de la composition initiale des peuplements phytoplanctoniques contaminés et du stade dans le cycle de chaque algue qui dépendent eux-mêmes des saisons (BÉRARD et PELTE, 1996 ; HERMAN *et al.*, 1986 ; KASAI *et al.*, 1991 ; MAYASICH *et al.*, 1987 ; RAMINEZ TORRES et O'FLAHERTY, 1976). Dans le cas des expérimentations de LAMPERT *et al.* (1989) citées précédemment, il est aussi possible que la composition initiale des communautés algales (différentes selon la date de l'expérimentation) ait joué un rôle dans la réaction variable de celles-ci à l'atrazine. BERARD *et al.* (1999) ont montré avec 12 expérimentations en microcosmes réparties sur quatre années, que la saison durant laquelle était initiée et réalisée l'expérimentation jouait un rôle fondamental sur l'intensité de la destruction par l'atrazine (10 µg/L) des communautés testées.

D'après DE NOYELLES *et al.* (1982), les interactions interspécifiques peuvent influencer la réponse de la communauté planctonique au toxique. En effet, certaines espèces phytoplanctoniques, même sensibles au contaminant en cultures seules, profitent d'une plus forte sensibilité d'autres espèces pour se développer davantage (BERARD *et al.*, 1996, 1999 ; BRYFOGLE et MCDIFFETT, 1979 ; GOLDSBOROUGH et ROBINSON, 1986 ; KASAI *et al.*, 1993 ; PRATT *et al.*, 1988 ; SHEHATA *et al.*, 1993). Ainsi le phénomène de sélection des espèces phytoplanctoniques par le jeu des interactions interspécifiques modifie la réaction de chaque espèce au toxique.

Les interactions interspécifiques sont particulièrement complexes, avec des compétitions directes ou indirectes (voir pour exemples les articles de SOMMER, 1986 ; SPIJKERMAN et COESEL, 1996 ; TILMAN, 1977 et WEHR, 1992, développant le rôle de la lumière et des nutriments dans les compétitions), mais probablement aussi avec des phénomènes de synergie. D'après la revue bibliographique de WOLFE et RICE (1979), les interactions allélopathiques entre algues sont susceptibles d'influencer les successions phytoplanctoniques. Une algue peut inhiber ou stimuler d'autres algues, selon l'état de sa croissance. Ces alternances de stimulation et d'inhibition, mises en évidence au laboratoire, ont été comparées aux alternances de dominance entre chaque espèce dans le milieu naturel. Selon l'espèce et les conditions du milieu, certaines algues excrètent dans le milieu des substances indispensables à d'autres algues, qui ne peuvent les synthétiser elles-mêmes. Le développement de ces dernières va donc suivre celui des algues productrices des substances. D'autres algues excrètent, dans le milieu, des substances inhibitrices, qui leur permettent ainsi d'être plus compétitives et donc d'être des espèces dominantes dans la communauté phytoplanctonique (BRYFOGLE et MCDIFFETT, 1979 ; MAYASICH *et al.*, 1987). Ces substances excrétées semblent d'ailleurs être influencées par l'intensité lumineuse reçue par les algues (FEUILLADE *et al.*, 1990). Or, nous avons vu précédemment que les herbicides étaient susceptibles de modifier la libération de composés organiques par les algues. Inversement, bien que réalisée avec d'autres toxiques que des herbicides inhibiteurs du PS II (3,5-dichlorophenol et bichromate de potassium), une étude

au laboratoire de NYHOLM (1991) sur une chlorophycée a montré que ces toxiques pouvaient inhiber l'incorporation de phosphates par les algues à des doses inférieures à celle inhibant la croissance de ces mêmes algues. Les xénobiotiques et particulièrement les herbicides pourraient donc à travers la libération et l'incorporation de molécules organiques par les algues, influencer directement les interactions interspécifiques qui, elles-mêmes, peuvent être influencées par des paramètres du milieu comme la lumière.

4.4 Importance des variabilités saisonnières en milieu naturel, successions algales

Selon la théorie des successions écologiques, les écosystèmes évoluent spontanément et suivant des modalités précises, dans le sens d'une complexification croissante de leur organisation. Le pas de temps d'une série de successions phytoplanctoniques est de l'ordre de l'année et les successions phytoplanctoniques sont en parallèle avec les saisons (AMBLARD, 1987). Les interactions au sein des communautés phytoplanctoniques sont donc très nombreuses, elles déterminent les successions des espèces en association avec les facteurs physico-chimiques du milieu (AMBLARD, 1987 ; REYNOLDS, 1984 ; SOMMER, 1986).

Sachant que par le biais des interactions interspécifiques les herbicides inhibiteurs du PS II peuvent modifier la structure de la communauté phytoplanctonique, la succession est alors également affectée. Par exemple, les travaux de CAUX et KENT (1995) sur les communautés algales d'une rivière contaminée par l'atrazine, montrent que l'arrivée printanière d'herbicides dans la rivière est susceptible d'altérer la succession normale des peuplements phytoplanctoniques. NEUGEBAUR *et al.* (1990) ont suivi l'évolution de communautés phytoplanctoniques en mésocosmes contaminés par l'atrazine pendant deux ans ; ils ont constaté des successions phytoplanctoniques au cours de la seconde année d'expérimentation très différentes dans les systèmes contaminés par rapport à celles des mésocosmes témoins. Par ailleurs, nous avons vu que l'herbicide pouvait agir indirectement sur les paramètres physico-chimiques du milieu qui, eux-mêmes, influencent les successions. Il est donc possible que le déclin ou le développement d'une espèce suite à une pollution du milieu ne soit pas le résultat direct de l'action du produit sur l'algue mais plutôt les conséquences d'une modification de la structure de la communauté algale (DE NOYELLES *et al.*, 1982) et de son environnement.

