

# phosphore, azote, carbone... du facteur limitant au facteur de maîtrise

Guy Barroin

Centre alpin de recherche sur les réseaux trophiques des écosystèmes limniques, BP 511, 74203 Thonon-les-Bains cedex  
barroin@thonon.inra.fr

Texte intégral de l'article publié dans [Le Courrier n°52 \(septembre 2004\)](#)

## Résumé

Le concept de facteur limitant fut élaboré au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle dans le cadre de la recherche agronomique. L'extrême clarté de sa signification alliée à la remarquable efficacité de sa mise en œuvre permirent d'éviter la famine qui guettait alors l'Europe occidentale. Repris par des scientifiques d'horizons divers (écologistes, limnologues, océanographes...) comme outil de réflexion, le concept vit sa signification subir une série d'altérations qui lui firent perdre sa clarté originelle. Devenu instrument de gestion de la qualité des eaux de surface il fut tout particulièrement mis en œuvre pour lutter contre l'« eutrophisation ». Malheureusement, l'utilisation erronée du concept, amplement supportée par l'intense activité scientifique développée à cette occasion, eut surtout pour effet de retarder, voire d'empêcher l'application des mesures drastiques qui s'imposent pour venir à bout de ce qui n'est en fait que de la pollution par le phosphore.

D'après la Directive CEE n°76/464 du 04/05/1976, « *pollution means the discharge by man, directly or indirectly, of substances or energy into the aquatic environment, the results of which are such as to cause hazards to human health, harm to living resources and to aquatic ecosystems, damage to amenities or interference with other legitimate uses of water* »<sup>1</sup>. Si l'on s'en tient à cette définition, les substances indéniablement toxiques comme les métaux lourds sont des polluants et leur déversement dans le milieu aquatique est soumis à une législation particulièrement contraignante. À l'opposé, des substances fertilisantes comme le phosphore, l'azote, le carbone..., indispensables à l'élaboration du végétal aquatique et, par conséquent, au fonctionnement du réseau trophique ne devraient pas faire l'objet de mesures de contrôle. En fait, déversées en quantités excessives dans le milieu aquatique elles y stimulent la prolifération végétale au point de créer des nuisances identiques, pour l'essentiel, à celles que provoque la pollution organique. Rentrant

<sup>1</sup> « Pollution signifie l'introduction par l'homme, directement ou indirectement, de substances ou d'énergie dans le milieu aquatique avec pour résultat de mettre en danger la santé humaine, d'endommager les ressources vivantes et les écosystèmes aquatiques, de porter préjudice à leur attrait ou d'interférer avec toute autre utilisation légitime de l'eau. »

parfaitement dans le cadre de la définition que donne la Directive CEE de la pollution, il est tout à fait légitime de qualifier de tels déversements de « pollution nutritionnelle » terme apparu dans la littérature vers la fin des années 1970 (Barroin, 1978 ; 1980) et entré depuis dans les textes officiels, discrètement il est vrai<sup>2</sup>.

Lutter contre la pollution nutritionnelle demande que soi(en)t identifiée(s) la (ou les) substance(s) responsable(s) de la stimulation végétale de manière à en assurer la maîtrise. Pour atteindre cet objectif, il est fait appel au concept de « facteur limitant » qui, issu de la recherche agronomique, fut repris par diverses disciplines environnementales comme outil de réflexion puis comme instrument de gestion. Après avoir rappelé dans quelles circonstances le concept avait été élaboré, il est proposé d'en suivre les altérations de signification et d'usage jusqu'à celles qui en ont fait le fondement de la lutte contre l'« eutrophisation ».

## Historique

### Origine agronomique

Le concept de facteur limitant date de la moitié du XIX<sup>e</sup> siècle. À cette époque, l'Europe voyait dramatiquement diminuer la productivité de son agriculture alors que les bouches à nourrir étaient de plus en plus nombreuses. Chimistes et agronomes s'interrogeaient sur la meilleure façon d'augmenter les rendements des productions céréalières. La théorie dominante était celle de l'humus selon laquelle les plantes se nourrissent des débris végétaux « fermentés ». En 1840, le chimiste allemand Justus Liebig publie son traité de « Chimie appliquée à la physiologie végétale et à l'agriculture », ouvrage dans lequel il réfute cette théorie de l'humus et développe celle de la nutrition minérale des plantes (Liebig, 1844). Le concept de facteur limitant apparaît implicitement au travers des nombreuses observations qui supportent cette théorie, ce qui donnera naissance ultérieurement à la « Loi du minimum » selon laquelle la croissance d'une plante dépend de l'élément disponible en quantité minimale par rapport à ses besoins, indépendamment de l'abondance des autres éléments<sup>3</sup>. Il s'avérera que le phosphore est ce facteur limitant. Que l'Europe fût, alors, l'objet d'une telle carence phosphorée s'explique par le fait que le faible apport résultant de l'altération des roches sous-jacentes et l'utilisation locale d'amendements d'origine marine ne pouvaient pas compenser ce qu'une agriculture de plusieurs milliers d'années, même peu intensive, avait séquestré et avait fait perdre sans restitution d'un élément originellement fort peu abondant.

Dès lors, l'emploi d'engrais phosphatés et de superphosphates se généralise en Angleterre, laquelle avait immédiatement adhéré aux idées de Liebig, puis en Allemagne, aux États-Unis et un peu partout en Europe, sauf en France où les mandarins de la chimie agricole manifestent les plus vives réticences à promouvoir l'usage des engrais minéraux et, tout particulièrement, celui des superphosphates. Les Français ne s'aligneront sur leurs voisins qu'après la guerre de 1870, malheureusement un peu tard car les blés russes et américains occupent déjà le marché. Cette situation délicate incite le gouvernement français à pratiquer un protectionnisme qui fut une des causes du retard de l'agriculture française jusqu'au milieu du XX<sup>e</sup> siècle (Boulaïne, 1991 ; 1994 ; 1996).

---

<sup>2</sup> Dans l'annexe C de la Circulaire du 10 juillet 1997 relative à la directive n° 91/676/CEE du 12 décembre 1991 et au décret n° 93-1038 du 27 août 1993 une note de bas de page signale que plutôt que de parler d'eutrophisation « il vaudrait mieux parler de pollution nutritionnelle comme on parle de pollution organique, toxique, thermique... »

<sup>3</sup> Contrairement à ce qui est couramment admis, aucune « Loi du minimum » n'est énoncée comme telle dans le traité de Liebig. En fait la formulation de cette loi est le fruit de l'interprétation du document à laquelle divers auteurs se sont livrés par la suite, ce qui explique la diversité formelle de ces énoncés, bien que l'encadrement de chacun d'eux par des guillemets ou des points de suspension lui confère une touche d'authenticité. Tout au plus peut-on trouver chez Kormondy (1965) l'indication des passages du traité supposés contenir l'expression implicite de cette loi.

Cette renaissance de l'agriculture européenne grâce à la pratique intensive de la fumure phosphorée fait de l'azote le nouveau facteur limitant. Du coup la fumure azotée se trouve propulsée au premier rang et la production industrielle des engrais azotés prend son essor. L'agronomie considèrera, dès lors, que « l'azote représente un élément fondamental de la nutrition végétale[...] l'azote peut être considéré comme le principal facteur de l'augmentation quantitative de la production » alors que « le phosphore est un élément constitutif des tissus végétaux comme de tous les tissus vivants[...] le phosphore constitue comme l'azote un facteur de croissance des végétaux[...] sauf dans le cas de sols exceptionnellement pauvres, le rôle utile de P apparaît moins nettement à l'observateur superficiel que celui de l'azote » (Demolon, 1941). Un siècle plus tôt l'exception était pourtant la règle et il est vrai que, dorénavant, il faut avoir un sens aigu de l'observation pour saisir l'importance du rôle du phosphore, et pas seulement en agronomie : « De façon générale, l'azote est un facteur limitant de la croissance pour les règnes animal et végétal dans les écosystème naturels. » (Portejoie et al., 2002).

## Évolution chaotique

Élaboré du strict point de vue de la pratique agricole pour augmenter la production d'une plante récoltée annuellement à partir des substances minérales présentes dans le sol, le concept de facteur limitant sera repris par des chercheurs dont les préoccupations n'ont plus rien de commun avec les productions céréalières : écologistes, limnologues, océanographes... Comme le rapportent Rigler et Peters ces reprises ne se sont pas faites pas sans altérer le concept aussi bien en ce qui concerne son champ d'application que les facteurs mis en jeu (Rigler et Peters, 1995).

La première altération est apportée en 1905 par Blackman qui étend le concept à des processus autres que la croissance végétale, comme la respiration, et à des facteurs autres que la nutrition minérale, comme la température, ainsi qu'à leurs interactions, en l'occurrence la diminution de la respiration sous l'effet de températures élevées. Plus tard, en 1911, Shelford rajoute l'influence des fluctuations d'un ou de plusieurs facteurs du milieu sur la distribution géographique des espèces, ce qu'Elton complètera en 1927 en introduisant les « facteurs limitants biotiques » aux côtés des « facteurs limitants abiotiques ». Arrivé à ce point, le concept embrasse l'ensemble des facteurs environnementaux de même que l'ensemble des aspects de la réponse physiologique et de la réponse biogéographique.

Devant une telle confusion conceptuelle, Fry rétablit en 1947 une certaine rigueur dans la terminologie. Il réserve le terme de « facteur limitant » aux seuls facteurs environnementaux capables de réguler le métabolisme d'un organisme du fait de leur intervention sur la chaîne des processus strictement métaboliques. Ce qui correspond assez bien au concept de Liebig tout en l'étendant à l'ensemble des nutriments ainsi qu'à la lumière et à l'oxygène. Mais la température de Blackman, de même que le pH, la salinité ou l'humidité, n'entrent pas dans cette catégorie. Fry les appelle « facteurs de contrôle », étant donné qu'ils sont capables d'affecter les différentes valeurs, minimales, maximales et intermédiaires, de cette activité métabolique. Il complètera la liste par les « facteurs létaux » qui, à l'extrême, tuent l'organisme. Malgré l'effort de rigueur réalisé par Fry, le terme continuera à faire l'objet de variations conceptuelles.

C'est ainsi qu'en 1954, Odum propose sa propre définition : « toute condition qui approche ou dépasse les limites de tolérance », définition qui fait du facteur limitant d'Odum un équivalent du facteur léthal de Fry mais n'a plus rien à voir avec celui de Liebig. À l'usage, Odum fait perdre de sa rigueur à sa propre définition. Certes il lui reste fidèle quand il voit dans le feu un facteur limitant important mais il épouse le point de vue de Fry quand il constate que la faible concentration en gaz carbonique (constat d'une époque pas si lointaine !) est limitante pour toutes les plantes terrestres. De plus, à l'image d'Elton, il lui arrive d'évoquer l'existence simultanée de plusieurs facteurs

limitants comme dans les lacs pour l'oxygène, les nitrates et les phosphates. Il finit même par étendre la définition à un facteur tel que le vent dans la mesure où celui-ci est capable de limiter les activités d'organismes terrestres, croissance des végétaux ou autres.

En 1960, Hairston et ses collègues appliquent le concept à l'influence de l'environnement sur l'effectif maximal pouvant être atteint par une population d'une espèce. De leur côté les limnologues voient dans le phosphore le facteur limitant de la productivité primaire d'un niveau trophique aussi bien que celui de la productivité secondaire d'une communauté. Dans la littérature récente, il n'est pas rare que des concepts différents soient utilisés simultanément, chaque utilisation étant, bien entendu, associée à des observations pour la confirmer, pas pour la tester.

Qu'au travers de ses multiples avatars le concept de Liebig ait pu alimenter un tel foisonnement théorique ne doit pas faire oublier qu'à l'origine, il a permis d'éviter la famine à l'Europe occidentale. Bien que la pisciculture ne constituât pas une ressource aussi vitale que l'agriculture, du moins en ces temps et en ces lieux, l'amélioration de sa productivité a bénéficié également de la prise de conscience du rôle de facteur limitant joué par le phosphore en milieu aquatique, avant que ce savoir ne fût remis en question pour des raisons autres que scientifiques.

## **Utilisation du concept en milieu aquatique**

### *Du poisson aux lessives*

Dès 1890, Beijerinck avait montré que le phosphore est indispensable à la croissance des algues cultivées au laboratoire (Shapiro, 1988) et Brocchi mis la baisse de la production piscicole d'un étang remis en eau sur le compte de la consommation du phosphore par les plantes cultivées pendant la période d'assez (Brocchi, 1891). En 1899 Brandt est le premier à appliquer le concept de Liebig aux algues, démontrant à cette occasion que le phosphore et l'azote peuvent être limitants (Shapiro, 1988). Au cours des années 1920-1930 le rôle fondamental du phosphore dans la production de phytoplancton, donc de zooplancton et finalement de poisson, sont confirmés (Huet, 1952). Depuis, la fumure phosphatée constitue la base de la pratique piscicole : « le phosphore comme élément nutritif augmente le rendement en phytoplancton et en zooplancton et [...] favorise en outre la fixation de l'azote par les bactéries. Un apport de nitrate de soude ou d'engrais ammoniacaux n'a pas d'intérêt évident. » (Arrignon, 1976). En fait, pour le pisciculteur, la difficulté est de maintenir suffisamment de phosphore en solution dans l'eau pour atteindre l'objectif de production tant est grande l'aptitude de cet élément à se fixer sur les particules et à se faire piéger par les sédiments.