Des phénomènes de réponse décalée au polluant peuvent exister avec l'inhibition immédiate de certaines espèces par l'herbicide, et la stimulation plus tardive d'autres espèces. Ces dernières espèces seraient stimulées, car plus tolérantes à l'herbicide, elles profiteraient alors des concentrations importantes en nutriments disponibles dans le milieu après l'inhibition drastique des premières espèces plus sensibles (THOMPSON *et al.*, 1993^a). Cet effet tardif de l'herbicide sur la structure des communautés algales a été mis en évidence en mésocosmes par NEUGEBAUR *et al.* (1990) un an seulement après le début de contamination du milieu par l'atrazine.

De même, la persistance de ces perturbations peut être due d'une part, à l'herbicide lui-même mais aussi à l'intervention d'autres facteurs qui conditionnent la succession en temps normal et qui, dans le cas d'une pollution, perturbent à leur tour la structure de la communauté et inversement. C'est le cas notamment des compartiments trophiques supérieurs, (DE NOYELLES *et al.*, 1982 ; KASAI et

HANAZATO, 1995 ; GRUESSNER et WATZIN, 1996 ; HATAKEYAMA *et al.*, 1994 ; JÜTTNER *et al.*, 1995 ; LAMPERT *et al.*, 1989 ; NEUGEBAUR *et al.*, 1990 ; THOMPSON *et al.*, 1993^{a/b}), ou des interactions entre algues et bactéries : NYSTRÖM (1997) montre que l'atrazine, à des doses inférieures à 10 µg/L, peut déstructurer une communauté périphytique progressivement dominée par des bactéries hétérotrophes aux dépens des algues autotrophes.

L'introduction d'un micropolluant tel un herbicide inhibiteur du PS II dans ce système conduit donc à une perturbation supplémentaire (mais non additive !) des successions algales, de manière directe et de manière indirecte.

D'après BRYFOGLE et MCDIFFETT (1979) ; FRONTIER (1985) et RAMADE (1992) l'exposition permanente à un toxique (tel un herbicide) maintiendra la communauté touchée à un stade successional juvénile ou pionnier, où seulement quelques espèces opportunistes (donc une communauté faiblement diversifiée), à faible longévité et résistantes au toxique pourront survivre. Une étude récente tend à confirmer cette hypothèse : en compilant les résultats taxonomiques de 6 expérimentations réalisées sur des communautés phytoplanctoniques naturelles, RIMET (1998) montre que, dans les microcosmes contaminés par 10 µg/L d'atrazine après une durée de 10 à 21 jours, les espèces classées comme étant caractéristiques de systèmes matures ne sont jamais stimulées (on observe soit des inhibitions significatives, soit pas d'effet) alors que 15 % des espèces classées comme étant caractéristiques de systèmes pionniers sont significativement stimulées.

Mais le problème est probablement beaucoup plus complexe, car, selon la théorie de la perturbation intermédiaire (Intermediate Disturbance Hypothesis, CONNELL'S, 1978, voir les exemples appliqués au phytoplancton de REYNOLDS, 1995 et SOMMER, 1995) l'intensité de la perturbation (la concentration de l'herbicide, par exemple) et la fréquence de celle-ci (le rythme d'arrivée des herbicides dans le milieu aquatique) jouent un rôle fondamental sur la richesse spécifique des communautés : la richesse spécifique serait maximale pour des intensités et des rythmes de perturbations intermédiaires. Mais que veut dire « intermédiaires » pour les communautés algales ? A propos du rythme de ces perturbations appliquées au phytoplancton, SOMMER (1995) montre expérimentalement que la diversité des communautés algales est maximale avec un rythme de perturbation (dilution par ajout de milieu de culture frais) de 3,5 jours et qu'elle diminue fortement (exclusion par compétition ou « competitive exclusion ») pour un rythme de 14 jours (durée expérimentale comparable à celle des travaux de RIMET, 1998). REYNOLDS, (1995) rappelle que les successions phytoplanctoniques nécessitent 12 à 16 générations pour atteindre l'exclusion par compétition (35 à 60 jours) caractérisée par une faible diversité.

Ici intervient donc le facteur « temps ». Ce facteur, difficilement pris en compte en expérimentation (la durée de contamination des milieux aquatiques est généralement bien supérieure aux temps d'expérimentation), est pourtant fondamental dès que l'on s'intéresse à l'impact de ces polluants dans le milieu naturel. Nous avons pu voir que, selon la saison, l'arrivée d'un herbicide à une même concentration et dans un même milieu aquatique, n'aura pas les mêmes conséquences sur les communautés algales. Or, dans nombre de systèmes aquatiques, l'arrivée des herbicides est également saisonnière (concentration/dilution, conditions d'application liées aux saisons, LAKSHMINARAYANA *et al.*, 1992 ; MÜLLER *et al.*, 1997 ; SOLOMON *et al.*, 1996). De plus, les communautés algales dans les milieux naturels sont généralement soumises à de faibles concentrations d'herbi-

cides mais ces concentrations sont variables et le milieu peut être contaminé pendant une durée importante. Il est donc nécessaire de comparer l'échelle de temps des rythmes de pollutions des milieux aquatiques par les herbicides à l'échelle de temps de la mise en place des communautés algales. Des travaux comme ceux de SCHÄFER *et al.* (1993) sur monocultures et ceux de BROCKWAY *et al.* (1984) en microcosmes gérés différemment (systèmes « statiques » avec un temps expérimental court et systèmes à « flux » avec un temps expérimental plus long) ont montré que le facteur temps d'exposition était particulièrement important pour la réponse des algues au polluant. JÜTTNER *et al.* (1995) concluent que la mise en évidence expérimentale de l'impact du polluant sur une communauté dépend, entre autre, de la correspondance entre la durée de l'expérimentation (associée à la durée d'exposition) et le rythme des successions naturelles de cette communauté.

5 – CONCLUSION

Certains herbicides inhibiteurs de la photosynthèse contaminent les milieux aquatiques naturels. Étant donné leur mode d'action, ils sont susceptibles d'avoir un impact sur les algues. Les études réalisées en laboratoire apportent des informations indispensables sur la sensibilité des différents microphytes aux herbicides, notamment en ce qui concerne les réactions physiologiques des algues à une contamination plus ou moins forte. Certaines tendances ont pu être aussi dégagées quant à la sensibilité et la résistance aux herbicides des différentes espèces étudiées au sein des peuplements. Il ressort donc que les herbicides inhibiteurs du PS II perturbent effectivement les peuplements phytoplanctoniques et ceci de façon plus ou moins marquée.

Cependant, différentes études expérimentales et *in situ* ont montré que l'impact des herbicides sur le phytoplancton était variable selon la structure des peuplements (liée aux successions) et selon les paramètres environnementaux, notamment liés à la saison.

Ce facteur « temps » est d'autant plus important quand l'étude de l'impact des herbicides s'élargit au réseau trophique dans son ensemble avec toutes les interactions et les relations ascendantes et descendantes associées pouvant être perturbées par l'herbicide. Tous les compartiments de l'écosystème contaminé sont donc susceptibles d'être influencés par ce facteur temps : par exemple, HANAZATO et YASUMO (1990), travaillant sur le compartiment zooplanctoniques d'un étang contaminé, montrent aussi que l'application d'un toxique à différentes périodes, perturbe différemment la structure des communautés zooplanctoniques.

D'autre part, la majorité des travaux expérimentaux cités dans cette revue ne traite que de l'effet de « molécules isolées » (matières actives) sur les communautés algales. Pour une meilleure compréhension de certains phénomènes, le problème a donc sciemment été simplifié. Quelques travaux cités dans cette revue, portent toutefois sur ces phénomènes d'interactions entre molécules, mais ils sont généralement basés sur des cultures monospécifiques. Mais, bien qu'extrêmement difficile à appréhender, il faut être conscient que le problème est

tout autre dans le milieu naturel (phénomènes probables d'interactions entre différentes molécules et entre matières actives et conditions physico-chimiques du milieu). De plus, ces molécules – si leur mode d'action (inhibition du PS II) est commun – n'ont pas les mêmes propriétés physico-chimiques ni la même toxicité sur les algues (EL-DIB *et al.*, 1989 ; GAGGI *et al.*, 1995 ; HOFFMAN *et al.*, 1982). Par conséquent il est possible d'obtenir des effets différents sur la structure et la dynamique des communautés algales selon la matière active appliquée. Les résultats obtenus avec une molécule sont donc difficilement généralisables.

D'un point de vue de la gestion des milieux naturels, les résultats obtenus, grâce à ces études généralement expérimentales sur les algues (organismes cibles et à la base des réseaux trophiques aquatiques), ont permis le démarrage d'une réflexion sur les risques écotoxicologiques possibles des herbicides dans les milieux aquatiques et sur le choix des paramètres pertinents et adéquats à la détermination de ces risques (voir pour exemples les articles de BLOM et KRUIJF, 1993 ; CAIRNS, 1986 ; CAIRNS et PRATT, 1993 ; MC CORMICK et CAIRNS, 1994 ; SOLOMON *et al.*, 1996 ; VINDIMIAN, 1997). HUBER (1993), a ainsi réalisé une revue bibliographique sur le rôle écotoxicologique de l'atrazine dans les systèmes aquatiques et propose une concentration minimale au-dessous de laquelle l'atrazine ne provoquerait pas de dommages permanents aux écosystèmes aquatiques (20 µg/L). De même, en France, dans le cadre du quatrième programme Inter-Agences (thème Écotoxicologie), les Agences de l'eau ont réalisé une étude sur le Système d'Évaluation de la Qualité de l'Eau, qualité des eaux destinées à la consommation humaine mais également qualité des eaux des milieux aquatiques naturels. Un module spécifique a été développé pour les micropolluants dans le but de mettre au point une méthodologie destinée à classer les milieux aquatiques selon leur qualité et d'élaborer des seuils associés à des risques de toxicité xénobiotiques (INTERAGENCE, 1997). Cette méthodologie est principalement basée sur des données de CE50 ou de NOEC (« No Observed Effect Concentration » = concentration la plus élevée ne donnant aucun effet observé). Les molécules toxiques sont étudiées individuellement et présentées sous forme de fiche avec un tableau final associant au seuil de toxicité une concentration du toxique présenté. Par exemple, 20 µg/L d'atrazine correspondent au seuil 3 : « risque d'effets létaux significatifs sur les espèces les plus sensibles de l'écosystème... » (INTERAGENCE, 1997). La difficulté de caractériser ces seuils est d'une part qu'il existe un manque d'informations « classiques » (CE50, NOEC...) associées aux différents toxiques (dont le nombre ne fait que croître ! Une partie de ces seuils est donc provisoire), mais elle est d'autre part due au fait que le polluant dans le milieu naturel n'agit pas uniquement sur les populations mais sur la structure ainsi que sur la dynamique du système ; et qui dit dynamique dit variabilité temporelle... Néanmoins, cette réflexion et ces méthodes d'évaluation des risques écotoxicologiques sont indispensables et doivent être poursuivies.

Nous devons donc développer nos connaissances à propos des interactions entre toxiques et facteurs environnementaux, car ces interactions sont susceptibles de réduire ou d'amplifier les conséquences d'une pollution par ces toxiques dans les milieux aquatiques naturels (NYSTRÖM, 1997).