Contrôlée en jouant sur la concentration de phosphore dans le milieu, la croissance algale constituait un objet d'étude pour les scientifiques et un gage de productivité pour les pisciculteurs. Mais elle devint très rapidement une nuisance pour les utilisateurs de lacs, de réservoirs et autres eaux stagnantes, ou seulement ralenties, le développement de l'assainissement par le « tout à l'eau » perfectionné en « tout à l'égout » y faisant se déverser un phosphore qui échappait à tout contrôle. Dès 1923 Atkins avait observé une relation entre la présence de phosphore et les proliférations algales ; de plus, il considérait que de fortes concentrations de phosphore témoignaient d'une contamination par des effluents domestiques (Shapiro, 1988). Une vingtaine d'années plus tard, Sawyer, ingénieur sanitaire chargé du suivi des lacs du district de Madison, Wisconsin, attribue au phosphore la responsabilité du développement des fleurs d'eau. En effet il avait constaté que de fortes concentrations de phosphore stimulaient le processus de fixation de l'azote, qu'il soit bactérien ou algal, ce qui permettait d'entretenir une abondante prolifération phytoplanctonique alors qu'en présence de faibles concentrations cette fixation était négligeable. Il

avait constaté par ailleurs que la dégradation des lacs était due aux effluents urbains et non pas aux eaux provenant des terres agricoles (Sawyer, 1947).

La situation allait brusquement se détériorer en 1948 quand débuta la fabrication et l'emploi des lessives aux tripolyphosphates (TPP). Quatre ans plus tard, la quantité de phosphore utilisé dans ces produits de grande consommation a plus que doublé et les objectifs commerciaux visent leur quintuplement. Dès 1950, Sawyer informe qui est concerné par la maîtrise de la fertilisation en milieu aquatique (« *those interested in controlling fertilization of aquatic areas* ») que la concentration en phosphore des effluents domestiques ne peut que s'en trouver multipliée par deux (Sawyer, 1952).

### *Le phosphore, facteur de maîtrise*

Au cours de ses travaux sur le rôle essentiel joué par le phosphore des effluents domestiques dans les proliférations algales Sawyer relève une faute dans le raisonnement utilisé pour justifier de ne pas intervenir sur celui-ci : puisque, par rapport aux besoins des algues, ce type d'apport est caractérisé par un excès de phosphore, en rajouter ne peut pas avoir de conséquence notable sur la croissance de ces dernières. Pour démolir ce raisonnement, Sawyer s'appuie sur des travaux qu'Einsele avait publiés quelques années auparavant montrant que, même s'il n'a pas d'effet immédiat sur la croissance algale, un apport de phosphore minéral finit par provoquer une fleur d'eau. Einsele pensait que l'azote nécessaire à la prolifération des algues provenait de la minéralisation des sédiments. Sawyer démontre que cet azote résulte en fait de la fixation de sa forme moléculaire  $N_2$ , processus mis en œuvre par certaines cyanobactéries pour rétablir l'équilibre détruit par un excès de phosphore. L'atmosphère constituant un réservoir inépuisable de cette source d'azote, le seul facteur de maîtrise des proliférations algales est le phosphore et toute intervention sur l'azote est vouée à l'échec (Sawyer, 1952).

Devenue rapidement un problème majeur aux États-Unis et au Canada, la pollution par les phosphates le devient aussi en Europe. En 1956 la Suisse procède à sa première déphosphatation sur les effluents de la ville d'Uster. Cette mesure est prise à la suite des travaux que Thomas avait menés sur les lacs de Zürich et de ses environs (Thomas, 1962 ; 1969). Lui aussi était arrivé à la conclusion que la maîtrise des proliférations algales passait par celle du phosphore. L'essentiel de son argumentation tenait en quatre points :

- 1 - les phosphates sont présents à de très faibles concentrations dans les lacs oligotrophes ;
- 2 - les tributaires naturels déversent de grandes quantités de nitrate, de même que les eaux de pluie, mais très peu de phosphates. ;
- 3 - en cas de carence azotée certaines bactéries et certaines cyanobactéries sont capables de fixer l'azote d'origine atmosphérique ;
- 4 - les composés de l'azote provenant de la décomposition de la matière organique sont plus rapidement recyclés que les composés du phosphore.

Si le premier point ne fait que dresser un constat, les autres constituent de véritables arguments. Le point 2 concerne le fait qu'en conditions naturelles, les apports externes sont beaucoup plus pauvres en phosphore qu'en azote. Cet argument est à rapprocher du concept de Liebig dans la mesure où il concerne la nutrition minérale d'une croissance végétale, l'application en est toutefois différente puisqu'elle vise à réduire cette croissance et non pas à l'augmenter comme le veut la pratique agricole. Le point 3 rappelle que, en cas d'excès de phosphore induisant une carence relative en azote minéral soluble, des organismes spécialisés interviennent spontanément pour fixer l'azote moléculaire dissous dans l'eau, dès que les conditions de milieu le permettent. Cet argument majeur s'oppose radicalement à la pratique agricole qui, faute d'une compensation quasi instantanée de la carence en azote, fait appel aux artifices de l'épandage d'engrais azotés ou, à la

rigueur, au semis de légumineuses fixatrices d'azote. Quant au point 4, selon lequel le phosphore est moins vite recyclé que l'azote, il évoque l'existence, au sein du système clos que constitue un lac, de processus qui privilégient le recyclage au détriment de la production nette, à l'inverse de ce que pratique l'agriculture dans le cadre du système ouvert que représente une exploitation agricole.

### *Le carbone facteur de maîtrise*

Au vu des dégâts résultant de la pollution par les phosphates, les pays les plus sensibles, sinon les plus touchés, prennent des mesures pour déphosphater les effluents mais aussi pour réduire le phosphore à la source. En 1962, la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman recommande d'étudier l'incidence de l'emploi des détergents aux TPP sur la biologie du lac, en 1964 elle évoque l'éventualité de limiter, voire de supprimer, les TPP et, en 1966, elle étend sa mise en garde au phosphore d'origine agricole et industrielle. En 1967, se tient à Madison (États-unis, Wisconsin), un symposium international « *Eutrophication : causes, conséquences, correctives* » où il est recommandé, entre autres, d'utiliser des détergents sans phosphore. Cette mesure ne prétend bien évidemment pas à elle seule résoudre le problème mais elle présente les avantages de la suppression à la source : rapidité de la mise en œuvre, radicalité du procédé, et absence de pollution induite propre à toute épuration. Sans compter une efficacité non négligeable puisque le phosphore lessiviel représentait alors plus de 50% du phosphore d'origine domestique comme le rapportait Vollenweider (1968), confirmant ainsi l'avertissement de Sawyer. Au début de 1970 l'International Joint Commission, chargée d'étudier la pollution des lacs Érié et Ontario ainsi que d'une partie du Saint Laurent, publie un ensemble de recommandations parmi lesquelles figure la réduction immédiate des phosphates dans les détergents à leur niveau minimal et leur substitution totale par des composés moins dangereux pour l'environnement avant 1972.

Une telle montée en pression contre le phosphore ne pouvait pas laisser indifférents les industriels concernés. Il leur fallait trouver un moyen de disculper le phosphore au détriment d'un autre élément. La notion de facteur limitant offrait cette possibilité à condition d'ignorer l'argumentation de Thomas et d'en revenir au concept agronomique de base pour l'adapter à l'aide d'un procédé de « simple bon sens » : puisque pour augmenter une production céréalière il convient d'augmenter le facteur limitant, « il va de soi » qu'à l'inverse, pour diminuer une prolifération algale il convient de diminuer le facteur limitant. Pour disculper le phosphore il suffisait donc de prouver que les proliférations algales étaient limitées par tout autre élément figurant au tableau de Mendeleïev. C'est ce à quoi s'employa, et s'emploie encore, une bonne partie de la communauté scientifique.

Depuis les travaux de Sawyer, il était difficile de faire jouer à l'azote ce rôle de bouc émissaire. Le carbone prit la relève grâce aux travaux que Lange, chimiste à l'université de Cincinnati, Ohio, menait sur les fleurs d'eau à cyanobactéries avec l'aide financière de la *Soap and Detergent Association* de l'État de New York (Lange, 1967). Ses bioessais, conduits en laboratoire, démontrent que, dans les proliférations cyanobactériennes extrêmes, le facteur limitant n'est ni le phosphore ni l'azote mais le carbone et que celui-ci provient moins du gaz carbonique atmosphérique que de la respiration des microorganismes qui minéralisent la matière organique. Ce résultat est rapidement mis en valeur en collaboration avec Kuentzel qui travaille pour la Wyandotte Chemical Corp. et Kerr, employée à la Federal Water Pollution Control Administration, dans la célèbre thèse dite de Lange-Kuentzel-Kerr : puisque c'est le carbone qui limite les proliférations algales, ce n'est pas en traquant le phosphore qu'on résoudra le problème de l'eutrophisation mais en éliminant la matière organique. Cette découverte fait l'objet d'un article au titre évocateur, *We hung phosphates without a fair trial*<sup>4</sup>, publié dans la revue *Canadian Research and Development* et qui en appelait aux premiers magistrats du Canada et des États-Unis de l'époque, Pierre-Elliott Trudeau et Richard Nixon (Legge et Dingeldein, 1970). Les industriels

<sup>4</sup> *On a pendu les phosphates sans procès équitable*



de la détergence lui firent une énorme publicité à l'origine d'une intense controverse qui impliqua les politiques et stimula de nombreux travaux et débats pour aboutir un an plus tard, en février 1971, à un congrès intitulé : *Nutrients and eutrophication : the limiting nutrient controversy*. La cause fut définitivement entendue lorsque Schindler mena ses expériences de fertilisation en vraie grandeur sur les lacs de l'Experimental Lake Area et démontra de façon indiscutable que même dans des lacs très pauvres en carbone c'est le phosphore qui limite la productivité algale (Schindler, 1974).

*L'azote et/ou le phosphore facteur(s) de maîtrise.*

Après avoir traversé l'Atlantique, la guerre des lessives envahit l'Europe où les travaux de Sawyer sont moins connus, ou oubliés, ce qui permet d'incriminer l'azote en lieu et place du phosphore. Accusation d'autant plus facile à porter que le nitrate est déjà banni par application du principe de précaution au soupçon de sa toxicité (cancer et méthémoglobinémie du nourrisson). Par ailleurs, l'azote est considéré par la communauté scientifique comme facteur limitant en milieu marin sur la base d'une multitude de travaux. Il est cependant instructif de s'intéresser au développement que peut entraîner ce constat scientifique. Un bon exemple se trouve dans une publication consacrée aux « Effets des lessives sur le processus d'eutrophisation et sur l'équilibre des écosystèmes marins » (Aubert et Stirn, 1990). La conclusion précise que « dans le milieu [de culture] représentatif des eaux côtières ou même des mers mésotrophes comme celles qui entourent l'Europe du Nord, il n'y a pas de relation directe entre le taux de phosphore existant dans l'eau de mer et la densité de phytoplancton, du fait de la limitation par l'azote ». Il est effectivement incontestable que, dans ces milieux marins pollués par les phosphates d'origine continentale, le phosphore a cédé à l'azote sa place de facteur limitant. Ce document figurant dans un *Dossier d'Informations Scientifiques* destiné à la presse, un résumé en est fourni en début d'ouvrage : « Contrairement aux idées reçues, le phosphate n'est pas responsable du déclenchement de l'eutrophisation dans les eaux côtières ». Ce raccourci brutal et efficace pour remporter l'acquiescement du phosphore n'est pas sans rappeler le raisonnement qui avait choqué Sawyer un demi siècle auparavant : en présence d'un excès de phosphore par rapport aux besoins du végétal, en rajouter ne change rien. Il reste cependant que cet excès de phosphore n'a rien de naturel mais résulte bien des activités humaines.

Parfaitement contrôlés dans le cadre d'une stratégie de communication du monde industriel, de tels dérapages ne devraient avoir qu'un intérêt anecdotique. Malheureusement, convenablement répercutés, on les retrouve dans des textes de loi élaborés au plus haut niveau. C'est ainsi que le texte du projet de directive « Nitrates » de la CEE daté du 22/11/1988 reconnaît que « La croissance normale des algues requiert environ dix fois plus d'azote que de phosphore. Dans la plupart des eaux douces, la quantité d'azote disponible par rapport à celle du phosphore dépasse cette proposition [au lieu de « proportion » : NDLR.] si bien que le phosphore est souvent l'élément nutritif qui limite la croissance des algues. » Sur ce constat de base est alors bâtie la proposition de définition de l'« eutrophisation » : « l'enrichissement de l'eau en éléments nutritifs lorsque l'azote est facteur limitant » où la responsabilité du phosphore est plus que sous entendue. Le « sous entendu » vire au « passé sous silence » dans le texte final de la définition paru dans la directive du Conseil du 12/12/1991 concernant la protection des eaux contre la pollution par les nitrates à partir de sources agricoles : « l'enrichissement de l'eau en composés azotés... ». Dérive incontestable qui a cependant le mérite pour le gestionnaire d'être plus claire que la définition parue dans la directive du Conseil du 21/05/1991 relative au traitement des eaux urbaines résiduaires : « l'enrichissement de l'eau en éléments nutritifs, notamment des composés de l'azote et/ou du phosphore,... ». Qu'une telle incohérence imprègne les décisions politiques prises au plus haut niveau en dit long sur la clarté du discours scientifique qui est supposé leur servir de base. Discours scientifique qui, en retour, présente la seconde définition, celle de la directive du

21/05/1991 comme unique et commune aux deux Directives, effaçant du même coup l'incohérence dont il est responsable (Aminot, 2001).

## La contribution scientifique

Le concept de facteur limitant a été relativement facile à mettre en œuvre en agriculture aussi bien qu'en aquaculture, activités dont le but est d'augmenter la production d'organismes d'intérêt économique. Il en fut tout autrement quand il s'est agi de gérer la qualité de l'eau en termes de diminution de productivité algale. Sans doute la solution de limiter l'utilisation du phosphore allait-elle à l'encontre de certains intérêts économiques mais les difficultés rencontrées (créées ?) par la démarche scientifique n'aidèrent pas à clarifier les choses, aussi bien en ce qui concerne les moyens mis en œuvre pour identifier le facteur limitant que les limites du domaine où il convient de l'appliquer et la façon de s'en servir.

### Identification

Pour identifier le facteur limitant les sciences environnementales aquatiques développèrent tout un arsenal de techniques, tant chimiques que biologiques (Robertson, 1999).

#### *Analyses chimiques*

Concentration des nutriments en valeur absolue

Théoriquement, une simple analyse chimique du milieu est en mesure d'indiquer quand la concentration d'un nutriment est suffisamment basse pour qu'il soit limitant. En pratique, il est très difficile de mesurer ces très faibles concentrations de façon fiable. De plus, se pose la question de la biodisponibilité, moins pour l'azote dont les formes minérales, ammoniacale et nitrique ne sont immédiatement biodisponibles que pour le phosphore. En effet, en raison de son extrême réactivité, cet élément s'associe avec toutes sortes de particules de composition et de taille différentes selon des degrés variables de réversibilité. Alors que la question est celle de la biodisponibilité, à commencer par la biodisponibilité immédiate, celle qui satisfait les besoins immédiats des algues et qui concerne les orthophosphates, l'analyse physico-chimique s'est attachée dès le départ à distinguer le dissous du particulaire, dans la mesure où le dissous est supposé représenter justement ces orthophosphates immédiatement biodisponibles.

#### *Phosphore dissous / phosphore particulaire*

L'analyse physico-chimique du phosphore aboutit à en distinguer trois types :

PTEB = phosphore total sur eau brute (pas de filtration, minéralisation, analyse des orthophosphates libérés) ;

PTEF = phosphore total sur eau filtrée (filtration, minéralisation, analyse des orthophosphates libérés) ;

PREF = phosphore réactif sur eau filtrée (filtration, analyse des orthophosphates).

Réalisée de façon standard sur filtres de porosité 0,45  $\mu\text{m}$  la filtration laisse passer les orthophosphates, bien sûr, mais aussi le phosphore associé aux particules de diamètre  $<0,45 \mu\text{m}$ . Même si le filtrat n'est pas minéralisé (PREF), on obtient une légère surestimation des orthophosphates puisqu'à ceux initialement présents s'ajoutent ceux provenant des dommages causés par la filtration sur ces particules, notamment sur les cellules algales, aussi bien qu'en raison



de la légère hydrolyse acide inhérente à la méthode spectrophotométrique standard de Murphy et Riley (Murphy et Riley, 1962). Si le filtrat est minéralisé (PTEF), c'est tout le phosphore particulaire passant au travers du filtre qui est comptabilisé en plus des orthophosphates. Cette surestimation d'origine méthodologique des orthophosphates est d'autant plus forte que l'eau est chargée de particules de taille inférieure à 0,45  $\mu\text{m}$ , notamment de matières colloïdales. Une filtration à 0,003  $\mu\text{m}$  retient ces particules mais accroît les difficultés de l'opération. Un bon compromis se situe à 0,2  $\mu\text{m}$ .

Le dosage des orthophosphates est particulièrement problématique dans une eau très pauvre en phosphore<sup>5</sup>. En effet, dans ce type de milieu l'essentiel de la productivité phytoplanctonique est entretenu par le recyclage au sein du plancton lui-même, les autres apports de phosphore étant négligeables, qu'ils proviennent de l'atmosphère, du bassin versant, des eaux voisines ou même de l'excrétion des organismes de plus grande taille comme les poissons. Ce recyclage est très rapide et les concentrations de phosphore sont trop faibles pour être mesurées par la méthode spectrophotométrique standard qui ne descend qu'à quelques microgrammes par litre et qui, on l'a vu, entraîne une surestimation méthodologique faible en valeur absolue mais forte en valeur relative. Pour améliorer la sensibilité du dosage jusqu'à atteindre la nanomole on peut utiliser des techniques radiobiologiques (Rigler, 1966). Plus récemment les orthophosphates ont été dosés au niveau picomolaire grâce à une technique dite de « steady-state bioassay » (Hudson, Taylor et Schindler, 2000). Inutilisable en routine cette technique est avant tout un instrument de recherche.

#### *Phosphore biodisponible*

Alors que la filtration laisse passer un phosphore qui n'est pas forcément immédiatement biodisponible, les particules qui restent sur le filtre sont chargées d'un phosphore échangeable qui, lui, échappe à l'analyse mais qui peut être relargué dans le milieu pour compenser une diminution de la concentration résultant de la consommation algale. L'estimation de ce phosphore particulaire suffisamment mobile pour participer à la croissance algale fait appel à diverses techniques d'extraction qui mettent en œuvre toutes sortes de réactifs selon des protocoles généralement compliqués pour obtenir des résultats peu fiables.

Une technique originale consiste à mimer chimiquement le prélèvement biologique réalisé par les algues en plongeant des bandes de papier filtre enduites d'hydroxyde ferrique dans le milieu à tester (Sharpley, 1993). Après 24 heures de contact, le phosphore fixé sur ces bandes représente les orthophosphates immédiatement adsorbés ainsi que ceux que les particules ont relargués pour rétablir la concentration initiale. Les résultats obtenus sont en accord étroit avec ceux donnés par les tests de croissance. Une récente amélioration consiste à intercaler un gel et à diversifier l'agent de fixation, hydroxyde ferrique mais aussi résine échangeuse (Davison et Zhang, 1994 ; Zhang et Davison, 1995). L'avantage de ces sondes à gel est de pouvoir concerner d'autres nutriments que le phosphore et d'être plus fiables dans les eaux marines ou dans les eaux fortement chargées en particules ou en matières humiques. Les techniques d'échange isotopique utilisant le <sup>33</sup>P sont également utilisées pour évaluer le phosphore particulaire facilement échangeable, mais il s'agit là aussi de techniques de recherche difficilement utilisables en routine.

---

<sup>5</sup> Pendant longtemps le dosage du phosphore concernait essentiellement des milieux relativement riches : solutions du sol, eaux résiduelles... Une limite de détection de 0,5 mg/l (500  $\mu\text{g/l}$ ) était largement suffisante. Malheureusement les concentrations susceptibles de déclencher des problèmes de proliférations algales dans les eaux stagnantes sont au plus de l'ordre de quelques dizaines de microgrammes de P par litre : 10  $\mu\text{g/l}$  = concentration permise, 20  $\mu\text{g/l}$  = concentration dangereuse selon Vollenweider (Vollenweider, 1968). Seuls les rares laboratoires spécialisés pratiquaient des méthodes capables de détecter et de suivre les variations des concentrations au niveau de ces valeurs. Ceci explique en partie pourquoi le phosphore « indétectable » était tout simplement ignoré ce qui conduisait tout naturellement à attribuer la responsabilité de ces proliférations à l'azote dont les concentrations étaient parfaitement mesurées. Par la suite le dosage du phosphore fut facilité grâce aux progrès conjoints de la technique qui abaissa la limite de détection et... de la pollution par les phosphates qui augmenta les concentrations.

### Concentration des nutriments en valeur relative : rapport N/P

Pour savoir lequel du phosphore ou de l'azote est le facteur limitant, un procédé très largement utilisé consiste à comparer la valeur qu'a le rapport N/P dans l'eau avec celle qu'il a dans une population algale non carencée. Depuis que Redfield a montré qu'en milieu océanique pélagique l'activité biologique du phytoplancton avait pour effet de maintenir ce rapport à peu près constant et voisin du sien, 7,2/1 en masse (16/1 en atomes) (Redfield, 1958)<sup>6</sup>, on utilise cette valeur comme repère en l'appliquant aux formes totales : NT/PT >7,2 témoigne d'une limitation par le phosphore, et NT/PT <7,2 d'une limitation par l'azote.

À l'usage, le procédé n'est pas aussi simple qu'il y paraît. Alors qu'à une échelle assez grande pour intégrer la variabilité de la composition spécifique et chimique du phytoplancton, le seuil de 7,2 est tout à fait acceptable, à mesure que l'échelle diminue, l'impact de cette variabilité va croissant et le seuil perd de sa précision au point de n'être plus qu'une plage à l'intérieur de laquelle il n'est pas possible de décider lequel de P ou de N est limitant. Ensuite, pour que le rapport ait quelque signification il faut que la concentration de l'un des deux nutriments soit suffisamment basse pour être limitante. Si un autre paramètre est limitant, par exemple la lumière, et qu'il y a pléthore de N et P, le rapport N/P ne signifie plus rien.

Et même si P ou N est en mesure de limiter la croissance phytoplanctonique, c'est au niveau de l'aptitude qu'ont PT et NT à représenter des formes potentiellement biodisponibles que les difficultés apparaissent. A la rigueur il peut en être ainsi quand les conditions sont voisines du milieu océanique pélagique sur lequel Redfield a fait ses observations : eaux oligotrophes, claires, pauvres en particules minérales ainsi qu'en P et N organiques, mis à part ceux des algues, fonctionnant en vase clos. Il en est tout autrement en eaux troubles ou organiques, soumises à des échanges de toutes sortes. On peut alors remplacer NT par l'azote minéral soluble et PT par un des « phosphores extractibles » évoqués au paragraphe précédent avec toutes les incertitudes qu'entraîne cette substitution. Enfin, si l'utilisation du rapport reste fortement sujette à caution c'est parce que les mesures instantanées de l'un et l'autre des nutriments ne tient pas compte des innombrables possibilités de recyclage et de réapprovisionnement qui, de plus, diffèrent de l'un à l'autre.

Quant à se baser sur le rapport N/P pour estimer la probabilité de présence de cyanobactéries fixatrices d'azote, le procédé se heurte bien évidemment aux difficultés évoquées précédemment, à commencer par les perturbations dues au recyclage et au réapprovisionnement. Par ailleurs, l'apparition de la nitrogénase, enzyme de la fixation de l'azote, est indépendante de la valeur du rapport N/P : il suffit que la concentration de l'azote minéral total chute en dessous de 50-100 µg/l (Horne et Commins, 1987). En fait, le rapport N/P n'est un indicateur fiable que s'il s'agit d'eaux oligotrophes et que la carence azotée y est nette c'est à dire caractérisées par un rapport N/P inférieur à 4,3 (Schindler, 1977 ; Stockner et Shortreed, 1988).

### Relation [chlorophylle/nutriment]

En utilisant la concentration de chlorophylle-*a* comme moyen d'évaluer la biomasse phytoplanctonique on ramène la mesure de cette dernière à un dosage chimique. On peut alors identifier le facteur limitant en étudiant les relations entre les concentrations de chlorophylle-*a* et les concentrations des nutriments, phosphore d'une part et azote d'autre part, obtenues à partir d'un large échantillon de lacs. C'est ce à quoi sont consacrés de nombreux travaux, dont ceux de Vollenweider, les plus célèbres et les plus fondamentaux (Vollenweider, 1968). L'étroite relation qui apparaît entre la chlorophylle et le phosphore dans les eaux oligotrophes où il est limitant

<sup>6</sup> La constance de la composition de l'eau de mer comme résultat de l'activité biologique n'est pas sans rappeler l'hypothèse Gaïa que J.E. Lovelock formula 20 ans plus tard selon laquelle la vie terrestre subit moins les conditions de milieu qu'elle ne les régule (Lovelock, 1990).

témoigne du rôle moteur qu'y joue ce nutriment sur la production de biomasse phytoplanctonique. Mais même dans les eaux où l'azote est limitant, la relation [chlorophylle/phosphore] est tout aussi significative. Ceci en raison de ce que la carence azotée ayant pour effet de stimuler les cyanobactéries fixatrices d'azote, la biomasse phytoplanctonique continue à croître épuisant du coup le phosphore qui conserve son statut de facteur limitant. En fait, pour que la relation [chlorophylle/phosphore] ne soit plus significative, c'est à dire que la biomasse phytoplanctonique cesse d'être pilotée par le phosphore, il faut que d'autres nutriments soient limitants. Ce n'est pas le cas en milieu dulçaquicole mais ça peut l'être en milieu marin pélagique comme l'ont montré des essais de fertilisation avec du fer<sup>7</sup>. Bien entendu, des facteurs autres que nutritifs tels que la lumière et l'hydrodynamique peuvent être limitants.

### *Tests biologiques*

#### Tests de croissance

Pour révéler le caractère limitant d'un élément on compare la croissance d'une biomasse algale obtenue dans un milieu enrichi en cet élément avec celle obtenue dans un milieu témoin non enrichi. La croissance est suivie pendant une semaine ou deux en dénombrant les cellules, en mesurant la biomasse ou la concentration en chlorophylle-*a*. Le test peut porter sur un échantillon brut ou filtré. Dans ce dernier cas, l'échantillon est réensemencé avec une population algale naturelle (plurispécifique), ou cultivée (monospécifique). Ces tests qui consomment du temps et du travail sont sujets à une extrême variabilité. De plus ils n'évaluent que très approximativement le potentiel de croissance in situ dans la mesure où l'échantillon est isolé des apports annexes en provenance des sédiments ou des particules en suspension, à plus forte raison s'il est filtré

#### Indicateurs d'état physiologique

Comparées aux tests de croissance les techniques qui se basent sur les caractéristiques de la composition cellulaire ou sur les réponses physiologiques à des perturbations de l'environnement permettent de réduire les durées d'incubation et procurent une mesure plus directe de l'état nutritif d'une population algale. Les tests physiologiques sont les seuls à pouvoir identifier le facteur limitant instantané. En contrepartie ils doivent être répétés fréquemment pour identifier le facteur limitant sur le long terme. Il en est ainsi du test NIFT (*nutrient induced fluorescence transient*) qui utilise la perturbation de la fluorescence du phytoplancton en réponse à un ajout du facteur limitant à l'échantillon carencé (Wood et Oliver, 1995). Il a permis de mettre en évidence l'occurrence de brefs épisodes de carence azotée et d'expliquer ainsi la présence de fixatrices d'azote, résultat difficile à obtenir par la seule analyse chimique des concentrations. En combinant la cytométrie en flux avec une sonde à fluorescence, on peut déterminer le statut nutritif au niveau de cellules algales individuelles.