De plus, afin d'appréhender la persistance des herbicides dans ces milieux naturels, il est donc nécessaire de compléter ces différentes études expérimentales par des études réalisées directement *in situ* sur des pas de temps correspondant au rythme des successions biologiques et aux périodes de contaminations par les herbicides, et dans des milieux variés. Les méthodologies basées sur la

systématique des algues échantillonnées (microscopie et biologie moléculaire) dans les milieux naturels sont indispensables pour appréhender la biodiversité et sa variabilité dans ces milieux. En complément, l'étude de la résistance d'une communauté naturelle au polluant dans le but de caractériser une réponse à une pression de sélection par ce polluant, semble une approche prometteuse pour suivre, étudier et interpréter les effets des contaminants toxiques dans les milieux naturels (BLANCK *et al.*, 1988 ; LUOMA, 1977).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABOU-WALY H., ABOU-SETTA M.M., NIGG H.N., MALLORY L.L., 1991. Dose-response relationship of *Anabaena flos-aquae* and *Selenastrum capricornutum* to atrazine and hexazinone using chlorophyll(a) content and ^{14}C uptake. *Aquat. toxicol.*, 20, 195-204.
- ABOU-WALY H., SHABANA E.F., 1993. Recovery of *Nostoc muscorum* Previously Exposed to Some Triazine and Phenylurea Herbicides. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 50, 665-673.
- ACTA, 1994. Index phytosanitaire 1994. 30^e édition ; Paris, 473 pp.
- AFNOR, 1980. Détermination de l'inhibition de croissance de *Scenedesmus subspicatus* par une substance. Norme expérimentale T 90-304.
- ALTENBURGER R., BOEDEKER W., FAUST M., GRIMME L.H., 1996. Regulations for combined effects of pollutants : consequences from risk assessment in aquatic toxicology. *Food and Chem. Toxicol.*, 34, 1155-1157.
- AMBLARD C., 1987. Les successions phyto-planctoniques en milieu lacustre. *Ann. Biol.*, 1, 1-34.
- ANONYME, 1974. Fiches phytosanitaires – Isoproturon. *Phytoma*, 258, 39.
- ANONYME, 1991. Introduction. In « Les herbicides, mode d'action et principes d'utilisation », INRA [Ed.], sous la direction de R. Scalla, Paris, 1-5.
- ANTIA N.J., HARRISSON P.J., OLIVEIRA L., 1991. Phycological Reviews 11 : The role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology and ecology. *Phycologia*, 30, 1-89.
- ATKINS C.A., TCHAN Y.T., 1967. Study of soil algae. VI. Bioassay of atrazine and the prediction of its toxicity in soils using an algal growth method. *Plant Soil*, 27, 432-442.
- BELAMIE R., GIROUD S., 1990. Les pollutions liées à l'utilisation des pesticides. *Perspectives Agricoles*, 146, 52-56.
- BELKIN S., SHAHAK Y., PADAN E., 1988. Anoxygenic photosynthetic electron transport. In « Methods in Enzymology », vol. 167, *Cyanobacteria*. Packer et Glazer [Eds], 380-386.
- BENECKE G., WILHEM F., SCHMIDY C., 1982. Use of algal fluorescence for an automated biological monitoring system. *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 28, 385-395.
- BÉRARD A., 1994. Pesticides, quels sont les risques ? *Aqua revue*, 53, 12-15.
- BÉRARD A., PELTE T., DRUART J.C., 1999. Seasonal variations in the sensitivity of Lake Geneva phytoplankton community structure to atrazine. *Arch. Hydrobiol.*, sous presse.
- BÉRARD A., BACHELIER S., PELTE T., DRUART J.C., 1996. Effets d'un herbicide sur les peuplements phytoplanctoniques, exemple de la Diatomée *Fragilaria crotonensis*. *Comptes Rendus Colloque pluridisciplinaire « La qualité de l'eau »*. Université de Nantes. Amiart-Triquet et Hamon [Eds], 25-27 octobre, 19-22.
- BÉRARD A., PELTE T., 1996. Effets de l'atrazine sur l'évolution des peuplements phytoplanctoniques lacustres – Étude en enceintes expérimentales *in situ*. *Ecologie*, 27, 195-201.