Comme on peut le constater, les moyens d'identifier le facteur limitant sont nombreux ; ils font appel à des techniques variées et de plus en plus sophistiquées. Ces progrès n'excluent pas les erreurs scientifiques comme celle commise à l'occasion de tests de croissance menés sur la diatomée marine *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophycée) pour déterminer le facteur limitant de son développement dans les eaux côtières de l'ouest de l'Océan atlantique (Smayda, 1974). Une mauvaise interprétation des résultats révèle l'existence de cinq facteurs limitants alors qu'une lecture attentive de l'article montre qu'un seul l'est réellement. Totalement passée inaperçue auprès des lecteurs-arbitres de la très respectée revue *Limnology and Oceanography*, l'erreur n'a pas été

---

<sup>7</sup> À la suite de l'hypothèse du contrôle de la concentration du CO<sub>2</sub> atmosphérique par la concentration en fer des océans *via* la productivité phytoplanctonique (Martin, 1990) divers essais de fertilisation ont été réalisés pour fixer le CO<sub>2</sub> dans des eaux océaniques suffisamment riches en P et N, et tenter ainsi de participer à la lutte contre l'effet de serre (Coale *et al.*, 1996 ; Falkowski *et al.*, 1998). Si les eaux se révélaient insuffisamment fertiles, il conviendrait, en plus du fer d'épandre...du phosphore (St. Clair, 1999).

mieux détectée par les fort nombreux scientifiques qui citent régulièrement l'article en question (Rigler et Peters, 1995).

La notion de facteur limitant peut également être malmenée au niveau du protocole expérimental comme dans cette étude portant sur la stimulation des bactéries et du phytoplancton estuariens par les apports atmosphériques d'azote organique dissous (DON) (Seitzinger et Sanders, 1999). Dans une des expériences qui consiste à suivre l'évolution du phytoplancton sous l'effet d'un enrichissement quotidien en DON, il est rajouté également du phosphore pour en éviter la limitation, et l'auteur de préciser : « *While it is possible that P additions increased utilization rates of DON in this bioassay experiment, P was added to simulate what we believe to be a more realistic representation of overall conditions in estuarine waters.* »<sup>8</sup>. Rajouter du phosphore pour en éviter la carence et rendre ainsi plus sensible l'effet du DON est parfaitement justifié du point de vue de la rigueur du protocole. Il est par contre étonnant que cette précaution soit prise pour simuler ce que l'auteur « croit » être une représentation plus réaliste de l'ensemble des conditions des eaux estuariennes, qui plus est dans une publication où le rôle limitant de l'azote en milieu marin est affiché dès l'introduction : « *Because N is the primary nutrient-limiting plant, algal and microbial production in many terrestrial and marine environments, as well as some freshwater environments...* » et encore plus explicitement dans le résumé : « *In marine systems, where nitrogen (N) is the nutrient typically limiting phytoplankton growth...* »<sup>9</sup>. En tout cas une lecture rapide de l'expérience qui omettrait ce petit détail protocolaire ne pourrait que renforcer l'idée que l'azote est bien « le » facteur limitant en milieu marin.

Si les performances de ces techniques ne mettent pas à l'abri d'erreurs d'interprétation ou de simples biais expérimentaux, leur apparente diversité cache un point qu'elles ont en commun, celui de permettre une approche d'entités de plus en plus petites, qu'il s'agisse de communautés d'organismes, de concentrations d'élément, de portions d'espace ou de temps. Devenue une fin en soi dans la mesure où elle permet la prouesse expérimentale et instrumentale, la réduction d'échelle n'est pourtant qu'un procédé d'autant moins performant qu'il éloigne de l'échelle à laquelle le problème est posé. En effet, à mesure qu'il réduit l'échelle d'observation il accroît la complexité du problème, donc les difficultés à le résoudre, donc la nécessité de poursuivre les recherches à l'aide d'une exploration à une échelle encore plus réduite...alors que le problème est posé aux gestionnaires à l'échelle du bassin versant et que la réponse peut avoir des retombées nationales, voire internationales.

## Domaine d'application

À l'origine, le concept s'appliquait sans ambiguïté à une production monospécifique de céréales ce qui excluait les autres végétaux, des simples adventices aux plantes parasites et autres « mauvaises herbes », et, bien sûr, les animaux, à commencer par les ravageurs, de l'insecte au sanglier. A la différence de l'écologie aquatique qui applique le concept à toutes sortes de biocénoses, la monospécificité stricte étant l'exception, celle du bloom algal ou celle de la culture de laboratoire, plutôt que la règle. Par ailleurs, la pratique agricole est strictement circonscrite dans l'espace, le champ, et dans le temps, de la préparation du sol à la récolte, alors que la pratique scientifique découpe l'espace-temps à la discrétion du scientifique et de ses moyens d'investigation qui, on l'a vu, l'entraînent vers le « toujours plus petit ». Enfin, la production de céréales aboutissant à une biomasse récoltée, seule cette dernière fait l'objet de la limitation, alors que l'écologie aquatique

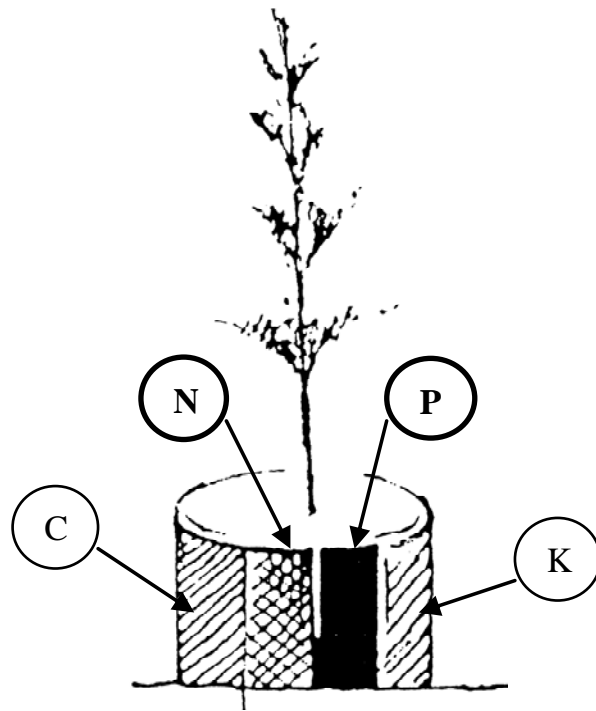
<sup>8</sup> « Bien que des ajouts de P puissent accroître le taux d'utilisation du DON dans cette expérience de bio-essai, P a été ajouté pour simuler ce que nous croyons être une représentation plus réaliste de l'état global des eaux estuariennes. »

<sup>9</sup> « Parce que N est le principal nutriment limitant de la production des plantes, des algues et des microorganismes dans de nombreux milieux terrestres et marins, de même que dans quelques milieux d'eau douce... » [...] « Dans les systèmes marins, où l'azote (N) est le nutriment qui, spécifiquement, limite la croissance phytoplanctonique... »

distingue la limitation qui s'applique à la quantité de biomasse produite de celle qui concerne la vitesse à laquelle cette biomasse est produite. La première limitation est imposée par le stock disponible de l'élément et implique la notion de capacité, alors que la seconde est imposée par le flux de cet élément et implique la notion d'intensité (Capblancq, 1995).

Le stock disponible représente la quantité de nutriment présent dans la zone trophogène en début de période végétative à condition toutefois que le climat offre un épisode suffisamment rigoureux pour qu'un début de période végétative soit discernable dans le temps. Ce stock disponible correspond assez bien à la fumure de fond des pratiques agricoles c'est à dire au stock de nutriment que renferme initialement un sol pour subvenir aux besoins d'une production végétale, jusqu'à sa récolte. Le flux, quant à lui, concerne moins les nutriments présents dans la zone trophogène en début de période végétative, immédiatement disponibles par définition, que ceux des apports ultérieurs en provenance du bassin versant, de l'atmosphère, du sédiment, de l'hypolimnion ainsi que de l'épilimnion. Ce flux pourrait correspondre à la fumure d'entretien qui consiste en un apport destiné à modifier les caractéristiques du stock en cours de production mais la correspondance est plus qu'imparfaite. En effet, alors que pour une exploitation agricole la production l'emporte sur le recyclage, dans un écosystème aquatique « naturel », c'est l'inverse, ce qui fait d'ailleurs que le terme de production ne peut pas avoir la même signification.

Il est alors nécessaire de préciser non seulement à quel élément se rapporte le recyclage mais aussi à quelle échelle d'espace et de temps : peut-être le recyclage de l'azote est-il plus rapide que celui du phosphore, comme l'avait noté Thomas au point (4) de son argumentaire mais ce recyclage se produit-il à l'intérieur même de la zone trophogène à la suite d'une lyse cellulaire, d'une excrétion du zooplancton, entre l'hypolimnion et la zone trophogène à la suite d'une rupture de la thermocline, entre le sédiment et la zone trophogène en raison de phénomènes d'advection dus à une hydrodynamique violente ou de phénomènes de diffusion intensifiés par des modifications de pH ou de potentiel redox, entre le bassin versant et la zone trophogène à la suite d'un épisode pluvieux... ? Par ailleurs les processus de recyclage étant imbriqués dans le temps comme dans l'espace et la « production » ayant lieu au sein même du substrat, il est très difficile de distinguer l'anabolisme du catabolisme, le nutriment de l'excrétât, difficulté accrue par la « consommation de luxe » qui permet au phytoplancton de stocker un élément et de se multiplier ultérieurement en son absence apparente.



**Figure 1. Analogie « bachique » du facteur limitant**  
C, N, P, K: nutriments ; hauteur d'eau = quantité de végétal ;  
hauteur de douve = quantité de nutriment



## Mode d'emploi

On a vu comment il était fait appel au « simple bon sens » pour mettre le concept au service de la lutte contre l'eutrophisation : puisque pour augmenter une production céréalière il convient d'augmenter le facteur limitant il va de soi que, à l'inverse, pour diminuer une prolifération algale il convient de diminuer le facteur limitant. En fait il n'en est rien et c'est bien au niveau du raisonnement que gît l'inaptitude du concept à régler le problème pour lequel il est utilisé. La démonstration peut en être fournie en faisant appel à de simples analogies physiques.

La figure 1 représente l'analogie utilisée en agriculture, celle du tonneau dont les douves figurent les divers éléments nutritifs et la hauteur d'eau la quantité de végétal produite. Les douves étant de longueur inégale, la hauteur d'eau est déterminée par la douve la plus courte. Cette analogie est transposée au milieu aquatique tout en gardant une plante terrestre pour représenter la croissance végétale, ceci afin de faciliter l'illustration.

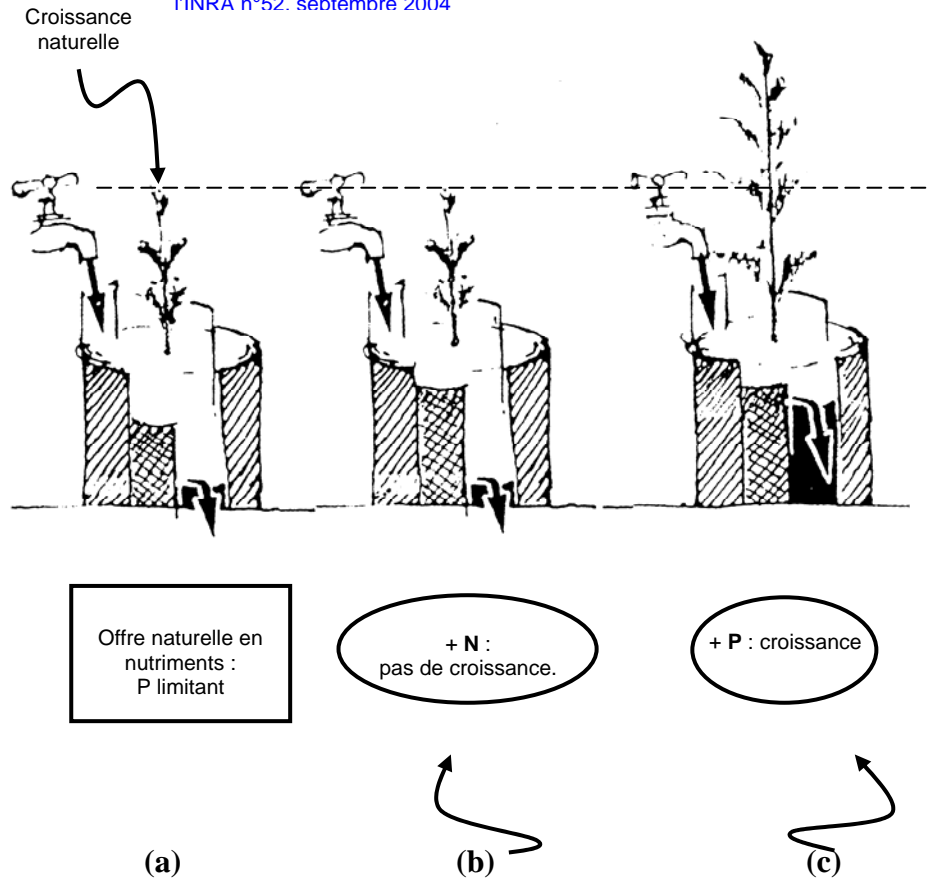
En conditions naturelles la douve (P) est la plus courte, c'est elle qui détermine la hauteur d'eau c'est à dire la croissance végétale naturelle (fig. 2a). Un ajout d'azote ne change rien à la situation (fig. 2b) alors qu'un ajout de phosphore stimule la croissance végétale (fig. 2c).