- BÉRARD A., PELTE T., MENTHON E., DRUART J.C., BOURRAIN X., 1998. Caractérisation du phytoplancton de deux systèmes limniques vis-à-vis d'un herbicide inhibiteur de la photosynthèse. La méthode PICT (Pollution-Induced Community Tolerance) : application et signification. *Ann. Limnol.*, 34, 269-282.
- BESTER K., HUHNERFUSS H., BROCKMANN U., RICK H.-J., 1995. Biological effects of triazine herbicide contamination on marine phytoplankton. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 29, 277-283.
- BLANCK H., DAHL B., 1996. Pollution-induced community tolerance (PICT) in marine periphyton in a gradient of tri-n-butyltin (TBT) contamination. *Aquat. Toxicol.*, 35, 59-77.
- BLANCK H., DAHL B., 1998. Recovery of marine periphyton communities around a Swedish marina after the ban of TBT use in antifouling paint. *Mar. Poll. Bull.*, sous presse.
- BLANCK H., WÄNGBERG S.-A., MOLANDER S., 1988. Pollution-Induced Community Tolerance – A New Ecotoxicological Tool. In « Functional Testing of Aquatic Biota for Estimating Hazards of Chemical » s. ASTM STP 1988. J. Cairns, Jr., & J.R. Pratt. [Eds]. American Society for Testing and Materials, Philadelphia, 219-230.
- BLOM M.J.E., KRUIJF H.A.M., 1993. Indicating the gap between the ecological and ecotoxicological approach in the process of setting ecological standards. *The Science of the Total Environment*, Supplément 1993, 1567-1574.
- BÖHME H., KUNERT K.J., BÖGER P., 1981. Sites of herbicidal action on photosynthesis: a fluorescence assay study. *Weed Sci.*, 29, 371-375.
- BROCKWAY D.L., SMITH P.D., STANCIL F.E., 1984. Fate and effects of atrazine in small aquatic microcosms. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 32, 345-353.
- BRYFOGLE B.M., MCDIFFETT W.F., 1979. Algal succession in laboratory microcosms as affected by an herbicide stress. *The American Midland Naturalist*, 101, 344-354.
- BUSER H.R., 1990. Atrazine and other S-triazine herbicides in lakes and in rain in Switzerland. *Environ. Sci. Technol.*, 24, 1049-1058.
- CAIRNS J.J., 1986. The myth of the most sensitive species. *BioScience*, 36, 670-672.
- CAIRNS J.J., PRATT J.R., 1993. Trends in ecotoxicology. *The Science of the Total Environment*, Supplément 1993, 7-22.
- CALVET R., 1991. Considérations générales sur les transferts de produits phytosanitaires dans les eaux. In « Un point sur... Phytosanitaires, Protection des plantes, Biopesticides ». P. Bye, C. Descoins et A. Deshayes coordinateurs. INRA [Edts], 67-72.
- CAUX P.-Y., BLAISE C., LE BLANC P., TACHE M., 1992. A phytoassay procedure using fluorescence induction. *Environ. Toxicol. Chem.*, 11, 549-557.
- CAUX P.-Y., KENT R.A., 1995. Towards the development of a Site-Specific Water Quality Objective for Atrazine in Yamaska River, Quebec, for the Protection of Aquatic Life. *Water Qual. J. Canada*, 30, 157-178.
- COMBER S.D., WATTS C.D., YOUNG B., 1996. Analytical performance testing of an atrazine immunoassays system. *Analyst*, 121, 1485-1488.
- CONNELL J.H., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*, 199, 1302-1309.
- DAHL B., 1996. On the ecotoxicology of antifouling agents, the use of marine microalgal communities in predictive and retrospective assessments. Th. Doct. Univ. Göteborg, ISBN 91-88896-01-3, 45 p. et 5 publications.
- DAHL B., BLANCK H., 1995. Pollution-induced community tolerance (PICT) in periphyton communities established under tri-n-butyltin (TBT) stress in marine microcosms. *Aquat. Toxicol.*, 34, 305-325.
- DAHL B., BLANCK H., 1996. Toxic effects of the antifouling agent 1051 on periphyton communities in coastal water microcosms. *Mar. Poll. Bull.*, 32, 342-350.
- DE NOYELLES F., DEAN KETTLE W., SINN D., 1982. The response of plankton communities in experimental ponds to atrazine, the most heavily used pesticide in the United States. *Ecology*, 63, 1285-1293.
- DETROUX L., 1965. Les herbicides et leur emploi, 2^e édition ; J. Duculot, 317 pp.

- DUCRUET J.M., 1991. Les herbicides inhibiteurs du photosystème II. In « Les herbicides, mode d'action et principes d'utilisation », INRA [Ed.], sous la direction de R. Scalla, 79-114.
- EL-DIB M.A., SHEHATA S.A., ABOU WALY H.F., 1989. Response of freshwater alga *Scenedesmus* to triazine herbicides. *Water, Air, and Soil Pollut.*, 48, 307-316.
- EL JAY A., DUCRUET J.M., DUVAL J.C., PELLETIER J.P., 1997. A high-sensitivity chlorophyll fluorescence assay for monitoring herbicide inhibition of photosystem II in the chlorophyte *Selenastrum capricornutum*: comparison with effect on cell growth. *Arch. Hydrobiol.*, 140, 273-286.
- E.P.A., 1971. Algal Assay Procedure Bottle Test. U.S. Environmental Protection Agency, Corvallis, Oregon, 82 pp.
- FAUST M., ALTENBURGER R., BOEDEKER W., GRIMME L.H., 1993. Additive effects of herbicide combinations on aquatic non-target organisms. *The Science of the Total Environment*, Supplément 1993, 941-952.
- FEUILLADE M., FEUILLADE J., FIALA V., 1990. The effect of light on the release of organic compounds by the cyanobacterium *Oscillatoria rubescens*. *Aquat. Science*, 52, 345-359.
- FOURNADZHEVA S., KASSABOV P., ANDREEVA R., PETKOV G., 1995. Influence of the herbicide simazine on *Chlorella*, *Scenedesmus* and *Arthrospira*. *Algological Studies*, 76, 97-109.
- FORSTER R.M., HAKER A., SCHUBERT H., 1997. Wavelength dependence of photoinhibition in the green alga *Chlorella vulgaris*. *Photosynthetica*, 33, 541-552.
- FRONTIER S., 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 23, 253-312.
- GAGGI C., SBRILLI G., EL NABY H., BUCCI M., DUCCINI M., BACCI E., 1995. Toxicity and hazard ranking of s-triazines herbicides using microtox, two green algal species and marine crustacean. *Environm. Toxicol. Chem.*, 14, 1065-1069.
- GOLDSBOROUGH L.G., ROBINSON G.G.C., 1986. Changes in periphytic algal community structure as a consequence of short herbicide exposures. *Hydrobiologia*, 139, 177-192.
- GOLDSBOROUGH L.G., ROBINSON G.G.C., 1983. The effect of two triazine herbicides on the productivity of freshwater marsh periphyton. *Aquat. Toxicol.*, 4, 95-112.
- GOUY V., 1993. Contribution de la modélisation à la simulation du transfert des produits phytosanitaires de la parcelle agricole vers les eaux superficielles. Th. Doct. Univ. Stasbourg. 349 p.
- GRUESSNER B., WATZIN M.C., 1996. Response of aquatic communities from Vermont stream environmentally realistic atrazine exposure in laboratory microcosms. *Environm. Toxicol. Chem.*, 15, 410-419.
- GUASCH H., SABATER S., 1998. Light history influences the sensitivity to atrazine in periphytic algae. *J. Phycol.*, 34, 233-241.
- GURNEY S.E., ROBINSON G.G.C., 1989. The influence of two triazine herbicides on the productivity, biomass and community composition of freshwater marsh periphyton. *Aquat. Bot.*, 36, 1-22.
- GUSTAVSON K., WÄNGBERG S.A., 1995. Tolerance induction and succession in microalgae communities exposed to copper and atrazine. *Aquat. Toxicol.*, 32, 283-302.
- HAMALA J.A., KOLLIGT H.P., 1985. The effect of atrazine on periphyton communities in controlled laboratory ecosystems. *Chemosphere* 14, 1391-1408.
- HAMILTON P.B., JACKSON G.S., KAUSHIK N.K., SOLOMON K.R., STEPHENSON G.L., 1988. The impact of two applications of atrazine on the plankton communities of *in situ* enclosures. *Aquat. Toxicol.*, 13, 123-140.
- HANAZATO T., YASUMO M., 1990. Influence of time application of an insecticide on recovery patterns of a zooplankton community in experimental ponds. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 19, 77-83.
- HATAKEYAMA S., FUKUSHIMA S., KASAI F., SHIRAIISHI H., 1994. Assessment of herbicides effects on algal production in the Kokai river (Japan) using a model stream and *Selenastrum* bioassay. *Ecotoxicology*, 3, 143-156.
- HERMAN D., KAUSHIK N.K., SOLOMON K.R., 1986. Impact of atrazine on periphyton in freshwater enclosures and some ecological consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 43, 1917-1925.
- HERRCHEN M., KLEIN W., KLEIN A.W., 1993. Conceptual approaches in terres-