En conditions anthropisées, la pollution par les phosphates fait que la douve (P) s'allonge plus que la douve (N) laquelle, devenue la plus courte, détermine une hauteur d'eau qui correspond à une augmentation considérable de la croissance végétale (fig.3-a). Si les conditions de milieu s'y prêtent les organismes fixateurs d'azote se chargent de ramener la douve (N) au niveau de la douve (P) ce qui équivaut à un complément de croissance (fig.3-b). Dans de telles conditions, proposer de réduire la croissance végétale en réduisant l'azote plutôt que le phosphore sous prétexte que l'azote est facteur limitant, c'est à dire d'abaisser le niveau de l'eau en réduisant la longueur de la douve (N) (fig.3-c) suscite trois objections :

s'il s'agit de ramener la hauteur d'eau à ce qu'elle était en conditions naturelles, il faudrait couper la douve (N) à la longueur de celle qu'avait la douve (P) en conditions naturelles, c'est à dire à une longueur inférieure à ce qu'elle était dans ces mêmes conditions, ce qui signifie qu'il faudrait ramener l'azote à une valeur inférieure à celle des conditions naturelles, ce qui est pratiquement impossible ; même si les exigences de qualité sont moindres la difficulté demeure car il ne faut pas oublier qu'il est d'autant plus difficile de réduire la concentration d'un élément qu'on se rapproche de la valeur naturelle ; il n'y a guère que si l'amélioration recherchée est minime qu'il serait possible d'intervenir indifféremment sur l'azote ou sur le phosphore, mais, d'une part, ce n'est pas ce que recherche le gestionnaire et, d'autre part, cette éventualité n'invalide pas la seconde objection.

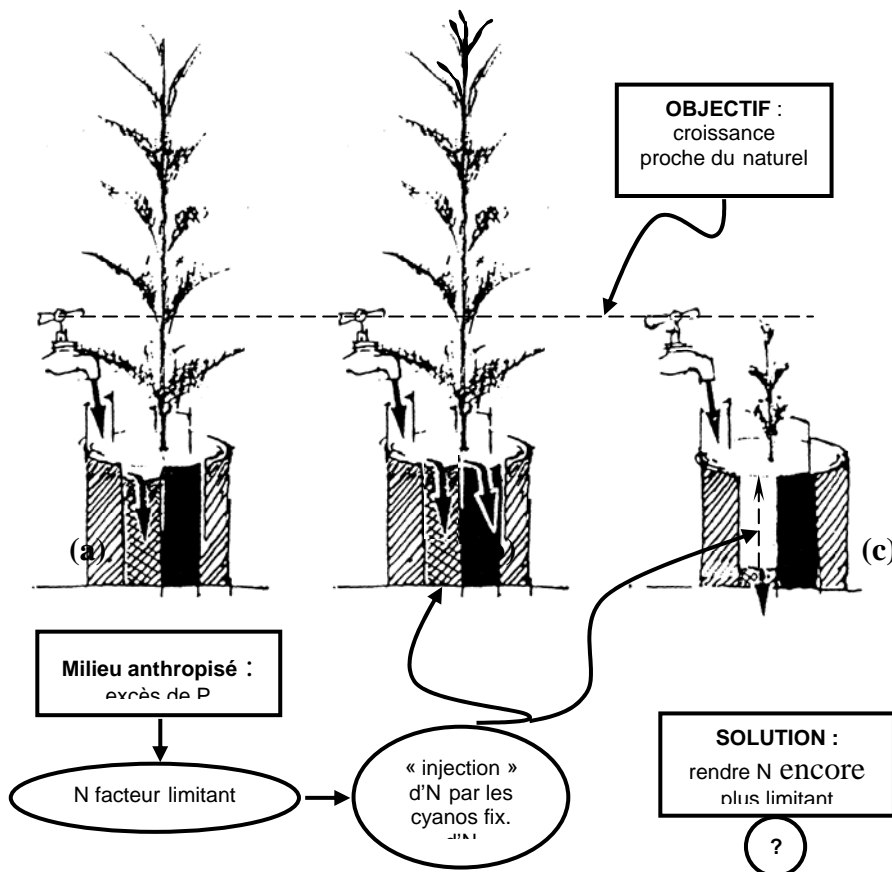
toute intervention visant à réduire l'azote tend à en accroître le caractère limitant, donc à stimuler les organismes fixateurs qui s'activeront à combler le déficit azoté dès que les conditions de milieu le leur permettront ; elle est donc globalement vouée à l'échec même si localement dans le temps et dans l'espace on peut espérer une réduction de la prolifération végétale, à condition toutefois que cette intervention sur l'azote reste du domaine du possible donc soit de portée nécessairement réduite comme expliqué en (1) ; par ailleurs, compte tenu des nuisances extrêmes entraînées par les proliférations cyanobactériennes, il est tout à fait catastrophique d'en stimuler le développement en réduisant l'azote.





**Figure 2 - Croissance du végétal**

(a) : en conditions naturelles ; (b) : effet d'un apport d'azote ; (c) : effet d'un apport de phosphore.



**Figure 3. Conséquences de l'anthropisation**

(a) : excès de phosphore d'où exubérance végétale ; (b) : azote facteur limitant d'où prolifération des cyanobactéries fixatrices d'azote ; (c) : Solution : réduire l'azote pour le rendre encore plus limitant ?

Vouloir lutter contre la pollution par les phosphates en s'attaquant à l'azote, et ce d'autant plus impérativement que le phosphore est en excès, relève d'une logique pour le moins suspecte ou, tout simplement, du fait qu'on s'est obstiné à ne pas voir dans les excès de prolifération végétale aquatique l'effet de la pollution par les phosphates pour préférer y détecter de l'eutrophisation, concept lui aussi particulièrement malmené depuis l'origine et dont le flou permet maintenant de lui faire couvrir un vaste domaine d'interprétation.

À cet analogue « bachique » peut être préféré un analogue géométrique plus élaboré représentant la biomasse algale en fonction de la concentration en phosphore et en azote (fig. 4).

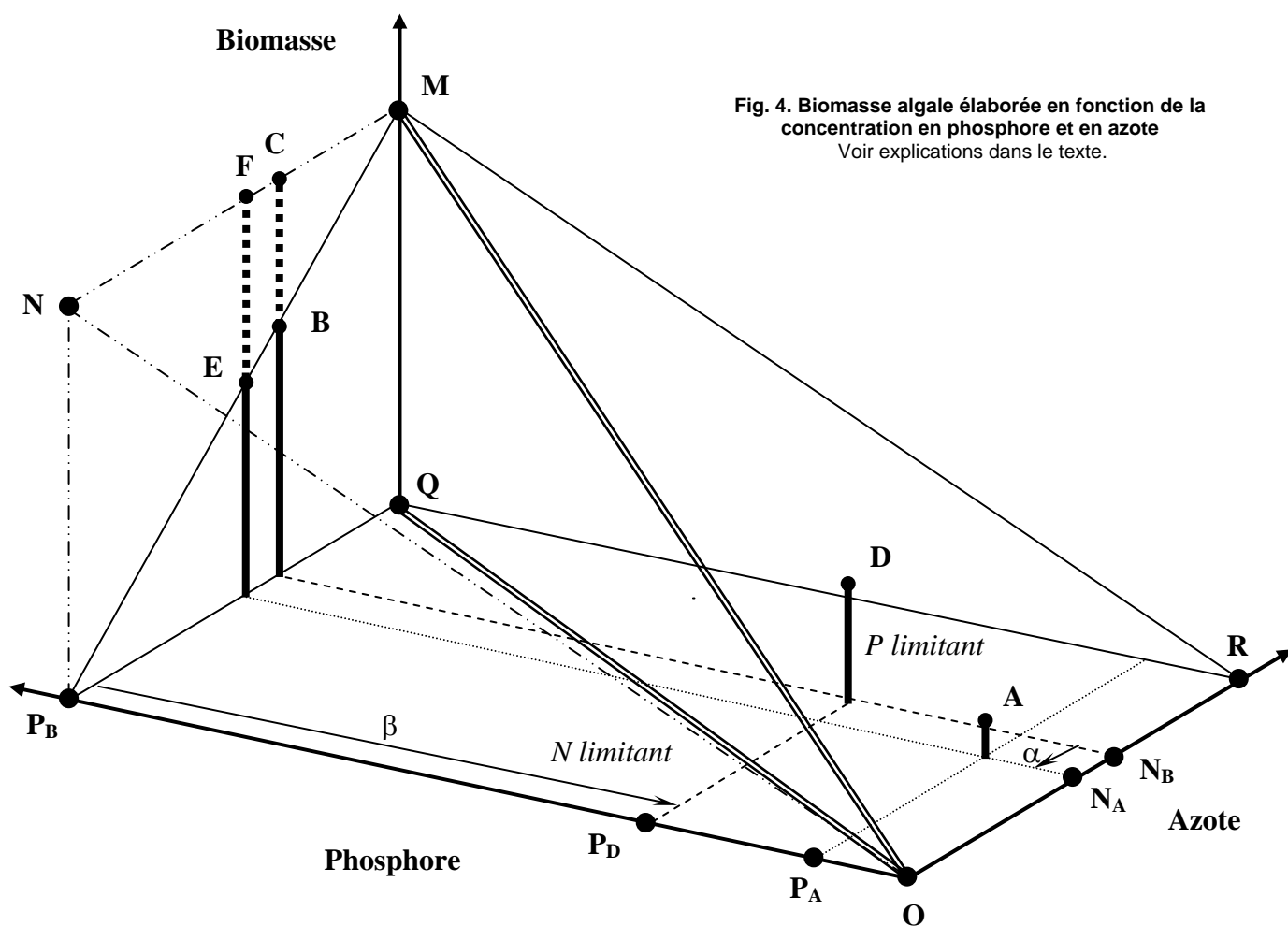


Fig. 4. Biomasse algale élaborée en fonction de la concentration en phosphore et en azote  
Voir explications dans le texte.

Le triangle (MOQ) sépare l'espace en deux parties selon la nature du facteur limitant, phosphore ou azote. Le dièdre (MROP<sub>B</sub>) représente la biomasse produite par les végétaux non fixateurs d'azote, et le triangle (MNO) le complément de biomasse produit par les végétaux fixateurs. La droite (MO) représente une biomasse produite en conditions équilibrées au sens de Redfield ([N]/[P]=7,2). Soit (A) le point représentatif de la biomasse produite en conditions naturelles de phosphore (P<sub>A</sub>) et d'azote (N<sub>A</sub>). Il se situe près de l'origine (O), dans la portion d'espace où le phosphore est limitant. Soit (B) le point représentatif d'une biomasse produite en conditions anthropisées résultant de la combinaison nutritive [P<sub>B</sub>\*N<sub>B</sub>] où l'azote est facteur limitant. Si les conditions de milieu le permettent, les fixateurs d'azote font croître la biomasse jusqu'au point (C).

Pour ramener la biomasse (B) à une valeur (D), objectif de qualité qui se rapproche de (A), il faut appliquer au phosphore une réduction ( $\beta$ ) qui ramène la concentration de ( $P_B$ ) à ( $P_D$ ). Vouloir obtenir un résultat équivalent en agissant sur l'azote sans toucher au phosphore suscite les mêmes objections que celles suscitées par l'examen de l'analogie « bachique », à savoir :

- comme il est pratiquement impossible d'atteindre une concentration d'azote inférieure à la valeur naturelle ( $N_A$ ), il est tout autant pratiquement impossible d'obtenir une valeur de biomasse inférieure à (E) laquelle est supérieure à l'objectif (D) ; par ailleurs, le statut de l'azote en (B) étant plus proche des conditions naturelles que celui du phosphore, il est plus difficile de pratiquer la réduction ( $\alpha$ ) sur l'azote que ( $\beta$ ) sur le phosphore ;

- si les conditions de milieu sont favorables les fixateurs d'azote sont capables d'accroître la biomasse de (B), situation actuelle, à (C) ; accroître la carence en azote aura pour effet de les stimuler à nouveau pour relever la biomasse de (E) à (F), avec les conséquences catastrophiques que l'on sait ;

- préférer agir sur l'azote plutôt que sur le phosphore pour réduire la biomasse sous prétexte que la réduction à appliquer sur l'azote est inférieure à celle qu'il faut appliquer sur le phosphore, c'est ignorer que la difficulté de la réduction ne tient pas à sa valeur absolue mais à la proximité de la concentration visée par rapport à celle des conditions naturelles ; c'est surtout en arriver à ce que la réduction de la charge en azote soit d'autant plus justifiée que la réduction à appliquer sur le phosphore est élevée donc que le milieu est pollué par ce dernier avec la même conclusion : plus on pollue par le phosphore, plus il faut éliminer l'azote.

Passer par cette représentation géométrique pour en arriver à des conclusions identiques à celles de l'analogie « bachique » n'a pas pour but de compliquer la démonstration mais d'introduire une autre façon de justifier l'élimination du nitrate pour lutter contre la pollution par les phosphates.