- trial and aquatic risk assessment of pesticides. *The Science of the Total Environment*, Supplément 1993, 1689-1698.
- HERSH C.M., CRUMPTON W.G., 1987. Determination of growth rate depression of some green algae by atrazine. *Bull. Contam. Toxicol.*, 39, 1041-1048.
- HIRANPRADIT H., FOY C.L., 1992. Effect of four triazine herbicides on growth of non-target green algae. *Weed Sci.*, 40, 134-142.
- HOAGLAND K.D., DRENNER R.W., SMITH J.D., CROSS D.R., 1993. Freshwater community responses to mixtures of agricultural pesticides : effects of atrazine and bifenthrin. *Environm. Toxicol. Chem.*, 12, 627-637.
- HOFFMAN R.W., BILLS G., RAE J., 1982. An *in situ* comparison of the effectiveness of four algicides. *Water Res. Bull.*, 18, 921-927.
- HUBER W., 1993. Ecotoxicological relevance of atrazine in aquatic systems. *Environm. Toxicol. Chem.*, 12, 1865-1881.
- INTER AGENCES, 1997. Système d'évaluation de la qualité de l'eau, seuils de qualité pour les micropolluants organiques et minéraux dans les eaux superficielles. *Synthèse n° 53*, 11 p. + annexes.
- JÜTTNER I., PEITHER A., LAY J.P., KETRUP A., ORMEROD S.J., 1995. An outdoor mesocosm study to assess ecotoxicological effects of atrazine on a natural plankton community. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 29, 435-441.
- KASAI F., HANAZATO T., 1995. Effects of the triazine herbicide, simetryn, on freshwater plankton communities in experimental ponds. *Environ. Pollut.*, 89, 197-202.
- KASAI F., TAKAMURA N., HATAKEYAMA S., 1993. Effects of simetryn on growth of various freshwater algal taxa. *Environ. Pollut.*, 79, 77-83.
- KAUFMAN D.D., KEARNEY P.C., 1970. Microbial degradation of s-triazine herbicides. *Residue Rev.*, 32, 235-265.
- KIMBALL K.D., LEVIN S.A., 1985. Limitation of laboratory assays : The need for ecosystem level testing. *Bioscience*, 35, 165-171.
- KIRBY M.F., SHEAHAN D.A., 1994. Effects of atrazine, isoproturon and mecoprop on the macrophyte *Lemna minor* and the alga *Scenedesmus subspicatus*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 53, 120-126.
- KOENING F., 1990. Shade adaptation in cyanobacteria. *Photosynt. Res.*, 26, 29-37.
- KOSINSKI R.J., 1984. The effect of terrestrial herbicides on the community structure of stream periphyton. *Environ. Pollut.*, 36, 165-189.
- LAKSHMINARAYANA J.S.S., O'NEILL H.J., JONNAVITHULA S.D., LEGER D.A., MILBURN P.H., 1992. Impact of atrazine-bearing agricultural tile drainage discharge on planktonic drift of a natural stream. *Environ. Pollut.*, 76, 201-210.
- LAMPERT W., FLECKNER W., POTT E., SCHÖBER U. et STÖREL K.U., 1989. Herbicide effects on planktonic systems of different complexity. *Hydrobiologia*, 188/189, 415-424.
- LARSEN D.P., DE NOYELLES F., STAY Jr.F., SHIROYAMA T., 1986. Comparisons of single-species, microcosm and experimental pond responses to atrazine exposure. *Environm. Toxicol. Chem.*, 5, 179-190.
- LOEPPKY C., TWEEDY B.G., 1969. Effects of selected herbicides upon growth of soil algae. *Weed Science*, 17, 110-113.
- LUOMA S.N., 1977. Detection of trace contaminant effects in aquatic ecosystems. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34, 436-439.
- Mc CORMICK P.V., CAIRNS J.Jr., 1994. Algae as indicators of environmental change. *J. Appl. Phyc.*, 6, 509-526.
- MAYASICH J.M., KARLANDER E.P., TERLIZZI D.E., 1986. Growth responses of *Nannochloris oculata* Droop and *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin to herbicide atrazine as influenced by light intensity and temperature. *Aquat. Toxicol.*, 8, 175-184.
- MAYASICH J.M., KARLANDER E.P., TERLIZZI D.E., 1987. Growth responses of *Nannochloris oculata* Droop and *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin to herbicide atrazine as influenced by light intensity and temperature in unialgal and bialgal assemblages. *Aquat. Toxicol.*, 10, 187-197.
- MILLIE D.F., HERSH C.M., DIONIGI C.P., 1992. Simazine - induced inhibition in photoacclimated populations of *Anabaena circinalis* (cyanophyta). *J. Phycol.*, 28, 19-26.