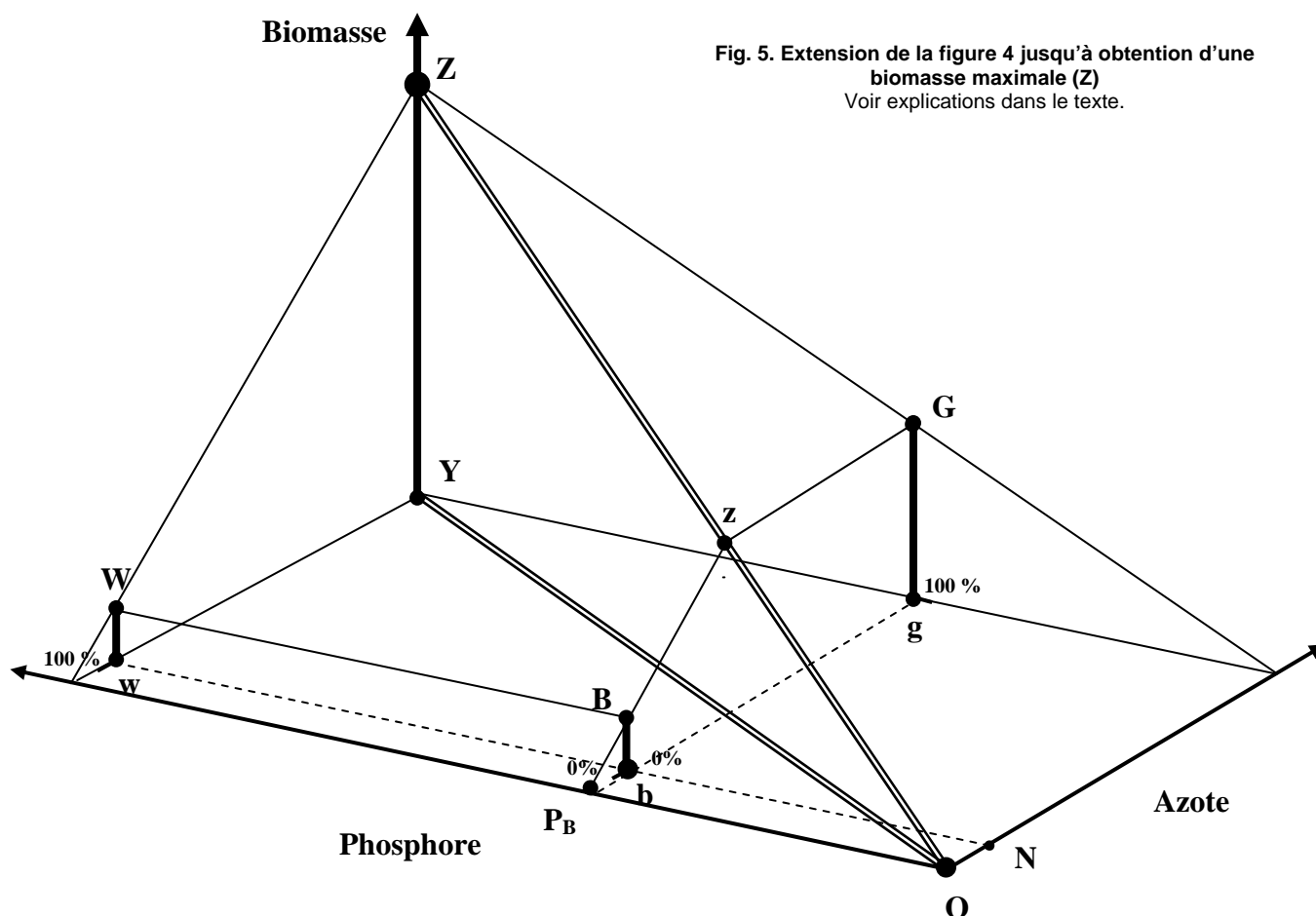


Fig. 5. Extension de la figure 4 jusqu'à obtention d'une biomasse maximale (Z)  
Voir explications dans le texte.

Celle-ci, illustrée par la figure 5, consiste à considérer la valeur actuelle de la biomasse (B) comme valeur d'origine et à examiner le bénéfice obtenu en réduisant l'un ou l'autre des nutriments à partir d'une valeur de biomasse maximale (Z) résultant d'une absence totale de traitement, c'est-à-dire d'un apport de 100% de phosphore et de 100% d'azote. Dans ces conditions, ramener l'azote à sa valeur d'« origine » ( $N_B$ ) sans toucher au phosphore permet de réduire la biomasse de (Z) à (W), valeur bien inférieure à (G) obtenue en ramenant le phosphore à sa valeur d'« origine » ( $P_B$ ) sans toucher à l'azote. Il en résulte que plus ( $P_B$ ) est élevé pour ( $N_B$ ) constant, plus la biomasse (G) obtenue en intervenant sur le phosphore augmente alors que la biomasse (W) obtenue en intervenant sur l'azote reste faible. En d'autres termes, plus on pollue par le phosphore, plus il est efficace d'éliminer l'azote.

C'est très exactement ainsi, mais de façon plus élaborée, puisqu'elle fait appel à la modélisation mathématique qu'est justifiée la réduction des apports d'azote plutôt que ceux de phosphore pour venir à bout de marées vertes (Menesguen, 1989) (fig. 6).

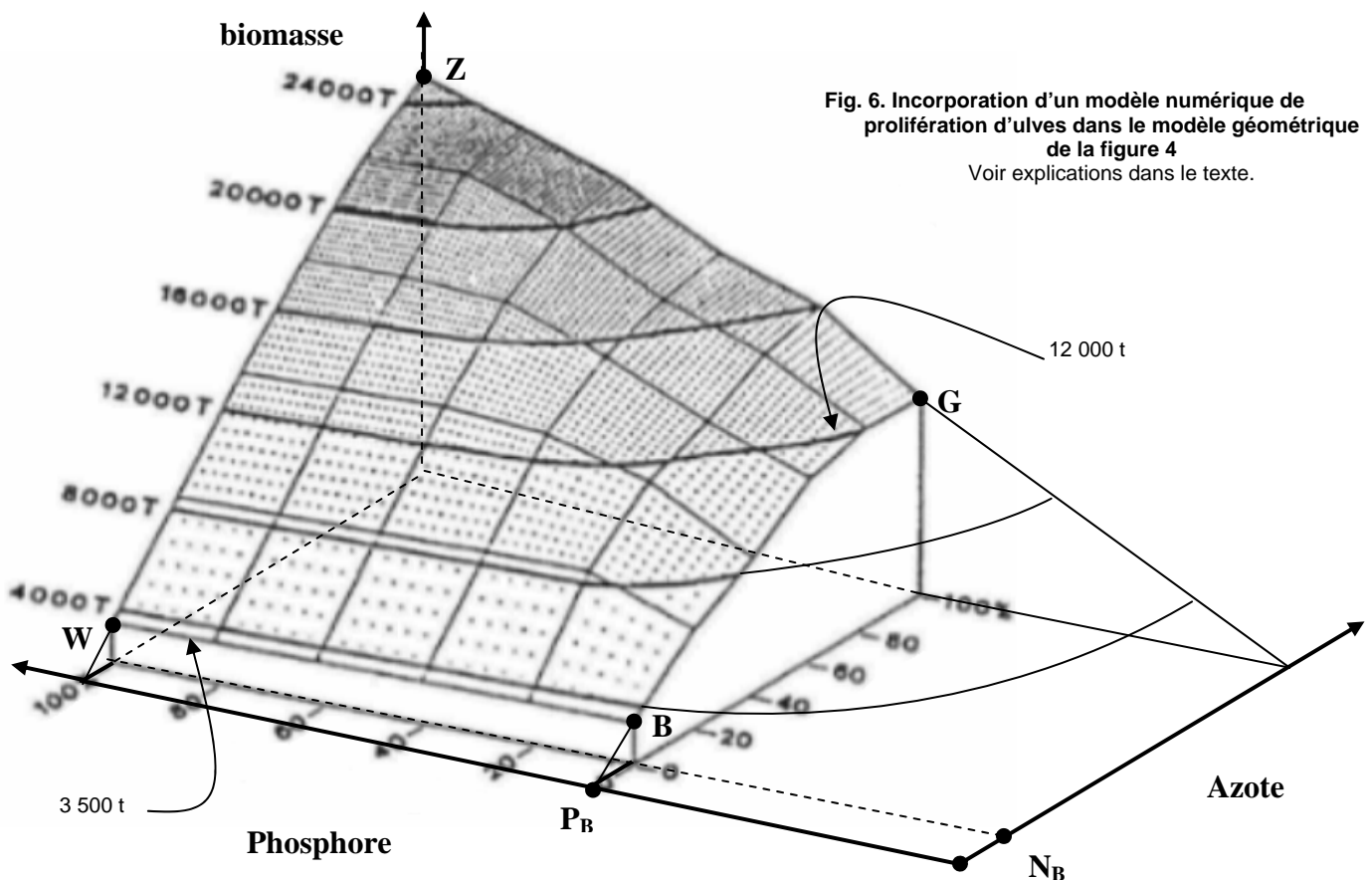


Fig. 6. Incorporation d'un modèle numérique de prolifération d'ulves dans le modèle géométrique de la figure 4  
Voir explications dans le texte.

À l'aide d'un modèle numérique physico-biologique la « réponse calculée du pic estival de biomasse d'ulves [...] à des réductions variées des apports d'azote et/ou de phosphore » est représentée par une sorte de pyramide tronquée qui n'est autre que le polygone (ZGgYwWBb) de la figure 5 moyennant un ponçage de la portion (Zz) de l'arête médiane. On reconnaît :

- la valeur actuelle de la biomasse (B) considérée comme valeur d'origine résultant de la combinaison des concentrations d'origine [ $(P_B)$  ( $N_B$ )] ;

- la biomasse maximale (Z) > 24 000 T résultant d'une absence totale de contrôle des apports ;
- la biomasse (W) = 3 500 t résultant de la réduction de l'azote à sa valeur d'origine sans toucher au phosphore ;
- la biomasse (G) = 12 000 t résultant de la réduction du phosphore à sa valeur d'origine sans toucher à l'azote.

De l'examen de cette représentation il est déduit « qu'à taux d'abattement égal, une réduction des seuls apports d'azote s'avère plus efficace qu'une seule réduction des apports de phosphore. La faible biomasse obtenue en supprimant totalement les seuls apports terrigènes d'azote (3 500 t) est à comparer avec celle obtenue en supprimant totalement les seuls apports terrigènes de phosphore (12 000 T) ». Soutenir ainsi que la réduction des seuls apports d'azote permet de ramener la biomasse algale à 3 500 t, valeur inférieure aux 12 000 T que permettrait la réduction des seuls apports de phosphore c'est bien prendre la biomasse (B) comme originelle, « naturelle », alors qu'elle n'est qu'actuelle, « anthropisée » au point que l'azote en est le facteur limitant. Constat qui s'accorde d'ailleurs avec la suite du texte : « ceci semble indiquer que c'est l'augmentation récente des apports terrigènes d'azote qui a amplifié le phénomène de marée verte, et non l'augmentation des apports phosphorés ». Mais c'est surtout raisonner par rapport à une situation future extrême de biomasse (Z), qu'il est fortement souhaitable de ne pas voir se réaliser, alors que le problème est de régresser par rapport à la situation présente de biomasse (B).

Chargée de représenter un « futur », la figure (6) peut donner l'impression que pour réduire la biomasse représentée par le point (B) il est plus efficace d'intervenir sur l'azote que sur le phosphore. En fait, il convient de considérer la partie « passée », qui part de l'origine (O), et de l'agrandir pour retrouver la figure 4 et sa conclusion : même sans tenir compte des organismes fixateurs d'azote, le seul moyen de réduire la biomasse végétale à une valeur proche du naturel est de diminuer les apports terrigènes de phosphore de façon drastique. Apports en provenance directe du bassin versant, bien sûr, mais aussi apports en provenance des sédiments où il s'est accumulé, et s'accumule encore, pendant qu'il est scientifiquement débattu de sa responsabilité, de celle de l'azote, de l'hydrodynamique, de la température, de l'ensoleillement, de la perturbation des médiateurs... dans la prolifération des ulves, le développement de l'eutrophisation et autres « crises de dystrophie » en milieu marin.

Quant à ne pas tenir compte de la fixation de l'azote en milieu marin, c'est faire l'impasse sur un phénomène fort répandu dont l'importance a été jusqu'à présent très largement sous estimée (Gruber et

Sarmiento, 1997). En pleine eau cette fixation est, pour l'essentiel, l'œuvre de cyanobactéries, comme en milieu d'eau douce. En zone littorale, elle résulte notamment de l'activité de cyanobactéries comme *Rivularia bullata* dont les thalles s'établissent sur des rochers semi battus ou des bactéries de la rhizosphère de *Zostera noltii*, macrophyte qui affectionne les sédiments riches en matière organique et en nutriments. Le rapport qu'entretiennent les bactéries avec la zostère tient plus de la simple association que de l'étroite symbiose observée chez les légumineuses terrestres. D'une façon plus fondamentale, il n'y a aucune raison pour que la nature ait privé le



milieu marin des moyens de fixer l'azote qu'elle a accordés au milieu d'eau douce (et terrestre) et il faut s'attendre à ce que, comme c'est le cas en milieu d'eau douce, l'importance du rôle joué par la fixation de l'azote suive la progression de la pollution par les phosphates.

## Du facteur limitant au facteur de maîtrise

Pour participer efficacement à la réduction des proliférations végétales aquatiques, le concept de facteur limitant doit être débarrassé de tout ce qui l'a parasité au cours de ses périples écologistes. Avant tout, il faut avoir identifié le but de l'entreprise de façon précise, la « lutte contre l'eutrophisation » ne satisfaisant justement pas à cette exigence de précision. Déjà, le flou qui caractérise la définition de l'« eutrophisation » en fait un objet difficile à cerner, donc à combattre, mais, surtout, les symptômes qui lui sont attribués (odeurs, couleur, turbidité, désoxygénation, mortalité de poissons, herbiers, comblement de la cuvette...) peuvent fort bien résulter d'apports de substances toxiques, de matières organiques, de matières en suspension... mais pas de nutriments. S'accorder sur l'origine du problème, la nutrition minérale, permet au moins de rester dans le domaine d'application du concept tel que l'entendait Liebig, et comme le pratique d'ailleurs la langue anglaise avec son *limiting nutrient*. On évite ainsi de se perdre dans une multitude de facteurs non trophiques tels que l'hydrodynamique, l'éclairement, la consommation... qui méritent d'être étudiés et mentionnés comme facteurs participant à la prolifération du végétal aquatique mais qui n'accèdent au statut de facteur de maîtrise que lorsque l'intervention sur le phosphore, facteur causal, est impossible ou insuffisante. C'est d'ailleurs à ce titre qu'ils sont sollicités dans les techniques de restauration des lacs (Barroin, 1999).

Par ailleurs, il convient de n'appliquer le concept que dans des situations où l'algue se distingue de l'eau dans laquelle elle puise ses nutriments aussi nettement que la céréale se distingue du sol sur lequel elle pousse. Ne sont donc concernés que les apports des tributaires et des effluents déversés directement dans le milieu, ainsi que le milieu lui-même avant que le végétal ne prolifère et, surtout, avant que la biocénose ne se développe et n'y multiplie interactions et recyclages de toutes sortes.

Pour qu'enfin, le nutriment limitant accède au statut de facteur de maîtrise, il faut bien s'entendre sur la qualité de l'eau visée. S'il ne s'agit que de ralentir le processus de dégradation d'un milieu limité par l'azote, voire de le stopper, on peut effectivement intervenir sur ce dernier. Encore faut-il que les fixatrices d'azote ne puissent pas intervenir entre le lieu d'introduction de l'apport et le site de prolifération du végétal. Sinon, leur recours à l'azote moléculaire dont l'atmosphère est une source quasi inépuisable retire à ce gaz la possibilité de constituer globalement un facteur de maîtrise, même si localement, dans le temps et dans l'espace, il se révèle limitant. En fait, l'objectif du gestionnaire est de ramener la qualité de l'eau à ce qu'elle était à l'état naturel, ou du moins aussi voisine que possible, objectif autrement plus exigeant qui ne peut être atteint qu'en intervenant sur le nutriment naturellement limitant, c'est-à-dire le phosphore.

Divers arguments peuvent être avancés pour justifier de ne pas intervenir sur le phosphore comme, par exemple, d'évoquer le milieu océanique pélagique où, globalement, l'azote est aussi limitant que le phosphore, équilibre de Redfield oblige, ce qui le fait apparaître comme plus limitant qu'en milieu dulçaquicole (Hecky et Kilham, 1988)<sup>10</sup>. D'ailleurs, dans ce type de milieu, l'azote peut fort bien apparaître comme plus limitant que le phosphore, localement dans le temps et dans l'espace, sur la base de la non détectabilité de sa forme soluble alors que celle du phosphore est encore significativement présente, mais, comme on l'a vu, cette base est des plus fragiles. Pourquoi, aussi, ne pas citer ces cas de limitation par le fer ou par tout autre oligo-élément ? Sans

---

<sup>10</sup> À noter que la déficience en phosphore de l'Océan atlantique apparaît comme un nouveau paradigme en océanographie.



être dénuées d'intérêt, de telles observations sont malheureusement totalement dépourvues de pertinence. En effet, le problème des excès de prolifération végétale concerne des milieux fortement anthropisés, eaux douces continentales et eaux marines littorales qui les reçoivent, et n'a rien à voir, du moins pour le moment, avec les milieux pélagiques océaniques.

On pourrait également être tenté de voir dans la « nitrophilie » du végétal en général, et de l'ulve en particulier (Gordillo *et al.*, 2001), un argument pour concentrer tous ses efforts sur le nitrate. Ce serait oublier que si ce terme, hérité de l'agronomie, signifie « qui aime l'azote », il caractérise en fait des végétaux qui, comme l'ortie ou le séneçon vulgaire, croissent dans des milieux fertiles riches en matière organique et en sels nutritifs, notamment les sols qui reçoivent des déjections animales où le phosphore est relativement abondant ( $N/P < 7$ ). Mais, comme « par tradition » cette fertilité est évaluée sur la base de la concentration en nitrate et comme celle-ci est élevée, la plante est dite « nitrophile ». Si la fertilité avait été évaluée sur la base de la concentration en phosphore, la plante eût été cataloguée comme « phosphophile » et, si la base d'évaluation avait été la concentration en matière organique, la plante eût été cataloguée comme « organicophile ». Et le fait que l'ulve soit également cataloguée comme « thionitrophile »<sup>11</sup> doit-il encourager à étendre la lutte aux sulfates et aux autres formes du soufre ?

À moins que ce soit par référence aux plantes halophiles dont on peut se débarrasser en dessalant le milieu qu'est mise en avant la nitrophilie d'un végétal dans l'espoir de l'éliminer en traquant le nitrate. Ce serait alors sous-estimer la différence de statut qui sépare les notions d'halophilie et de nitrophilie. Si les plantes halophiles appartiennent à cette catégorie des organismes « extrémophiles » qui, comme les « thermophiles », les « psychrophiles », les « acidophiles », les « alcalophiles » et autres « barophiles », sont capables de se développer dans des milieux inhabitables pour les autres organismes en raison de la valeur extrême d'un ou de plusieurs paramètres de leur environnement, il en est tout autrement des végétaux nitrophiles qui n'ont rien d'extrémophiles et qui, au contraire, croissent dans des milieux particulièrement hospitaliers, à commencer par ceux que l'homme met à leur disposition.

Il ne fait pas de doute qu'empêcher le phosphore de parvenir au végétal aquatique est une opération difficile à plus d'un titre. D'une part, réduire la charge externe pose les problèmes techniques de l'élimination du phosphore au fil de l'eau mais rencontre aussi les « difficultés économiques » de le limiter à la source, voire de l'y supprimer, mesure pourtant primordiale et la seule à être globalement efficace. D'autre part, la façon la plus efficace et la plus durable de réduire la charge interne étant de draguer le sédiment qui en est la source, très vite apparaissent les problèmes posés par les dimensions de l'opération, moins par rapport au dragage proprement dit qu'au niveau de la gestion des matériaux extraits, ceci en raison de leur quantité aussi bien que de leur qualité. Ces difficultés à réduire le flux global de phosphore qui parvient en zone trophogène ne doivent cependant pas servir de prétexte à lui retirer son rôle de facteur de maîtrise pour l'attribuer à l'azote. Pas plus que l'aide apportée par la dénitrification au fonctionnement d'une station d'épuration ne doit servir d'argument à la réalisation de cette dénitrification pour « lutter contre l'eutrophisation ».

Et, quand toutes ces difficultés ont enfin été vaincues pour arriver, comme dans le cas du lac du Bourget, à ramener de façon spectaculaire les concentrations de phosphore de 120 à 20  $\mu\text{g/l}$ <sup>12</sup> en l'espace de 20 ans, il est surprenant d'apprendre « *qu'une fois le combat terminé avec les phosphates, les nitrates deviendront l'ennemi n°1 de la restauration lacustre* » (Girel, 2004). On peut, en effet, s'interroger sur les motivations d'un objectif qui consiste à réduire une concentration d'azote stabilisée depuis plusieurs années à 600  $\mu\text{g/l}$ <sup>13</sup> au risque (quasiment nul, heureusement !) de

<sup>11</sup> <http://lebrusc.chez.tiscali.fr/pages/ulve.html>

<sup>12</sup> Moyenne de la concentration hivernale de P-PO<sub>4</sub>

<sup>13</sup> Moyenne de la concentration hivernale de N-NO<sub>3</sub>

rendre l'azote limitant et, par conséquent, de favoriser la prolifération de cyanobactéries fixatrices d'azote.

## Le phosphore, ultime nutriment limitant

Quel que soit le moyen mis en œuvre, analyse chimique ou test biologique, pour constater que l'azote est le nutriment limitant et conclure à la nécessité d'en réduire les apports pour régler les problèmes de proliférations végétales aquatiques, c'est, comme on l'a vu, commettre une faute de raisonnement. Mais c'est également négliger l'importance de l'activité des organismes fixateurs d'azote et, par là même, faire l'impasse la plus totale sur le rôle de l'azote moléculaire dissous dans l'eau comme substance potentiellement nutritive.

Considéré depuis Lavoisier comme un gaz inerte incapable d'entretenir la vie animale, l'« a-zote » moléculaire n'eût qu'un rôle marginal en milieu aquatique naturel tant que les cyanobactéries fixatrices d'azote n'y avaient qu'une activité anecdotique du fait de la rareté des excès de phosphore. Maintenant que la pollution par les phosphates est généralisée et que les blooms de cyanobactéries sont monnaie courante, le « nitro-gène », source de « nitre » selon la terminologie anglaise, apparaît comme un nutriment, au même titre que le nitrate et l'ammoniaque. À raison d'environ 18 mg/l, l'azote moléculaire en solution dans l'eau (10°C, 1 atm.) est en mesure d'engendrer 80 mg/l de nitrate, valeur non négligeable surtout si l'on tient compte de la recharge permanente en externe par diffusion à partir de l'atmosphère et, en interne, par dénitrification au niveau des sédiments et, accessoirement, de l'eau. Étant donné que les cyanobactéries fixent l'azote au *pro rata* du phosphore qu'elles assimilent, ce dernier finit par disparaître du milieu ce qui prolonge son statut de facteur limitant jusqu'à ce que la lumière prenne la relève comme évoqué précédemment. À condition toutefois que ce rééquilibrage ne soit pas pris de vitesse par les processus de recyclage et de réapprovisionnement qui interfèrent autant par leur intensité que par leur composition, processus qui masquent le statut exceptionnel du phosphore mais n'en effacent pas pour autant la réalité.

En effet, en raison des échanges permanents et rapides dont l'azote, comme le carbone, fait l'objet entre la biosphère et l'atmosphère, il ne peut être nutriment limitant à grande échelle d'espace comme de temps. Seul le phosphore peut prétendre à ce titre, lui qui, absent de l'atmosphère, finit son parcours au fond des océans. Ce terme ultime lui assure un retour en quantité aussi généreuse que celle que l'on a connu jusqu'à maintenant, certes, mais à l'échelle des temps géologiques. Pour un retour plus rapide, les possibilités sont loin d'être évidentes. Dans son « Hypothèse Gaïa », Lovelock fait appel aux dérivés méthylés volatils pour assurer le retour de la mer vers la terre d'éléments importants pour la vie mais dépourvus de phase gazeuse tels que le soufre, l'iode, le sélénium... « *Mais à ce jour, nous n'avons pas trouvé de source marine pour un composé volatile (sic) de cet élément clé, le phosphore. Il est possible que les besoins en phosphore soient assez réduits pour être satisfaits par la dégradation des roches mais, si ce n'était pas le cas, il serait bon de se demander si les déplacements des oiseaux et des poissons migrateurs ne servent pas en réalité un objectif gaïen plus vaste : le recyclage du phosphore. Les efforts ardu et apparemment pervers des saumons et des anguilles pour pénétrer dans des lieux distants de la mer trouveraient ainsi une raison d'être.* », selon Lovelock (Lovelock, 1990). Pour l'avoir déjà expérimenté en Europe, et pour l'expérimenter encore actuellement ailleurs dans le monde<sup>14</sup>, on connaît l'insuffisance du flux de phosphore que peut apporter l'altération des roches. Quant aux voies de retour que constituent les déjections des oiseaux piscivores marins et l'activité migratoire des

<sup>14</sup> Contrairement à ce que peuvent laisser imaginer les nombreuses campagnes de sensibilisation à la rareté de l'eau et ses conséquences planétaires, ce n'est pas le manque d'eau mais le manque de phosphore qui pénalise l'agriculture des pays de la zone soudano-sahélienne (Bationo & al., 1998).

saumons et des anguilles, elles sont loin de constituer une ressource capable de satisfaire nos exigences actuelles.

Aussi, le caractère fondamentalement limitant du phosphore dont la prise de conscience a permis à l'Europe, au XIX<sup>e</sup> siècle, de poursuivre sa croissance pourrait-il remettre en cause la « durabilité » du développement agricole de l'Europe du XXI<sup>e</sup> siècle. En effet, après que les sols agricoles en aient été gavés et que son gaspillage dans des utilisations aussi futiles que l'aide à la détergence ménagère ait été, et soit encore, encouragé, son inéluctable raréfaction en annonce la pénurie à échéance humaine (Steen, 1997). D'une part, la source de phosphore se tarit à mesure que la rentabilité des mines actuellement en exploitation va en décroissant<sup>15</sup> et, d'autre part, les possibilités de recyclage risquent de fortement s'estomper si l'utilisation des boues de stations d'épuration comme fertilisants agricoles devait céder le pas à leur élimination par mise en décharge ou par incinération, techniques qui rendent la récupération du phosphore difficile, voire impossible. Dans ces conditions, les eaux usées apparaissent comme une ressource potentiellement rentable. En extraire le phosphore au cours du traitement présente, en plus, les avantages de réduire le volume des boues, de fournir un produit moins chargé en métaux lourds que le produit d'origine minière et, quand même, de lutter contre l'« eutrophisation » (Brett *et al.*, 1997). On étudie même la possibilité de récupérer le phosphore encore plus près de la source, au niveau des urines collectées séparément des fèces dans des « *No-Mix toilets* » (Larsen et Gujer, 1996 ; Hanaeus, Hellström et Johansson, 1997). Mais ces efforts seront-ils en mesure de satisfaire les besoins d'une agriculture également sollicitée pour fournir une partie de l'énergie et, surtout, la matière première que la pétrochimie ne pourra plus produire en raison d'une autre pénurie annoncée, celle du pétrole ?