- MILLIE D.F., HERSH C.M., 1987. Statistical characterization of the atrazine induced photosynthetic inhibition of *Cyclotella meneghiniana* (Bacillariophyta). *Aquat. Toxicol.*, 10, 239-249.
- MOLANDER S., 1991. Detection, validity and specificity of Pollution-Induced Community Tolerance (PICT). Th. Doct. Univ. Göteborg, ISBN 91-86-022-64-4, 30 p. et 4 publications.
- MOLANDER S., BLANCK H., 1992. Detection of pollution-induced community tolerance (PICT) in marine periphyton communities established under diuron exposure. *Aquat. Toxicol.*, 22, 129-144.
- MOLANDER S., BLANCK H., SÖDERSTRÖM M., 1990. Toxicity assessment by pollution-induced community tolerance (PICT), and identification of metabolites in periphyton communities after exposure to 4,5,6-trichloroguaiacol. *Aquat. Toxicol.*, 18, 115-136.
- MOORHEAD D.L., KOSINSKI R.J., 1986. Effect of atrazine on the productivity of artificial stream algal communities. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 37, 330-336.
- MORELAND D.E., 1967. Mechanisms of action of herbicides. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 18, 365-386.
- MÜLLER S., BERG M., ULRICH M.M., SCHWARZENBACH R.P., 1997. Atrazine and its primary metabolites in swiss lakes : input characteristics and long-term behavior in the water column. *Environ. Sci. Technol.*, 31, 2104-2113.
- MÜLLER S., ULRICH M.M., BERG M., SCHWARZENBACH R.P., 1996. Nouvelle stratégie de surveillance des polluants illustrée par l'atrazine. *EAWAG News*, n° de juillet, 36-39.
- MUNOZ J.F., 1992. Les pesticides dans l'environnement. In : Méthodologie d'étude des produits phytosanitaires, étude d'un bassin versant viticole : l'Ardières (Beaujolais). Mise au point de méthodes analytiques de pesticides. Th. Doct. Univ. Lyon I, 13-35.
- MURPHY K.J., HANBURY R.G., EATON J.W., 1981. The ecological effects of 2-methylthiothiazine herbicides used for aquatic weed control in navigable canals. *Arch. Hydrobiol.*, 91, 294-331.
- NAESSENS M., TRAN-MINH C., 1994. Whole cell-based biosensor for toxicity assessment. *Workshop on Biosensors and Biological Techniques in the Environmental Analysis*, 12-14 september 1994, Paris.
- NEUGEBAUR K., ZIERIS F.J., HUBER W., 1990. Ecological effects of atrazine on two outdoor artificial freshwater ecosystems. *Z. Wasser- Abwasser-Forsch.*, 23, 11-17.
- NYHOLM N., 1991. Toxic effects on algal phosphate uptake. *Environ. Toxicol. Chem.*, 10, 581-584.
- NYSTRÖM B.A., 1997. Metabolic indicators of ecotoxicological effects in freshwater periphyton communities. Th. Doct. Univ. Göteborg, ISBN 91-628-2822-3, 26 p. et 5 publications.
- PADAN E., COHEN Y., 1982. Anoxygenic photosynthesis. In : « The Biology of Cyanobacteria », Carr et Whitton [Eds], 215-235.
- PANDARD P., VASSEUR P., 1992. Biocapteurs pour le contrôle de la toxicité des eaux : application des bioélectrodes algales. *Rev. Sci. Eau*, 5, 445-461.
- PANDARD P., VASSEUR P., RAWSON D.M., 1993. Comparison of two types of sensors using eukaryotic algae to monitor pollution of aquatic systems. *Water Research*, 27, 427-431.
- PELTE T., 1995. Effets de l'atrazine sur les peuplements phytoplanctoniques du lac Léman, étude expérimentale appliquée aux successions saisonnières du phytoplancton. Rapport diplômant E.N.E.S.A.D., INRA Thonon, 51 p. + annexes.
- PETERSON H.G., BOUTIN C., MARTIN P.A., FREEMARK K.E., RUECKER N.J., MOODY M.J., 1994. Aquatic phyto-toxicity of 23 pesticides applied at expected environmental concentrations. *Aquat. toxicol.*, 28, 275-292.
- PRATT J.R., BOWERS N.J., NIEDERLEHNER B.R., CAIRNS J., 1988. Effects of atrazine on freshwater microbial communities. *Arch. Environ. Toxicol.*, 17, 449-457.
- RAMADE F., 1992. Précis d'écotoxicologie. Collection d'écologie. Masson, Paris.
- RAMINEZ TORRES A.M., O'FLAHERTY L.M., 1976. Influence of pesticides on *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Stigeoclonium* (Chlorophyceae), *Tribonema*, *Vaucheria* (Xanthophyceae) and *Oscillatoria* (Cyanophyceae). *Phycologia*, 15, 25-36.