## En conclusion

Issu d'une recherche éminemment appliquée, le concept de facteur limitant alliait, à l'origine, l'extrême clarté de sa définition à la remarquable efficacité de sa mise en œuvre, d'autant plus qu'il permettait d'augmenter la production d'un bien marchand (céréale, poisson...) en augmentant la consommation d'un autre bien marchand (engrais). À partir du moment où l'écologie s'en est emparé, il a suscité une multitude de travaux de recherche dans le but de conférer au moindre paramètre un cachet opérationnel. Offrant ainsi à cette science peu sensible à l'application l'illusion d'y gagner en efficacité, le concept de facteur limitant a vu ses contours y perdre en netteté. Il ne faut donc pas s'étonner si, ultérieurement, quand on lui demanda d'aider à résoudre un problème de prolifération de végétaux aquatiques, il se montra moins apte à fournir la solution qu'à entretenir une polémique alimentée par une prolifération de publications scientifiques.

Il est étonnant que la stratégie de lutte contre la pollution par les phosphates ait été clairement décrite et argumentée il y a plus d'un demi siècle mais que la science ait continué et continue d'en débattre. Tout aussi étonnante est la façon dont a été sous-estimé le rôle de l'azote moléculaire dans la nutrition du végétal aquatique. Pourtant, quand la cyanobactérie fixe cette forme d'azote dans ses hétérocystes pour fournir à l'hydrosystème l'azote dont il manque pour exprimer la fertilité potentielle permise par la pollution phosphorée des eaux, elle n'agit guère différemment de l'homme qui fixe cette même forme d'azote dans ses usines pour fournir à l'agrosystème l'azote dont il manque pour exprimer la fertilité potentielle permise par la fertilisation phosphorée des sols.

Dans un de ses articles intitulé « La bataille des phosphates au XIX<sup>e</sup> siècle », Boulaïne conclut : « *Acquérir plus précocement la conscience du rôle des phosphates pour nos sols aurait été*

<sup>15</sup> La décroissance de la rentabilité ne tient pas qu'à la diminution de la teneur en phosphore du minéral. Elle tient également à la diminution de sa qualité qui oblige à augmenter l'effort de purification pour éliminer les contaminants naturels (cadmium, uranium, arsenic...) ce qui, du coup, accroît les difficultés de gestion des effluents toxiques engendrés. Le coût énergétique et financier de l'ensemble s'en trouve considérablement majoré, surtout dans un contexte de contraintes environnementales de plus en plus sévères.

*préférable.* » (Boulaïne, 1991). On peut tirer actuellement la même conclusion à propos du rôle des phosphates pour nos milieux aquatiques. À la différence qu'en mettant un frein à l'utilisation des engrais phosphatés, les responsables de l'agriculture d'alors en accroissaient le rôle limitant, ce qui renforçait la nécessité d'en rajouter pour augmenter la production céréalière alors qu'en mettant un frein à la réduction des apports de phosphore au milieu aquatique, nos responsables de la qualité de l'eau y accroissent le rôle limitant de l'azote, ce qui renforce la nécessité de réduire... les apports d'azote !

Si le concept de facteur limitant a été le moteur de l'amélioration de l'agriculture au XIX<sup>e</sup> siècle, on peut dire qu'il aura été le moteur de la dégradation des eaux de surface un siècle plus tard ■

Texte du séminaire de la SHL du 5 mars 2002, en ligne à <http://www.thonon.inra.fr/seminaires/seminaire-frame.htm>  
Mise à jour : novembre 2004

## Références bibliographiques

- AMINOT A., 2001. Définition opérationnelle du terme « eutrophisation ». In A. MÉNESGUEN *L'eutrophisation des eaux marines et saumâtres en Europe, en particulier en France*, Rapport IFREMER DEL/EC/01. 2 janvier 2001, 59 p.
- AMMERMAN J.W., HOOD R.R., CASE D.A., COTNER J.B., 2003. Phosphorus deficiency in the Atlantic: An emerging paradigm in oceanography. *EOS Trans. Am. Geophys. Union*, 84, 165-170.
- ARRIGNON J., 1976. *Aménagement écologique et piscicole des eaux douces*. Gauthier-Villard, Paris, 329 p.
- AUBERT M., STIRN J., 1990. Effets des lessives sur le processus d'eutrophisation et sur l'équilibre des écosystèmes marins. In RHÔNE-POULENC : *Lessives sans phosphates : pas de progrès pour l'environnement, des interrogations graves pour l'avenir*. Dossier d'Informations Scientifiques, 37-50.
- BARROIN G., 1978. Techniques d'amélioration de la qualité des plans d'eau. *Actes du Colloque sur les Lacs Naturels, Chambéry, 18-21 septembre 1978, U. de Savoie & CTGREF*, 281-305.
- BARROIN G., 1980. Eutrophisation, pollution nutritionnelle et restauration des lacs. In : *La pollution des eaux continentales, incidences sur les biocénoses aquatiques*. Gauthier-Villard, 75-96.
- BARROIN G., 1999. Limnologie appliquée au traitement des lacs et des plans d'eau. *Les études des Agences de l'Eau*, 62, 215 p.
- BATIONO A., KOALA S., AYUK E., 1998. Soil fertility constraints to sustainable crop production in the Sudano-Sahelian zone: case study on phosphorus and efficient use of indigenous phosphates rock. *Cahiers d'études et de recherches francophones / Agricultures*. 7, 5, 365, octobre-novembre 1998, Dossier : Fertilité des sols et environnement : quelques outils, indicateurs et approches récentes - II.
- BOULAINÉ J., 1991. La bataille des phosphates au XIX<sup>e</sup> siècle. Une victoire agronomique, condition de toutes les autres. *INRA Mensuel*, 58, 37-42.
- BOULAINÉ J., 1994. Le phosphore moteur du progrès agricole dans l'Europe du XIX<sup>e</sup> siècle. *Actes de la Quatrième Conférence Internationale de l'IMPPOS : « Phosphore, vie et environnement ; de la recherche à l'application »*, Gand, Belgique, 8-11 septembre 1992, 169-198.
- BOULAINÉ J., 1996. *Histoire de l'agronomie en France*. 2<sup>e</sup> édition. Technique et Documentation, Lavoisier. 437 p.
- BRETT S., GUY J., MORSE G.K., LESTER J.N., 1997. *Phosphorus removal and recovery technologies*. CEEP. Selper Publications, London. 142 p.
- BROCCHI M.P., 1891. Des étangs en général et observations faites dans la Dombes sur leur exploitation. *Bulletin de la Société Centrale d'Aquaculture de France*, 47 p.
- CAPBLANCQ J., 1995. Production primaire autotrophe. In R. POURRIOT, M. MEYBECK : *Limnologie générale*. Masson, 228-252.
- COALE K.H. *et al.*, 1996. A massive phytoplankton bloom induced by ecosystem-scale iron fertilization experiment in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*, 383, 495-501.
- DAVISON W., ZHANG H., 1994. In situ speciation measurements of trace components in natural waters using thin film gels. *Nature*, 367, 546-548.
- DEMOLON A., 1941. *Principes d'agronomie, Tome II, Croissance des végétaux cultivés*, 2<sup>e</sup> édition, Dunod. 475 p.
- FALKOWSKI P.G., BARBER, R.T., SMETACEK, V., 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, 281, 200-206.
- GORDILLO F.J.L., NIELL F.X., FIGUEROA F.L., 2001. Non-photosynthetic enhancement of growth by high CO<sub>2</sub> level in the nitrophilic seaweed *Ulva rigida* C. Agardh (Chlorophyta). *Planta*, 213, 64-70.
- GIREL C., 2004. Lac du Bourget, bilan de santé encourageant. Le grand lac, contrat de bassin versant du lac du Bourget. *CISALB, La lettre*, 2, 4-5.

- GRUBER N., SARMIENTO J.L., 1997. Global patterns of marine N fixation and denitrification. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 11, 235-266.
- HANAUS J., HELLSTRÖM D., JOHANSSON E., 1997. A study of a urine separation system in an ecological village in Northern Sweden. *Wat. Sci. Tech.*, 35 (9), 153-160.
- HECKY R.E., KILHAM P., 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, 33 (4, part 2), 796-822.
- HORNE A.J., COMMINS M.L., 1987. Macronutrient controls on nitrogen fixation in planktonic cyanobacterial populations. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21, 413-423.
- HUDSON J.J., TAYLOR W.D., SCHINDLER D.W., 2000. Phosphate concentration in lakes. *Nature*, 406, 54-56.
- HUET M., 1952. Traité de pisciculture. *La vie rustique*, Bruxelles, 369 p.
- KORMONDY E.J., 1965. *Readings in Ecology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 12-14.
- LANGE W., 1967. Effect of carbohydrates on the symbiotic growth of planktonic blue-green algae with bacteria. *Nature*, 215, 1277-1278.
- LARSEN T.A., GUJER W., 1996. Separate management of anthropogenic nutrient solutions (human urine). *Wat. Sci. Tech.*, 34 (3-4), 87-94.
- LEGGÉ R.F., DINGELDEIN, D., 1970. We hung phosphates without a fair trial. *Can. Res. Dev.*, 3, 19-42.
- LIEBIG J., 1844. Chimie appliquée à la physiologie végétale et à l'agriculture. Gerhardt M. (trad.), 2<sup>e</sup> ed. Fortin, Masson & C<sup>ie</sup>. 544 p.  
(<http://gallica.bnf.fr/scripts/ConsultationTout.exe?E=0&O=N028387>)
- LOVELOCK J.E., 1990. *La terre est un être vivant, l'hypothèse Gaïa*. P. COUTURIAU, C. ROLLINAT (trad.). Editions du Rocher, 184 p.
- MARTIN J. H., 1990. Glacial-interglacial CO<sub>2</sub> change: the iron hypothesis. *Paleoceanography*, 5, 1-13.
- MENESGUEN A., 1989. La modélisation des « marées vertes » littorales et ses applications. *Colloque SHF*, 11 p.
- MURPHY J., RILEY J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphorus in natural waters. *Analyt. chim. Acta.*, 27, 31-36.
- PORTEJOIE S., MARTINEZ J., LANDMANN G., 2002. L'ammoniac d'origine agricole : impacts sur la santé humaine et animale et sur le milieu naturel. *INRA Prod. Anim.*, 15 (3), 151-160.
- REDFIELD A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.*, 46, 205-222.
- RIGLER F., 1966. Radiobiological analysis of inorganic phosphorus in lakewater. *Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* 16, 465-470.
- RIGLER F.H., PETERS R.H., 1995. Science and Limnology. Excellence in O. KINNE, *Ecology*, 6, Ecology Institute, Germany. 239 p.
- ROBERTSON A., 1999. Limiting Nutrient Workshop 1997. LWRRDC, Canberra, *Occasional paper 7/99*, 17 p.
- SAWYER C.N., 1947. Fertilization of lakes by agricultural and urban drainage. *New England Water Works Association*, LXI (2), 109-127.
- SAWYER C.N., 1952. Some new aspects of phosphates in relation to lake fertilization. *Sewage and Industr. Wastes*, 24 (6), 768-776.
- SCHINDLER D.W., 1974. Eutrophication and recovery in experimental lakes : implications for lake management. *Science*, 184, 897-899.
- SCHINDLER D.W., 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 221, 669-671.
- SEITZINGER S.P., SANDERS R.W., 1999. Atmospheric inputs of dissolved organic nitrogen stimulate estuarine bacteria and phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 44 (3), 721-730.
- SHAPIRO J., 1988. Introductory lecture at the international symposium : Phosphorus in Freshwater Ecosystems, Uppsala, Sweden, October 1985. *Hydrobiologia*, 170, 9-17.
- SHARPLEY A.N., 1993. An innovative approach to estimating bioavailable phosphorus in agricultural run-off using iron-oxide impregnated paper. *Journal of Environmental Quality*, 22, 597-601.
- SMAYDA T.J., 1974. Bioassays of the growth potential of the surface water of the lower Narragansett Bay over an annual cycle using *Thalassiosira pseudonana* (oceanic clone 13-1). *Limnol. Oceanogr.*, 19, 889-901.
- ST. CLAIR R., 1999. Commercial ocean fertilization: a wise use of scientific discovery?  
(<http://web.mit.edu/newsoffice/tt/1999/nov03/chisholm.html>) *Techtalk*, MIT News, 44, (11).
- STEEN I., 1997. Phosphorus availability in the 21st century Management of a non-renewable resource. The article originally appeared in the Journal: *Phosphorus & Potassium*, 217, september-october, 1998.  
(<http://www.nhm.ac.uk/mineralogy/phos/p&k217/steen.htm>)
- STOCKNER J.G., SHORTREED K.S., 1988. Response of Anabaena and Synechococcus to manipulation of nitrogen : Phosphorus ratios in a lake fertilization experiment. *Limnol. Oceanogr.* 33, 1348-1361.
- THOMAS E.A., 1962. The eutrophication of lakes and rivers, cause and prevention. *Biolog. Problems in Water pollution. Third Seminar, Aug. 13-17/1962. US. Dept. of Health, Educ. and Welfare*, 299-305.
- THOMAS E.A., 1969. The process of eutrophication in central european lakes. In : *Eutrophication : causes, conséquences, correctives. Proceedings of a symposium. National Academy of Sciences*. Washington D.C., 29-49.
- VOLLENWEIDER R.A., 1968. *Les bases scientifiques de l'eutrophisation des lacs et des eaux courantes sous l'aspect particulier du phosphore et de l'azote comme facteurs d'eutrophisation*. Paris, OCDE, DAS/CSI/68.27, 274 p.
- WOOD M.D., OLIVER R.L., 1995. Fluorescence transients in response to nutrient enrichment of nitrogen and phosphorus limited *Microcystis aeruginosa* cultures and natural phytoplankton populations : a mesure of nutrient limitation. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 331-340.
- ZHANG H., DAVISON W., 1995. Performance characteristics of DGT (diffusion gradients in thin films) for the in situ measurements of trace metals in aqueous solutions. *Analytical Chemistry*, 67, 3391-3400.