- REES T.A., SYRETT P.J., 1979. The uptake of urea by diatom, *Phaeodactylum*. *New Phycol.* 92, 169-178.
- REYNOLDS C.S., 1995. The intermediate disturbance hypothesis and its applicability to planktonic communities : comments on the views of Padisak and Wilson. *New Zealand J. Ecol.*, 19, 219-225.
- REYNOLDS C.S., 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, 384 p.
- RIMET F., 1998. Comparaison des effets de l'atrazine et du nicosulfuron sur la structure des communautés phytoplanctoniques du Léman. Etude écotoxicologique réalisée en microcosmes *in situ*. Mémoire de DESS ECPA, Univ. Franche Comté, UFR Sciences. INRA Thonon. 55p. + annexes.
- ROBERTS S., VASSEUR P., DIVE D., 1990. Combined effects between atrazine, copper and pH on target and non target species. *Water Research.*, 24, 485-491.
- RUTH B., 1996. Effects of PSII-herbicides on algae grown in ponds and measured by 10 μ s resolved chlorophyll fluorescence induction kinetics. *Arch. Hydrobiol.* 136, 1-17.
- SCHÄFER H., WENZEL A., FRITSCHÉ U., RÖDERER G., TRAUNSPURGER W., 1993. Long-term effects of selected xenobiotics on freshwater green algae : development of a flow-through test system. *The Science of the Total Environment*, Supplément, 735-929.
- SEVERIN F., TISSUT M., 1991. Principe de l'utilisation des pesticides. In : « Les herbicides, mode d'action et principes d'utilisation », INRA [Ed.], sous la direction de R. Scalla, 281-332.
- SHEHATA S.A., EL DIB M.A., ABOU-WALY H.F., 1993. Effect of triazine compounds on freshwater algae. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 50, 369-376.
- SHILO M., 1980. Strategies of adaptation to extreme conditions in aquatic microorganisms. *Naturwissenschaften*, 67, 384-389.
- SIVAN A., SHOSHANA A., 1995. A mutant of the red microalga *Porphyridium* sp. (Rhodophyceae) resistant to DCMU and atrazine. *Phycologia*, 34, 299-305.
- SOLOMON K.R., BAKER D.B., RICHARDS R.P., DIXON K.R., KLAINE S.J., LA POINT T.W., KENDALL R.J., WEISS-KOPF C.P., GIDDINGS J.M., GIESY J.P., HALL L.W. & WILLIAMS W.M., 1996. Ecological risk assessment of atrazine in north american surface waters. *Environ. Toxicol. Chem.*, 15, 31-76.
- SOMMER U., 1995. An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis using cultures of marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 40, 1271-1277.
- SOMMER U., 1986. Phytoplankton competition along a gradient of dilution rates. *Oecologia*, 68, 503-506.
- SPIJKERMAN E., COESEL P.F.M., 1996. Competition for phosphorus among planktonic desmid species in continuous-flow culture. *J. Phycol.*, 32, 939-948.
- SQUILLACE P.J., THURMAN E.M., 1992. Herbicide transport in rivers : importance of hydrology and geochemistry in nonpoint-source contamination. *Environ. Sci. Technol.*, 26, 538-545.
- STAY F.S., KATKO A., ROHM C.M., FIX M.A., LARSEN D.P., 1989. The effects of atrazine on microcosms developed from four natural plankton communities. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 18, 866-875.
- STRATTON G.W., 1984. Effects of the herbicide atrazine and its degradation products, alone and in combination, on phototrophic microorganisms. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 13, 35-42.
- TANG J.-X., HOAGLANG K.D., SIEGFRIED B.D., 1997. Differential toxicity of atrazine to selected freshwater algae. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 59, 631-637.
- THOMPSON D.G., HOLMES S.B., THOMAS D., McDONALD L., SOLOMON K.R., 1993^a. Impact of hexazinone and metsulfuron methyl on the phytoplankton community of a mixed-wood/boreal forest lake. *Environm. Toxicol. Chem.*, 12, 1695-1707.
- THOMPSON D.G., HOLMES S.B., WAINIO-KAISER K., McDONALD L., SOLOMON K.R., 1993^b. Impact of hexazinone and metsulfuron methyl on the zooplankton community of a boreal forest lake. *Environm. Toxicol. Chem.*, 12, 1709-1717.
- TILMAN D., 1977. Resource competition between planktonic algae : an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58, 338-348.
- TISSUT M., SEVERIN F., 1984. Plantes Herbicides et Désherbage, bases scientifiques et techniques. edts ACTA, 128-131.

- TURBAK S.C., OLSON S.B., McFETERS G.A., 1986. Comparaison of algal assay systems for detecting waterborne herbicides and metals. *Wat. Res.*, 20, 91-96.
- VACHER C., 1983. Persistance et dégradation des herbicides. *Agromais*, 23, 35-36.
- VAN DEN BRINCK P.J., HARTGERS E. M., FETTWEIS U., CRUM S. J. H., VAN DONK E., BROCK T.C.M., 1997. Sensitivity of Macrophyte-Dominated Freshwater Microcosms to Chronic levels of the Herbicide Linuron. *Ecotox. Environm. Saf.*, 38, 13-24.
- VINDIMIAN E., 1997. L'écotoxicologie. *Pétroles et techniques*, 407, 27-33.
- WALSH G.E., McLAUGHLIN L.L., YODER M.J., MOODY P.H., LORES E.M., FORESTER J., WESSINGER-DUVALL P.B., 1988. *Minutocellus polymorphus*: a new marine diatom for use in algal toxicity tests. *Environm. Toxicol. Chem.*, 7, 925-929.
- WANGBERG S.-A., 1995. Effects of arsenate and copper on the algal communities in polluted lakes in the northern parts of Sweden assayed by PICT (Pollution-Induced Community Tolerance). *Hydrobiologia*, 306, 109-124.
- WAUCHOPE R.D., BUTTLER T.M., HORNSBY A.G., AUGUSTJIN-BECKERS P.W.M., BURT J.P., 1992. The SCS/ARS/CES pesticide properties database for environmental decision-making. *Rev. Environm. Contam. Toxicol.*, 123, 1-28.
- WEHR J.D., 1992. Effects of experimental manipulations of light and phosphorus supply on competition among picoplankton and nanoplankton in an oligotrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50, 936-945.
- WILHEM C., CONRAD R., MEITZLER L., MÜHLENWEG A., 1996. Combination of solid phase extraction and microalgal test system based on pulse-amplitude modulated fluorescence to detect photosystem II herbicides up to 0,05 µeq l⁻¹. *J. Appl. Phycol.*, 8, 171-173.
- WOLFE J.M., RICE E.L., 1979. Allelopathic interactions among algae. *J. Chem. Ecol.*, 5, 533-542.